













TRAITÉ  
DE  
BOTANIQUE

LIBRAIRIE F. SAVY

---

COURS COMPLET  
**D'HISTOIRE NATURELLE**

---

**BOTANIQUE**

PAR

**Ph. VAN TIEGHEM**

Membre de l'Institut

Professeur au Muséum d'histoire naturelle

DEUXIÈME ÉDITION REVUE ET AUGMENTÉE

1 vol. grand in-8 de xxxii-1856 pages avec 1213 gravures dans le texte.

---

**GÉOLOGIE**

PAR

**A. DE LAPPARENT**

Ancien ingénieur au corps des Mines

Professeur de Géologie et de Minéralogie à l'Institut catholique de Paris

DEUXIÈME ÉDITION REVUE ET AUGMENTÉE

1 vol. grand in-8 de xvi-1504 pages avec 666 gravures dans le texte.

---

**ZOOLOGIE**

PAR

**EDMOND PERRIER**

Professeur de Zoologie au Muséum d'histoire naturelle

Fascicule I<sup>er</sup> : Zoologie générale, 1890. 1 vol. gr. in-8 de 412 pages, avec 458 gravures dans le texte. 12 fr.

Fascicule II : Protozoaires et Phytozoaires.

Fascicule III : Arthropodes et Vers.

Fascicule IV : Mollusques et Tuniciers.

Fascicule V : Vertébrés.

} Pour paraître successivement.



TRAITÉ  
DE  
**BOTANIQUE**

PAR

**PH. VAN TIEGHEM**

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR AU MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE

DEUXIÈME ÉDITION REVUE ET AUGMENTÉE

AVEC 1215 GRAVURES DANS LE TEXTE

PARIS  
LIBRAIRIE F SAVY

77, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 77

1891

Tous droits réservés.





# TABLE DES MATIÈRES

---

BOTANIQUE GÉNÉRALE. BOTANIQUE SPÉCIALE.

1

## PREMIÈRE PARTIE

### BOTANIQUE GÉNÉRALE

---

#### INTRODUCTION

##### NOTIONS GÉNÉRALES DE MORPHOLOGIE ET DE PHYSIOLOGIE

Morphologie et Physiologie, 3. — Indépendance de la Morphologie et de la Physiologie, 3.

§ 1. Forme extérieure et travail externe.

4

Forme simple. Forme ramifiée : membres, 5. — Forme homogène. Forme différenciée, 5. — Différenciation primaire. Différenciations secondaires, 5. — Application. Les quatre groupes des plantes, 5. — Dénomination de ces quatre groupes, 6. — Divisions principales des Phanérogames, 7. — Division du travail externe, 8. — Critérium externe de perfection, 8.

§ 2. Forme intérieure ou structure et travail interne.

9

Structure continue, 9. — Éléments constitutifs du corps dans la structure continue, 10. — Suc, 11. — Mouvement du protoplasme, 12. — Le protoplasme est l'élément fondamental du corps, 13. — Structure cloisonnée ; cellules, 14. — États intermédiaires entre la structure continue et la structure cellulaire : articles, symplastes, 18. — Structure cellulaire associée. Structure cellulaire dissociée, 19. — Structure dissociée libre. Structure dissociée agrégée, 20. — Différenciation dans la structure continue, 20. — Différenciation dans la structure cellulaire, 21. — Division du travail interne, 22. — Critérium interne de perfection, 23. — Indépendance et valeur relative des deux critères, 24.

§ 3. Origine et développement du corps.

24

Origine et reproduction de la forme. Hérité, 24. — Origine et reproduction de la structure, 25. — Origine et reproduction monomère, 26. — Origine et reproduction dimère : œuf, sexualité, 26. — Distinction entre la plante et l'individu, 27. — Croissance, 27. — Dépérissement. Mort. Durée de la plante, 28.

§ 4. Développement de la race.

29

Définition de la race, 29. — Variations, 29.

§ 5. Plan d'exposition de la Botanique générale.

30

## LIVRE PREMIER

## MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE EXTERNES

## CHAPITRE PREMIER

## LE CORPS DE LA PLANTE

|   |    |
|---|----|
| SECTION I. — Morphologie générale du corps.   | 31 |
| § 1. Croissance .   | 32 |
| Accroissement. Vitesse de croissance, 32. — Diverses directions de croissance, 33. — Croissance terminale et intercalaire. Croissance illimitée et limitée, 34. — Age relatif des parties, 34. — Symétrie de croissance, 35. — Inégalité de croissance. Nutation. Torsion, 35. — Nutation révolutive ou circumnutation. Nutation dans un plan: hypostasie, épistasie, 36. — Périodicité de la croissance dans des conditions extérieures constantes, 40. — Périodicité de la croissance partielle, 40. — Périodicité de la capacité de croissance partielle, 42. — Périodicité de la croissance totale, 42.   |    |
| § 2. Ramification   | 43 |
| Divers degrés de ramification, 44. — Divers modes de ramification, 44. — Age relatif des membres de même ordre, 45. — Ramification multiple, 46. — Ramification normale, ramification adventive, 46. — Ramification exogène, ramification endogène, 46.   |    |
| § 3. Développements divers de la ramification normale.  | 47 |
| Développements divers de la ramification terminale, 47. — Développements divers de la ramification latérale, 48. — Coexistence de ces divers développements dans le corps ramifié de la même plante, 50. — Transformation artificielle de ces divers développements l'un dans l'autre, 50.  |    |
| § 4. Disposition des membres.   | 51 |
| Distance longitudinale des membres : entre-nœud, 51. — Distance transversale des membres : divergence, 52. — Divergence dans la disposition isolée, 53. — Divergence constante, 53. — Valeurs particulières de la divergence, 54. — Séries entre $1/2$ et $1/3$ , 54. — Autres séries, 55. — Variations de la divergence constante dans les diverses régions d'un corps ramifié, 56. — Divergence périodiquement variable, 56. — Divergence dans la disposition verticillée, 57. — Vraies et fausses superpositions, 57. — La disposition verticillée est soumise aux mêmes règles que la disposition isolée, 58. — Divergence de passage, 59. — Homodromie, antidromie, 59. — Divergence dans la ramification terminale, 59. — Mode de représentation de la disposition des membres, 59. — Projection verticale de la disposition sur un cylindre développé, 60. — Projection horizontale de la disposition. Diagramme, 61. — Construction spiralée, 61. — Spirales secondaires, 63. — Inclinaison des membres, 64. — Inclinaison dans la ramification terminale, 64. — Inclinaison dans la ramification latérale, 64. — Causes morphologiques qui déterminent la disposition des membres, 65. — Influence du mode de croissance au sommet, 65. — Influence des membres déjà formés sur ceux qui se forment, 66. — Causes qui altèrent les rapports primitifs de position et en déterminent de nouveaux, 66. — Les mêmes causes peuvent produire des dispositions différentes, et des causes différentes amener la même disposition, 67. |    |
| § 5. Accidents de la surface.   | 68 |
| Nature diverse des accidents de la surface, 68. — Poils, 69. — Émergences, 69. — Émergences pilifères, 69. — Cryptes, 70. — Cryptes pilifères, 70. — Stomates, 70. — Émergences et cryptes stomatiformes, 70. — Revêtement ciréux, 71. — Revêtement gras, 72.   |    |
| § 6. Altération de la formation d'un corps ramifié par soudure, condescence et avortement.  | 73 |
| Distinction entre soudure et condescence, 73. — Soudure, 73. — Condescence, 74. — Soudure et condescence réunies, 75. — Insertion vraie, insertion apparente, 75. — Avortement, 75.   |    |
| § 7. Association et dissociation.   | 76 |
| Divers genres d'association, 76. — Associations homogènes, 77. — Associations homogènes avec variations, 78. — Associations hétérogènes, 78. — Associations hétérogènes à bénéfice réciproque. Symbiose, 79. — Associations hétérogènes à bénéfice unilatéral. Parasitisme, 79. — Associations hétérogènes par proximité, 80. — Dissociation : marcotte, bouture, 81. — Dissociation et réassociation alternatives. Greffe de boutures, 81.   |    |

|   |     |
|---|-----|
| SECTION II. — <b>Physiologie générale du corps.</b>   | 82  |
| ARTICLE I. — Conditions d'exercice de la vie.   | 85  |
| Il faut que la plante soit donnée, 83. — Il faut que la plante soit donnée à un certain état, 85. — Les autres conditions sont des conditions de milieu, 84. — Les conditions de milieu se réduisent à deux: la radiation et l'aliment, 84.   |     |
| § 8. De la radiation.   | 85  |
| Analyse de la radiation solaire. Spectre, 85. — La radiation doit être considérée en elle-même, indépendamment de ses propriétés subjectives, 87. — Radiation des sources terrestres, 89. — Méthode pour faire agir sur la plante des radiations de réfrangibilité déterminée, 89. — Méthode pour faire agir sur la plante des radiations d'intensité constante et déterminée, 91. — Détermination de la réfrangibilité des radiations nécessaires à la vie, 92. — Détermination des températures nécessaires à la vie, 92. — Répartition de la radiation nécessaire à la vie, 94.  |     |
| § 9. De l'aliment.  | 95  |
| Définition de l'aliment et marche à suivre dans son étude, 95. — Recherche de la nature des éléments nutritifs, 95. — Méthode analytique, 95. — Résultats de la méthode analytique, 97. — Méthode synthétique, 98. — Choix de la plante, 99. — Exemple d'application de la méthode synthétique. Culture d'une moisissure commune, 100. — Application de la méthode synthétique aux plantes vertes, 102. — Éléments constitutifs de l'aliment complet, 104. — Divers modes de répartition de l'aliment, 104. — Répartition externe, 104. — Répartition interne, 104. — Répartition mixte, 105. — Changements amenés dans le mode de répartition de l'aliment complet, 107. — Forme assimilable des éléments externes, 107. — Forme assimilable des éléments du milieu interne, 108. — Quantité utile des divers composés assimilables qui composent l'aliment, 109. — Action des anesthésiques et des poisons, 110. — Résumé, 110.   |     |
| ARTICLE II. — Phénomènes protoplasmiques.   | 111 |
| § 10. Action de la pesanteur.   | 111 |
| Action de la pesanteur sur la croissance. Géauxisme et géotropisme, 111. — Directions diverses où s'égalise le géauxisme, 113. — Comment on égalise dans une direction quelconque l'action de la pesanteur, 114. — Action de la force centrifuge sur la croissance, 115. — L'action de la pesanteur sur la croissance est progressive et douée d'effet ultérieur. Induction géomécanique, 116. — Travail accompli par la pesanteur sur la croissance, 111. — Rôle du géotropisme, 117. — Action indirecte de la pesanteur. Équilibre de disposition des membres sur le tronc qui les porte, 118.  |     |
| § 11. Action de la radiation.   | 119 |
| 1. <i>Action de la radiation sur la croissance. Actinauxisme.</i>   | 120 |
| La radiation équilatérale retarde la croissance, 120. — Influence de la réfrangibilité des radiations sur l'actinauxisme, 120. — Influence de l'intensité des radiations sur l'actinauxisme, 121. — Influence de la nature de la plante ou de la partie de plante considérée, 122. — Utilité pour la plante de l'actinauxisme retardateur, 122. — Effet d'une radiation inéquilatérale. Actinotropisme, 122. — Influence de la réfrangibilité des radiations sur l'actinotropisme, 124. — Influence de l'intensité des radiations sur l'actinotropisme, 126. — Emploi des plantes comme photomètres différentiels, 128. — Influence de la nature spécifique de la plante sur l'actinotropisme, 128. — Utilité de l'actinotropisme pour la plante, 129. — Comment on égalise l'action d'une radiation inéquilatérale, 129. — L'action de la radiation sur la croissance est un phénomène progressif. Induction actinomécanique, 130. — Actinotropisme induit par une irradiation intermittente, 130. — Action simultanée de la pesanteur et de la radiation sur la croissance. Combinaison du géotropisme et de l'actinotropisme, 131. — Comment on égalise sur une plante à la fois l'action fléchissante de la pesanteur et celle de la radiation. Clinostat, 132. — Induction successive, géotropique et actinotropique, 133. — Isotropie et anisotropie. Orthotropie et plagiotropie, 133. |     |
| 2. <i>Action de la radiation sur la plante développée. Actinotactisme.</i>  | 134 |
| Effets de la radiation unilatérale sur les corps libres et mobiles, 135. — Action de la radiation unilatérale sur la distribution du protoplasme dans les cellules développées des corps fixes, 135. — Influence de la réfrangibilité des radiations sur les mouvements phototactiques, 138. — Influence de l'intensité des radiations actives sur les mouvements phototactiques, 158. — Influence exercée sur le phototactisme par la nature spécifique de la plante, ainsi que par la nature et l'âge de la partie de son corps que l'on considère, 140. — Utilité du phototactisme pour la plante, 140.  |     |
| § 12. Action des gaz. Respiration et transpiration.   | 142 |
| Diffusion et osmose des gaz, 142. — Absorption et émission physiques. Équilibre osmotique, 142. — La consommation règle l'absorption; la production règle l'émission, 143.  |     |

|   |     |
|---|-----|
| Respiration, 144. — Influence de la température, de la radiation, de l'état hygrométrique de l'air et de la pression partielle de l'oxygène sur l'intensité de la respiration, 146. — Influence de la nature de la plante, de l'âge et de la qualité de ses membres sur l'intensité de la respiration, 148. — Variation du rapport CO <sup>2</sup> /O avec la nature et l'âge de la plante, ainsi qu'avec la qualité et l'état de développement de ses membres, 149. — Émission de radiations pendant la respiration, 150.  |     |
| Transpiration, 152. — Influence de la température, de la radiation et de l'état hygrométrique de l'air sur la transpiration, 153. — Influence de la nature de la plante, de l'âge et de la qualité de ses membres sur l'intensité de la transpiration, 154. — Comparaison de la transpiration avec l'évaporation, 155. — Émission de liquide par transpiration ralentie. Exsudation, 155. — Action du liquide exsudé. Digestion, 156.   |     |
| § 13. Action de l'eau et des substances dissoutes. Absorption et excrétion. .   | 157 |
| Diffusion et osmose des liquides et des matières dissoutes, 154. — Mécanisme général de l'absorption de l'eau et des matières dissoutes, 158. — Conséquences de ce mécanisme, 161. — Lieu de l'absorption, 161. — Influence de la température sur l'absorption des liquides et des matières dissoutes, 161. — Nécessité de l'absorption de l'eau et des matières dissoutes, 162. — Excrétion de substances solubles, 162. — Utilité pour la plante de l'excrétion de l'eau et des substances solubles, 163.   |     |
| ARTICLE III. — Phénomènes photochlorophylliens.   | 164 |
| § 14. Production de la chlorophylle.  | 165 |
| Influence de la réfrangibilité des radiations sur la production de la chlorophylle, 165. — Influence de l'intensité de la radiation sur la production de la chlorophylle, 166. — Influence de la température sur la production de la chlorophylle, 167. — Influence de la nature de la plante sur la production de la chlorophylle, 167. — La production de la chlorophylle est un phénomène d'induction, 168. — Production de chlorophylle par une radiation intermittente, 168.   |     |
| § 15. Absorption des radiations par la chlorophylle.  | 169 |
| Spectre de la dissolution, 169. — Spectre des feuilles vivantes, 170.   |     |
| § 16. Décomposition de l'acide carbonique par la chlorophylle. Assimilation du carbone. .   | 173 |
| Décomposition de l'acide carbonique, 173. — Influence de la réfrangibilité des radiations sur l'intensité de la décomposition de l'acide carbonique, 174. — Influence de l'intensité des radiations actives sur la décomposition de l'acide carbonique, 177. — Influence de la pression externe de l'acide carbonique sur la décomposition de ce gaz par la chlorophylle, 178. — Influence de la température sur la décomposition de l'acide carbonique, 179. — Influence de la nature de la plante sur l'intensité de la décomposition de l'acide carbonique, 179. — La décomposition de l'acide carbonique n'est pas un phénomène d'induction, 179. — Rapport entre le volume de l'oxygène apparu et le volume de l'acide carbonique disparu, 180. — L'assimilation du carbone est localisée dans les chloroleucites, 182. — Balance du carbone gagné par l'assimilation et du carbone perdu par la respiration, 183. |     |
| § 17. Vaporisation de l'eau par la chlorophylle. Chlorovaporisation.  | 185 |
| Intensité de la chlorovaporisation, 185. — Influence de la réfrangibilité des radiations sur l'intensité de la chlorovaporisation, 186. — Influence de l'intensité de la radiation et de la température sur l'intensité de la chlorovaporisation, 187. — Influence de la nature et de l'âge de la plante sur l'intensité de la chlorovaporisation, 188. — Émission d'eau par suite de la cessation de la chlorovaporisation. Chlorosudation, 188. — Production de nectar, 189. — Résumé des fonctions photochlorophylliennes, 190.  |     |

## CHAPITRE II

### LA RACINE

|   |     |
|---|-----|
| SECTION I. — Morphologie de la racine. .  | 191 |
| § 1. Caractères généraux de la racine.  | 191 |
| Coiffe de la racine, 192. — Poils de la racine, 193. — Voile de la racine, 195. — État de la surface âgée, 195.   |     |
| § 2. Croissance de la racine.   | 196 |
| Allongement de la racine, 196. — Marche de l'allongement, 196. — Durée de l'allongement, 198. — Changement de forme produit par une modification de la croissance terminale, 198. — Épaississement de la racine, 199. — Concrescence des racines, 199. — Inégalité de croissance. Circumnutation de la racine, 199. |     |

|   |     |
|---|-----|
| § 3. Ramification de la racine.   | 200 |
| Ramification latérale de la racine, 200. — Disposition des radicelles, 201. — Ramification terminale de la racine, 202. — Ramification à la fois latérale et terminale, 202.  |     |
| § 4. Origine de la racine.  | 203 |
| Lieu d'origine normale. Racines terminales, racines latérales, 203. — Lieu d'origine accidentelle. Racines adventives; opérations de culture basées sur leur production: marcottes, boutures, 205. — Mode de formation endogène ou exogène, 206. — Racines latentes, 207.                                 |     |
| § 5. Différenciation secondaire de la racine  | 207 |
| Racines ordinaires, 207. — Racines-crampons, racines-épines, racines-vrilles, racines-flotteurs, 207. — Racines-tubercules, 208. — Racines à suçoirs des plantes parasites, 210.  |     |
| <b>SECTION II. — Physiologie de la racine.</b>  | 211 |
| § 6. Fixation. Action de la pesanteur, de la radiation, de l'humidité et de la pression sur la croissance de la racine.   | 211 |
| Action de la pesanteur. Géotropisme de la racine, 211. — Influence de la radiation. Phototropisme de la racine, 214. — Influence de la température. Thermotropisme de la racine, 215. — Influence de l'humidité. Hydrotropisme de la racine, 216. — Influence de la pression. Courbures de contact, 217.  |     |
| § 7. Action de la racine sur les gaz du sol. Respiration de la racine   | 218 |
| Respiration de la racine, 218. — Applications à la culture, 219. — Assimilation du carbone par la racine, 219.  |     |
| § 8. Action de la racine sur les substances dissoutes. Absorption.  | 220 |
| Absorption de l'eau et des matières dissoutes par la racine, 220. — Lieu de l'absorption. Poils absorbants, 220. — Mécanisme de l'absorption, 221. — Marche de l'absorption dans la région des poils, 222. — Applications à la culture, 222. — Y a-t-il émission de matières solubles par la racine, 224. |     |
| § 9. Action de la racine sur les solides. Digestion.  | 226 |
| Soudure des poils avec les particules solides, 226. — Action digestive de la racine, 226. Résumé des fonctions externes de la racine, 227.  |     |

## CHAPITRE III

### LA TIGE

|  |     |
|--|-----|
| <b>SECTION I. — Morphologie de la tige</b>   | 228 |
| § 1. Conformation générale de la tige  | 228 |
| Collet. Nœuds et entre-nœuds, 228. — Bourgeon terminal, 229. — État de la surface de la tige, 230. — Couleur et consistance de la tige, 231.   |     |
| § 2. Croissance de la tige.  | 231 |
| Allongement terminal de la tige, 231. — Allongement intercalaire de la tige, 232. — Marche de l'allongement intercalaire, 232. — Marche de l'allongement total de la tige, 235. — Capacité de croissance de la tige, 235. — Concrescence entre tiges, ou entre la tige et ses branches, 236. — Changement de forme par modification de la croissance terminale, 236. — Épaississement ultérieur de la tige, 237. — État de la surface de la tige âgée. Lenticelles; écorce crevassée, 238. — Inégalité de croissance de la tige et ses conséquences, 238. — Circummutation de la tige, 239. — Torsion de la tige, 240. |     |
| § 3. Ramification de la tige.  | 241 |
| Bourgeons axillaires, 241. — Développement relatif des tiges secondaires par rapport à la tige primaire, 241. — Branches des divers ordres, 242. — Sympode. Fausse dichotomie, 242. — Relations de nombre et de position des bourgeons et des feuilles, 242. — Bourgeons extra-axillaires, 243. — Disposition des branches sur la tige, 244. — Ordre de développement des branches, 245.   |     |
| § 4. Origine de la tige  | 245 |
| Tige normale, 245. — Bourgeons adventifs, tiges adventives, 246. — Tiges adventives sur un thalle, 246. — Tiges adventives sur une feuille, 247. — Tiges adventives sur une racine, 247. — Tiges adventives sur une tige, 249. — Opérations de culture fondées sur le développement des tiges adventives, 249. — Mode de formation de la tige, exogène ou endogène, 250. — Définition de la tige par rapport à la racine, 250.   |     |

|   |     |
|---|-----|
| § 5. Différenciation secondaire de la tige  | 251 |
| Différenciation avec le changement de milieu. Rhizomes, 251. — Différenciation dans chaque milieu en rapport avec des fonctions spéciales, 252. — Branches bilatérales, 252. — Rameaux courts, 252. — Rameaux foliacés, 252. — Rameaux-vrilles, 253. — Rameaux-épines, 253. — Rameaux-tubercules, 253. — Rameaux-reproducteurs, 254.  |     |
| § 6. Divers modes de végétation de la tige.   | 255 |
| Direction et situation diverses, 253. — Végétation des tiges dressées, 256. — Végétation des tiges volubiles, 256. — Sens de l'enroulement, 257. — L'enroulement est précédé d'une circumnutation et accompagné d'une torsion dans le même sens, 257. — Mécanisme de l'enroulement, 258. — Épaisseur maxima du support, 259. — La volubilité est indépendante de la radiation, 259. — Végétation des tiges grimpantes, 259. — Sensibilité des vrilles à la pression, 260. — Mécanisme de l'enroulement des vrilles, 260. — Vrilles adhésives, 262. — Végétation des tiges rampantes, 263. — Végétation des rhizomes, 264. — Végétation des tiges tuberculeuses, 265. — Végétation des tiges parasites, 266. — Durée de la tige, 266. — Dimension de la tige, 267. |     |
| SECTION II. — <b>Physiologie de la tige.</b>  | 267 |
| § 7. Direction de la tige. Action de la pesanteur, de la radiation et de l'humidité sur sa croissance.  | 208 |
| Influence de la pesanteur. Géotropisme de la tige, 268. — Influence de la radiation. Photauxisme de la tige, 270. — Photauxisme égal de la tige, 270. — Phototropisme positif de la tige, 272. — Phototropisme négatif de la tige, 274. — Action de la lumière sur les tiges bilatérales, 275. — Influence de la température. Thermotropisme de la tige, 275. — Influence de l'humidité. Hydrotropisme de la tige, 276. — Effet combiné de ces diverses causes, 276. — Pour un long espace de temps, l'allongement moyen de la tige, dans les circonstances naturelles, est plus grand le jour que la nuit, 277.  |     |
| § 8. Action de la tige sur les gaz.   | 278 |
| Respiration de la tige, 278. — Transpiration de la tige, 279. — Assimilation du carbone et chlorovaporisation de la tige, 279.  |     |
| § 9. Action de la tige sur les liquides, les matières dissoutes et les corps solides.   | 280 |
| Absorption des liquides et des matières dissoutes par la tige, 280. — Emission de liquides et de matières dissoutes par la tige, 280. — Action de la tige sur les corps solides, 280. — Résumé des fonctions externes de la tige. Fonction principale, fonctions accessoires, 281.  |     |

## CHAPITRE IV

### LA FEUILLE

|   |     |
|---|-----|
| SECTION I. — <b>Morphologie de la feuille.</b>  | 281 |
| § 1. Caractères généraux de la feuille.   | 282 |
| Parties constitutives de la feuille, 282. — Simplification de la feuille par avortement; phyllode, 273. — État de la surface de la feuille, 283. — Gaine, 284. — Pétiole, 284. — Limbe, 284. — Divers modes de nervation, 284. — Diverses manières d'être du parenchyme, 286. — Parenchyme discontinu, 287. — Couleur des feuilles, 288. — Durée, changement de coloration et chute des feuilles, 288.  |     |
| § 2. Ramification de la feuille.  | 289 |
| Ramification latérale du limbe, 289. — 1° Dans son plan, 289. — 2° Perpendiculairement à sa surface, 290. — Ramification latérale du pétiole, 290. — Stipules, 291. — Stipelles, 292. — Divers types de ramification latérale de la feuille, 294. — Ramification terminale de la feuille. Dichotomie foliaire, 294.   |     |
| § 3. Origine et croissance de la feuille.   | 295 |
| Origine de la feuille, 295. — Croissance terminale de la feuille, 295. — Croissance intercalaire de la feuille, 296. — Concréscence des feuilles entre elles, 298. — Concréscence de la feuille avec la tige qui la porte ou avec la branche née à son aisselle. Déplacement, 298. — Concréscence simultanée des branches axillaires avec la tige et avec les feuilles. Cladode, 299. — Arrêt de croissance, avortement des feuilles, 300. — Inégalité de croissance des feuilles. Hyponastie et épinastie. Circumnutation. Torsion, 300. |     |
| § 4. Mouvements périodiques spontanés des feuilles développées.   | 301 |
| Nature de ces mouvements, 301. — Mécanisme des mouvements spontanés, 303.   |     |



|   |     |
|---|-----|
| § 5. Disposition des feuilles sur la tige..   | 304 |
| Distance longitudinale des feuilles, 304. — Distance transversale des feuilles. Divergence. 1° Feuilles isolées, 305. — 2° Feuilles verticillées, 306. — Variation de la disposition des feuilles dans la même plante, 307. — Modes de représentation de la disposition des feuilles, 307. — Causes qui déterminent la disposition des feuilles et utilité de cette disposition, 308. — Différence entre la disposition des feuilles et celle des branches, 309. — Préfoliation, 309. |     |
| § 6. Différenciation secondaire des feuilles..  | 310 |
| Différenciation en rapport avec le changement de milieu, 310. — Différenciation dans le même milieu, 311. — Feuilles proprement dites, 311. — Feuilles protectrices. Écailles, 311. — Feuilles nourricières. Bulbes et bulbilles, 312. — Feuilles-épines, 314. — Feuilles-vrilles, 314. — Feuilles à acidies, 315. — Feuilles reproductrices, 316.  |     |
| SECTION II. — <b>Physiologie de la feuille.</b>   | 316 |
| § 7. Direction de la feuille. Action de la pesanteur et de la radiation sur sa croissance.  | 317 |
| Géotropisme de la feuille, 317. — Phototropisme de la feuille, 318. — Effet combiné de l'épinastie, du géotropisme et du phototropisme. Direction résultante et fixe des feuilles, 320.   |     |
| § 8. Action motrice de la radiation sur les feuilles développées. Veille et sommeil.  | 321 |
| Nature des mouvements de veille et de sommeil, 321. — Sommeil des feuilles ordinaires, 322. — Sommeil des cotylédons, 323. — Forme du mouvement, 324. — Utilité de ces mouvements pour la plante, 324. — Mécanisme des mouvements de veille et de sommeil, 324. — Mouvements continuels de la <i>Sensitive</i> soumise à l'alternance du jour et de la nuit, 326.   |     |
| § 9. Action motrice d'une irritation mécanique sur les feuilles développées.  | 327 |
| Caractères généraux de ces mouvements provoqués, 327. — Mouvements des feuilles de la <i>Dionée</i> et du <i>Rosolis</i> , 328. — Nature et mécanisme du mouvement provoqué des feuilles de la <i>Sensitive</i> , 329. — Résumé des divers mouvements des feuilles, 331.  |     |
| § 10. Action de la feuille sur les gaz..  | 331 |
| Respiration de la feuille, 332. — Transpiration de la feuille, 333. — Assimilation du carbone par la feuille, 334. — Chlorovaporisation de la feuille, 335.   |     |
| § 11. Action de la feuille sur les liquides, les matières dissoutes et les corps solides.   | 337 |
| Absorption de l'eau et des substances dissoutes par la feuille, 337. — Chlorosudation de la feuille. Nectar des feuilles, 337. — Excrétion de la feuille, 339. — Résumé des fonctions externes de la feuille. Fonctions principales, fonctions accessoires, 339.  |     |

## CHAPITRE V

## LA FLEUR

|   |     |
|---|-----|
| SECTION I. — <b>Morphologie de la fleur</b>   | 341 |
| § 1. Disposition des fleurs. Inflorescence..  | 342 |
| Divers modes d'inflorescence, 342. — Inflorescence solitaire, 343. — Inflorescence groupée, 344. — Groupes simples, 344. — Groupes composés, 345. — Ordre de développement des fleurs dans chaque groupe, 348. — Bractées, 348. — Spathe. Involucre, 348. — Cupule, 350. — Avortement des bractées dans les groupes floraux, 350. — Concrescence des bractées entre elles, 351. — Concrescence du pédicelle avec la tige et avec la feuille mère. Déplacement de la fleur, 351.   |     |
| § 2. Conformation générale de la fleur  | 352 |
| Disposition des feuilles florales sur le réceptacle, 352. — Parties constitutives d'une fleur verticillée complète, 353. — Calice, 353. — Corolle, 353. — Androcée, 353. — Pistil, 354. — Fleurs verticillées plus simples, 356. — Fleurs verticillées plus compliquées, 357. — Relations de nombre des verticilles, 358. — Relations de position et ordre de développement des verticilles, 358. — Fleurs cycliques, 358. — Fleur à disposition mixte, 359. — Orientation de la fleur et de ses diverses parties, 360. |     |
| § 3. Le calice.   | 360 |
| Forme des sépales, 360. — Origine et croissance des sépales, 361. — Ramification des sépales. Calicule, 362. — Préfloraison du calice, 362. — Épanouissement du calice. Nutation et mouvements spontanés des sépales, 363. — Avortement et absence des sépales, 364.  |     |

|  |     |
|--|-----|
| § 4. La corolle .  | 364 |
| Forme des pétales, 364. — Origine et croissance des pétales, 366. — Concréscence de la corolle et du calice, 369. — Ramification des pétales. Couronne, 370. — Préfloraison de la corolle, 370. — Épanouissement de la corolle. Nutation et mouvements spontanés des pétales, 371. — Avortement des pétales, 371. — Absence des pétales, 372.  |     |
| § 5. L'androcée.   | 372 |
| Forme des étamines, 372. — Filet, 372. — Connectif, 373. — Sacs polliniques, 374. — Déhiscence des sacs polliniques, 374. — Pollen, 376. — Pollen cloisonné, 378. — Pollen composé, 378. — Germination et développement du grain de pollen. Tube pollinique, 379. — Origine et croissance des étamines, 379. — Adhérence des étamines, 380. — Concréscence de l'androcée avec la corolle et avec le calice, 381. — Ramification des étamines, 382. — 1° Étamines appendiculées, 383. — 2° Étamines composées, 385. — Préfloraison de l'androcée, 386. — Épanouissement de l'androcée. Nutation et mouvements spontanés des étamines, 386. — Avortement des étamines. Staminodes, 386. — Absence de l'androcée, 388.  |     |
| § 6. Le pistil.  | 388 |
| Forme des carpelles, 388. — Ovaire, 388. — Style, 392. — Stigmate, 392. — Origine et croissance des carpelles, 392. — Divers degrés de concréscence des carpelles, 393. — Concréscence entre carpelles ouverts, 394. — Concréscence entre carpelles fermés, 396. — Adhérence et soudure des carpelles, 398. — Ramification du carpelle, 399. — 1° Carpelles appendiculés, 399; — 2° Carpelles composés, 399. — Concréscence du pistil avec l'androcée, la corolle et le calice, 400. — Concréscence du pistil avec le pédicelle prolongé, 403. — Avortement des carpelles, 404. — Absence du pistil, 404. — Ovules, 404. — Formes diverses de l'ovule, 405. — Ovules plus simples, 406. — Ovules plus compliqués, 406. — Origine et croissance de l'ovule, 407. — Ordre de développement des ovules sur le placenta, 478. — Concréscence du nucelle avec le tégument, 409. — Concréscence de l'ovule avec l'ovaire, 409. — Structure sommaire du nucelle, 409. — Avortement des ovules, 411. — Plantes dépourvues d'ovules, 411. |     |
| § 7. Nectaires floraux..   | 412 |
| Nectaires dépendant des feuilles florales, 412. — Nectaires dépendant du réceptacle floral. Disque, 413.   |     |
| § 8. Symétrie et plan de la fleur..  | 414 |
| Symétrie de la fleur, 414. — Plan de la fleur, 415. — Diagrammes floraux, 415. — Diagramme empirique et diagramme théorique, 417. — Diagramme type, 417. — Formules florales, 417.   |     |
| § 9. Polymorphisme de la fleur.  | 419 |
| Polymorphisme des fleurs sur la même plante. 1° Fleurs unisexuées, 419. — 2° Fleurs cléistogames, 419. — 3° Forme diverse des fleurs dans la même inflorescence, 420. — Polymorphisme des fleurs sur des plantes différentes de même espèce. 1° Plantes unisexuées et polygames, 421. — 2° Plantes hétérostylées, 421.   |     |
| § 10. Anomalies de la fleur..  | 424 |
| Anomalies de l'inflorescence. Inflorescences doubles, 424. — Anomalies de la fleur. Fleurs doubles, fleurs vertes, 425. — Métamorphose progressive, 425. — Métamorphose régressive, 426.   |     |
| <b>SECTION II. — Physiologie de la fleur..</b>   | 428 |
| § 11. Fonctions générales de la fleur.   | 429 |
| Géotropisme de la fleur, 429. — La formation des fleurs est indépendante de la radiation, 429. — Phototropisme de la fleur, 430. — Mouvements provoqués par la lumière et la chaleur dans les fleurs épanouies, 431. — Respiration de la fleur et dégagement de chaleur, 432. — Mouvements provoqués dans les fleurs par un choc ou un ébranlement, 434. — Transpiration de la fleur, 435. — Assimilation du carbone et chloro-vaporisation par la fleur, 435. — Exsudation de la fleur, 436. — Nectar des fleurs, 436. — Liquide stigmatique, 438.  |     |
| § 12. Fonction spéciale de la fleur. Formation des œufs  | 438 |
| Rôle des diverses feuilles florales, 438. — Action du pollen sur les ovules dans les Angiospermes, 438. — 1° Transport du pollen sur le stigmate. Pollinisation, 439. — Rôle des insectes dans la pollinisation, 440. — Pollinisation par les insectes dans les fleurs dichogames, 441. — Pollinisation par les insectes dans les fleurs isogames hétérostylées, 442. — Pollinisation par les insectes dans les fleurs isogames homostylées, 443. — La pollinisation n'est pas le résultat nécessaire de la visite des insectes, 446. — Résumé, 446. — Pollinisation artificielle, 446. — Absence de pollinisation, 447. — Germination du pollen sur le stigmate, 447. — 3° Développement du tube pollinique depuis le stigmate jusqu'au sac embryonnaire, 448. — 4° Fécondation, 450. — Action  |     |

du pollen sur les ovules chez les Gymnospermes, 451. — Caractères généraux de la formation de l'œuf chez les Phanérogames, 453. — Conséquences de la formation de l'œuf, 453.

## LIVRE II

## MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE INTERNES

## CHAPITRE PREMIER

## LA CELLULE, LES TISSUS ET LES APPAREILS

## SECTION I. — Morphologie de la cellule, des tissus et des appareils. 455

ARTICLE 1<sup>er</sup>. Morphologie de la cellule. 455

## § 1. Le protoplasme et ses dérivés inclus. 455

Le protoplasme fondamental, 456. — Consistance du protoplasme. Couche membraneuse, 457. — Perméabilité du protoplasme, 458. — Mouvements du protoplasme, 459. — 1<sup>o</sup> Mouvement à la fois interne et externe, 460. — 2<sup>o</sup> Mouvement seulement extérieur, 463. — 3<sup>o</sup> Mouvement seulement intérieur, 465. — Composition chimique et réactions du protoplasme, 467. — Croissance du protoplasme, 468. — Formes diverses du corps protoplasmique, 469. — Division du protoplasme, 470. — Réunion de plusieurs protoplasmes en un seul, 470. — Les albuminoïdes cristallisés du protoplasme, 472. — Caractères généraux des albuminoïdes cristallisés, 472. — Exemples de cristalloïdes protéiques libres dans le protoplasme, 473. — Les pigments du protoplasme, 473. — Les hydrates de carbone du protoplasme, 474. — Les corps gras du protoplasme, 474. — Propriétés physiques des corps gras, 475. — Composition et propriétés chimiques des corps gras, 476. — Fonction diverse des matières grasses : élimination, réserve, 476. — Nature et proportion des principales substances grasses végétales, 477. — Les essences et résines du protoplasme. Constitution générale de ces corps, 479. — Propriétés physiques des essences, 479. — Composition et propriétés chimiques des essences, 480. — Propriétés des résines, 480. — Caoutchouc, 481. — Rôle physiologique des carbures d'hydrogène et de leurs dérivés, 481. — Les corps minéraux du protoplasme, 481.

## § 2. Le noyau et ses dérivés inclus 482

Forme, dimension et position du noyau dans la cellule, 482. — Structure du noyau, 483. — Mouvements propres du noyau, 484. — Composition et propriétés chimiques du noyau, 484. — Bipartition du noyau, 485. — Cas où la bipartition du noyau n'est pas suivie du cloisonnement de la cellule, 489. — Fragmentation du noyau, 491. — Fusion de plusieurs noyaux en un seul, 492. — Origine et fin du noyau, 492. — Rôle du noyau, 493. — Substances diverses incluses dans le noyau, 493.

## § 3. Les leucites et leurs dérivés inclus 494

Caractères généraux des leucites, 494. — Leucites diversement colorés ou chloroleucites, 495. — Leucites verts ou chloroleucites, 497. — Forme diverse des chloroleucites, 497. — Composition des chloroleucites, 498. — Composition chimique et propriétés de la chlorophylle, 499. — Croissance et division des chloroleucites, 501. — Position et déplacement des chloroleucites dans la cellule, 502. — Dissolution et altération temporaire ou permanente des chloroleucites, 502. — Pigments surnuméraires contenus dans les chloroleucites de certaines Algues, 503. — Grande diffusion de la chlorophylle. Plantes sans chlorophylle, 505. — Autres substances produites et incluses dans les leucites : amidon, huile, cristalloïdes protéiques et pyrénoloïdes, 504. — Diffusion des grains d'amidon, 505. — Forme et dimension des grains d'amidon ; grains simples et composés, 506. — Structure et propriétés physiques des grains d'amidon, 506. — Les grains d'amidon sont des groupes de cristalloïdes, 508. — Naissance des grains d'amidon, 509. — 1<sup>o</sup> Formation des grains d'amidon dans les leucites incolores, 509. — 2<sup>o</sup> Formation des grains d'amidon dans les chloroleucites, 510. — Croissance des grains d'amidon, 512. — Composition et propriétés chimiques des grains d'amidon, 514. — Transformation progressive de l'amidon sous l'influence des acides étendus, 515. — Dissolution et transformation des grains d'amidon dans la cellule vivante, 516.

## § 4. Les hydroleucites et leurs dérivés inclus. Suc cellulaire. 518

Caractères généraux des hydroleucites, 518. — Changements de volume des hydroleucites, 520. — Hydroleucites pulsatiles, 520. — Rôle des hydroleucites, 521. — Hydroleucites albuminifères, 521. — Hydroleucites albuminifères des graines. Grains d'aleurone,

|  |     |
|--|-----|
| 523. — Propriétés physiques des grains d'aleurone, 525. — Extraction des grains d'aleurone, 524. — Structure et composition chimique des grains d'aleurone, 524. — 1° Grains sans enclaves, 524. — 2° Grains avec enclaves : globoides, cristalloïdes, cristaux, 525. — Globoides des grains d'aleurone, 526. — Cristallobides protéiques des grains d'aleurone, 527. — Cristallobides protéiques artificiels, 528. — Mode d'observation des grains d'aleurone, 528. — Hydroleucites oxalifères. Cristaux d'oxalate de chaux, 528. — Hydroleucites à cristaux de sulfate de chaux, 530. — Hydroleucites produisant des substances qui demeurent dissoutes dans le suc cellulaire, 530. — Diastases, 530. — Peptones, 532. — Amides, 532. — Asparagine, 532. — Glutamine. Tyrosine. Leucine, 534. — Alcalis organiques, 534. — Matières colorantes, 535. — Inuline, 535. — Dextrines, 536. — Gommés, 537. — Principes sucrés, 537. — Glucoses, 538. — Saccharoses, 539. — Mannites, 540. — Glucosides, 540. — Tannins, 541. — Acides organiques, 542. — Seis minéraux, 543. |     |
| § 5. La membrane et ses dérivés inclus.  | 543 |
| Croissance de la membrane en surface. Forme de la cellule, 544. — Croissance de la membrane en épaisseur. Sculpture, 545. — Épaississement centripète, 546. — Épaississement centrifuge, 553. — Épaississement mixte, 554. — Épaississement transitoire faisant fonction de réserve, 554. — Épaississement local amenant le cloisonnement centripète de la cellule, 555. — Cloisonnement simultané ou centrifuge, 555. — Structure et propriétés physiques de la membrane, 556. — Composition et propriétés chimiques de la membrane, 558. — Mécanisme de la croissance de la membrane, 560. Dérivés inclus dans la membrane, 562. — Cutinisation et subérisation, 562. — Gélification, 563. — Liquéfaction, 563. — Lignification, 565. — Cérification, 566. — Minéralisation, 567. — Coloration, 569. — Résumé, 570.  |     |
| § 6. Formation des cellules.   | 571 |
| Caractère général de la formation des cellules et ses divers modes, 571. — Rénovation, 571. — 1° Rénovation totale, 571. — 2° Rénovation partielle, 574. — Conjugaison, 574. — 1° Conjugaison égale, 574. — 2° Conjugaison différenciée, 577. — Division, 578. — 1° Division totale, 578. — 2° Division partielle, 584. — Résumé, 583.   |     |
| ARTICLE 2. Morphologie des tissus.   | 586 |
| § 7. Caractères généraux des tissus.   | 586 |
| Origine des tissus, 586. — Formation des espaces intercellulaires, 588. — Origine des tissus de cloisonnement. Méristème, 590. — Formation du méristème par une cellule mère unique, 591. — Formation du méristème par un groupe de cellules mères, 595. — Tissus secondaires et méristème secondaire, 596. — Classification des tissus, 596.  |     |
| § 8. Le tissu subéreux.  | 597 |
| Tissu eutineux, 597. — Poils cutineux, 600. — Forme des poils, 600. — 1° Poils unicellulaires, 601. — 2° Poils unisériés, 602. — 3° Poils massifs, 602. — Structure des poils, 604. — Tissu subéreux proprement dit, 605. — Tissu plissé, 605.   |     |
| § 9. Les parenchymes à membranes épaisses.   | 606 |
| Collenchyme, 606. — Parenchyme scléreux, 607. — Tissu gélatineux, 608.   |     |
| § 10. Les parenchymes à membranes minces.  | 609 |
| Parenchyme chlorophyllien, 609. — Tissu stomatique, 609. — Forme, grandeur et disposition des stomates, 609. — Cellules annexes des stomates, 611. — Structure des stomates, 612. — Formation des stomates, 613. — Stomates aérifères, 617. — Ouverture et fermeture des stomates aérifères, 617. — Stomates aquifères, 617. — Parenchyme amylacé; parenchyme oléagineux, 618. — Parenchyme aquifère, 618. — Tissu absorbant, 618.   |     |
| § 11. Le tissu sécréteur.  | 618 |
| Tissu sécréteur formé de cellules solitaires, 619. — Tissu sécréteur formé d'articles rameux, 620. — Tissu sécréteur formé de files de cellules, 621. — Tissu sécréteur formé d'un réseau de cellules, 623. — Tissu sécréteur formé d'une assise de cellules. Canaux sécréteurs, poches sécrétrices, 625. — Tissu sécréteur formé d'un massif de cellules, 628. — Substitution et équivalence des diverses formes du tissu sécréteur, 629.   |     |
| § 12. Le sclérenchyme.   | 629 |
| Sclérenchyme à éléments courts, 629. — Sclérenchyme à éléments longs : fibres, 630.  |     |
| § 13. Le tissu criblé.   | 632 |
| Forme et disposition des cellules criblées, 632. — Structure des cribles, 633. — Contenu des cellules criblées, 635. — Tubes criblés des Gymnospermes et des Cryptogames vasculaires, 636. — Formation du tissu criblé, 636. — Rôle du tissu criblé, 637.  |     |

|  |     |
|--|-----|
| § 14. Le tissu vasculaire.   | 637 |
| Caractères généraux du tissu vasculaire. Vaisseaux, 637. — Deux sortes de vaisseaux : fermés et ouverts, 638. — Vaisseaux fermés, 638. — Vaisseaux ouverts, 639. — Rôle du tissu vasculaire, 640. — Introduction des produits de sécrétion dans les vaisseaux, 641. — Obstruction tardive des vaisseaux par le parenchyme voisin. Thyllés, 641.                              |     |
| § 15. Les espaces intercellulaires aërifères..   | 642 |
| Espaces aërifères formés par dissociation, 642. — Diaphragmes, 643. — Poils internes, 644. — Espaces intercellulaires formés par destruction, 645.   |     |
| ARTICLE 3. Morphologie des appareils..   | 646 |
| § 16 Les appareils mécaniques.   | 647 |
| Appareil tégumentaire ou protecteur, 647. — Appareil conducteur. Faisceaux libériens, faisceaux ligneux, faisceaux libéroligneux, 649. — Appareil de soutien ou stéréome, 651. — Appareil conjonctif, 653.   |     |
| § 17. Les appareils chimiques.   | 654 |
| Appareil assimilateur, 654. — Appareil de réserve, 654. — Appareil sécréteur, 654. — Appareil absorbant, 654. — Appareil aërifère, 654.  |     |
| SECTION II. — <b>Physiologie de la cellule, des tissus et des appareils</b>  | 655 |
| ARTICLE 1 <sup>er</sup> . Physiologie de la cellule..  | 655 |
| § 18. Phénomènes externes de la cellule.   | 655 |
| Résumé des notions acquises, 655. — Influence de la température sur les mouvements du protoplasme, 656. — Effet des températures très basses et très élevées sur le protoplasme, 657. — Gel et dégel de la cellule, 658. — Influence de quelques autres agents extérieurs sur le protoplasme, 660.   |     |
| § 19. Phénomènes physiques internes de la cellule.   | 660 |
| Turgescence de la cellule, 660. — Causes qui modifient la turgescence. Plasmolyse, 662. — Intensité de la turgescence, 662. — Influence de la turgescence de la cellule sur sa croissance, 663. — Cellules artificielles, 663.   |     |
| 20. Phénomènes chimiques internes de la cellule.   | 665 |
| Assimilation et désassimilation, 665. — Entre l'assimilation et la croissance, il y a la mise en réserve, 666. — Assimilation simultanée du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène : son premier produit, 667. — Assimilation de l'azote, 667. — Mode d'emploi des matériaux de réserve. Digestion intracellulaire, 668. — Substances plastiques et produits éliminés, 669. |     |
| ARTICLE 2. Physiologie des tissus et des appareils.  | 669 |
| § 21. Tension des tissus et des appareils.   | 670 |
| Tension des divers tissus due à la turgescence des cellules, 670. — Tension des divers tissus due à l'imbibition des membranes cellulaires, 671. — Tension relative des diverses couches d'un même tissu, 671. — Tension des appareils, 672.   |     |

## CHAPITRE II

## LA RACINE

|  |     |
|--|-----|
| SECTION I. — <b>Structure de la racine.</b>  | 673 |
| § 1. Structure primaire de la racine..   | 673 |
| Écorce de la racine, 674. — Cylindre central de la racine, 674. — Appareils constitutifs et symétrie de structure de la racine, 676. — Principales modifications de l'écorce de la racine : 1° Dans l'assise pilifère, 677. — 2° Dans l'assise subéreuse, 678. — 3° Dans la zone corticale externe, 679. — 4° Dans la zone corticale interne, 679. — 5° Dans l'endoderme, 681. — Principales modifications du cylindre central de la racine : 1° Dans le péricycle, 681. — 2° Dans le nombre des faisceaux ligneux et libériens, 682. — 3° Dans la structure des faisceaux ligneux, 683. — 4° Dans la structure des faisceaux libériens, 684. — 5° Dans la moelle et les rayons médullaires, 685. — Disposition du sclérenchyme dans la structure primaire. Constitution du stéréome de la racine, 687. — Disposition de l'appareil sécréteur dans la structure primaire de la racine, 687. — Structure des racines tuberculeuses normales, 689. — Anomalies de structure de la racine, 689. |     |
| § 2. Origine de la structure primaire de la racine.  | 690 |
| Formation de la racine par une cellule mère unique, 690. — Formation de la racine par un groupe de cellules mères, 694. — Exceptions offertes par quelques Monocotylé-   |     |

donés aquatiques, 696. — Enchevêtrement des trois sortes d'initiales, 698. — Épiderme et coiffe de la racine, 698.

§ 3. Origine, insertion, croissance interne et sortie des radicelles. 700

Origine, formation et insertion des radicelles chez les Cryptogames vasculaires, 700. — Origine et formation des radicelles chez les Phanérogames, 702. — Disposition des radicelles chez les Phanérogames, 706. — Radicelles doubles, 707. — Croissance interne et sortie des radicelles, 709. — Valeur morphologique diverse de la coiffe, 712. — Ramification de la racine des Lycopodées, 712. — Origine des bourgeons radicaux, 713.

§ 4. Structure secondaire de la racine. 714

Mécanisme général de la formation des deux anneaux de méristème secondaire, 715. — Différenciation du méristème secondaire externe. Périderme : liège et phelloderme, 716. — Lenticelles, 718. — Lieu de formation de l'assise génératrice du périderme, 718. — Différenciation du méristème secondaire interne. Liber et bois secondaires ; rayons secondaires, 719. — État de la structure secondaire de la racine à la fin de la première année, 723. — Développement de la structure secondaire de la racine pendant les années suivantes. Couches annuelles du bois, 724. — Modifications de la structure secondaire de la racine, 725. — Disposition des divers appareils dans la structure secondaire. Symétrie de cette structure, 726. — Tissus tertiaires de la racine, 727. — Péridermes tertiaires. Formation du rhytidome, 727. — Faisceaux libéroligneux tertiaires dans le phelloderme, 728. — Liber et bois tertiaires dans le bois secondaire, 729.

SECTION II. — **Physiologie interne de la racine.** 729

§ 5. Tension et fonctions internes de la racine. 729

Tension de la racine, 729. — Fonctions internes principales de la racine, 730. — Transport vers la tige du liquide absorbé par la racine, 731. — Transport vers le sommet de la racine des substances plastiques venues de la tige, 734. — Résumé des fonctions de transport, 734. — Fonctions internes accessoires de la racine, 735.

## CHAPITRE III

### LA TIGE

SECTION I. — **Structure de la tige.** 737

§ 1. Structure primaire de la tige. 737

Épiderme de la tige, 737. — Écorce de la tige, 737. — Cylindre central de la tige, 738. — Appareils constitutifs et symétrie de structure de la tige, 738. — Distinction de la tige et de la racine, 739. — Course longitudinale des faisceaux à la périphérie du cylindre central, 740. — Quelques exemples pour l'étude de la course des faisceaux, 742. — 1° Trace foliaire unifasciculée, 742. — 2° Trace foliaire plurifasciculée, 746. — 3° Pas de traces foliaires, 748. — Principales modifications de l'épiderme de la tige, 748. — Principales modifications de l'écorce de la tige, 749 : 1° Lacunes de l'écorce, 749. — 2° Stéréome cortical, 750. — 3° Faisceaux libéroligneux corticaux, 751. — 4° Endoderme, 752. — Principales modifications du cylindre central de la tige, 752. — 1° Modifications du péricycle, 753. — 2° Modifications des rayons médullaires et de la moelle, 753. — 3° Modifications des faisceaux libéroligneux : — *a.* Variations dans le nombre des faisceaux, 756 ; — *b.* Variations dans la disposition et la course des faisceaux, 756 ; — *c.* Variations dans la structure des faisceaux, 759 ; — *d.* Variations dans la structure du bois des faisceaux, 760 ; — *e.* Variations dans la structure du liber des faisceaux, 762. — Tiges à bois centripète ou périxyles, 763. — Tiges astéliques, 764. — Tiges polystéliques, 765. — Retour de la structure polystélique ou astélique au type monostélique, 767. — Disposition du stéréome dans la structure primaire de la tige, 768. — Disposition de l'appareil sécréteur dans la structure primaire de la tige, 768. — Structure de la tige des Mousses, 770. — Influence des conditions de milieu sur la structure de la tige, 770.

§ 2. Origine de la structure primaire de la tige. 772

Formation de la tige par une cellule mère unique, 772. — Formation de la tige par un groupe de cellules mères, 775. — Marche de la différenciation dans les faisceaux libéroligneux, 777.

§ 3. Origine et mode d'insertion des branches de divers ordres. 778

Origine des branches, 778. — Insertion des branches, 779.

§ 4. Origine et mode d'insertion des racines sur la tige. 780

Mode d'insertion de la racine terminale sur la tige. Passage de la racine à la tige. Collet, 780. — Origine et formation des racines latérales, 783. — 1° Chez les Cryptogames vasculaires, 783. — 2° Chez les Phanérogames, 785. — Disposition et insertion des

racines latérales, 786. — Croissance interne et sortie des racines latérales, 787. — Origine des racines latérales tardives, 789. — Origine des racines latérales gemmaires, 790. — Origine des bourgeons hypocotylés, 791.

§ 5. Structure secondaire de la tige. 792

Mécanisme général de la formation des deux anneaux de méristème secondaire, 792. — Péricycle de la tige : liège et phelloderme, 795. — Lenticelles, 797. — Liber et bois secondaires de la tige ; rayons secondaires, 799. — État de la structure secondaire à la fin de la première année, 803. — Développement de la structure secondaire pendant les années suivantes, 805. — Disposition des divers appareils dans la structure secondaire. Symétrie de cette structure, 806. — Modifications dans l'assise génératrice libéroligneuse, 809. — Modifications dans le liber secondaire, 810. — Modifications dans le bois secondaire, 813. → Forme et épaisseur des couches annuelles du bois, 813. — Structure de la couche annuelle du bois, 814. — Distinction des couches annuelles du bois, 819. — Aubier et cœur du bois, 819. — Comparaison des tissus secondaires de la tige avec ceux de la racine, 820. — Tissus tertiaires de la tige, 820. — Péricycles tertiaires, 821. — Liber et bois tertiaires, 821. — Anomalies dans la structure secondaire et tertiaire de la tige, 822 : — 1° Fonctionnement inégal de l'assise génératrice libéroligneuse, 822. — 2° Fractionnement de l'assise génératrice libéroligneuse avec réunion à travers le péricycle, 823 ; — 3° Fractionnement de l'assise génératrice libéroligneuse avec réunion à travers la moelle, 824. — 4° Épaississement des faisceaux libéroligneux de l'écorce, 824. — 5° Formation d'assises génératrices libéroligneuses surnuméraires, 824. — *a.* L'assise génératrice surnuméraire se forme dans l'écorce, 825. — *b.* L'assise génératrice surnuméraire se forme dans le péricycle, 825. — *c.* L'assise génératrice surnuméraire se forme dans la moelle, 826. — *d.* L'assise génératrice surnuméraire se forme dans le phelloderme, 827. — *e.* L'assise génératrice surnuméraire se forme dans le liber secondaire, 828. — *f.* L'assise génératrice surnuméraire se forme dans le bois secondaire, 829. — Coexistence de plusieurs de ces anomalies dans la même tige, 829. — Relation de ces anomalies avec le mode de végétation, 830.

SECTION II. — **Physiologie interne de la tige.** 831

§ 6. Tension et fonctions internes de la tige. 831

Tension de la tige, 831. — Tension longitudinale de la tige, 831. — Tension transversale de la tige, 832. — Périodicité diurne des tensions longitudinale et transversale de la tige, 832. — Périodicité annuelle de la tension transversale due aux tissus secondaires. Son influence sur la formation du bois, 833. — Fonctions internes principales de la tige, 834. — Emmagasinement des réserves, 834. — Support des feuilles, 834. — Transport vers les feuilles du liquide apporté par les racines, 835. — Transport du liquide ramené dans la tige par les feuilles, 837. — Sécrétion, 837.

## CHAPITRE IV

### LA FEUILLE

SECTION I. — **Structure de la feuille.** 838

§ 1. Structure primaire de la feuille. 838

Structure générale de la feuille et comparaison avec la tige, 838. — Structure du pétiole, 838. — Structure du limbe, 845. — 1° Structure de l'épiderme du limbe, 845 ; — 2° Structure du parenchyme du limbe, 846 : — *a.* Parenchyme homogène, 846 ; — *b.* Parenchyme hétérogène, 848. — Couche sous-épidermique de parenchyme aqueux, 849. — Structure des nervures du limbe et de leurs terminaisons, 850. — Stéréome de la feuille, 856. — Appareil sécréteur de la feuille, 857. — Structure de la feuille des Mousses, 858.

§ 2. Origine de la structure primaire de la feuille 859

Croissance terminale de la feuille, 859. — Croissance intercalaire de la feuille. Ordre d'apparition des premiers vaisseaux, 860.

§ 3. Origine et mode d'insertion des feuilles sur la tige. 860

Origine de la feuille, 860. — Insertion de la feuille sur la tige, 861.

§ 4. Origine et mode d'insertion des racines et des tiges adventives sur la feuille. 863

Origine et mode d'insertion des racines sur la feuille, 863. — Origine et mode d'insertion des tiges sur la feuille, 864.

§ 5. Structure secondaire de la feuille. 864

Liège de la feuille, 865. — Liber et bois secondaires de la feuille, 865. — Mécanisme de la chute des feuilles, 865.

|  |            |
|--|------------|
| <b>SECTION II. — Physiologie interne de la feuille.</b>  | <b>867</b> |
| § 6. Tension et fonctions internes de la feuille..   | 867        |
| Tension de la feuille, 867. — Fonctions internes de la feuille, 867. — Soutien, 868. — Transport de la sève ascendante, 868. — Transformation de la sève ascendante en sève élaborée, 868. — Transport de la sève élaborée, 869. — Sécrétion et dépôt des réserves, 869. — Résumé des fonctions internes de la feuille, 870. |            |

## CHAPITRE V

### LA FLEUR

|   |            |
|---|------------|
| <b>SECTION I. — Structure de la fleur.</b>  | <b>871</b> |
| § 1. Structure du pédicelle, des bractées, du calice et de la corolle   | 871        |
| Structure du pédicelle, 871. — Structure des bractées, des sépales et des pétales, 872.   |            |
| § 2. Structure de l'androcée.   | 873        |
| Structure du filet, 873. — Structure de l'anthere, 874. — Formation des cellules mères du pollen, 874. — Formation des grains de pollen dans les cellules mères, 877. — Formation des cellules filles à l'intérieur des grains de pollen, 880. — Structure et déhiscence de la paroi de l'anthere, 882. — Développement et structure du tube pollinique, 885.   |            |
| § 3. Structure du pistil..  | 887        |
| Pistil dialycarpelle. Structure de l'ovaire, 887. — Structure du style, 888. — Structure du stigmate, 889. — Pistil gamocarpelle. Mode d'union des carpelles, 889. — Mode d'union des carpelles avec les verticilles externes et avec le pédicelle, 890. — Structure de l'ovule, 891. — Formation du sac embryonnaire ou cellule mère de l'oosphère, 892. — Homologie du nucelle et du sac pollinique, 895. — Formation de l'oosphère dans le sac embryonnaire des Angiospermes, 896. — Homologie de l'oosphère et des cellules filles du grain de pollen chez les Angiospermes, 898. — Formation de l'oosphère dans le sac embryonnaire des Gymnospermes, 890. — Homologie de l'oosphère et de la cellule mâle chez les Gymnospermes, 899. — Structure du funicule et des téguements, 891. — Structure des nectaires floraux, 892. |            |
| <b>SECTION II. — Physiologie interne de la fleur.</b>   | <b>892</b> |
| § 4. Phénomènes intimes de la fécondation..   | 892        |
| Fécondation chez les Angiospermes, 892. — Fécondation chez les Gymnospermes, 905.   |            |

## LIVRE III

### LE DÉVELOPPEMENT

#### I

#### DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE

### CHAPITRE PREMIER

#### DÉVELOPPEMENT DES PHANÉROGAMES

|  |            |
|--|------------|
| <b>SECTION I. — Formation de l'œuf chez les Phanérogames..</b>   | <b>908</b> |
| <b>SECTION II. — Développement de l'œuf chez les Phanérogames.</b>   | <b>908</b> |
| § 1. Développement de l'œuf en embryon.  | 908        |
| Développement de l'œuf en embryon chez les Angiospermes, 908. — 1° Embryon sans suspenseur, 909. — 2° Embryon avec suspenseur différencié dès l'origine, 910. — 5° Embryon avec suspenseur tardivement différencié, 913. — État définitif de l'embryon, 913. — Orientation de l'embryon, 914. — Polyembryonie chez les Angiospermes; embryons adventifs, 915. — Formation de l'albumen, 916. — Digestion de l'albumen par l'embryon en voie de croissance, 918. — 1° Digestion incomplète. Diverse nature de l'albumen permanent, 918. — 2° Digestion complète, 919. — Développement de l'œuf en embryon chez les Gymnospermes, 920. — Polyembryonie chez les Gymnospermes, 923. |            |



|  |     |
|--|-----|
| § 2. Développement de l'ovule en graine.   | 923 |
| Modification du nucelle. Périsperme, 923. — Modification du tégument et du funicule de l'ovule. Arille, 924. — Organisation de la graine mûre, 925. — Tégument de la graine, 925. — Nervation du tégument, 926. — Amande, 928. — Embryon, 928. — Direction de l'embryon, 929. — Albumen et endosperme, 930. — Périsperme, 930.   |     |
| § 3. Développement du pistil en fruit.   | 930 |
| Différence entre le fruit et le pistil dont il provient, 930. — Structure du péricarpe, 931. — Maturation du fruit, 932. — Déhiscence du péricarpe, 933. — Classification et dénomination des principales sortes de fruits, 934. — Relation entre la structure du péricarpe et celle du tégument de la graine, 936. — Annexes du fruit, 936. — Fruit composé, 937.   |     |
| § 4. Germination de la graine et développement de l'embryon en plantule.   | 938 |
| Vie ralentie de la graine, 938. — Conditions intrinsèques de la germination, 938. — Conditions extrinsèques de la germination, 940. — Causes extérieures qui empêchent ou favorisent la germination, 942. — Phénomènes morphologiques de la germination. Développement de l'embryon en plantule, 942. — Germination interrompue, 947. — Germination fractionnée, 948. — Germination des embryons homogènes. Plantules adventives sur l'embryon, 949. — Phénomènes physiologiques de la germination, 950. — Phénomènes physiologiques externes, 950. — Phénomènes physiologiques internes. Digestion des réserves, 952. — Digestion des réserves à l'intérieur de l'embryon, 953. — Digestion des réserves à l'intérieur de l'albumen, 953. — Digestion de l'albumen par l'embryon, 953.  |     |
| § 5. Développement de la plantule en plante adulte.  | 954 |
| Développement associé, 954. — Développement dissocié, 955. — Durée du développement, 957. — Diverses phases du développement des plantes annuelles, 957. — Discontinuité du développement. Périodes de repos, 958. — Vie ralentie des tubercules et des bulbes. Reprise de végétation, 960. — Causes qui influent sur la durée du développement, 960. — Évaluation de la somme de chaleur nécessaire au développement, 960. — Applications des observations précédentes, 961. — Application des procédés naturels du développement dissocié à la multiplication artificielle des plantes, 962. — Marcottage, 962. — Bouturage, 963. — Mécanisme général de la cicatrisation des blessures, 964. — Cicatrisation avec bourrelet, 966. — Greffe, 967. — Caractère général de la multiplication par marcottage, bouturage, greffe, 970. |     |
| § 6. Développement de la plante à partir de l'état adulte. Maintien, dépérissement, mort.  | 970 |
| Plantes monocarpiques, 970. — Plantes polycarpiques, 970.  |     |

## CHAPITRE II

### DÉVELOPPEMENT DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES

|  |     |
|--|-----|
| SECTION I. — <b>Formation de l'œuf chez les Fougères.</b>  | 972 |
| § 1. Formation des spores.   | 972 |
| Sores, sporanges et spores, 972. — Développement du sporange et des spores, 973.   |     |
| § 2. Formation de l'œuf.   | 974 |
| Germination des spores et développement du prothalle, 975. — Formation et déhiscence de l'anthéridie : anthérozoïdes, 975. — Formation et déhiscence de l'archégone : oosphère, 976. — Fécondation et formation de l'œuf, 977. — Formation de l'œuf chez les autres Cryptogames vasculaires, 977. — Comparaison de la formation de l'œuf chez les Cryptogames vasculaires et chez les Phanérogames, 978. |     |
| SECTION II. — <b>Développement de l'œuf chez les Fougères</b>  | 979 |
| § 3. Développement de l'œuf.   | 979 |
| Développement de l'œuf en embryon, 979. — Développement de l'embryon en plante adulte, 980. — Comparaison du développement de l'œuf des Cryptogames vasculaires avec celui de l'œuf des Phanérogames, 980. — Multiplication des Fougères par la plante adulte et par le prothalle, 981.  |     |

## CHAPITRE III

## DÉVELOPPEMENT DES MUSCINÉES

|  |     |
|--|-----|
| <b>SECTION I. — Formation de l'œuf chez les Mousses.</b>   | 982 |
| § 1. Formation de l'œuf  | 982 |
| Formation et déhiscence de l'anthéridie : anthérozoïdes, 982. — Formation et déhiscence de l'archégone : oosphère, 984. — Fécondation et formation de l'œuf, 985.  |     |
| <b>SECTION II. — Développement de l'œuf chez les Mousses.</b>  | 985 |
| § 2. Développement de l'œuf en sporogone.  | 985 |
| Formation du sporange, 985. — Formation des spores, 986. — Déhiscence du sporange, 987. — Origine et structure du péristome, 987.  |     |
| § 3. Germination des spores et formation de la plante adulte.  | 989 |
| Formation du protonème, 989. — Origine de la tige feuillée, 989. — Multiplication de la plante chez les Mousses, 990. — Développement des autres Muscinées, 990. — Comparaison du développement des Muscinées avec celui des Cryptogames vasculaires, 991. |     |

## CHAPITRE IV

## DÉVELOPPEMENT DES THALLOPHYTES

|   |      |
|---|------|
| <b>SECTION I. — Formation de l'œuf chez les Thallophytes.</b>   | 992  |
| § 1. Formation de l'œuf par anthérozoïde et oosphère.   | 995  |
| L'anthérozoïde est mobile; l'oosphère reste en place, 993. — L'anthérozoïde est mobile; l'oosphère est libre, mais immobile, 994. — L'anthérozoïde est mobile; l'oosphère est mobile comme lui, 996. — L'anthérozoïde est immobile; l'oosphère est libre, 997. — L'anthérozoïde est immobile, l'oosphère reste en place, 997. |      |
| § 2. Formation de l'œuf par oosphère sans anthérozoïde..  | 998  |
| § 3. Formation de l'œuf par conjugaison égale ou isogamie.  | 999  |
| <b>SECTION II. — Développement de l'œuf chez les Thallophytes.</b>  | 1000 |
| § 3. Divers modes de développement de l'œuf..   | 1000 |
| Développement de l'œuf sur la plante mère, 1000. — Développement de l'œuf en dehors de la plante mère, 1002. — Multiplication des Thallophytes; spores et zoospores, 1002. — Polymorphisme de l'appareil sporifère. Conidies, 1004.   |      |

## II

## DÉVELOPPEMENT DE LA RACE

## CHAPITRE V

## DÉVELOPPEMENT DE LA RACE PURE

|  |      |
|--|------|
| § 1. Sexualité en général.   | 1006 |
| Différence relative et différence absolue des gamètes, 1006. — Valeur diverse de la différence relative ou sexuelle des gamètes, 1006. — Y a-t-il des plantes agames, 1008. — Valeur diverse de la différence absolue des gamètes. Parthénogenèse, 1009. — Ce qu'on entend par apogamie, 1010. — Parenté diverse des gamètes de la même plante, 1011. — Cette parenté diverse est sans influence sur la variation, 1011.   |      |
| § 2. Influence du temps et du milieu sur la variation..  | 101  |
| Influence de l'âge de la race sur la variation, 1012. — Divergence progressive des variétés issues de la même plante, 1014. — Exemples de variétés éloignées dans les plantes cultivées, 1014. — Les plantes sauvages qui se ressemblent autant que les variétés des plantes cultivées et qui sont reliées par les mêmes intermédiaires doivent être regardées comme dérivant aussi d'un type primitif, 1016. — Influence des conditions extérieures sur la variation. Adaptation et lutte pour l'existence. Sélection naturelle, 1016. — Sélection par l'homme, 1018. |      |

## CHAPITRE VI

## DÉVELOPPEMENT DE LA RACE MÉLANGÉE

- § 1. Métissage. 1019  
 Fréquence des métis, 1019. — Caractères propres des métis, 1020. — Métis dérivés, 1022.  
 — Métis combinés, 1023. — Métissage dans les plantes à fleurs hétérostylées dimorphes  
 ou trimorphes, 1023. — Caractère des métis dans les plantes hétérostylées, 1024.
- § 2. Hybridation. 1025  
 Inégale facilité de l'hybridation, 1025. — Concurrence des trois pollens sur le même stig-  
 mate, 1026. — Hybridation réciproque et non réciproque, 1027. — Caractères propres  
 des hybrides, 1027. — Postérité directe des hybrides, 1029. — Hybrides dérivés, 1030.  
 — Hybrides combinés, 1030. — Hybrides de genres, 1030. — Conclusions, 1031.

## DEUXIÈME PARTIE

## BOTANIQUE SPÉCIALE

## INTRODUCTION

NOTIONS GÉNÉRALES DE CLASSIFICATION  
ET DE NOMENCLATURE

1056

Classification, 1036. — Théorie de la descendance, 1038. — Valeur scientifique de la  
 théorie, 1039. — Lenteur de l'évolution, 1039. — Origine des premières plantes, 1040.  
 — Nomenclature, 1041. — Caractères communs à tous les êtres vivants, 1041. —  
 Caractères distinctifs des plantes. Définition du règne végétal, 1042. — Division du  
 règne végétal en quatre embranchements, 1043. — Plan d'exposition de la Botanique  
 spéciale, 1043.

## EMBRANCHEMENT I

## THALLOPHYTES

Caractères généraux, 1045. — Division en deux classes : Champignons et Algues, 1046.

## CLASSE I

## CHAMPIGNONS

Thalle, 1046. — Mode de vie, 1048. — Reproduction, 1049. — Division de la classe des  
 Champignons en six ordres, 1051.

- ORDRE I. — **Myxomycètes.** 1051  
 Caractères généraux, 1051. — Division de l'ordre des Myxomycètes en trois familles, 1052.
- FAMILLE 1. — Endomyxées. 1053  
 Thalle et mode de vie, 1053. — Enkystement, 1055. — Formation et structure de l'ap-  
 pareil sporifère, 1055. — Principaux genres, 1058.
- FAMILLE 2. — Cératiées. 1059  
 Thalle et mode de vie, 1059. — Appareil sporifère, 1059.
- FAMILLE 3. — Acrasiées. 1060  
 Thalle et mode de vie, 1060. — Appareil sporifère, 1060. — Principaux genres, 1060.

|  |             |
|--|-------------|
| <b>ORDRE II. — Oomycètes.</b>  | <b>1061</b> |
| Caractères généraux, 1061. — Division de l'ordre des Oomycètes en sept familles, 1061.   |             |
| <b>FAMILLE 4. — Vampyrellées.</b>  | <b>1062</b> |
| Thalle et mode de vie, 1062. — Enkystement, 1062. — Formation des spores, 1062. — Principaux genres, 1063.   |             |
| <b>FAMILLE 5. — Chytridiacées.</b>   | <b>1063</b> |
| Thalle et mode de vie. Formation des spores, 1063. — Enkystement, 1066. — Formation des œufs, 1067. — Principaux genres, 1068.   |             |
| <b>FAMILLE 6. — Mucorinées.</b>  | <b>1068</b> |
| Thalle et mode de vie, 1068. — Enkystement, 1072. — Parasitisme, 1072. — Formation des spores, 1073. — Appareil sporangial, 1073. — Appareil conidien, 1076. — Formation des œufs, 1076. — Développement de l'œuf en embryon, 1078. — Parthénogenèse et apogamie, 1079. — Principaux genres, 1080.   |             |
| <b>FAMILLE 7. — Entomophthoracées</b>  | <b>1080</b> |
| Thalle et mode de vie, 1080. — Formation des spores, 1081. — Formation des œufs, 1081. — Principaux genres, 1082.  |             |
| <b>FAMILLE 8. — Péronosporacées.</b>   | <b>1082</b> |
| Thalle et mode de vie, 1082. — Formation des spores, 1083. — Germination des spores; zoospores, 1084. — Formation des œufs, 1084. — Germination des œufs, 1086. — Principaux genres, 1086.   |             |
| <b>FAMILLE 9. — Saprolegniacées.</b>   | <b>1086</b> |
| Thalle et mode de vie, 1086. — Formation des spores, 1087. — Formation des œufs, 1089. — Germination des œufs, 1090. — Parthénogenèse, 1091. — Principaux genres, 1091.  |             |
| <b>FAMILLE 10. — Monoblépharidées.</b>   | <b>1091</b> |
| Thalle et mode de vie, 1091. — Formation des spores, 1092. — Formation des œufs, 1093. — Affinités, 1093.  |             |
| <b>ORDRE III. — Ustilaginées.</b>  | <b>1094</b> |
| <b>FAMILLE 11. — Ustilaginées.</b>   | <b>1094</b> |
| Thalle et mode de vie, 1094. — Formation des spores, 1095. — Appareil conidien, 1096. — Germination des spores: promycète et sporidies, 1097. — Principaux genres, 1098.   |             |
| <b>ORDRE IV. — Urédinées.</b>  | <b>1098</b> |
| <b>FAMILLE 12. — Urédinées.</b>  | <b>1098</b> |
| Thalle et mode de vie, 1098. — Développement de la Puccinie du gramin, 1099. — Puccinies hétéroiques, 1103. — Puccinies autoïques, 1103. — Puccinies autoïques raccourcies, 1103. — Étude comparative du développement des autres genres, 1104. — Principaux genres, 1107.   |             |
| <b>ORDRE V. — Basidiomycètes</b>   | <b>1107</b> |
| Caractères généraux, 1107. — Division de l'ordre des Basidiomycètes en trois familles, 1108.   |             |
| <b>FAMILLE 13. — Trémellacées</b>  | <b>1108</b> |
| Thalle et mode de vie, 1108. — Appareil sporifère, 1108. — Appareil conidien, 1110. — Principaux genres, 1110.   |             |
| <b>FAMILLE 14. — Hyménomycètes.</b>  | <b>1110</b> |
| Thalle et mode de vie, 1111. — Rhizomorphes, 1113. — Sclérotés, 1113. — Durée du thalle, 1113. — Forme de l'appareil sporifère, 1114. — Hymène, 1116. — Structure et propriétés de l'appareil sporifère, 1117. — Développement de l'appareil sporifère, 1119. — Croissance ultérieure de l'appareil sporifère, 1122. — Appareils conidiens, 1122. — Principaux genres, 1123. |             |
| <b>FAMILLE 15. — Gastromycètes.</b>  | <b>1124</b> |
| Thalle et mode de vie, 1124. — Forme et structure de l'appareil sporifère, 1125. — Développement de l'appareil sporifère, 1126. — Appareil conidien, 1128. — Principaux genres, 1128.  |             |
| <b>ORDRE VI. — Ascomycètes.</b>  | <b>1129</b> |
| Caractères généraux, 1129. — Appareil sporifère. Périthèce, 1130. — Formation du périthèce, 1131. — Appareils conidiens, 1133. — Division de l'ordre des Ascomycètes en quatre familles, 1134.   |             |

|  |      |
|--|------|
| FAMILLE 16. — Discomycètes . . . . .   | 1135 |
| Thalle et mode de vie, 1135. — Végétation du thalle à l'abri de l'oxygène libre. Fermentation alcoolique, 1138. — Formation et structure de l'appareil sporifère, 1139. — Formation et germination des sclérotés, 1142. — Appareil conidien, 1143. — Principaux genres, 1144.  |      |
| FAMILLE 17. — Périsporiacées. . . . .  | 1145 |
| Thalle et mode de vie, 1145. — Formation et structure du périthèce, 1145. — Appareil conidien, 1148. — Principaux genres, 1149.  |      |
| FAMILLE 18. — Pyrénomycètes. . . . .   | 1150 |
| Thalle et mode de vie, 1150. — Structure et formation du périthèce, 1150. — Formation et développement des sclérotés, 1151. — Appareils conidiens, 1153. — Principaux genres, 1155.  |      |
| FAMILLE 19. — Lichens. . . . .   | 1156 |
| Thalle et mode de vie, 1156. — Rapports et influence réciproque de Champignon et de l'Algue, 1160. — Rôle des Lichens dans la nature, 1161. — Structure du périthèce, 1162. — Formation du périthèce, 1164. — Appareils conidiens, 1165. — Synthèse des Lichens, 1166. — Phases successives de la synthèse complète d'un Lichen en culture pure, 1167. — Synthèse des Lichens formés par la symbiose d'un Champignon et d'un protonème de Mousse, 1169. — Analyse des Lichens, 1170. — Propagation par sorédies, 1171. — Usage des Lichens, 1171. — Principaux genres, 1171. — Champignons fossiles, 1173. |      |

## CLASSE II

## ALGUES

Caractères généraux, 1175. — Chlorophylle et pigments surajoutés, 1175. — Mode de vie, 1175. — Forme du thalle, 1176. — Structure du thalle, 1180. — Reproduction, 1181. — Division de la classe des Algues en quatre ordres, 1181.

|  |      |
|--|------|
| ORDRE I. — <b>Cyanophycées</b> . . . . .   | 1182 |
| Caractères généraux, 1182. — Kystes et spores, 1185. — Division de l'ordre des Cyanophycées en deux familles, 1183.  |      |
| FAMILLE 1. — Nostocacées. . . . .  | 1184 |
| Thalle et mode de vie, 1184. — Formation des kystes, 1188. — Principaux genres, 1188.  |      |
| FAMILLE 2. — Bactériacées . . . . .  | 1189 |
| Thalle et mode de vie, 1189. — Bactériacées assimilant le carbone de l'acide carbonique, 1192. — Bactériacées n'assimilant pas le carbone de l'acide carbonique, 1193. — Bactériacées amylogènes, 1194. — Bactériacées thiogènes, 1195. — Bactériacées photogènes, 1196. — Bactériacées chromogènes, 1198. — Bactériacées diastasiogènes, 1199. — Bactériacées ferments, 1200. — Bactériacées pathogènes, 1202. — Formation des spores, 1205. — Principaux genres, 1207. |      |
| ORDRE II. — <b>Chorophycées</b> . . . . .  | 1208 |
| Caractères généraux, 1208. — Division de l'ordre des Chlorophycées en sept familles, 1209.   |      |
| FAMILLE 3. — Conjuguées. . . . .   | 1210 |
| Thalle et mode de vie, 1210. — Reproduction, 1210. — Division de la famille en deux tribus, 1211. — Zygnémées, 1211. — Desmidiées, 1215. — Principaux genres, 1217.  |      |
| FAMILLE 4. — Siphonées. . . . .  | 1217 |
| Thalle et mode de vie, 1217. — Multiplication, 1221. — Formation des spores, 1222. — Formation des œufs, 1224. — 1° Siphonées isogames, 1224. — 2° Siphonées hétérogames, 1226. — Principaux genres, 1227.   |      |
| FAMILLE 5. — Cénobiées. . . . .  | 1227 |
| Thalle et mode de vie, 1227. — Division de la famille en deux tribus, 1228. — Hydrodictyées, 1228. — Volvocées, 1229. — Principaux genres, 1235.   |      |
| FAMILLE 6. — Protococcacées. . . . .   | 1235 |
| Thalle et mode de vie, 1235. — Protococcées, 1235. — Hématococcées, 1237. — Principaux genres, 1239. — Affinités, 1239.  |      |
| FAMILLE 7. — Palmellacées. . . . .   | 1240 |
| Thalle et mode de vie, 1240. — Palmellées, 1240. — Diselmées, 1242. — Euglénées, 1243. — Principaux genres, 1246.  |      |

|  |      |
|--|------|
| FAMILLE 8. — Confervacées.   | 1247 |
| Thalle et mode de vie, 1247. — Formation des spores, 1249. — Formation des œufs, 1250. — 1° Confervacées isogames, 1250. — 2° Confervacées hétérogames, 1251. — Principaux genres, 1255.   |      |
| FAMILLE 9. — Characées.  | 1256 |
| Thalle et mode de vie, 1256. — Multiplication, 1261. — Formation des œufs, 1261. — Germination de l'œuf, 1264. — Développement de l'anthéridie et de l'oogone, 1264. — Groupement des genres, 1268.  |      |
| ORDRE III. — <b>Phéophycées.</b>   | 1269 |
| Caractères généraux, 1269. — Division de l'ordre des Phéophycées en six familles, 1270.  |      |
| FAMILLE 10. — Péridiniacées.   | 1270 |
| Thalle et mode de vie, 1270. — Principaux genres, 1272.  |      |
| FAMILLE 11. — Cryptomonadacées.  | 1275 |
| Thalle et mode de vie, 1275. — Hydrurées, 1275. — Cryptomonadées, 1274. — Chromulinées, 1276. — Principaux genres, 1277.   |      |
| FAMILLE 12. — Diatomacées.   | 1277 |
| Thalle et mode de vie, 1277. — Formation des spores, 1280. — Formation des œufs, 1281. — Principaux genres, 1282.  |      |
| FAMILLE 13. — Phéosporées.   | 1282 |
| Thalle et mode de vie, 1282. — Multiplication par propagules, 1285. — Formation des spores, 1285. — Formation des œufs, 1286. — Principaux genres, 1288.   |      |
| FAMILLE 14. — Dictyotacées.  | 1288 |
| Thalle et mode de vie, 1288. — Formation des spores, 1289. — Formation des œufs, 1290. — Genres, 1290.   |      |
| FAMILLE 15. — Fucacées.  | 1290 |
| Thalle et mode de vie, 1290. — Formation des œufs, 1292. — Principaux genres, 1294.  |      |
| ORDRE IV. — <b>Floridées.</b>  | 1295 |
| Thalle et mode de vie, 1295. — Structure du thalle, 1298. — Propagules, 1299. — Formation des spores, 1299. — Formation des œufs, 1501. — Développement de l'œuf en sporogone, 1502. — Développement direct de l'œuf, 1503. — Développement indirect de l'œuf; cellule auxiliaire, 1503. — Formation des protospores, 1506. — Germination des protospores; protonème, 1508. — Suppression des protospores, 1508. — Division de l'ordre des Floridées en cinq familles, 1509. |      |
| FAMILLE 16. — Bangiacées.  | 1509 |
| Thalle et mode de vie, 1509. — Spores, 1510. — Formation et développement de l'œuf, 1510. — Genres, 1510.  |      |
| FAMILLE 17. — Némaliacées.   | 1511 |
| Thalle et mode de vie, 1511. — Formation et développement de l'œuf, 1512. — Principaux genres, 1513.   |      |
| FAMILLE 18. — Cryptonémiacées.   | 1515 |
| Thalle et mode de vie, 1515. — Spores, 1515. — Formation et développement de l'œuf, 1515. — Principaux genres, 1516.   |      |
| FAMILLE 19. — Rhodyméniacées.  | 1517 |
| Thalle et mode de vie, 1517. — Spores, 1519. — Formation de l'œuf, 1519. — Développement de l'œuf, 1521. — Principaux genres, 1522.  |      |
| FAMILLE 20. — Gigartinacées.   | 1525 |
| Thalle, 1525. — Formation et développement de l'œuf, 1525. — Principaux genres, 1525. — Algues fossiles, 1525.   |      |

## EMBRANCHEMENT II

### MUSCINÉES

Caractères généraux, 1525. — Division en deux classes : Hépatiques et Mousses, 1525.

## CLASSE I

## HÉPATIQUES

Appareil végétatif, 1326. — Multiplication, 1328. — Formation de l'œuf, 1329. — Anthéridie, 1330. — Archégone, 1331. — Développement de l'œuf en sporogone, 1332. — Germination des spores. Formation de la plante adulte, 1334. — Division de la classe des Hépatiques en deux ordres, 1335.

|  |      |
|--|------|
| ORDRE I. — <b>Jongermanninées</b>  | 1335 |
| FAMILLE 1. — Jongermanniées..  | 1335 |
| Appareil végétatif, 1335. — Anthéridies et archégonés, 1337. — Développement de l'œuf en sporogone, 1338. — Principaux genres, 1339. |      |
| FAMILLE 2. — Anthocérées..   | 1339 |
| Appareil végétatif, 1339. — Anthéridies et archégonés, 1340. — Genres, 1341.   |      |
| ORDRE II. — <b>Marchantinées</b> .   | 1341 |
| FAMILLE 3. — Ricciées.   | 1341 |
| Appareil végétatif, 1341. — Anthéridies et archégonés, 1342. — Genres, 1342.   |      |
| FAMILLE 4. — Marchantiées..  | 1342 |
| Appareil végétatif, 1342. — Anthéridies et archégonés, 1344. — Principaux genres, 1345. — Hépatiques fossiles, 1346.                 |      |

## CLASSE II

## MOUSSES

Mode de vie, 1346. — Appareil végétatif, 1347. — Multiplication de la plante adulte, 1348. — Formation de l'œuf, 1350. — Développement de l'œuf en sporogone, 1352. — Germination des spores : protonème et tige feuillée, 1354. — Division de la classe des Mousses en deux ordres, 1354.

|   |      |
|---|------|
| ORDRE I. — <b>Sphagninées</b> .   | 1354 |
| FAMILLE 1. — Sphagnacées..  | 1355 |
| Appareil végétatif, 1355. — Anthéridies et archégonés, 1357. — Sporogone, 1358.                   |      |
| FAMILLE 2. — Andréacées.  | 1359 |
| Appareil végétatif, 1359. — Anthéridies et archégonés, 1359. — Sporogone, 1359.                   |      |
| ORDRE II. — <b>Bryinées</b> .   | 1359 |
| FAMILLE 3. — Phascacées..   | 1360 |
| Appareil végétatif, 1360. — Sporogone, 1360. — Principaux genres, 1360.                           |      |
| FAMILLE 4. — Bryacées.  | 1360 |
| Appareil végétatif, 1360. — Sporogone, 1360. — Principaux genres, 1362. — Mousses fossiles, 1362. |      |

## EMBRANCHEMENT III

## CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Caractères généraux, 1363. — Division en trois classes : Filicinées, Equisétinées et Lycopodinéés, 1364.

## CLASSE I

## FILICINÉES

Caractères généraux, 1364. — Division de la classe des Filicinées en trois ordres, 1364.

|  |      |
|--|------|
| ORDRE I. — <b>Fougères</b> ..  | 1365 |
| Conformation de l'appareil végétatif, 1365. — Croissance et ramification de la tige, 1367. — Structure de la tige, 1370. — Croissance, ramification et structure de la feuille, 1375. — Croissance, ramification et structure des racines, 1377. — Formation |      |

|  |      |
|--|------|
| des spores, 1579. — Germination des spores et développement du prothalle, 1580. — Anthéridies, 1582. — Archégones, 1583. — Développement de l'œuf en embryon et en plante adulte, 1583. — Fougères apogames, 1583. — Division de l'ordre des Fougères en six familles, 1584. |      |
| FAMILLE 1 : Hyménophyllées, 1584. — FAMILLE 2 : Cyathéacées, 1584. — FAMILLE 3 : Polypodiacées, 1585. — FAMILLE 4 : Gleicheniées, 1585. — FAMILLE 5 : Osmondacées, 1586. — FAMILLE 6 : Schizéacées, 1586. — Fougères fossiles.   | 1386 |
| ORDRE II. — <b>Marattinées.</b>  | 1387 |
| Caractères généraux, 1587. — Division de l'ordre des Marattinées en deux familles, 1588.   |      |
| FAMILLE 7. — Marattiacées.   | 1388 |
| Appareil végétatif, 1588. — Formation des spores, 1590. — Germination des spores; prothalle, 1591. — Principaux genres, 1592. — Marattiacées fossiles, 1592.   |      |
| FAMILLE 8. — Ophioglossées.  | 1395 |
| Appareil végétatif, 1593. — Formation des spores, 1595. — Germination des spores; prothalle, 1596. — Genres, 1597. — Ophioglossées fossiles, 1597.   |      |
| ORDRE III. — <b>Hydroptérides.</b>   | 1397 |
| Caractères généraux, 1597. — Division de l'ordre des Hydroptérides en deux familles, 1597.   |      |
| FAMILLE 9. — Salviniacées.   | 1398 |
| Appareil végétatif, 1598. — Formation des spores, 1599. — Germination des spores; prothalles, 1401. — Développement de l'œuf en embryon et en plantule, 1403. — Genres, 1404. — Salviniacées fossiles, 1404.   |      |
| FAMILLE 10. — Marsiliacées.  | 1404 |
| Appareil végétatif, 1404. — Formation des spores, 1405. — Germination des spores; prothalles, 1408. — Développement de l'œuf en embryon et en plantule, 1409. — Genres, 1409. — Marsiliacées fossiles, 1409.   |      |

## CLASSE II

## ÉQUISÉTINÉES

|  |      |
|--|------|
| Caractères généraux, 1410. — Division de la classe des Équisétinées en deux ordres, 1411.  |      |
| ORDRE I. — <b>Équisétinées isosporées.</b>   | 1411 |
| FAMILLE 1. — Équisétacées.   | 1411 |
| Appareil végétatif, 1411. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1413. — Formation des spores, 1416. — Germination des spores; prothalle, 1418. — Développement de l'œuf en embryon et en plantule, 1419. — Équisétacées fossiles, 1419. |      |
| ORDRE II. — <b>Équisétinées hétérosporées.</b>   | 1420 |
| FAMILLE 2. — Annulariées.  | 1420 |
| Appareil végétatif, 1420. — Disposition des sporanges, 1420.   |      |

## CLASSE III

## LYCOPODINÉES

|   |      |
|---|------|
| Caractères généraux, 1421. — Division de la classe des Lycopodinées en deux ordres, 1421.   |      |
| ORDRE I. — <b>Lycopodinées isosporées.</b>  | 1421 |
| FAMILLE 1. — Lycopodiacées.   | 1421 |
| Appareil végétatif, 1421. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1423. — Formation des spores, 1425. — Germination des spores; prothalle, 1426. — Développement de l'œuf en embryon et en plantule, 1427. — Genres, 1428. — Lycopodiacées fossiles, 1428. |      |
| ORDRE II. — <b>Lycopodinées hétérosporées.</b>  | 1428 |
| FAMILLE 2. — Isoétées.  | 1428 |
| Appareil végétatif, 1428. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1429. — Formation des spores, 1430. — Germination des spores; prothalles, 1432. — Isoétées fossiles, 1433.   |      |



FAMILLE 3. — Sélaginellées. 1435

Appareil végétatif, 1434. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1435. — Formation des spores, 1437. — Germination des spores; prothalles, 1438. — Développement de l'œuf en embryon et en plantule, 1440. — Sélaginellées fossiles, 1440.

FAMILLE 4. — Lépidodendracées 1441

Forme et structure de l'appareil végétatif, 1441. — Disposition des sporanges, 1443. — Principaux genres, 1444.

## EMBRANCHEMENT IV

### PHANÉROGAMES

Caractères généraux, 1445. — Division en deux sous-embranchements : Gymnospermes et Angiospermes, 1445.

## SOUS-EMBRANCHEMENT I

### GYMNOSPERMES

#### CLASSE I

### GYMNOSPERMES

Caractères généraux, 1446. — Division de la classe des Gymnospermes en trois familles, 47.

FAMILLE 1. — Cycadacées. 1447

Appareil végétatif, 1447. — Structure de la tige; de la feuille et de la racine, 1448. — Fleurs, 1449. — Fruit et graine, 1452. — Affinités, 1453. — Principaux genres, 1455. — Cycadacées fossiles, 1453.

FAMILLE 2. — Conifères. 1454

Appareil végétatif, 1454. — Structure de la tige, de la feuille et de la racine, 1456. — Fleurs, 1459. — Fleur mâle, 1459. — Fleur femelle, 1461. — Fruit et graine, 1467. — Affinités, 1469. — Principaux genres, 1469. — Conifères fossiles, 1470. — Cordaités, 1471.

FAMILLE 3. — Gnétacées. 1472

Appareil végétatif, 1472. — Fleurs, 1473. — Fruit et graine, 1475. — Gnétacées fossiles, 1476. — Genres, 1476.

## SOUS-EMBRANCHEMENT II

### ANGIOSPERMES

#### CLASSE II

### MONOCOTYLÉDONES

Caractères généraux, 1477. — Division de la classe des Monocotylédones en quatre ordres, 1478.

ORDRE I. — Gramininées. 1479

Caractères généraux, 1479. — Division de l'ordre des Gramininées en neuf familles, 1479.

FAMILLE 1 : Graminées, 1480. — FAMILLE 2 : Cypéracées, 1485. — FAMILLE 3 : Centrolépidées, 1488. — FAMILLE 4 : Lemnacées, 1489. — FAMILLE 5 : Najaadacées, 1490. — FAMILLE 6 : Aroïdées, 1493. — FAMILLE 7 : Typhacées, 1495. — FAMILLE 8 : Pandanées, 1497. — FAMILLE 9 : Cyclanthacées, 1498.

**ORDRE II. — Joncinées.** 1499

Caractères généraux, 1499. — Division de l'ordre des Joncinées en cinq familles, 1499.

FAMILLE 10 : Restiacées, 1499. — FAMILLE 11 : Ériocaulées, 1500. — FAMILLE 12 : Triglochinées, 1501. — FAMILLE 13 : Palmiers, 1502. — FAMILLE 14 : Joncacées, 1506.

**ORDRE III. — Liliinées.** 1508

Caractères généraux, 1508. — Division de l'ordre des Liliinées en cinq familles, 1508.

FAMILLE 15 : Alismacées, 1509. — FAMILLE 16 : Commélinacées, 1510. — FAMILLE 17 : Xyridacées, 1512. — FAMILLE 18 : Pontédériacées, 1513. — FAMILLE 19 : Liliacées, 1514.

**ORDRE IV. — Iridinées.** 1536

Caractères généraux, 1520. — Division de l'ordre des Iridinées en dix familles, 1522.

FAMILLE 20 : Amaryllidacées, 1520. — FAMILLE 21 : Dioscoréacées, 1523. — FAMILLE 22 : Iridées, 1525. — FAMILLE 23 : Hémodoracées, 1527. — FAMILLE 24 : Broméliacées, 1528. — FAMILLE 25 : Scitaminées, 1530. — FAMILLE 26 : Orchidées, 1532. — FAMILLE 27 : Hydrocharidées. 1536

Tableau résumant la division de la classe des Monocotylédones en ordres et familles, 1556.

CLASSE III

**DICOTYLÉDONES**

Caractères généraux, 1559. — Division de la classe des Dicotylédones en six ordres, 1539.

**ORDRE I. — Apétales supérovariées.** 1540

**FAMILLE 1. — Urticacées.** 1541

Appareil végétatif, 1541. — Fleur, 1541. — Fruit et graine, 1543. — Principaux genres, 1545.

Familles rattachées aux Urticacées, 1544. — Platanées, 1544. — Cératophyllées, 1545. — Casuarinées, 1545. — Chloranthées, 1546. — Résumé, 1546.

**FAMILLE 2. — Pipéracées.** 1546

Appareil végétatif, 1546. — Fleur, 1547. — Fruit et graine, 1548. — Principaux genres, 1548. — Affinités, 1548.

Familles rattachées aux Pipéracées, 1549. — Myricées, 1549. — Lacistémées, 1549. — Salicées, 1550. — Balanopsées, 1550. — Résumé, 1550.

**FAMILLE 3. — Polygonacées.** 1551

Appareil végétatif, 1551. — Fleur, 1551. — Fruit et graine, 1552. — Principaux genres, 1553. — Affinités, 1553.

**FAMILLE 4. — Chénopodiées.** 1553

Appareil végétatif, 1553. — Fleur, 1554. — Fruit et graine, 1555. — Principaux genres, 1555. — Affinités, 1556.

Familles rattachées aux Chénopodiées, 1556. — Phytolaccacées, 1556. — Aizoacées, 1557. — Batidées, 1558. — Nyctaginées, 1559. — Illécébrées, 1560. — Podostémées, 1560. — Résumé, 1561.

**FAMILLE 5. — Protéacées.** 1561

Appareil végétatif, 1561. — Fleur, 1561. — Fruit et graine, 1563. — Principaux genres, 1563. — Affinités, 1563.

Familles rattachées aux Protéacées, 1563. — Élagnées, 1563. — Thyméléacées, 1564. — Pénéacées, 1566. — Résumé, 1567.

|  |             |
|--|-------------|
| <b>ORDRE II. — Apétales inférovariées.</b>   | <b>1567</b> |
| <b>FAMILLE 6. — Cupulifères.</b>   | <b>1568</b> |
| Appareil végétatif, 1568. — Fleur, 1568. — Fruit et graine, 1570. — Principaux genres, 1571. — Affinités, 1571.  |             |
| Familles rattachées aux Cupulifères, 1570. — Juglandées, 1570.   |             |
| <b>FAMILLE 7. — Santalacées.</b>   | <b>1572</b> |
| Appareil végétatif, 1572. — Fleur, 1573. — Fruit et graine, 1574. — Principaux genres, 1574. — Affinités, 1574.  |             |
| Familles rattachées aux Santalacées, 1574. — Loranthacées, 1574. — Balanophoracées, 1576. — Rafflésiacées, 1577. — Résumé, 1579.   |             |
| <b>FAMILLE 8. — Aristolochiacées.</b>  | <b>1579</b> |
| Appareil végétatif, 1579. — Fleur, 1579. — Fruit et graine, 1580. — Principaux genres, 1580. — Affinités, 1580.  |             |
| Familles rattachées aux Aristolochiacées, 1580. — Bégoniées, 1581. — Datiscées, 1581. — Résumé, 1581.  |             |
| <b>ORDRE III. — Dialypétales supérovariées.</b>  | <b>1582</b> |
| <b>FAMILLE 9. — Renonculacées.</b>   | <b>1582</b> |
| Appareil végétatif, 1582. — Fleur, 1582. — Fruit et graine, 1584. — Principaux genres, 1585.   |             |
| Familles rattachées aux Renonculacées, 1585. — Anonacées, 1585. — Magnoliacées, 1586. — Monimiacées, 1588. — Ménispermées, 1589. — Myristicées, 1591. — Berbéridées, 1591. — Lauracées, 1592. — Nymphéacées, 1594. — Nélombées, 1595. — Résumé des Dialypétales supérovariées du type polystémone, 1595.   |             |
| <b>FAMILLE 10. — Malvacées</b>   | <b>1596</b> |
| Appareil végétatif, 1596. — Fleur, 1596. — Fruit et graine, 1597. — Principaux genres, 1599. — Affinités, 1599.  |             |
| Familles rattachées aux Malvacées, 1600. = 1 <sup>re</sup> série : Placentation axile. — Ternstrémiacées, 1600. — Clusiacées, 1601. — Hypericacées, 1603. — Dilléniacées, 1604. — Ochnacées, 1605. — Diptérocarpées, 1606. — Sarcolénées, 1607. — Humiriées, 1608. — Euphorbiacées, 1608. — Buxées, 1612. — Empétrées, 1612. = 2 <sup>e</sup> série : Placentation pariétale, 1613. — Cistées, 1613. — Bixacées, 1614. — Samydées, 1615. — Passiflorées, 1616. — Tamaricacées, 1617. — Violacées, 1618. — Droséracées, 1620. — Sarracéniées, 1620. — Népenthéées, 1621. — Résédacées, 1622. — Crucifères, 1623. — Capparidées, 1626. — Papavéracées, 1628. — Résumé des Dialypétales supérovariées du type méristémone, 1630. — Tableau, 1631. |             |
| <b>FAMILLE 11. — Géraniacées.</b>  | <b>1632</b> |
| Appareil végétatif, 1632. — Fleur, 1632. — Fruit et graine, 1633. — Principaux genres, 1634. — Affinités, 1634.  |             |
| Familles rattachées aux Géraniacées, 1634. — Linacées, 1635. — Crassulacées, 1636. — Élatinées, 1637. — Caryophyllées, 1638. — Portulacées, 1639. — Zygophyllées, 1640. — Rutacées, 1642. — Méliacées, 1644. — Simarubacées, 1645. — Anacardiées, 1646. — Sapindacées, 1648. — Sabiées, 1651. — Malpighiacées, 1651. — Polygalées, 1652. — Trémandrées, 1654. — Vochysiées, 1654. — Légumineuses, 1655. — Connarées, 1659. — Rosacées, 1660. — Moringées, 1664. — Résumé des Dialypétales supérovariées du type diplostémone, 1665. — Tableau, 1665.   |             |
| <b>FAMILLE 12. — Célastracées.</b>   | <b>1666</b> |
| Appareil végétatif, 1666. — Fleur, 1666. — Fruit et graine, 1667. — Principaux genres, 1667.   |             |
| Familles rattachées aux Célastracées, 1668. — Chaillétiées, 1668. — Illicacées, 1668. — Olacacées, 1669. — Vitées, 1670. — Rhamnées, 1671. — Résumé des Dialypétales supérovariées du type isostémone, 1672.   |             |
| <b>ORDRE IV. — Dialypétales supérovariées.</b>   | <b>1672</b> |
| <b>FAMILLE 13. — Cactées.</b>  | <b>1675</b> |
| Appareil végétatif, 1673. — Fleur, 1673. — Fruit et graine, 1674. — Principaux genres, 1674. — Affinités, 1674.  |             |
| <b>FAMILLE 14. — Saxifragacées.</b>  | <b>1675</b> |
| Appareil végétatif, 1675. — Fleur, 1675. — Fruit et graine, 1677. — Principaux genres, 1677. — Affinités, 1678.  |             |

|   |  |      |
|---|--|------|
| Familles rattachées aux Saxifragacées, 1679. — Lythracées, 1679. — Enothéracées, 1680. — Haloragées, 1681. — Combrétacées, 1682. — Rhizophoracées, 1683. — Mélastomacées, 1684. — Myrtacées, 1686. — Loasées, 1689. — Résumé des Dialypétales inférovariées du type diplostémone, 1690.                         |  |      |
| FAMILLE 15. — Umbellifères. .   |  | 1690 |
| Appareil végétatif, 1690. — Fleur, 1691. — Fruit et graine, 1692. — Principaux genres, 1693.  |  |      |
| Familles rattachées aux Umbellifères, 1694. — Araliées, 1694. — Pittosporées, 1695. — Cornées, 1696. — Résumé des Dialypétales inférovariées du type isostémone, 1697.  |  |      |
| ORDRE V. — <b>Gamopétales supérovariées.</b>  |  | 1697 |
| FAMILLE 16. — Éricacées.  |  | 1697 |
| Appareil végétatif, 1697. — Fleur, 1698. — Fruit et graine, 1699. — Principaux genres, 1699.  |  |      |
| Familles rattachées aux Éricacées, 1700. — Épacridées, 1700. — Diapensiées, 1701. — Lennoées, 1701. — Cyrillées, 1701. — Primulacées, 1702. — Plombaginées, 1703. — Myrsinées, 1704. — Sapotées, 1704. — Ébenacées, 1706. — Styracées, 1707. — Résumé des Gamopétales supérovariées du type diplostémone, 1707. |  |      |
| FAMILLE 17. — Solanacées.   |  | 1708 |
| Appareil végétatif, 1708. — Fleur, 1708. — Fruit et graine, 1710. — Principaux genres, 1710.  |  |      |
| Familles rattachées aux Solanacées, 1710. — Borraginées, 1710. — Hydrophyllées, 1712. — Polémoniées, 1713. — Convolvulacées, 1713. — Gentianées, 1715. — Loganiées, 1716. — Apocynées, 1717. — Asclépiadées, 1719. — Oléacées, 1720. — Résumé des Gamopétales supérovariées du type isostémone régulier, 1722.  |  |      |
| FAMILLE 18. — Scrofulariacées   |  | 1722 |
| Appareil végétatif, 1722. — Fleur, 1722. — Fruit et graine, 1724. — Principaux genres, 1724. — Affinités, 1724.   |  |      |
| Familles rattachées aux Scrofulariacées, 1724. — Labiées, 1725. — Utriculariées, 1727. — Gesnéracées, 1728. — Bignoniées, 1730. — Acanthacées, 1731. — Sélaginées, 1732. — Verbénacées, 1733. — Plantaginées, 1735. — Résumé des Gamopétales supérovariées du type isostémone zygomorphe, 1736.                 |  |      |
| ORDRE VI. — <b>Gamopétales inférovariées.</b>   |  | 1736 |
| FAMILLE 19. — Campanulacées. .  |  | 1736 |
| Appareil végétatif, 1736. — Fleur, 1737. — Fruit et graine, 1738. — Principaux genres, 1738.  |  |      |
| Familles rattachées aux Campanulacées, 1739. — Styliées, 1739. — Goudéniées, 1740. — Cucurbitacées, 1741. — Résumé des Gamopétales inférovariées à étamines libres et carpelles fermés, 1743.   |  |      |
| FAMILLE 20. — Rubiacées.  |  | 1745 |
| Appareil végétatif, 1743. — Fleur, 1743. — Fruit et graine, 1745. — Principaux genres, 1745.  |  |      |
| Familles rattachées aux Rubiacées, 1746. — Caprifoliées, 1746. — Valérianiées, 1748. — Dipsacées, 1749. — Calycérées, 1750. — Résumé des Gamopétales inférovariées à carpelles clos et étamines unies à la corolle, 1750.   |  |      |
| FAMILLE 21. — Composées.  |  | 1751 |
| Appareil végétatif, 1751. — Fleur, 1751. — Fruit et graine, 1753. — Principaux genres, 1753. — Affinités, 1755. — Résumé de l'étude des Dicotylédones, 1755. — Tableau général des embranchements, classes, ordres et familles du règne végétal, 1756.  |  |      |

## DISTRIBUTION DES PLANTES A LA SURFACE DE LA TERRE

|   |      |
|---|------|
| § 1. — Influence du milieu sur la distribution des plantes.   | 1761 |
| Influence directe des conditions d'existence, 1761. — Oxygène, 1761. — Eau, 1761. — Radiation, 1762. — Aliment, 1763. — Influence des autres êtres vivants sur la distribu- |      |

tion d'une espèce végétale, 1763. — Influence de la répartition antérieure des espèces, 1764. — Limites de végétation, 1765. — Exemple de l'influence du milieu sur la distribution des plantes, 1765.

§ 2. — Aire des espèces. 1766

Aire des espèces, 1766. — Espèces à aire très étendue, 1767. — Espèces à aire moyenne, 1767. — Espèces à aire très restreinte, 1768. — Relations entre les espèces qui ont la même aire, 1769.

§ 3. — Flores naturelles. 1770

Flore arctique, 1770. — Flore des forêts boréales, 1771. — Flore des steppes boréales, 1774. — Flore méditerranéenne et flore californienne, 1776. — Flore chino-japonaise, 1777. — Flore du Sahara, 1778. — Flores tropicales, 1778. — Flore des steppes australes, 1783. — Flore du Cap et du Chili, 1783. — Flore des forêts australes, 1784. — Flores d'Australie, de Madagascar et des autres îles océaniques, 1784.

§ 4. — Distribution des plantes pendant les diverses périodes géologiques. 1786

Période du Cambrien, du Silurien et du Dévonien, 1786. — Période du Carbonifère et du Permien, 1787. — Période du Trias, du Jurassique et du Crétacé, depuis le Wealdien jusqu'au Cénomanién, 1788. — Période du Crétacé, depuis le Cénomanién jusqu'au Tertiaire, 1789. — Période de l'Éocène inférieur, 1790. — Période de l'Éocène moyen et supérieur, 1790. — Période du Miocène, 1791. — Période du Pliocène, 1791. — Période du Quaternaire, 1792.

Table alphabétique des matières contenues dans la Partie générale de ce Traité. 1793

Index alphabétique des embranchements, classes, ordres, familles, tribus et genres étudiés dans la partie spéciale de ce Traité, ou cités en exemples dans la Partie générale. 1799



# TRAITÉ

DE

# BOTANIQUE

---

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

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

Ou bien, sans faire acception d'aucun groupe de végétaux en particulier, prenant indifféremment les exemples et les preuves partout où il est nécessaire, on se propose de connaître la plante en général, sa forme et sa structure, son origine, son développement et sa fin, les phénomènes dont elle est le siège et ceux qui s'accomplissent entre elle et le milieu extérieur, ses ressemblances et ses différences par rapport aux végétaux dont elle procède et par rapport à ceux qui dérivent d'elle, enfin les modifications qu'elle subit par suite des changements du milieu extérieur. On cherche, en un mot, à comprendre la vie végétale, telle qu'on la voit se manifester sur la Terre à l'époque actuelle, et autant que possible, telle qu'elle s'y est déroulée depuis que l'état de notre planète lui a permis de s'y développer. C'est la *Botanique générale*.

Ou bien, considérant l'ensemble des plantes qui peuplent ou qui ont peuplé

la Terre, on les compare entre elles sous tous les rapports accessibles à l'observation et à l'expérience, on cherche par où elles se ressemblent et par où elles diffèrent, ce qui conduit à les classer en une série de groupes de plus en plus étendus. On étudie ensuite les caractères spéciaux de tous ces groupes, leurs affinités, le rôle qu'ils jouent dans la nature et en particulier leur utilité pour l'homme, la manière dont ils sont répartis aujourd'hui à la surface du globe terrestre et dont ils s'y sont trouvés distribués aux diverses époques anciennes. C'est la *Botanique spéciale*.

Ce Traité se divise donc en deux parties :

Première partie : **BOTANIQUE GÉNÉRALE.**

Deuxième partie : **BOTANIQUE SPÉCIALE.**

---



# PREMIÈRE PARTIE

# BOTANIQUE GÉNÉRALE

---

## INTRODUCTION

### NOTIONS GÉNÉRALES DE MORPHOLOGIE ET DE PHYSIOLOGIE.

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

Considérant d'abord le végétal en lui-même, à l'état passif, on doit se proposer d'en connaître la forme, au sens le plus général de ce mot : la forme intérieure aussi bien que la forme extérieure. Comme toutes deux sont changeantes avec l'âge, il ne suffira pas de les étudier seulement à l'un des états qu'elles traversent, par exemple au plus parfait et au plus stable de tous, celui qu'on est convenu d'appeler l'état adulte. Il faudra les suivre l'une et l'autre dans leurs accroissements successifs depuis le point de départ, c'est-à-dire le germe, jusqu'à cet état adulte, et dans leur dépérissement progressif depuis cet état adulte jusqu'à la mort. Puis ce germe, il faudra chercher d'où il vient et comment il se constitue, ce qui conduit à rattacher la plante qu'il produit à une autre plante dont il procède. Enfin, considérant non plus la plante isolée, mais la série des plantes qui dérivent ainsi l'une de l'autre, on devra déterminer, par la comparaison des divers termes de la série au même âge, dans quelle proportion la forme peut se modifier à chaque génération et par le fait même de cette génération, en d'autres termes comment la forme de la plante varie avec l'âge de la série à laquelle elle appartient. Tout cela, c'est la science de la forme ou la *Morphologie*, qui est, pour ainsi dire, la Botanique statique.

Cela fait, il faut considérer la plante dans ses rapports avec le monde extérieur, à l'état actif, se demander comment, à ses divers âges et aux divers âges de la série à laquelle elle appartient, elle agit sur le milieu

ambiant, quelle action à son tour celui-ci exerce sur elle, enfin ce qui se passe dans l'intérieur même de son corps entre les divers éléments qui le constituent. Cette étude des forces en jeu dans la forme et des phénomènes qu'elles y provoquent, c'est la *Physiologie*, qui est, pour ainsi dire, la Botanique dynamique.

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

Aussi, tout en distinguant avec le plus grand soin ces deux côtés des choses, notre exposition ne devra-t-elle pas les séparer par un trop long intervalle, comme celui qui résulterait forcément, par exemple, d'une division de la Botanique générale en Morphologie générale et Physiologie générale. La Morphologie sera notre guide, mais, à chaque étape importante franchie dans cette voie, nous ferons appel à la Physiologie, qui vivifiera nos connaissances morphologiques, nous en montrera non seulement l'intérêt, mais la nécessité, et justifiera ainsi la peine que nous aurons prise pour les acquérir.

Appliquons aussitôt cette méthode en traçant dans cette Introduction les caractères généraux, à la fois morphologiques et physiologiques, du corps de la plante : d'où résultera clairement le plan de notre exposition ultérieure.

Pour faire l'étude générale du corps de la plante, il faut le considérer successivement dans sa forme extérieure à l'état adulte, avec l'ensemble des actes qui s'accomplissent alors entre lui et le milieu extérieur, ce qu'on peut appeler son travail externe ; puis dans sa forme intérieure, ou structure, au même état, avec l'ensemble des actes qui s'accomplissent alors dans sa masse, ce qu'on peut appeler son travail interne ; ensuite dans la série des phases qu'il traverse depuis le germe jusqu'à l'état adulte et depuis l'état adulte jusqu'à la mort, c'est-à-dire dans son origine et dans son développement propre ; enfin dans le développement général de la série des générations à laquelle il appartient. Cette étude comprend donc quatre paragraphes.

## § 1

### Forme extérieure et travail externe.

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

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

Une complication nouvelle intervient quand le contour prend des angles rentrants, plus ou moins profonds, qui divisent et découpent le corps en un certain nombre de parties ou segments, qu'on appelle des *membres*. Ces segments peuvent se découper à leur tour en membres de second ordre, ceux-ci en membres de troisième ordre, et ainsi de suite. La forme est alors *ramifiée*.

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

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

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

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

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

**Application. Les quatre groupes des plantes.** — Servons-nous tout de

suite de cette notion pour diviser l'ensemble des plantes en quatre groupes principaux, que nous aurons à citer à tout instant. Il suffit pour cela d'invoquer les trois degrés de la différenciation primaire et d'ajouter au dernier la plus importante des différenciations secondaires des feuilles.

Il y a, en effet, un très grand nombre de plantes chez lesquelles la différenciation primaire est complète, le corps y étant partagé en racines, tiges et feuilles, chez lesquelles aussi la différenciation secondaire, tant entre membres de même nom qu'entre parties d'un même membre, atteint le plus haut degré de variété et de profondeur.

Dans les autres végétaux, la différenciation primaire, au contraire, est incomplète, le corps ne s'y divisant, au plus, qu'en deux sortes de membres : les tiges et les feuilles; on n'y trouve jamais de racines.

L'ensemble des végétaux se trouve donc, de la sorte, partagé tout d'abord en deux grandes divisions : les plantes à racines et les plantes sans racines.

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

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

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

|              |   |                   |   |                |
|--------------|---|-------------------|---|----------------|
| Plantes..... | { | à racines.....    | { | à fleurs.      |
|              |   |                   | } | sans fleurs.   |
|              | } | sans racines..... | { | à feuilles.    |
|              |   |                   | } | sans feuilles. |

**Dénomination de ces quatre groupes.** — Il est nécessaire maintenant de dénommer chacun de ces quatre grands groupes.

A cet effet, remarquons d'abord que la racine ayant pour fonction principale d'absorber dans le sol les liquides destinés à nourrir la plante, son existence implique l'existence, à l'intérieur du végétal, de tubes capables de conduire ces liquides dans toutes les régions de son corps, tubes qu'on appelle des *vaisseaux*. Toute plante à racines est donc une plante à vaisseaux, une plante vasculaire; toute plante sans racines est aussi une plante sans vaisseaux, une plante non

vasculaire. Observons encore que la présence de fleurs, qui tranchent le plus souvent par de vives couleurs sur le corps de la plante, rend la reproduction par œufs très visible, très apparente, tandis qu'en l'absence de fleurs la reproduction par œufs est plus cachée, plus difficile à apercevoir. C'est cette dernière différence qu'expriment le nom de *Phanérogames* donné aux végétaux à fleurs et celui de *Cryptogames* assigné collectivement à tous ceux qui n'ont pas de fleurs. De ces deux considérations jointes ensemble, dérive immédiatement le nom du second groupe : *Cryptogames à racines* ou, comme on dit plus fréquemment, *Cryptogames vasculaires*.

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

On a donc le tableau suivant :

|                 |             |           |   |  |                        |  |
|-----------------|-------------|-----------|---|--|------------------------|--|
| Plantes...      | {           | à racines | {   | à fleurs — <i>Phanérogames</i> .               | {                      | (Chrysanthème, Morelle, Persil, Rosier, Renoncule, Lis, Blé, Pin.) |
|                 |             | ou        |   | sans fleurs — <i>Cryptogames vasculaires</i> . |                        | {  |
|                 | vasculaires | {         | ordinairement à feuilles — <i>Muscinées</i> .       | {  | (Mousses, Hépatiques.) |  |
|                 | ou          |           | ordinairement sans feuilles — <i>Thallophytes</i> . |  | {                      | (Algues, Champignons.)   |
| non vasculaires |             |           |   |  |                        |  |

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

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

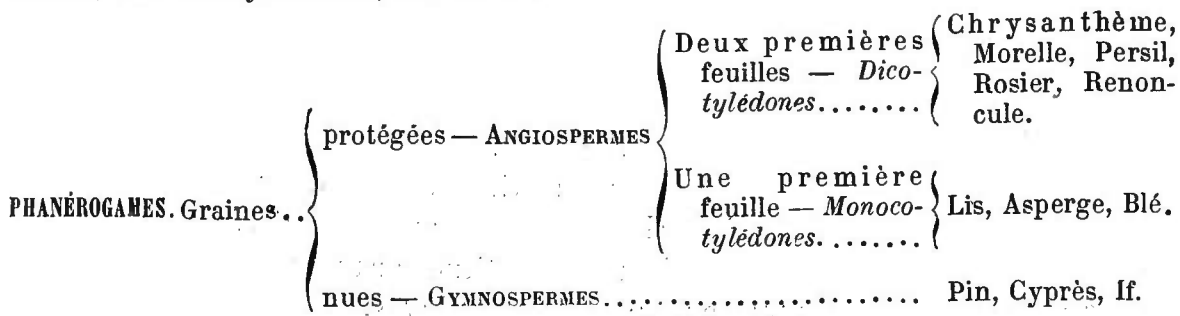
Toutes les *Phanérogames*, avons-nous dit, produisent des graines dans leurs fleurs. Le plus grand nombre ont leurs graines enveloppées dans chaque fleur par une cavité close; on les dit *Angiospermes*. Les autres n'ont pas leurs graines enveloppées dans chaque fleur par une cavité close; on les dit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

Chez certaines *Angiospermes*, la jeune plante renfermée dans la graine porte au premier nœud de sa tige deux feuilles opposées, nommées *cotylédons*; ce sont les *Dicotylédones* (Chrysanthème, Morelle, Persil, Rosier, Renoncule). Chez les autres, la jeune plante ne porte au premier nœud de sa tige qu'une seule feuille, un seul cotylédon; ce sont les *Monocotylédones* (Lis, Asperge, Blé).

Les *Gymnospermes* ne se prêtent pas à une division semblable. Chez elles la jeune plante porte au premier nœud de sa tige tantôt une seule feuille, tantôt

deux, tantôt un plus grand nombre. Le nombre des cotylédons n'y étant pas constant, ce principe de division n'y est pas applicable.

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



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

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

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

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

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

**Critérium externe de perfection.** — Si maintenant l'on admet, ce qui paraîtra évident, d'abord, qu'une plante est d'autant plus parfaite que son travail total extérieur est mieux accompli, et ensuite que ce travail total extérieur est d'autant mieux accompli qu'il est plus divisé et que les diverses parties en sont plus spécialisées, il en résulte aussitôt qu'une plante est d'autant plus parfaite que sa forme extérieure est plus différenciée. Nous voilà donc munis d'un critérium morphologique à l'aide duquel nous déciderons aisément, dans chaque cas particulier, si une plante donnée est plus ou moins parfaite qu'une autre plante également donnée. Appliquant ce critérium aux quatre grands

groupes où nous venons de voir se répartir tous les végétaux, nous sommes conduits à les ranger dans l'ordre suivant, qui exprime en montant le perfectionnement progressif de la forme extérieure : tout au bas les Thallophytes, après elles les Muscinées, puis les Cryptogames vasculaires, enfin tout en haut les Phanérogames. Ces dernières, à leur tour, auront en bas les Gymnospermes, au milieu les Monocotylédones, en haut les Dicotylédones.

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

## § 2

### Forme intérieure ou structure, et travail interne.

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

**Structure continue.** — Le cas le plus simple est celui où, dans toute l'étendue du corps adulte, la substance qui le constitue est indivise et continue avec elle-même, de telle façon qu'un fil rigide enfoncé dans la masse peut y être poussé d'une extrémité à l'autre sans rencontrer de résistance. Il en est ainsi, par exemple, chez bon nombre d'Algues, non seulement parmi celles qui ont une forme simple, comme la Valonie (*Valonia*) (fig. 1, A), etc., ou bien une forme ramifiée mais homogène, comme l'Udotée (*Udotea*) (fig. 1, B), la Vauchérie (*Vaucheria*), etc., mais même parmi celles dont la forme ramifiée a subi une différenciation très profonde, comme le Caulerpe (*Caulerpa*), (fig. 1, C), etc. ; cette

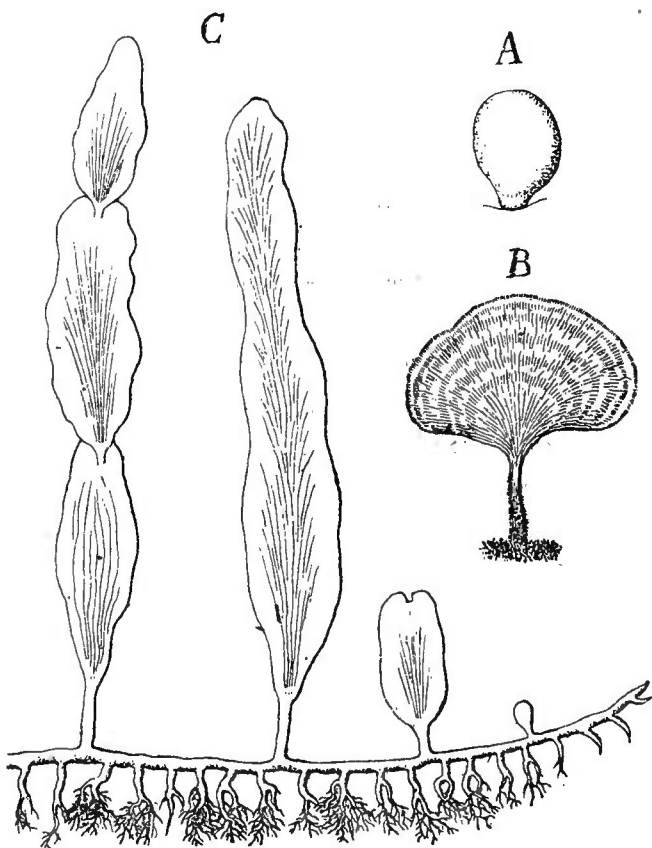


Fig. 1. — Trois Siphonées, Algues à structure continue. — A, Valonie utriculaire (*Valonia utricularis*), forme simple. — B, Udotée flabellée (*Udotea flabellata*), forme ramifiée peu différenciée; les ramifications se serrent en éventail. — C, Caulerpe prolifère (*Caulerpa prolifera*), forme ramifiée très différenciée.

continuité interne a valu à toutes ces Algues le nom de *Siphonées*. Il en est de même encore chez bon nombre de Champignons, précisément chez ceux que la différenciation des organes reproducteurs place au premier rang du groupe

et qui, possédant seuls des œufs, sont nommés *Oomycètes*, comme le *Mucor* (*Mucor*), le Saprolègne (*Saprolegnia*), le Péronospore (*Peronospora*), etc. La structure de toutes ces plantes est *continue*.

**Éléments constitutifs du corps dans la structure continue.** Voyons quels sont, dans ce cas, les éléments constitutifs du corps.

Considérons d'abord une partie jeune quelconque en voie de croissance (fig. 2, A). Nous y distinguerons aussitôt quatre choses : 1° à l'extérieur, une couche mince, homogène et continue de substance solide, incolore, ordinairement transparente, qui est protectrice; c'est la *membrane* (*m*); 2° à l'intérieur, intimement appliquée contre la membrane et continue avec elle-même dans toute l'épaisseur de la partie considérée, une matière molle, semi-liquide, non élastique, ordinairement incolore et granuleuse; c'est le *protoplasme* (*p*); 3° au

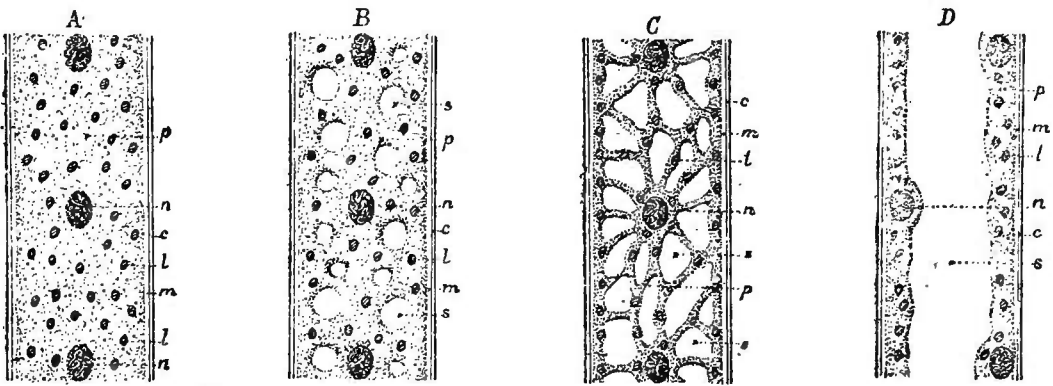


Fig. 2. — Section longitudinale d'une portion du corps d'une plante à structure continue. — A, premier âge : *m*, membrane ; *c*, sa couche cellulosique ; *p*, protoplasme ; *n*, noyaux ; *l*, leucites. — B, après l'introduction du suc *s*, sous forme de vacuoles. — C, phase des bandelettes. — D, après la disparition des bandelettes.

sein même du protoplasme et équidistants entre eux, un plus ou moins grand nombre de corpuscules sphériques ou ovoïdes, séparés du protoplasme ambiant par un contour très net; ce sont les *noyaux* (*n*); 4° enfin, dans la masse du protoplasme parmi les noyaux, des grains plus petits, de forme déterminée, ordinairement sphériques ou ovoïdes, doués d'une activité propre et diverse suivant les cas; ce sont les *leucites* (*l*).

Membrane, protoplasme, noyaux et leucites ont une composition chimique analogue, étant tous essentiellement formés par divers principes azotés semblables à l'albumine, associés dans des proportions variées. Aussi offrent-ils en commun les réactions générales des composés albuminoïdes : coagulation et durcissement par la chaleur, l'alcool absolu, les acides picrique, chromique, etc., coloration en jaune par l'iode, en rose par l'acide sulfurique en présence du sucre, en rouge par le nitrate acide de mercure, etc. C'est donc surtout par leurs qualités physiques, notamment par leur solidité et leur réfringence diverses, qu'ils se distinguent nettement sur leurs lignes de contact. Pourtant, les noyaux, les leucites et la membrane ont aussi des caractères propres, par où ils diffèrent du protoplasme.

Les noyaux sont composés en majeure partie d'une matière albuminoïde phosphorée, la *nucléine*, dont la composition est exprimée par la formule  $C^{58}H^{49}Az^9Ph^3O^{11}$ , et qui a la propriété de fixer avec une grande énergie



diverses matières colorantes. Celles-ci, par conséquent, colorent fortement les noyaux au sein du protoplasme incolore, en rouge (fuchsine, carmin), en vert (vert de méthyle), en violet (violet de Paris, hématoxyline), en bleu (bleu d'aniline), en noir (nigrosine) ; les noyaux se colorent aussi en noir par l'acide osmique. La nucléine affecte dans le noyau la forme d'un certain nombre de bâtonnets courbés en U ; les interstices sont occupés et le tout est revêtu par une matière albuminoïde qui diffère peu du protoplasme.

Les leucites ont la faculté de former dans leur masse diverses substances spéciales, qui permettent de caractériser autant de catégories de ces corpuscules. Bornons-nous à signaler ici les deux plus importantes de ces catégories. Les uns demeurent incolores et produisent de petits grains d'une substance ternaire de formule  $(C^{12}H^{10}O^{10})^5$  très réfringente, bleuissant par l'iode, qu'on nomme l'*amidon* ; ce sont les *amyloleucites*. Chaque grain d'amidon est formé de couches alternativement plus dures et plus molles, plus brillantes et plus ternes, plus sèches et plus aqueuses, disposées autour d'un globule central ou excentrique qui est la partie la plus molle, la plus terne et la plus aqueuse du grain. D'abord très petit, il s'accroît progressivement de dedans en dehors, par addition de nouvelle matière à sa périphérie ; sa forme est le plus souvent sphérique ou ovoïde. Si plusieurs grains prennent naissance dans le même leucite, ils se soudent en grandissant et constituent ce qu'on appelle des grains d'amidon *composés*. D'autres leucites produisent, sous l'influence de la lumière, un principe colorant vert, la *chlorophylle*, qui les imprègne uniformément dans toute leur épaisseur ; ce sont les *chloroleucites* ; dans le langage vulgaire, on les appelle communément des *grains de chlorophylle*. Insoluble dans l'eau, soluble dans l'alcool, se combinant avec les bases à la manière d'un acide, la chlorophylle a une composition quaternaire exprimée par la formule  $C^{36}H^{30}AzO^4$ . On rencontre des chloroleucites dans toutes les Algues à structure continue, tandis que tous les Champignons en sont dépourvus. Comme les amyloleucites, ils produisent souvent des grains d'amidon dans leur masse, mais ils peuvent aussi n'en pas former.

Enfin la membrane, par un mécanisme analogue à celui par lequel les amyloleucites produisent les grains d'amidon, transforme de bonne heure sa couche externe en une substance ternaire de formule  $(C^{12}H^{10}O^{10})^6$ , isomère par conséquent de l'amidon, mais plus condensée et ne bleuissant pas directement par l'iode ; c'est la *cellulose*, matière très résistante, insoluble dans tous les réactifs, à l'exception du liquide cupro-ammoniacal, se colorant en bleu par l'iode après l'action de l'acide sulfurique ou du chlorure de zinc, qui la ramènent à l'état d'amidon. La membrane propre du corps se trouve ainsi enveloppée d'une couche continue et plus ou moins épaisse de cellulose, qui lui assure à la fois une protection et un soutien (*c*). Cette couche cellulosique de la membrane existe tout aussi bien chez les Algues que chez les Champignons à structure continue. Comme elle est plus épaisse et plus résistante, elle est aussi plus visible que la couche albuminoïde (*m*) qui la double à l'intérieur et qui peut, au premier abord, passer inaperçue.

**Suc.** — Si la partie jeune dont nous venons de décrire la structure grandit beaucoup et rapidement, comme c'est le cas ordinaire, le protoplasme ne peut,

sans se déchirer, suivre cet agrandissement. Il se fait donc çà et là dans son épaisseur des solutions de continuité, aussitôt remplies par un liquide clair. Elles sont d'abord petites, sphériques et le liquide qui les occupe forme dans le protoplasme des gouttelettes transparentes, qu'on nomme des *vacuoles* (fig. 2, *B*). Plus tard, la cause qui les a produites continuant d'agir, ces gouttelettes vont grandissant peu à peu, puis se touchent et enfin se confondent de proche en proche en une masse liquide unique. Le protoplasme forme alors, pour quelque temps du moins, une couche externe continue qui tapisse la membrane et des bandelettes rameuses traversant toute l'épaisseur du corps en y dessinant un réseau dont les mailles sont occupées par le liquide (fig. 2, *C*). Les noyaux et les leucites se trouvent alors répartis tout aussi bien dans l'épaisseur des bandelettes qu'au sein de la couche pariétale; chaque noyau est un centre autour duquel les bandelettes rayonnent en tous sens. Plus tard encore, la croissance continuant, les bandelettes s'amincissent, se rompent, et leurs portions se rétractent dans la couche périphérique. Désormais, le protoplasme ne forme plus qu'une couche pariétale, dans l'épaisseur de laquelle sont nichés les noyaux et les leucites; toute la région centrale du corps est occupée par un liquide (fig. 2, *D*).

Qu'il remplisse des vacuoles isolées, les mailles d'un réseau ou une cavité centrale continue, le liquide est appelé dans tous les cas le *suc* du corps. Le suc est la source où le protoplasme, avec ses noyaux et ses leucites, puise l'eau et les substances solubles du dehors dont il a besoin pour entretenir son activité; il est aussi le réservoir où le protoplasme déverse les matières solubles qui sont les produits de son activité. Aussi tient-il en dissolution un grand nombre de substances des plus diverses : sels minéraux et organiques, acides et bases organiques libres, corps neutres azotés comme des diastases, des peptones, des amides, corps neutres ternaires comme les dextrines, les sucres, les glucosides, etc ; sa réaction est ordinairement acide. En outre, le suc joue un rôle mécanique important. En affluant dans le corps, il exerce, en effet, de dedans en dehors sur le protoplasme une pression croissante, qui peut atteindre, dans certains cas, plusieurs atmosphères. Cette pression distend le protoplasme et la membrane, jusqu'à ce que la résistance élastique de la couche cellulosique de celle-ci lui fasse équilibre. La tension ainsi établie entre la membrane de cellulose et tout ce qu'elle contient, d'où résulte une certaine raideur, est ce qu'on nomme la *turgescence* du corps; tout ce qui augmente le volume du suc accroît la turgescence, tout ce qui le diminue l'affaiblit. On verra plus tard que la turgescence joue un rôle important dans la croissance.

**Mouvements du protoplasme.** — A partir du moment où le suc y devient abondant, le protoplasme se montre animé de mouvements divers, accusant ainsi au dehors le jeu des forces qui agissent en lui. Tant qu'il y a des bandelettes réticulées tendues d'une face à l'autre de la couche pariétale (fig. 2, *C*), on voit ces bandelettes changer incessamment de forme et de position. Ici, elles s'amincissent, se brisent, rétractent leurs deux moitiés et disparaissent; ou bien deux ou plusieurs bandelettes se rapprochent et s'unissent en une seule. Là, au contraire, il pousse un bras nouveau qui se ramifie et se soude

avec les autres ; ou bien c'est un bras ancien qui émet un prolongement pour s'unir à ses voisins. En même temps, les granules protoplasmiques, souvent aussi les noyaux et les leucites, se meuvent en courant le long des bandelettes et le long de la couche pariétale ; ordinairement dans une même bandelette il y a deux courants de granules de sens inverse sur les deux bords, avec une ligne de repos au milieu. Plus tard, quand le suc s'est rassemblé dans une large cavité centrale (fig. 2, *D*), les mouvements de courant continuent dans la couche pariétale. Il y a d'ordinaire dans cette couche plusieurs courants de granules, parallèles à la plus grande longueur de la partie considérée et dirigés soit tous ceux d'une moitié dans un sens, tous ceux de l'autre moitié en sens contraire, soit alternativement dans un sens et dans l'autre. Grâce à ces mouvements, les diverses particules du protoplasme se transportent sans cesse d'un bout du corps à l'autre, avec une vitesse qui peut atteindre et dépasser un millimètre à la minute.

**Le protoplasme est l'élément fondamental du corps.** — Le suc est toujours, comme on l'a vu, d'origine postérieure et par conséquent de valeur subordonnée ; les leucites peuvent manquer. Le corps ne se compose donc que de trois éléments essentiels : la membrane, le protoplasme et les noyaux.

La membrane albuminoïde n'est, au fond, que la couche périphérique du protoplasme, exempte de granules et modifiée dans ses propriétés physiques, devenue notamment plus dure et plus résistante. S'il vient à en être dépouillé, le protoplasme en régénère une autre aussitôt. Que dans une *Vauchérie* ou un *Mucor*, par exemple, l'on perce ou l'on déchire la membrane du corps en un point, et que, par l'ouverture, on fasse sortir dans l'eau une partie du protoplasme (fig. 3), on la verra d'abord se contracter en boule, et bientôt après former à sa périphérie une membrane nouvelle, qui la sépare du milieu ambiant et la protège ; la membrane dérive donc du protoplasme. Quant à la couche de cellulose, résultant comme on sait de la transformation ultérieure de la zone externe de la membrane albuminoïde, elle n'est qu'un dérivé de second ordre du protoplasme.

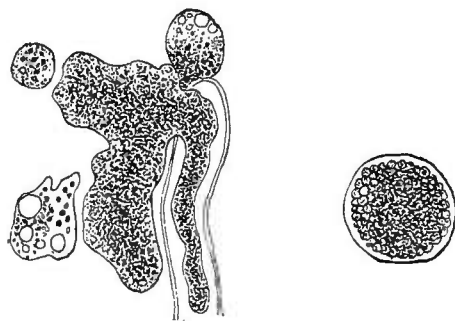


Fig. 3. — A gauche, protoplasme s'échappant avec ses noyaux et ses chloroleucites d'un tube de *Vauchérie* terrestre (*Vaucheria terrestris*), percé vers son sommet ; il se sépare en plusieurs petites masses arrondies. A droite, une de ces masses a condensé vers le centre ses noyaux et ses leucites, et s'est formé à la surface une membrane nouvelle (d'après Sachs).

Les noyaux diffèrent davantage du protoplasme et ont vis-à-vis de lui une indépendance beaucoup plus grande ; ils n'en dérivent pas. A mesure que le protoplasme augmente de volume, toujours revêtu par la membrane qui s'accroît à mesure, les noyaux grossissent aussi et, en même temps, s'espacent davantage. Quand ils ont acquis une certaine dimension, ils se divisent en deux moitiés égales, et les nouveaux noyaux s'écartent l'un de l'autre, jusqu'à devenir équidistants ; ils grandissent ensuite, pour subir plus tard une nouvelle bipartition, et ainsi de suite. Tout noyau procède donc d'un noyau antérieur par voie de dédoublement. Nous étudierons plus loin avec détail ce

phénomène de division ; bornons-nous à en signaler ici le caractère essentiel. Au moment où un noyau, ayant acquis sa dimension maxima, se prépare à se diviser, son contour s'efface et la portion de sa masse qui n'est pas de la nucléine se confond avec le protoplasme. L'autre portion, formée de nucléine et qui affecte, comme on sait, la forme d'un certain nombre de bâtonnets courbés en U, isole davantage ses segments, puis fend chacun d'eux dans toute sa longueur en deux segments pareils, qui se séparent ; le nombre des bâtonnets courbes se trouve ainsi doublé. Ensuite ces bâtonnets se rapprochent, moitié d'un côté, moitié de l'autre, les deux moitiés se revêtent et combrent leurs interstices avec du protoplasme ordinaire, puis enfin s'isolent par un contour tranché d'avec le protoplasme général, pour constituer les deux noyaux nouveaux. On voit que chaque noyau nouveau possède exactement la moitié de la nucléine du noyau ancien ; cette substance y est répartie dans le même nombre de bâtonnets courbes, mais ceux-ci sont moitié plus fins. On voit aussi que, pendant chacune de ses divisions, le noyau perd, en partie du moins, son autonomie vis-à-vis du protoplasme, dans lequel ses filaments de nucléine se retrempent, pour ainsi dire, chaque fois.

C'est donc, après tout, le protoplasme qui est l'élément constitutif fondamental du corps de la plante.

**Structure cloisonnée : cellules.** — Déjà chez la plupart des Thallophytes autres que les Siphonées parmi les Algues et les Oomycètes parmi les Champignons, puis chez tous les végétaux des trois autres groupes, dans la très grande majorité des plantes par conséquent, la structure que nous venons d'esquisser subit une modification importante. Elle n'est plus continue ; un fil rigide, enfoncé à travers la membrane en un point du corps, et poussé en divers sens, se heurte bientôt à une forte résistance, et s'il en triomphe à l'aide d'une pression suffisante, après un court trajet dans une partie molle, il rencontre une résistance nouvelle, et ainsi de suite. Rien n'est changé pourtant au fond des choses. Le corps est toujours formé d'une membrane et d'un protoplasme avec des noyaux équidistants et des leucites divers. Il y a seulement quelque chose de plus. De bonne heure, avant l'apparition du suc aux points considérés, il s'est formé au sein du protoplasme, perpendiculairement à la ligne des centres de deux noyaux consécutifs et au milieu de cette ligne, autant de minces cloisons de même nature que la membrane du corps, c'est-à-dire d'abord tout entières albuminoïdes, bientôt transformées, dans leur plan médian, en une lame de cellulose, doublée de chaque côté d'un feuillet albuminoïde (fig. 4, *m'*, *c'*). Toutes ces cloisons s'ajustent entre elles et les plus externes se raccordent avec la membrane générale, de manière à diviser le corps en autant de petits compartiments polyédriques qu'il renferme de noyaux ; chacun de ces petits compartiments est ce qu'on appelle une *cellule*, et la structure du corps est dite dans ce cas *cellulaire*.

Chaque cellule se compose donc d'une membrane, d'un noyau et des divers leucites qui se trouvaient renfermés dans la portion du protoplasme général comprise entre deux cloisons consécutives. En un mot, chaque cellule possède en petit la même structure que le corps tout entier.

Si les noyaux se dédoublent toujours dans la même direction, de manière à

être tous disposés en une seule série linéaire, toutes les cloisons sont parallèles et le corps est formé d'une file de cellules superposées (fig. 4), comme dans la Conferve (*Conferva*), la Spirogyre (*Spirogyra*), etc. Si les noyaux se divisent

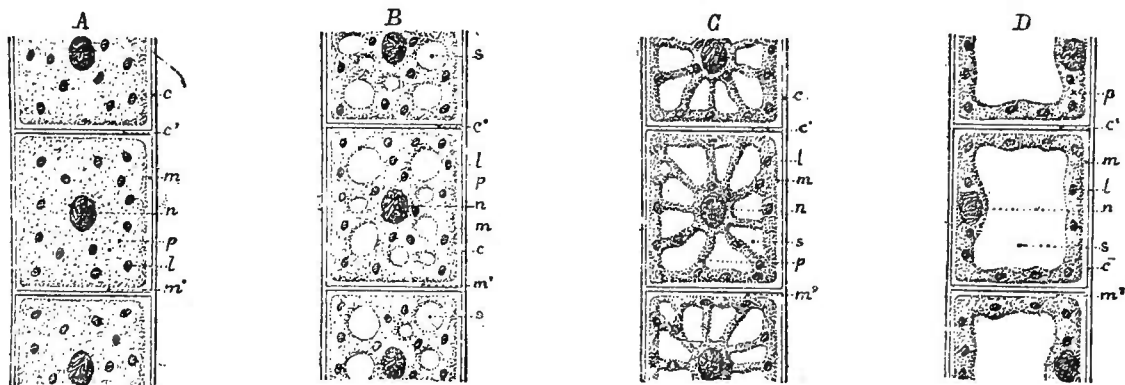


Fig. 4. — Section longitudinale du corps d'une plante à structure cloisonnée dans une seule direction. — A, premier âge : m, membrane ; c, sa couche cellulosique ; m', les deux feuilletts albuminoïdes de la cloison ; c', sa lame cellulosique mitoyenne ; p, protoplasme plein ; n, noyaux ; l, leucites. — B, après l'apparition du suc s sous forme de vacuoles. — C, phase des bandelettes. — D, après la disparition des bandelettes. Comparez cette figure à la figure 2, p. 10.

dans deux directions rectangulaires, il y a aussi deux directions de cloisonnement et le corps est formé d'un plan de cellules, comme dans l'Ulve (*Ulva*), le Porphyre (*Porphyra*), etc. Enfin, si les noyaux se dédoublent dans les trois directions, le cloisonnement s'opère aussi dans les trois sens et le corps est composé d'un massif de cellules (fig. 5), comme dans toutes les plantes vasculaires. Dans les deux premiers cas, chaque cellule emprunte une portion plus ou moins grande de sa membrane à la membrane du corps, le reste aux cloisons séparatrices des cellules voisines ; il en est de même dans le troisième cas pour les cellules périphériques (fig. 5, ép), tandis que dans les cellules profondes (éc) la membrane est uniquement formée par l'ensemble de ces cloisons mitoyennes.

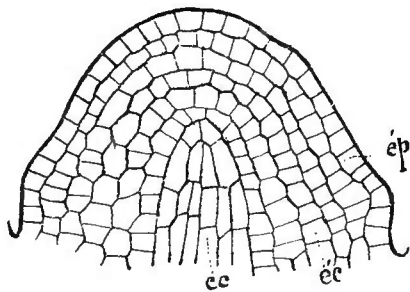


Fig. 5. — Section longitudinale du sommet de la tige de la Pesse vulgaire (*Hippuris vulgaris*), montrant la structure cloisonnée dans les trois directions ; ép, cellules périphériques (d'après de Bary).

Une fois la couche externe de la membrane générale et les lames moyennes de toutes les cloisons transformées en cellulose, le corps se trouve donc traversé dans toute son étendue par un réseau rigide, solidement raccordé avec la cuirasse périphérique et qui emprisonne dans ses mailles toutes les parties molles. Toutes les lames de ce réseau étant mitoyennes, les cellules n'ont pas, du moins au début, de membrane propre de cellulose. Elles possèdent, au contraire, chacune une membrane albuminoïde spéciale, directement appliquée sur son protoplasme et séparée des membranes albuminoïdes voisines par toute l'épaisseur des lames mitoyennes cellulosiques. Ces dernières, d'abord minces, s'épaississent ensuite plus ou moins de chaque côté, vers l'intérieur des deux cellules voisines, aux dépens du feuillet albuminoïde correspondant.

Plus tard, elle peuvent être continues et d'égale épaisseur dans toute leur étendue ; les protoplasmes voisins ne communiquent alors que par voie d'osmose

et cette osmose s'opère uniformément dans toute la largeur de la cloison de cellulose. Mais le plus souvent il n'en est pas ainsi. En de certaines places, la cloison albuminoïde demeure mince et ne produit aussi qu'une lame mince de cellulose, tandis que, dans les régions intermédiaires, elle s'épaissit de chaque côté vers l'intérieur et produit aussi une couche cellulosique de plus en plus

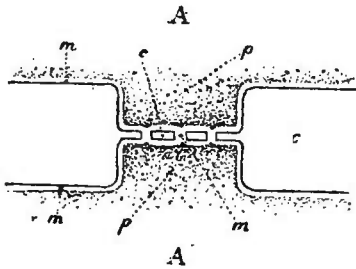


Fig. 6. — Partie d'une section de la cloison séparatrice des cellules A et A', passant par une ponctuation. *p, p*, protoplasmes voisins; *m*, membrane albuminoïde; *c*, lame cellulosique mitoyenne, percée en crible dans la ponctuation.

épaisse. Les places minces qui, par leur mode même de formation, se correspondent toujours exactement d'une cellule à l'autre, dessinent alors une sculpture en creux sur le fond épaissi de la membrane; quand elles sont circulaires ou ovales, on les nomme des *ponctuations*. C'est par elles que s'opèrent alors presque exclusivement les échanges osmotiques entre les protoplasmes voisins. Dans chaque place mince (fig. 6), il existe ordinairement une série de petits points formant les mailles d'un très fin réseau, dans lesquels la membrane albuminoïde n'a pas du tout formé de cellulose, qui se colorent en jaune par conséquent par le chlorure

de zinc iodé. En ces points réservés, les protoplasmes voisins (*p*) ne sont séparés que par la membrane azotée mitoyenne (*m*) qui bouche chaque maille du réseau cellulosique (*c*); ils communiquent plus librement entre eux que partout ailleurs, sans être pour cela en continuité directe.

A mesure qu'une cellule grandit, son protoplasme, plein à l'origine (fig. 4, A), se creuse, comme le protoplasme général du corps dans la structure continue, d'abord de vacuoles remplies de suc (fig. 4, B); puis, il forme un réseau de bandelettes (fig. 4, C); enfin, il se réduit ordinairement à une couche pariétale englobant le noyau et les leucites, et enveloppant la région centrale occupée par le suc (fig. 4, D). D'une cellule à l'autre, les sucs sont donc toujours séparés, si l'on fait abstraction des points réservés des places minces, par deux couches pariétales de protoplasme, deux membranes albuminoïdes et une lame mitoyenne de cellulose. Le suc cellulaire joue dans la cellule le même rôle que le suc général dans le corps tout entier quand la structure est continue. Il provoque notamment, en distendant la membrane de cellulose qui lui résiste, un état de raideur qu'on appelle la *turgescence* de la cellule; la pression de turgescence peut y atteindre, dans certains cas, sept (Haricot) et jusqu'à treize atmosphères (Hélianthe).

Après l'apparition du suc cellulaire, le protoplasme se montre animé dans chaque cellule de mouvements divers, localisés dans la cellule et sans lien nécessaire avec ceux des cellules voisines (fig. 7). Ces mouvements sont les mêmes que ceux qui affectent le protoplasme général dans la structure continue, et nous n'y reviendrons pas. Ajoutons seulement qu'ici, une fois toutes les bandelettes disparues, il arrive souvent qu'il n'y ait dans la couche pariétale qu'un seul courant fermé, doué dans chaque cellule d'une direction constante déterminée par la place de cette cellule dans le corps. Dans la tige des Charagnes (*Chara*), par exemple, le courant est parallèle au grand axe de la cellule, montant toujours du côté correspondant à la première feuille du nœud suivant, descen-

dant du côté opposé et laissant entre ses deux bords une bande mince en repos : sa vitesse, à la température de 15 degrés, est de 1<sup>mm</sup>,63 à la minute. Ce courant unique entraîne souvent le noyau et les chloroleucites (Vallisnérie, Élodée, etc.), quelquefois le noyau seulement, les chloroleucites demeurant immobiles dans la zone externe de la couche pariétale (Charagne).

Que la structure soit cellulaire ou continue, on voit donc que le protoplasme est une substance essentiellement mobile. La prétendue immobilité de la plante n'est qu'une apparence, due à ce que la couche cellulosique de la membrane du corps et des cloisons qui le divise, par sa rigidité, interdit en général au protoplasme toute déformation du contour externe et tout déplacement d'ensemble. Quelquefois pourtant il arrive que cette couche cellulosique est assez mince et assez flexible pour se déformer légèrement sous l'influence des mouvements internes ; le corps tout entier se déplace alors plus ou moins rapidement dans le milieu ambiant, comme on le voit chez beaucoup d'Algues (Desmidiées, Diatomées, Nostocacées, Bactériacées, etc.).

En somme, on peut se représenter la structure cellulaire comme dérivant de la structure continue par un simple développement de la membrane générale dans la profondeur du corps, entre tous les noyaux, avec raccordement de tous les prolongements. Ce développement et ce raccordement ont pour but de soutenir l'ensemble et de protéger les parties, tout en permettant, par les places minces des cloisons et surtout par les points où la cellulose y fait défaut, les échanges entre les protoplasmes voisins. Cette manière de voir se trouve d'ailleurs confirmée par de nombreuses formes de transition. Tout en gardant leur structure continue, les Caulerpes, par exemple (fig. 1, C), prolongent leur membrane avec sa couche cellulosique dans la profondeur du protoplasme sous forme de bandelettes solides, ramifiées et soudées çà et là bout à bout en réseau, qui se raccordent avec la face opposée et constituent de la sorte un système de contreforts et d'arcs-boutants (fig. 8). Chez d'autres plantes qui prennent la structure cellulaire, comme les Spirogyres, le cloisonnement, au lieu de s'opérer comme d'ordinaire simultanément dans toute l'épaisseur du corps, part de la membrane externe sous forme d'un bourrelet annulaire, qui s'avance peu à peu comme un diaphragme dans la profondeur du protoplasme et finit par se fermer au centre en complétant la cloison.

La structure cellulaire n'est donc qu'une simple modification de la structure continue, modification extrêmement répandue, il est vrai, mais dont la fréquence ne doit pas nous faire illusion. Elle ne change rien, on l'a vu, au fond des choses ; une plante cellulaire n'est point, par cela seul, plus compliquée qu'une plante continue, et dans une plante cellulaire, chaque cellule,

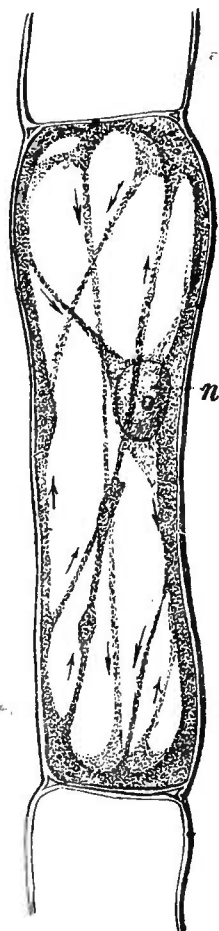


Fig. 7. — Cellule d'un poil de Chélideoine grande (*Chelidonium majus*), à la phase des bandelettes. n, noyau. Les flèches indiquent le sens du mouvement du protoplasme dans les bandelettes et dans la couche pariétale (d'après Dippel).

avec sa double membrane, son protoplasme, son noyau, ses leucites et son suc, n'est pas plus simple que le corps tout entier.

**États intermédiaires entre la structure continue et la structure cellulaire : articles, symplastes.** — Nous avons supposé jusqu'ici que des cloisons se

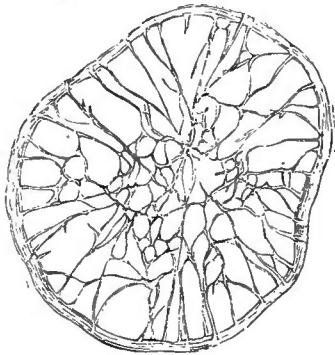


Fig. 8. — Section transversale du corps à structure continue du Caulerpe prolifère, montrant le lacin réticulé des cordons cellulotiques (d'après Reinke).

formaient partout entre deux noyaux consécutifs, de manière que chaque compartiment ne renfermât qu'un seul noyau : c'est à un pareil compartiment que nous avons donné le nom de cellule. Le cloisonnement s'opère alors à son maximum ; c'est le cas de beaucoup le plus fréquent. Entre la structure cellulaire ainsi définie et la structure continue, il existe pourtant des intermédiaires dont l'étude est très instructive.

Il arrive, en effet, que le corps ne se cloisonne que de loin en loin, sans aucune relation avec la disposition des noyaux, de manière que chaque portion de protoplasme comprise entre deux cloisons consécutives renferme un plus ou moins grand nombre de noyaux, des centaines et jusqu'à des millions. On en voit des exemples chez bon nombre d'Algues filamenteuses, notamment les Cladophores (*Cladophora*). Les compartiments ainsi découpés dans le corps n'ont évidemment pas la même valeur que dans le cas précédent et ne peuvent pas porter le même nom. En les appelant aussi des cellules, on ferait la faute de désigner par le même mot des choses différentes. Nous les nommerons des *articles* et nous dirons que dans ce cas la structure est *articulée*. La structure articulée comporte bien des degrés, suivant le nombre et le rapprochement des cloisons, en d'autres termes, suivant le nombre des noyaux renfermés dans chaque article. Il en résulte autant de transitions entre la structure continue, sans cloisons, et la structure cellulaire, où le cloisonnement atteint son maximum.

L'existence d'intermédiaires entre les deux structures extrêmes se manifeste encore par la présence locale d'articles aussi bien dans des plantes à structure continue que dans des végétaux à structure cellulaire. Ainsi, dans le thalle des Mucors, il est fréquent de voir certains rameaux latéraux, plus grêles et plus rameux que les autres, se séparer régulièrement des branches principales par des cloisons basilaires, qui en font autant d'articles isolés dans une structure d'ailleurs continue. D'un autre côté, le corps d'un Figuier (*Ficus*) ou d'un Mûrier (*Morus*), d'ailleurs cellulaire, renferme dans sa masse un certain nombre d'articles en forme de filaments rameux, qui s'étendent sans discontinuité de l'extrémité des racines les plus profondes au sommet des feuilles les plus hautes, en serpentant entre les cellules, et qui renferment des millions de noyaux.

Enfin, ces états intermédiaires se présentent à nous d'une autre manière encore. Dans une structure complètement cellulaire, il arrive que çà et là les cloisons cellulotiques et albuminoïdes se résorbent et que les protoplasmes des cellules voisines se fusionnent en un seul, tandis que les noyaux restent à leurs places respectives ; en ces points, la structure cellulaire primitive fait retour à une structure continue. On appelle *symplaste* un ensemble de cellules ainsi fusionnées : le Pavot (*Papaver*), la Campanule (*Campanula*), la Chicorée (*Cicho-*



*rium*), en offrent de beaux exemples. Dans un très grand nombre de Champignons aussi, les filaments cloisonnés et ramifiés qui composent le corps, partout où ils viennent à se rencontrer, résorbent les membranes aux points de contact, unissent les protoplasmes et, de chacun de ces abouchements, il résulte encore un symplaste local. Dans les Myxomycètes de la famille des Endomyxées, toutes les cellules du corps, dont la membrane est ici dépourvue de couche cellulosique, se fusionnent de la sorte à un moment donné, de sorte que pendant un certain temps le corps tout entier n'est qu'un vaste symplaste réticulé et mobile (fig. 9).

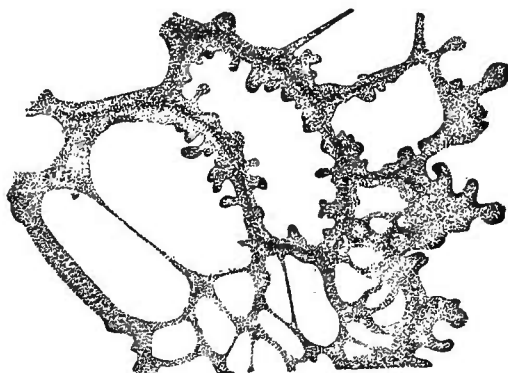


Fig. 9. — Portion du symplaste réticulé et mobile, en voie de progression vers la droite, du Physare pied-blanc (*Physarum leucopus*) (d'après Cienkowski).

**Structure cellulaire associée. Structure cellulaire dissociée.** — Dans ce qui précède, on a supposé qu'après le cloisonnement du corps, les diverses cellules demeurent unies entre elles, leurs membranes albuminoïdes propres étant comme cimentées par les lames cellulosiques mitoyennes; le corps est alors tout d'une pièce, comme lorsqu'il n'est pas cloisonné. A vrai dire, il suffit, pour que ce résultat soit atteint, que les cellules périphériques demeurent solidement unies. On voit souvent, en effet, les cellules profondes se séparer çà et là les unes des autres, par un dédoublement local des lames cellulosiques mitoyennes en deux feuillets, qui s'écartent plus ou moins; il en résulte des *espaces intercellulaires* plus ou moins grands, qui se remplissent ordinairement de gaz, quelquefois de liquides spéciaux, et le long desquels les cellules ont une membrane cellulosique propre. Si ces espaces sont très petits, ou du moins plus petits que les cellules qui les bordent, ce sont des *méats* (voir plus loin fig. 10, *B*); s'ils sont plus grands que les cellules de bordure, de manière qu'il paraît manquer en ce point une ou plusieurs cellules, ce sont des *lacunes* (fig. 10, *F*); s'ils deviennent énormes, ce sont des *chambres*; quand ces lacunes ou ces chambres s'étendent dans une grande partie de la longueur du corps ou même dans toute sa longueur, ce sont des *canaux*. Certaines cellules de la périphérie peuvent aussi se séparer localement de la même manière en produisant des *pores*, qui font communiquer l'ensemble des espaces intercellulaires avec le milieu extérieur. Tant que cette dissociation des cellules demeure localisée en certains points de la profondeur du végétal ou de sa périphérie, de manière que le corps n'en forme pas moins un tout lié, la structure est dite *associée*. C'est le cas de beaucoup le plus fréquent.

Il arrive pourtant assez souvent qu'après chaque cloisonnement la lamelle moyenne de la cloison cellulosique mitoyenne se transforme en une substance soluble et se dissolvait en séparant la cloison cellulosique en deux feuillets et isolant complètement les deux cellules, avant qu'un nouveau cloisonnement ne se produise en elles. Le corps se trouve alors *dissocié*, émietté pour ainsi dire, dans le milieu extérieur et, pour l'observer dans son ensemble, il faut, par la pensée, en rassembler toutes les cellules éparses, les rapprocher au contact et

les disposer comme elles l'eussent été si la dissociation n'avait pas eu lieu. Il en est souvent ainsi, parmi les Algues chez les Desmidiées, les Bactériacées et les Diatomées, etc., parmi les Champignons chez les Levûres (*Saccharomyces*), etc. Dans les Myxomycètes, la cloison, sans produire de lame cellulosique, se dédouble aussitôt en deux feuillets et les cellules s'isolent sans s'être revêtues d'une couche de cellulose. Aussi, grâce aux mouvements du protoplasme, déforment-elles sans cesse leur contour et se déplacent-elles en rampant. Ce sont ces cellules éparses et mobiles qui, chez les Endomyxées, se fusionnent plus tard de proche en proche, pour former le symplaste réticulé et également mobile dont il a été question plus haut (fig. 9).

Les plantes dont le corps va s'émiettant ainsi, à mesure qu'il croît, sont souvent dites à tort *unicellulaires*, parce qu'on regarde chacune des cellules isolées comme en étant le corps tout entier.

Ailleurs, la dissociation n'a lieu que çà et là, suivant certaines cloisons, qui se dédoublent pendant que les autres demeurent entières. Le corps se sépare alors en fragments pluricellulaires, qu'il n'est pas davantage permis de considérer comme étant chacun une plante tout entière.

**Structure dissociée libre. Structure dissociée agrégée.** — Enfin la dissociation peut avoir lieu d'une autre manière encore. La lamelle moyenne de la cloison cellulosique, au lieu de se dissoudre immédiatement comme il a été dit plus haut, peut se transformer en une couche plus ou moins épaisse de gelée ou de mucilage. Les cellules se séparent alors dans cette gelée interstitielle; mais si cette gelée a une consistance assez ferme, elle maintient en une masse compacte toutes les cellules dissociées, en donnant au corps un contour défini. Il en est ainsi, par exemple, chez bon nombre d'Algues gélatineuses, notamment dans le *Leuconostoc*, Bactériacée qui se nourrit de sucre de canne et que sa consistance a fait nommer *gomme de sucrerie*. Pour distinguer cette dissociation avec agglomération persistante, de la dissociation avec séparation complète, on peut dire que la structure dissociée est *agrégée* dans ce cas, *libre* dans l'autre.

Dans les plantes qui dissocient ainsi leurs cellules, le phénomène paraît dépendre des conditions de milieu. Dans certaines conditions, la dissociation ne se produit pas; dans d'autres, elle a lieu à l'intérieur d'une masse gélatineuse avec agrégation des cellules; dans d'autres encore, elle se produit avec mise en liberté complète des cellules. Ces modifications, qui changent pourtant si profondément l'aspect de la plante, sont donc tout à fait accessoires (1); il fallait pourtant les mentionner ici.

**Différenciation dans la structure continue.** — Quand la structure est continue, nous avons vu que le corps adulte est différencié en plusieurs parties: la membrane, le protoplasme, les noyaux, les leucites et le suc. A son tour, la

(1) Aussi le mot *microbes* par lequel il est de mode aujourd'hui de désigner les plantes qui se présentent d'ordinaire à l'état dissocié libre, n'a-t-il aucune valeur scientifique. Il s'applique, en effet, non pas à une certaine catégorie de plantes nettement définie, mais seulement à un certain état sous lequel se présentent, dans les circonstances ordinaires, certains végétaux d'ailleurs les plus différents, végétaux qui, dans d'autres conditions de milieu, gardent, au contraire, leurs cellules unies, atteignent alors de grandes dimensions, en un mot seraient des *macrobes*.

membrane se différencie en une couche externe cellulosique et une couche interne albuminoïde ; le protoplasme peut renfermer des granules de composition diverse, des corps gras, des matières colorantes, etc. ; les leucites peuvent produire des substances différentes ; le suc cellulaire peut tenir en dissolution des matières très diverses, notamment des principes colorants, etc. Toutes ces différenciations internes, qu'on doit appeler primaires, peuvent aussi n'être pas les mêmes dans les diverses régions du corps, surtout si la forme extérieure est très différenciée, comme on le voit par exemple dans les Caulerpes (fig. 1, C). Il en résulte une différence dans la différenciation primaire, en un mot une différenciation secondaire. Mais on comprend aussi que, dans ce cas, toutes les parties du corps se trouvant en continuité parfaite, et le protoplasme en mouvement incessant d'une région à l'autre, cette différenciation secondaire ne puisse dépasser un assez faible degré.

**Différenciation dans la structure cellulaire.** — Il en est tout autrement lorsque la structure est cloisonnée, surtout quand, le cloisonnement s'opérant au maximum, elle est cellulaire. Tout d'abord il y a, ici aussi, une différenciation primaire du corps en une membrane, elle-même séparée en une couche cellulosique et une couche albuminoïde, un protoplasme avec des granules de diverses sortes, des noyaux, des leucites divers et un suc. Seulement, cette différenciation s'arrête quelquefois à un degré moindre. La membrane peut ne pas produire de couche cellulosique externe et se différencier même assez peu par rapport au protoplasme, dont elle conserve la mollesse et la fluidité (Myxomycètes) ; ou bien, la membrane étant nettement différenciée, c'est le noyau qui ne l'est pas et dont la substance constitutive, la nucléine, demeure confondue dans le protoplasme, qui ne contient alors non plus ni leucites, ni suc (Algues du groupe des Cyanophycées, notamment Bactériacées, etc.).

Toutes les fois que la structure cellulaire est dissociée, soit libre, soit avec agrégation dans de la gélatine, et parfois aussi quand elle demeure associée (Spirogyre, Ulve, etc.), cette différenciation primaire, qui peut être très profonde comme on le voit notamment chez les Desmidiées, se retrouve avec les mêmes caractères dans toutes les cellules du corps, qui sont identiques et où il n'y a pas de différenciation secondaire. Mais le plus souvent, la structure cellulaire associée présente, dans le mode de différenciation primaire de ses cellules, des différences plus ou moins marquées, en un mot une différenciation secondaire plus ou moins profonde. C'est tantôt la membrane, tantôt le protoplasme, tantôt le noyau, tantôt l'une ou l'autre sorte de leucites, tantôt enfin le suc, qui se développe d'une manière prépondérante et dans une direction déterminée, de sorte que les cellules, douées grâce aux cloisons qui les séparent d'une certaine indépendance, deviennent de plus en plus dissemblables, aussi bien dans leur forme que dans leur structure. La différenciation secondaire du corps s'exprime ici par une différenciation entre cellules. Outre sa fonction mécanique, le rôle principal du cloisonnement paraît être précisément de donner aux diverses portions du corps une certaine indépendance relative et de favoriser ainsi leur différenciation secondaire.

C'est chez les Cryptogames vasculaires et surtout chez les Phanérogames, que cette spécialisation des cellules atteint, en variété et en profondeur, son

plus haut [degré. Là, en effet, le corps adulte renferme le plus souvent des millions de cellules associées, et, suivant le point qu'on y considère, ces cellules offrent un grand nombre de formes et de structures différentes, un grand nombre de spécialisations (fig. 10). Chacune de ces différenciations frappe d'ordinaire à la fois un groupe de cellules; l'ensemble des cellules différenciées ainsi de la même manière, c'est-à-dire douées de la même forme et

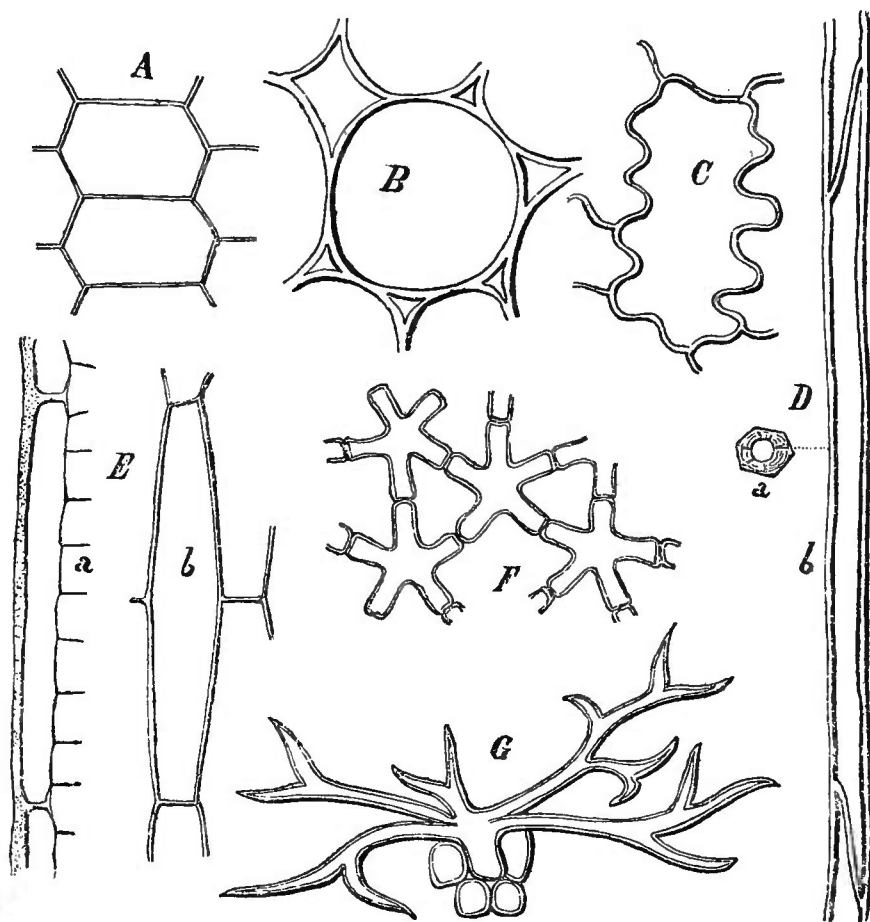


Fig. 10. — Diverses formes de cellules: A, polyédrique; B, sphérique avec méats aérifères; C, aplatie et sinueuse; D, allongée et pointue aux deux bouts (fibre), avec membrane épaissie et ponctuée (a); E, aplatie en table, à membrane épaissie en dehors (a, en section; b, de face); F, étoilée à cinq branches, avec lacunes aérifères; G, rameuse. Partout, on n'a figuré que la couche cellulosique de la membrane.

des mêmes propriétés, qu'elles soient d'ailleurs isolées au milieu de cellules différentes ou intimement associées en massifs arrondis, en files ou cordons longitudinaux, en assises ou couches concentriques, constitue ce qu'on appelle un *tissu*. Tous les tissus qui dans le corps concourent en définitive au même but physiologique, à la même fonction, constituent ce qu'on appelle un *appareil*, l'appareil de cette fonction.

**Division du travail interne.** — Plaçons-nous maintenant à ce point de vue physiologique et considérons l'ensemble des actes qui s'accomplissent dans la structure du corps, c'est-à-dire son *travail interne*.

En un point donné du corps, que la structure soit continue ou cloisonnée, le travail interne est en relation directe avec la différenciation primaire en ce point. Chaque partie distincte: la membrane avec ses deux couches, le protoplasme, les noyaux, les leucites divers, le suc, y accomplit un travail partiel

différent. Il y a donc une division primaire progressive du travail interne; comme il y a une différenciation primaire progressive de la structure.

Si la structure est continue, le travail interne s'accomplit, avec le degré de division primaire qui lui est propre, de la même manière dans tous les points du corps, ou du moins, s'il change d'une région à l'autre, la modification qu'il éprouve est très faible, en rapport avec la faible différence qu'on y remarque dans la différenciation primaire. En un mot, le travail total interne du corps ne subit pas de division secondaire, ou n'en subit qu'une très faible.

Si la structure est cellulaire, mais sans différenciation secondaire, il en est de même; chaque cellule accomplit le même travail, plus ou moins divisé entre ses parties constitutives, et le travail total du corps s'obtient simplement en multipliant le travail d'une quelconque de ses cellules par leur nombre. Mais les choses se passent autrement quand les cellules sont différenciées les unes par rapport aux autres.

Chaque cellule différente accomplit alors une tâche spéciale, en rapport avec sa forme et sa structure propres; il s'établit, en un mot, dans le travail total interne du corps, une division secondaire, en rapport avec la différenciation secondaire de sa structure et, pour obtenir ce travail total, il faut faire la résultante de tous les travaux cellulaires; chacun de ceux-ci, à son tour, étant la résultante des travaux élémentaires des parties qui composent les cellules, on voit que le travail interne du corps s'obtient par une sommation à deux degrés.

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

**Critérium interne de perfection.** — Pour le dedans comme pour le dehors, la division progressive du travail mesure le perfectionnement progressif de la plante. La différenciation de sa structure nous livre donc un moyen de juger de sa perfection interne.

Ce critérium de perfection interne s'applique d'ailleurs de diverses manières. Si les deux plantes que l'on compare ont une structure continue, ou une structure cellulaire avec cellules toutes semblables, la plus parfaite est celle dans laquelle la structure du corps ou la structure d'une cellule quelconque du corps est le plus compliquée et le plus différenciée. Si les deux végétaux ont une structure cellulaire avec cellules au même degré de différenciation primaire, mais inégalement différenciées entre elles, le plus parfait est celui qui offre entre ses cellules les différences les plus nombreuses et les plus profondes. Enfin si les deux plantes, cellulaires toutes deux, diffèrent à la fois par la différenciation primaire et par la différenciation secondaire, c'est à celle qui présente ces deux différenciations au degré le plus élevé qu'appartient la perfection la plus haute.

S'il arrive que l'une des deux plantes données offre une différenciation primaire très profonde avec une différenciation secondaire nulle ou très légère, tandis que l'autre présente, au contraire, une faible différenciation primaire avec une très forte différenciation secondaire, comment jugera-t-on de leur perfection relative? Leur état n'étant pas comparable, on pourra se trouver embarrassé. Toute hésitation cessera cependant si, dans le second cas, les

différences entre les cellules constitutives sont si nombreuses et si grandes qu'elle ne puissent être obtenues en pareil nombre et avec une pareille intensité entre les diverses parties toujours assez limitées d'un corps continu ou d'une seule et même cellule. Quand les deux modes primaire et secondaire de la différenciation interne et de la division du travail interne se trouvent en discordance, le doute n'est donc permis qu'entre de certaines limites.

**Indépendance et valeur relative des deux critères.** — La différenciation de la forme extérieure et la division du travail externe nous ont donné déjà un critérium de perfection externe (p. 8). La différenciation de la structure et la division du travail interne viennent d'y ajouter un critérium de perfection interne. Ces deux critères sont indépendants et, pour estimer la perfection relative de deux plantes données, il faudra toujours puiser en même temps à ces deux sources de caractères, s'adresser à la fois au dehors et au dedans. On ne pourra juger par le dehors que toutes choses égales au dedans, et par le dedans que toutes choses égales au dehors.

En général, ces deux critères s'accordent. La différenciation interne marche ordinairement de pair avec la différenciation externe, la division du travail extérieur avec la division du travail intérieur. Mais cette correspondance n'est pas nécessaire et il peut fort bien y avoir contradiction. S'il arrive, par exemple, qu'une plante dont la forme est très différenciée et très compliquée offre une structure continue ou une structure cellulaire à cellules toutes semblables, pendant qu'une autre plante dont la forme est homogène et très simple, sphérique par exemple, possède une structure cellulaire à cellules très différenciées, comment jugera-t-on de la perfection relative de ces deux végétaux ? Il faudra, ce semble, attacher alors plus d'importance à l'intérieur qu'à l'extérieur et déclarer, malgré l'apparence, le second plus perfectionné que le premier.

### § 3.

#### Origine et développement du corps.

Étudions maintenant le corps de la plante, non plus à l'état adulte, comme nous l'avons fait jusqu'ici, mais aux diverses phases qu'il traverse depuis le germe jusqu'à l'état adulte et depuis l'état adulte jusqu'à la mort, en un mot dans son origine et son développement. Considérons d'abord la forme, puis la structure.

**Origine et reproduction de la forme. Hérité.** — Quels que soient sa forme et le groupe auquel cette forme le rattache, le corps de la plante dérive toujours d'un corps antérieurement constitué, dont il n'est qu'une partie détachée. A son tour, il sépare de sa masse, à un moment donné, certaines parties qui sont les points de départ, les germes, d'autant de corps nouveaux, et ainsi de suite. En un mot, il se reproduit comme il est né, par dissociation. Il y a donc continuité corporelle entre les générations successives ; en d'autres termes, la plante ne naît pas, elle ne fait que se continuer. Cette continuité exige et par conséquent explique le maintien des caractères acquis, ce qu'on appelle l'hérité.

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

**Origine et reproduction de la structure.** — Quand la structure est continue au moment où la plante se dispose à mettre en liberté certaines parties de sa masse pour servir d'origine à autant de plantes nouvelles, nécessairement il s'opère au point considéré un cloisonnement avec dissociation. Ce cloisonnement sépare du protoplasme général la portion de protoplasme qui doit abandonner le corps, et souvent aussi fractionne ensuite cette portion en parties plus petites de même forme et de même valeur. La structure continue fait place, à cet endroit et pour un instant, à une structure cloisonnée dissociée; chaque portion détachée est quelquefois un article (Vauchérie, etc.), le plus souvent une cellule (fig. 11, A).

Lorsque la structure est cellulaire associée, la portion qui se détache peut comprendre un plus ou moins grand nombre de cellules associées, encore toutes semblables ou déjà différenciées; mais le plus souvent, elle ne renferme qu'une seule cellule ou se compose de cellules toutes pareilles qui se dissocient aussitôt après leur formation, de manière à se séparer les unes des autres en même temps qu'elles quittent le corps primitif. Dans les deux derniers cas, la plante nouvelle a pour point de départ une cellule détachée de la plante ancienne. Toujours est-il que la structure cellulaire associée fait place, à cet endroit et pour un instant, à une structure cellulaire dissociée (fig. 11, B). Quand la structure cellulaire est déjà dissociée, on comprend que le phénomène de croissance de la plante ancienne et le phénomène de production des plantes nouvelles sont absolument confondus.

Puisque la structure continue passe à une structure articulée ou cellulaire dissociée, et la structure cellulaire associée à une structure cellulaire dissociée, on voit que, dans les deux cas, le germe est un article ou une cellule détachée d'un végétal antérieur. Dans le premier cas, pour devenir la plante nouvelle, l'article ou la cellule grandit simplement sans se cloisonner; dans le second, elle se cloisonne à mesure qu'elle s'accroît.

En résumé, toute structure continue finit par se cloisonner à un certain moment (fig. 11, A, a); toute structure cloisonnée commence par être continue (fig. 11, B, d). Il en résulte que toute plante, dans le cours de son développe-

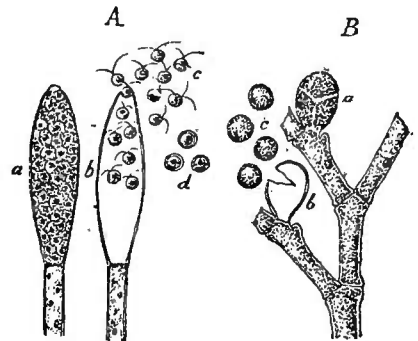


Fig. 11. — Formation et émission des spores. — A, dans un Saprolegnie (*Saprolegnia*), Champignon à structure continue: a, cloisonnement local autour de chaque noyau; b, dissociation et sortie des cellules, qui sont des zoospores à deux cils c; d, zoospores revêtues de cellulose et immobiles. — B, dans un Callithamne (*Callithamnion*), Algue à structure cellulaire: a, cloisonnement local; b, dissociation et sortie des cellules, qui sont des spores munies de cellulose et immobiles c.

ment, passe tour à tour par la structure continue et par la structure cloisonnée. La différence n'est que dans la durée des deux états; c'est tantôt la structure cloisonnée qui dure peu, et tantôt la structure continue. Considérée par rapport à la plante ancienne qu'elle perpétue, la cellule détachée en est la cellule reproductrice; considérée par rapport au végétal nouveau qu'elle va produire, elle en est la cellule primordiale; on lui donne habituellement le nom de *spore*. De l'une à l'autre elle transmet, comme il a été dit plus haut, à travers les générations successives, les caractères et les propriétés acquises, elle est le mécanisme de l'hérédité.

**Origine et reproduction monomère.** — Toutes les fois que le végétal nouveau provient, comme il vient d'être dit, d'un simple fragment détaché d'un corps antérieur, fragment qui peut comprendre tout un système différencié de membres, mais qui peut aussi se réduire à une seule cellule, à une spore, son origine est simple, ou *monomère*, et son hérédité complète. Souvent la membrane de la spore, au moment de sa mise en liberté, est déjà recouverte d'une couche cellulosique; la spore est alors immobile (fig. 11, B, c). Ailleurs, notamment chez un grand nombre d'Algues, elle est encore tout entière albuminoïde et porte des prolongements en forme de cils vibratiles; la spore se meut alors pendant un certain temps dans le liquide ambiant et reçoit le nom de *zoospore* (fig. 11, A, c); plus tard la membrane perd ses cils, produit sa couche cellulosique et la spore redevient immobile (d).

**Origine et reproduction dimère; œuf, sexualité.** — Mais dans la plupart

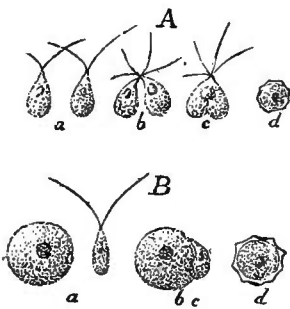


Fig. 12. — Formation des œufs. — A, par isogamie dans un Botryde (*Botrydium*), Algue à structure continue: a, les deux gamètes, ciliés et mobiles; b, rapprochement; c, fusion des gamètes; d, œuf enveloppé de cellulose. — B, par hétérogamie, dans une Sphéroplée (*Sphaeroplea*), Algue à structure articulée: mêmes lettres.

des végétaux, à côté de ce premier mode d'origine, qui n'est, à vrai dire, qu'une continuation directe, il en existe un autre, qui établit une barrière entre la plante ancienne et la plante nouvelle. C'est encore, au début, une dissociation de cellules spéciales, de cellules reproductrices, dont la membrane ne produit pas de couche cellulosique et qui peuvent être mobiles (fig. 12, a); mais ces cellules, tant qu'on les maintient isolées, demeurent stériles, ne se revêtent pas d'une couche cellulosique et ne tardent pas à se détruire; elles ne sont donc pas des spores; on les nomme des *gamètes*. Il faut, en effet, qu'elles s'associent deux par deux, qu'elles se pénètrent, qu'elles se combinent protoplasme à protoplasme et noyau à noyau (fig. 12, b, c). Le produit de cette combinaison est une cellule nouvelle, dont la membrane ne tarde pas à se couvrir d'une couche de cellulose, qui est capable de développement ultérieur et qu'on appelle un *œuf* (d). L'œuf,

dont l'origine est *dimère*, diffère donc profondément de la spore, dont l'origine est *monomère*. Qu'il y ait réellement dans l'œuf combinaison et non simple mélange des gamètes, c'est ce que démontre suffisamment la contraction progressive qui s'opère toujours pendant la fusion, d'où résulte que le volume de l'œuf est toujours moindre que la somme des volumes de ses composants.

L'association dimère qui donne naissance à l'œuf peut être homogène, en apparence au moins, si les deux gamètes sont semblables et si, pour s'unir, ils



font chacun la moitié du chemin : c'est ce qui a lieu, par exemple, chez les Mucorinées parmi les Champignons, chez les Conjuguées parmi les Algues ; la formation de l'œuf est dite alors *isogame* (fig. 12, A). Mais, le plus souvent, l'association dimère est hétérogène, les deux gamètes étant de formes et de propriétés différentes. L'un, plus gros, parce qu'à côté de son protoplasme fondamental et de son noyau, il accumule en lui tous les matériaux de réserve nécessaires aux premiers développements de l'œuf, demeure en place ; l'autre, plus petit, parce qu'il est réduit à son protoplasme fondamental et à son noyau, fait tout le chemin pour s'unir au premier. La formation de l'œuf est alors *hétérogame* (fig. 12, B). Dans ce dernier cas, on dit souvent *femelle* le gamète qui demeure en place, *mâle* celui qui fait tout le chemin ; l'union hétérogame est une union *sexuelle*, l'hétérogamie une *sexualité*. Mais ce qu'il faut bien comprendre, c'est que la formation de l'œuf n'exige nullement la différence sexuelle externe des gamètes, la sexualité, puisqu'elle peut tout aussi bien être isogame.

**Distinction entre la plante et l'individu.** — Pour exprimer cette différence fondamentale d'origine, suivant qu'elle réside dans une simple dissociation monomère, ou dans une dissociation double suivie d'une réassociation dimère, nous appellerons par la suite une *plante* tout ce qui provient d'un œuf, en appliquant le nom d'*individu* à tout corps végétal indivis, tel qu'il se présente à nous à un moment donné.

D'un individu à l'autre, le lien est une pure continuité avec dissociation ; la dissociation étant un phénomène tout à fait variable et secondaire, la ressemblance entre les divers individus d'une plante demeure absolument la même qu'entre les diverses parties d'un seul et même individu ; en un mot, l'hérédité des individus est complète et il est permis de prendre l'un pour l'autre. D'une plante à l'autre, au contraire, il y a encore continuité, sans doute, puisque les protoplasmes et les noyaux des deux gamètes passent tout entiers dans l'œuf, mais cette continuité est frappée d'un accident remarquable. Du fait de l'association, de la combinaison dans l'œuf, peuvent et doivent naître, en effet, bien des propriétés nouvelles, peuvent et doivent disparaître aussi par neutralisation bien des propriétés anciennes ; en sorte que, d'une plante à l'autre, l'hérédité est incomplète. La somme de ces gains et de ces pertes est précisément ce qui constitue le caractère propre, la personnalité de la plante considérée, ce qui la distingue à la fois de celle dont elle provient et de celles qu'à son tour elle produira par le même procédé, ce qui fait d'elle, en un mot, dans la série des générations, une unité spéciale qu'on n'a jamais le droit d'identifier avec les autres unités semblables.

**Croissance.** — C'est en formant et en ajoutant sans cesse des parties nouvelles à son corps, c'est-à-dire à sa membrane, à son protoplasme, à ses noyaux, à ses leucites, à son suc, en un mot en *croissant*, que la plante transforme peu à peu l'œuf dont elle dérive en un individu adulte. Cette croissance a lieu sous l'influence de la pression de turgescence ; on s'est assuré, en effet, que tout ce qui diminue ou supprime la turgescence, diminue dans la même mesure ou supprime la croissance.

Parvenu à l'état adulte, tantôt le corps produit directement des œufs nou-

veaux et la plante ne se compose que d'un seul individu. Tantôt, au contraire, il ne forme que des corps reproducteurs monomères, par exemple des spores, et c'est par le même phénomène de croissance que ces spores se développent peu à peu en autant d'individus adultes. La plante comprend alors toute une succession d'individus issus progressivement les uns des autres, et dont la série est close par l'arrivée d'individus produisant des œufs. La croissance de la plante est continue dans le premier cas, discontinuë dans le second.

Dans tous les cas, l'augmentation de volume acquise pendant un temps donné, sans tenir compte des parties qui peuvent avoir disparu dans le même temps, est l'*accroissement* du corps, son accroissement *absolu* pendant ce temps; rapporté à l'unité de temps, il mesure la *vitesse de croissance* du corps. En retranchant de l'accroissement absolu le volume des parties qui ont disparu pendant le même temps, on obtient l'accroissement *relatif*. Égal ou presque égal au début à l'accroissement absolu, l'accroissement relatif décroît à mesure qu'on se rapproche de l'état adulte, et il peut devenir nul à ce moment, parce que, dans un temps donné, le gain est précisément égal à la perte.

**Dépérissement. Mort. Durée de la plante.** — Plus tard, le gain devenant inférieur à la perte, l'accroissement relatif est négatif; le corps vivant de la plante diminue de volume, tout en continuant de croître; il dépérit. Néanmoins, tant que dure la croissance, le corps, non seulement se maintient, mais conserve la même jeunesse. Ce qui vit en lui a toujours le même âge, quel que soit le temps écoulé depuis son origine, c'est-à-dire quel que soit ce qu'on appelle l'âge de la plante. Ce qui vit dans un Chêne de mille années a le même âge que ce qui vit dans un Chêne de quelques années. Enfin, si, par une cause quelconque, la croissance vient à cesser, lorsque toutes les parties anciennement formées se seront épuisées à tour de rôle, le corps aura fini d'exister. La cause prochaine de la mort est donc la cessation de la croissance.

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

Il paraît bien qu'un grand nombre de plantes meurent nécessairement. Beaucoup de Thallophytes, après avoir formé leurs spores ou leurs œufs, beaucoup de Phanérogames, après avoir produit leurs œufs et mûri leurs graines, ce qui a lieu tantôt après quelques jours, tantôt seulement après une, deux ou plusieurs années, meurent complètement. Elles ne fructifient qu'une fois; on les dit *monocarpiques*. D'autres végétaux, au contraire, en très grand nombre aussi, après avoir produit leurs spores, leurs œufs et leurs graines, conservent leur corps vivant en tout ou en partie, et reforment indéfiniment, à des intervalles réguliers, de nouvelles cellules reproductrices; ils sont dits *polycarpiques* ou *vivaces*. Parmi ces derniers, il en est où la situation des parties du corps vis-à-vis du milieu extérieur et les unes par rapport aux autres change avec l'âge, comme les arbres de nos forêts, dont les racines et les feuilles s'éloignent chaque année davantage de la surface du sol et les unes des autres;

leur mort, qui arrive toujours après un temps plus ou moins long, peut s'expliquer par des causes purement physiologiques. Mais il en est d'autres, où les divers parties du corps conservent toujours la même situation par rapport au milieu extérieur et les unes par rapport aux autres, soit que leur tige rampe sur le sol, comme dans le Fraisier (*Fragaria*) ou la Lysimaque nummulaire (*Lysimachia Nummularia*), soit qu'elle croisse horizontalement dans la terre, comme dans le Muguet (*Convallaria*) ou le Chiendent (*Cynodon*) ; ceux-là ont une croissance indéfinie et une durée illimitée.

#### § 4.

#### Développement de la race.

Nous avons considéré jusqu'ici la plante dans l'individu unique ou dans la succession des individus qui la composent, depuis l'œuf d'où elle provient jusqu'aux œufs qu'elle produit. Il faut la rattacher maintenant aux plantes dont elle procède et à celles qu'elle engendre.

**Définition de la race.** — La suite indéfinie des générations passées d'où procède dans le présent une plante donnée et des générations à venir qui dérivent d'elle, la chaîne dont elle est un des anneaux, est ce qu'on appelle en général la *race* de cette plante. A chaque passage d'une génération à la suivante, si l'œuf résulte d'une union directe des gamètes de la même plante, en un mot si sa formation est *autonome*, la descendance est *directe* et la race est et se maintient *pure*. Mais il peut arriver qu'il y ait dans la formation de l'œuf intervention d'une plante étrangère, qui fournit l'un ou l'autre des gamètes constitutifs, que la formation de l'œuf soit, comme on dit, *croisée* ; la descendance est alors *indirecte* et la race *mélangée*. Suivant la nature diverse de la plante étrangère et la fréquence de ses interventions, le mélange comporte bien des degrés, comme il sera dit plus tard.

**Variations.** — Si dans la chaîne tous les anneaux se succédaient indéfiniment et rigoureusement identiques à eux-mêmes, la race n'aurait pas de développement propre, partant pas d'histoire, et il suffirait, une fois pour toutes, de constater cette identité. Mais il n'en est pas ainsi. Comme on l'a dit plus haut, la combinaison dont l'œuf est le produit est une source toujours vive de caractères nouveaux, qui, latents dans l'œuf, apparaissent peu à peu pendant la croissance et parviennent dans l'état adulte à leur pleine et entière expression. Toute plante adulte diffère donc, par quelque côté, à la fois de la plante qui la précède, de celle qui la suit, et des autres plantes de la même génération qu'elle. Il y a lieu, par conséquent, d'étudier ces différences, ou, comme on dit, ces *variations*, de chercher comment elles sont influencées par le mode même de formation de l'œuf, suivant qu'il est autonome ou croisé à divers degrés, par le temps, c'est-à-dire par l'âge de la race ou par le numéro d'ordre de la génération considérée, et par le lieu, c'est-à-dire par l'ensemble des conditions de milieu auxquelles cette génération est soumise. En un mot, il y a lieu d'étudier le développement de la race. Il suffit ici d'avoir posé la question.

## § 5.

**Plan d'exposition de la Botanique générale.**

Dans ce qui précède, on a donné un aperçu général du corps de la plante, considéré d'abord à l'état adulte dans sa forme et son travail externe, dans sa structure et son travail interne, puis dans son origine et son développement propres, enfin dans le développement de sa race. Ces notions préliminaires bien comprises, on peut tracer le plan de l'étude détaillée qui fait l'objet de la première partie de ce Traité.

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

Le premier Livre est consacré à l'étude de la forme extérieure de la plante, prise à l'état adulte, et des phénomènes qui s'accomplissent à cette époque entre elle et le milieu extérieur, en un mot à la Morphologie et à la Physiologie externes. On y considère d'abord le corps en général, en dehors de toute différenciation de sa forme et de toute division de son travail. Puis, on étudie successivement la racine, la tige, la feuille et la fleur, résultats principaux de la différenciation de sa forme et de la division de son travail. Chacun des cinq chapitres ainsi obtenus se subdivise en deux sections, l'une pour la Morphologie, l'autre pour la Physiologie.

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

Le troisième Livre étudie la reproduction dimère de la plante, c'est-à-dire la formation des œufs, et son développement depuis l'œuf jusqu'à l'état adulte, avec reproduction monomère quand il y a lieu, et depuis l'état adulte jusqu'à la mort. Comme cette reproduction et ce développement s'opèrent d'une façon différente chez les Phanérogames, les Cryptogames vasculaires, les Muscinées et les Thallophytes, il est nécessaire de les considérer séparément, en autant de chapitres distincts, dans chacun de ces quatre groupes.

Dans le quatrième Livre, enfin, on trace les caractères généraux du développement de la race.

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

# LIVRE PREMIER

## MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE EXTERNES

---

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

### CHAPITRE PREMIER

#### LE CORPS DE LA PLANTE

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

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

#### SECTION I

##### MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU CORPS

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

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

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

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

## § 1.

### Croissance.

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

**Accroissement. Vitesse de croissance.** — Comme on l'a vu plus haut (p. 28), l'augmentation de volume acquise pendant un temps donné, sans tenir compte du volume des parties qui peuvent avoir disparu pendant le même temps, est ce qu'on appelle l'*accroissement* du corps, son accroissement *absolu*, pendant ce temps ; rapportée à l'unité de temps, elle mesure la *vitesse de croissance*.

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

*tif*, est positive, le volume du corps augmente. C'est le cas ordinaire. Si le gain est égal à la perte, l'accroissement relatif est nul, le volume reste sans changement. Enfin si le gain est inférieur à la perte, l'accroissement relatif est négatif, le corps diminue de volume, tout en croissant.

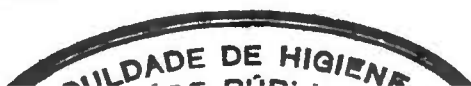
A mesure qu'il croît et augmente de volume, le corps de la plante augmente généralement de poids. Mais cette augmentation de poids n'est nullement nécessaire. Un Lis (*Lilium*), par exemple, un Ail (*Allium*), ou un Amaryllis (*Amaryllis*), dont le bulbe pousse sa tige feuillée dans l'air sec d'une chambre,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

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

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

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

Si l'on imagine maintenant les centres organiques de toutes les sections trans-



versales du corps reliés ensemble par une ligne, cette ligne sera l'*axe longitudinal* ou l'*axe de croissance* du corps. Cet axe peut être droit ou courbe; il peut être courbe au voisinage du sommet, pour se redresser plus bas, ou inversement. Tout plan qui coupe le corps suivant son axe est une *section longitudinale axile*. Si l'axe est recourbé dans un plan, ce plan de courbure détermine la seule section longitudinale axile que l'on puisse mener dans le corps. Si l'axe est droit, il devient possible de mener dans le corps un nombre indéfini de sections longitudinales axiles.

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

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

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

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

**Age relatif des parties.** — Quand la croissance est exclusivement terminale, les parties du corps vont se superposant régulièrement par rang d'âge décrois-



sant de la base au sommet. Toute section transversale plus rapprochée du sommet est plus jeune que toute section transversale plus éloignée. La formation est *basifuge*. C'est un cas très fréquent.

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

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

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

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

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

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

**Inégalité de croissance. Nutation. Torsion.** — Que le corps soit symétrique par rapport à un axe ou par rapport à un plan, sa croissance peut s'opérer de la même manière le long de toutes les lignes longitudinales qu'on peut tracer à sa périphérie. Elle peut être la même aussi le long de ces lignes périphériques

et le long de l'axe ou du plan de symétrie. Quand il en est ainsi, le corps croît en ligne droite et les côtes de sa surface suivent, de la base au sommet, la même direction rectiligne.

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

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

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

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

**Mesure de l'accroissement dans des conditions extérieures constantes.** — Il est nécessaire de pouvoir mesurer l'accroissement, notamment l'accrois-

(1) Dutrochet : *Des mouvements révolutifs spontanés* (Comptes rendus, XVII, p. 989, 1843).

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

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

*Mesure directe à l'aide de repères.* — Si la croissance est rapide, on peut déjà faire les mesures avec quelque précision, en traçant des points de repère

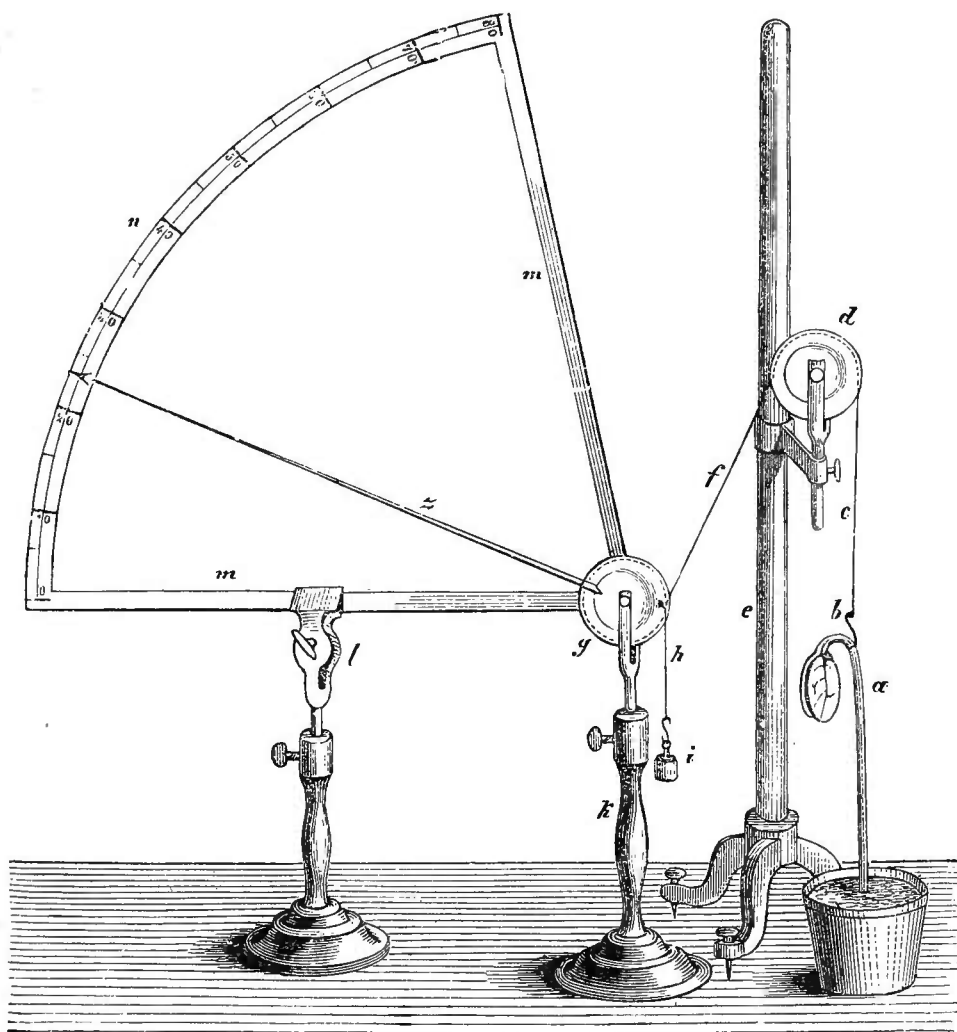


Fig. 13. — Auxanomètre indicateur (Sachs).

sur le corps et en mesurant à des intervalles égaux l'écartement de ces points de repère. Cette mesure peut être faite par application directe d'une règle divisée. On obtient plus de précision en se servant d'une lunette horizontale munie de deux fils croisés et mobiles le long d'une règle divisée verticale.

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

*Auxanomètres* (1). — Les appareils employés sont appelés *auxanomètres*. On

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

en a réalisé de plusieurs sortes. Ils ont ceci de commun, qu'au sommet de la plante ou de la partie de plante à étudier, on ajuste un fil de soie mince et solide, qui s'élève verticalement, s'enroule sur une poulie très mobile et met en mouvement un stylet indicateur ou traceur.

Dans la disposition la plus simple, l'extrémité libre du fil de soie est tendue par un poids de quelques grammes et porte une aiguille horizontale, dont la pointe descend le long d'une règle verticale divisée en millimètres, à mesure que l'autre bout du fil, attaché à la plante, est soulevé par son allongement. La croissance est mesurée ici en vraie grandeur.

*Auxanomètre indicateur.* — Le second appareil agrandit l'allongement et le rend plus facile à mesurer (fig. 13). Attaché en *b* à la plante *a*, le fil *cf* passe sur la poulie *d*, et est assujéti par une petite pointe à une seconde poulie *g*. Dans la direction du rayon de cette seconde poulie est fixée une longue aiguille *z*, dont la pointe se déplace sur un arc *mn*, divisé en degrés. Le moment de rotation de l'aiguille est équilibré par un petit contrepoids *i*, qui cherche à tourner la poulie en sens contraire et dont l'excès de force sert à tendre le fil *cf*. Ceci posé, si le corps s'allonge au-dessous du petit crochet *b*, le poids *i* descend, une égale portion du fil *cf* s'enroule sur la poulie *g*, et la pointe de l'aiguille s'élève le long de l'arc gradué. Si l'aiguille est dix fois plus longue que le rayon de la poulie, le déplacement de sa pointe sera dix fois plus grand que l'accroissement du corps. Cet instrument permet par conséquent d'apprécier même de très faibles allongements. Il partage toutefois avec le précédent l'inconvénient d'exiger la présence de l'observateur à des moments très précis, ce qui rend les observations, surtout les observations nocturnes, très difficiles.

*Auxanomètre enregistreur.* — Cet inconvénient est évité par l'*auxanomètre enregistreur* (fig. 14). C'est une forme simplifiée de l'appareil précédent. Le fil attaché à la plante *f* met, en effet, directement en mouvement la poulie qui porte l'aiguille *z*; pour cela, il y est fixé en *r* par une pointe. La tension du fil, déjà obtenue par le mouvement de rotation de l'aiguille, est encore augmentée par le contrepoids *g*. Par cette disposition, la pointe de l'aiguille descend progressivement à mesure que le corps s'allonge au-dessous du point d'attache du fil.

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

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

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

Pour mettre la plante à l'obscurité, même après qu'elle est fixée à l'appareil,

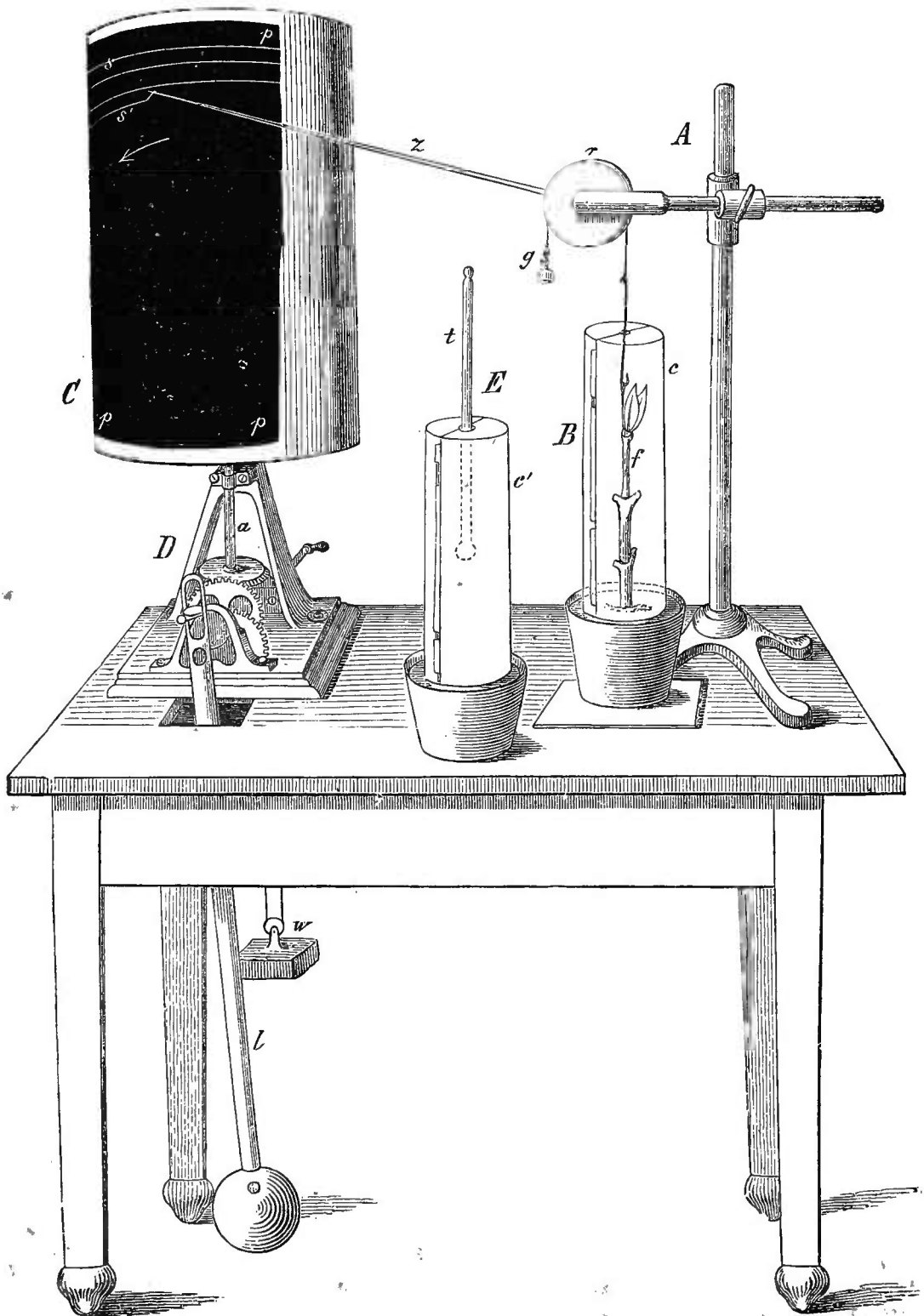


Fig. 14. — Auxanomètre enregistreur à tracé discontinu (Sachs).

on la couvre d'un récipient de tôle *B*, formé de deux moitiés longitudinales reliées par une charnière. En *E*, on voit le thermomètre *t* installé à côté de la plante dans un récipient semblable.

*Auxanomètre enregistreur à tracé continu.* — Si dans l'appareil précédent le cylindre, totalement recouvert de papier enfumé, était disposé de manière à tourner lentement autour de son axe de figure, la pointe de l'aiguille, le touchant toujours, y tracerait une courbe continue. A l'aide de cette courbe, qui représente le mouvement de croissance, il est facile de déterminer ensuite les

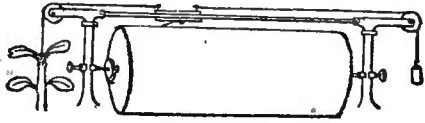


Fig. 15. — Auxanomètre enregistreur à tracé continu (d'après Marey).

accroissements horaires. Mais pour qu'une pareille courbe représente le mouvement sans trop de déformation, il est nécessaire de raccourcir le plus possible le stylet écrivant. On y parvient par la disposition suivante (1).

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

**Périodicité de la croissance dans des conditions extérieures constantes.** — Les mesures d'accroissement pratiquées ainsi, soit directement à l'aide de points de repère, soit au moyen des divers auxanomètres, sur des plantes ou parties de plante quelconques, à structure continue ou à structure cellulaire, simples ou ramifiées, homogènes ou différenciées, ont conduit à cette loi générale que, dans des conditions extérieures

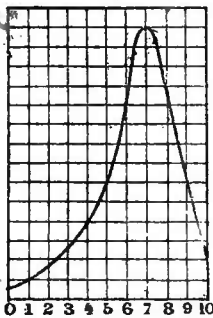


Fig. 16. — Courbe des accroissements successifs d'une zone transversale de 3<sup>mm</sup>,5, prise dans le second entre-nœud d'une tige du Haricot multiflore (*Phaseolus multiflorus*). Les nombres indiquent des jours.

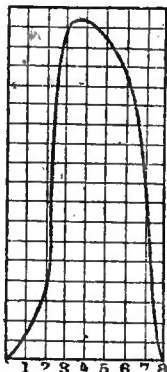


Fig. 17. — Courbe des accroissements successifs d'une zone transversale de 1<sup>mm</sup>, prise dans la racine de la Fève vulgaire (*Faba vulgaris*). Les nombres indiquent des jours.

parfaitement constantes, la vitesse de croissance est une fonction périodique du temps. Bornons-nous à considérer la croissance en longueur.

**Périodicité de la croissance partielle.** — Sur une plante quelconque, prise en pleine voie d'allongement et maintenue dans des conditions extérieures aussi favorables et aussi constantes que possible, marquons par deux traits une zone transversale située au voisinage même du sommet, et mesurons la longueur de cette zone à des intervalles de temps égaux, jusqu'à ce que la croissance y ait pris fin. Sur les temps pris comme abscisses, dressons

des ordonnées proportionnelles aux accroissements successifs de la zone, et joignons tous les sommets par un trait continu. La courbe ainsi obtenue exprime la marche de la croissance de la zone considérée, en fonction du temps. A partir de l'axe des abscisses, elle monte d'abord lentement, puis de plus en plus

(1) Marey : *La méthode graphique dans les sciences expérimentales*, p. 171, 1878.

vite jusqu'à un certain point; elle redescend ensuite, d'abord rapidement, puis de plus en plus lentement, de manière à rencontrer de nouveau l'axe des abscisses (fig. 16 et 17) (1). En d'autres termes, nulle au début, la vitesse de croissance augmente d'abord avec le temps, passe par un maximum, puis décroît jusqu'à redevenir nulle.

Au lieu de chercher comment la vitesse de croissance varie avec le temps dans une même région, on peut se demander comment elle varie au même instant dans les différentes régions du corps avec leur distance au sommet, lieu de formation des parties nouvelles. A cet effet, on marque sur le corps, à partir du sommet, un certain nombre de traits équidistants et l'on mesure de nouveau après un certain temps chacun de ces intervalles. Avec les distances au sommet comme abscisses et les accroissements ainsi obtenus comme ordonnées, on construit une courbe qui exprime les variations de la vitesse de croissance partielle le long du corps, en fonction de la distance au sommet. Cette courbe des accroissements simultanés des diverses zones transversales a la même forme que celle des accroissements successifs de l'une quelconque d'entre elles (fig. 18 et 19) (2).

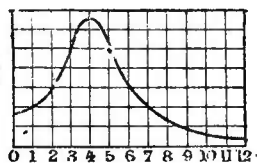


Fig. 18. — Courbe des accroissements simultanés le long du second entrenœud de la tige du Haricot multiflore (*Phaseolus multiflorus*), partagé en douze tranches de 3<sup>mm</sup>,5. Les nombres sont les numéros d'ordre des tranches, comptées de haut en bas.

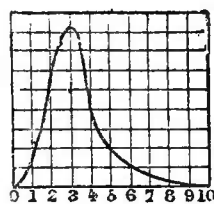


Fig. 19. — Courbe des accroissements simultanés le long de la racine de la Fève vulgaire (*Faba vulgaris*), partagée en tranches d'un millimètre. Les nombres sont les numéros d'ordre des tranches, comptées à partir du sommet.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

**Périodicité de la croissance totale.** — Au lieu des accroissements successifs d'une zone isolée, que l'on mesure à des intervalles égaux les accroissements successifs du corps tout entier de la plante. La courbe construite avec



les temps comme abscisses et ces accroissements totaux comme ordonnées, représentera la marche de la croissance totale du corps. Cette courbe a la même forme que celle de la croissance partielle. Elle monte jusqu'à un certain point, puis redescend. La vitesse de croissance totale augmente d'abord peu à peu, passe à un moment donné par un maximum, puis diminue progressivement. Si la croissance du corps est limitée, la courbe redescend jusqu'à rencontrer la ligne des abscisses; si elle est illimitée, elle s'en rapproche seulement de plus en plus.

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

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

On peut appeler *capacité de croissance totale* la faculté qu'a le corps de la plante d'acquérir en définitive une dimension déterminée, quand il est soumis à des conditions extérieures constantes. De deux corps issus de germes égaux, si l'un devient deux fois plus grand que l'autre, on dira que la capacité de croissance totale du premier est double de celle du second.

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

## § 2.

### Ramification.

La croissance longitudinale se poursuit parfois indéfiniment et exclusivement dans sa direction originelle. Le corps est alors et demeure toujours simple, formé d'une seule partie (p. 5). La chose ne se présente guère que dans un certain nombre de Thallophytes, par exemple chez les Oscillariées et les Bactériacées, chez les Conjugées et les OEdogoniées.

Dans la grande majorité des cas, quand le corps a cru pendant un certain temps et tandis qu'il continue de croître dans la direction primitive, il se fait, à son sommet ou sur ses flancs, de nouveaux centres de croissance. En chacun de ces points, il se forme une partie nouvelle, qui proémine au-dessus de la surface et s'allonge de plus en plus dans une certaine direction divergente. Le

contour général du corps se trouve alors découpé par des angles de plus en plus profonds; il est *ramifié* (p. 5). La partie ancienne est le tronc, les parties nouvelles sont les membres. Chaque membre a une base par où il s'attache au tronc, un sommet par où il croît pendant un temps plus ou moins long, une direction longitudinale qui joint la base au sommet, des directions transversales perpendiculaires à la première, une croissance soumise à la loi de périodicité, etc. En un mot, toutes les définitions générales que nous avons données tout à l'heure pour le tronc s'appliquent, de la même manière ou d'une manière différente, à chacun de ses membres.

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

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

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

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

La ramification latérale étant de beaucoup le mode le plus répandu, il est inutile d'en citer des exemples. La ramification terminale est beaucoup plus rare. On la rencontre pourtant assez fréquemment chez les Thallophytes, notamment dans les Algues (Dictyote dichotome, etc.), chez les Muscinées,

notamment dans les Hépatiques (Metzgérie fourchue, etc.), et chez les Cryptogames vasculaires, notamment dans la racine des Lycopodées (Lycopode, Isoète, Sélaginelle, etc.). Elle ne se montre que par exception chez les Phanérogames.

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

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

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

Tantôt le tronc arrête bientôt sa croissance terminale, sans s'être encore ramifié. Il continue à s'allonger par croissance intercalaire, et ce sont les parties nouvelles ainsi formées qui produisent les membres latéraux. Comme elles les produisent dans l'ordre où elles-mêmes se sont constituées, en se reportant à la page 35, on voit que la formation de ces membres peut être simultanée ou successive. Dans le premier cas, ils sont tous de même âge. Dans le second, ils sont d'autant plus âgés qu'on s'éloigne davantage de la zone de croissance intercalaire du tronc ; et, suivant la position terminale, basilaire ou médiane de cette zone, leur formation est *basifuge*, comme dans les folioles du Robinier (*Robinia*) et de la Mahonie (*Mahonia*), *basipète*, comme dans celles du Rosier (*Rosa*) et du Marronnier (*Æsculus*), ou *mixte*, c'est-à-dire basifuge dans la moitié supérieure et basipète dans la moitié inférieure, comme dans celles de la Centaurée (*Centaurea*) et du Sumac (*Rhus*).

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

Ces divers modes de succession des membres de même ordre peuvent se pré-

senter à la fois à l'intérieur d'un même corps ramifié. Basifuge dans une certaine région, la ramification latérale pourra être basipète dans une autre, et mixte dans une troisième, suivant la manière dont s'opère la croissance terminale ou intercalaire de ces régions.

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

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

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

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

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

Il arrive pourtant assez souvent que le nouveau centre de croissance se forme dans la profondeur du corps, à une distance plus ou moins grande de

sa surface. Le membre est d'abord caché tout entier dans la partie où il se produit et dont il perce la couche périphérique pour s'allonger au dehors. La ramification est alors *endogène*, comme on le voit, par exemple, dans les racines des plantes vasculaires.

§ 3.

Développements divers de la ramification normale.

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

**Développements divers de la ramification terminale.** — Dans une dichotomie ou une trichotomie, les membres nés côte à côte au sommet sont égaux à l'origine. Il n'est pas rare que cette égalité parfaite se maintienne par la suite non seulement dans chaque fourche, mais encore dans toutes les fourches successives qui vont se superposant pour former le système définitif. La dichotomie est alors *égale* (fig. 20, A). Parmi les Lycopodiacées, la tige des Psilotes (*Psilotum*) et la racine des Sélaginelles (*Selaginella*) en offrent des exemples.

Il arrive fréquemment aussi qu'à la première partition et à toutes les partitions suivantes, l'un des membres de la dichotomie se développe beaucoup plus puissamment et se ramifie plus abondamment que l'autre : elle est *inégaie* (fig. 20, B et C). Les segments successifs les plus vigoureux forment alors en apparence un tronc unique et continu, bien qu'articulé, sur lequel les segments successifs les plus faibles paraissent insérés, à chaque articulation, comme autant de membres latéraux échelonnés. On donne à l'ensemble formé par la superposition des membres les plus puissants le nom de *sympode*, et la dichotomie est dite *sympodique*.

Si c'est alternativement le membre de droite et celui de gauche qui à chaque bifurcation se développe plus puissamment et se ramifie plus abondamment que l'autre, le sympode est articulé, coudé alternativement en sens contraire et sa direction générale est droite, comme dans la tige de la Sélaginelle (*Sela-*

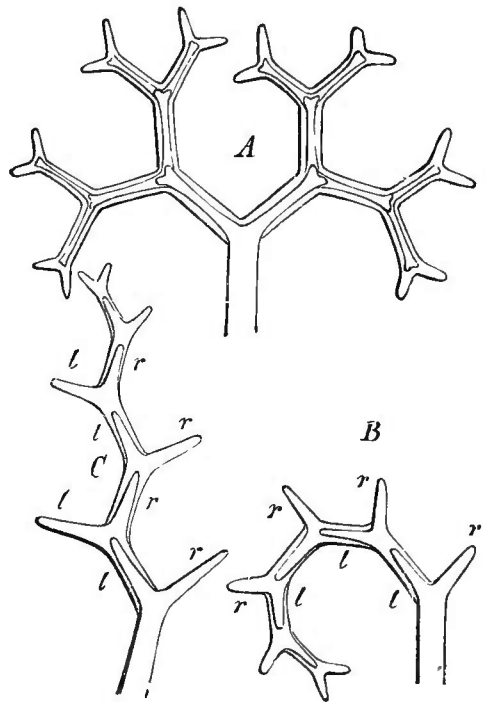


Fig. 20. — Figure théorique montrant les divers modes de développement d'une dichotomie. A, une dichotomie égale; B, une dichotomie sympodique scorpioïde enroulée à gauche; C, une dichotomie sympodique hélicoïde. r, membre de droite; l, membre de gauche.

*ginella*); il est dit *hélicoïde* (fig. 20, *C*). Si c'est toujours le membre du même côté qui devient le plus vigoureux et se ramifie le plus, le sympode, toujours articulé et coudé dans le même sens, se recourbe en spirale, comme dans la feuille de la Capillaire (*Adiantum*); il est dit *scorpioïde* (fig. 20, *B*).

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

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

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

Si *i* et *m* sont tous deux assez longs, le système a une forme ovale plus ou moins allongée : c'est une grappe proprement dite. Si *i* est long et *m* très court, le système est très effilé : c'est un *épi*. L'épi est l'exagération de la prédominance du tronc sur les membres. Si *i* est très court et *m* long, le système a une forme sphérique, tous les membres ayant même longueur : c'est une *ombelle*. L'ombelle est, au contraire, la réduction du tronc, qui ne se développe que juste autant que ses membres latéraux. Enfin si *i* est très court et *m* aussi très court, tous ces membres courts, ramassés en tête presque en un même point du tronc, forment ce qu'on appelle un *capitule*.

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

Suivant qu'il y a un seul membre prédominant ou plusieurs, la cyme prend deux formes différentes. Si deux, trois membres ou davantage, nés au voisinage du sommet, se développent dans diverses directions divergentes beaucoup plus vigoureusement que l'extrémité du tronc, qui cesse bientôt de s'allonger au-dessus d'eux, et si la chose se répète ensuite au sommet de chacun de ces membres, il se forme une *fausse dichotomie* (fig. 21), une *fausse trichotomie*, une *fausse polytomie*. La cyme est dite *dichotome* ou *bipare* (fig. 22, *C*), *trichotome* ou *tripare*, *polytome* ou *multiparte*. Il est clair que la cyme multiparte ressemble à certains égards à une ombelle : aussi la nomme-t-on quelquefois

cyme *ombelliforme*. Ces sortes de cymes se présentent fréquemment dans les inflorescences des Phanérogames. Le Lilas (*Syringa*) et le Gui (*Viscum*), nous offrent dans leur tige un exemple de cymes bipares.

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

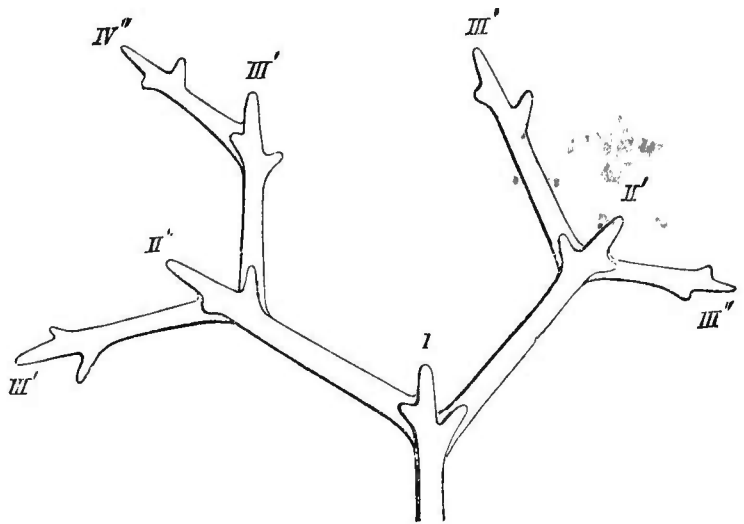


Fig. 21. — Figure théorique d'une fausse dichotomie; les chiffres romains indiquent l'ordre de succession des membres.

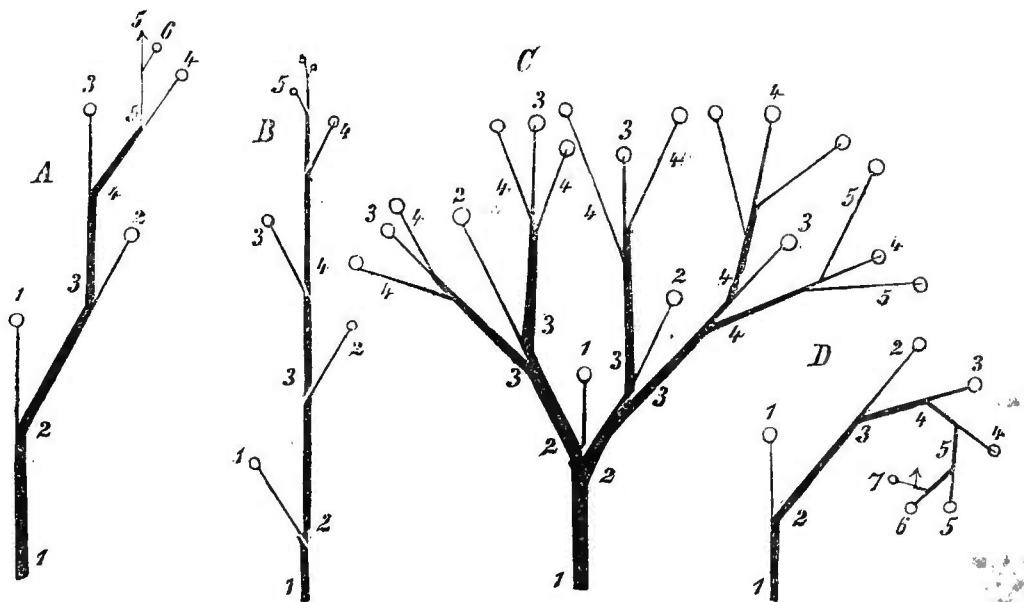


Fig. 22 — Figures théoriques de cymes: A et B, cyme unipare hélicoïde; D, cyme unipare scorpioïde; C, cyme bipare. Les chiffres indiquent l'ordre de génération des membres successifs.

échelonnées. En un mot, il se fait un *sympode*, et la cyme unipare s'appelle aussi une cyme *sympodique*.

La cyme sympodique peut affecter deux formes différentes. Si, à chaque degré nouveau de ramification, le membre dominant est situé alternativement à droite et à gauche du tronc primitif, le sympode, alternativement articulé à droite et à gauche, oscille autour d'une direction rectiligne (fig. 22, A), ou même est tout à fait droit (fig. 22, B); la cyme unipare est dite *hélicoïde*. Si le membre dominant se trouve chaque fois situé du même côté du tronc, le sympode, pré-

sentant toutes ses articulations du côté opposé et portant sur ce côté tous les sommets grêles des membres, se recourbe en spirale du côté des membres dominants ; la cyme unipare est dite *scorpioïde* (fig. 22, D).

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

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

Elle est mixte à bien plus forte raison, quand se trouvent associés dans le corps de la même plante les divers modes de la ramification terminale aux divers modes de la ramification latérale. Ainsi, par exemple, une Sélaginelle (*Selaginella*) forme sur les flancs de sa tige, par une ramification latérale en grappe et même en épi, une série de membres qui sont des feuilles, tandis qu'elle divise ses racines par ramification terminale en dichotomie égale.

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

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



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

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

#### § 4.

##### Disposition des membres.

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

Pour le faire avec précision, quelques définitions sont nécessaires. Supposons la surface du tronc prolongée à travers la base de tous ses membres, la section déterminée ainsi dans chacun d'eux est sa *surface d'insertion*. Un point de cette surface est le centre organique de la base et peut être appelé *point d'insertion* ; il peut ne pas coïncider avec le centre géométrique de la surface. Le plan qui contient à la fois l'axe de croissance du tronc et celui du membre, et qui divise ce dernier en deux moitiés, passe par ce point d'insertion et s'appelle le plan *médian* du membre considéré.

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

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

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

est le cas le plus ordinaire. Il est *successif* quand les divers membres y apparaissent l'un après l'autre sur le pourtour de la section transversale, comme on le voit, par exemple, dans les Charagnes (*Chara*).

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

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

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

Considérons maintenant la ramification terminale ou dichotomie.

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

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

(1) C'est dans le cas particulier de l'arrangement des feuilles sur la tige, que l'étude de la disposition des membres latéraux a été faite tout d'abord, avec beaucoup de précision et presque en même temps en Allemagne par Schimper et Braun (*Flora*, 1835, pp. 145, 737, 748), et en France par L. et A. Bravais (*Ann. des sciences nat.*, 2<sup>e</sup> série, VII, 1837). Les résultats ainsi acquis sont indépendants de la différenciation spéciale des membres qui ont servi à les obtenir; ils s'appliquent tout aussi bien aux diverses ramifications d'un thalle homogène, qu'aux diverses parties profondément différenciées d'une plante vasculaire. C'est pourquoi nous en faisons ici un exposé général.

**Divergence dans la disposition isolée** — Il est rare de voir deux membres isolés successifs superposés l'un à l'autre, de manière que leurs plans médians coïncident. On en trouve des exemples dans les Thallophytes, notamment chez l'Antithamne croisé (*Antithamnion cruciatum*) (A, fig. 23), où les membres de dernier ordre sont disposés en une seule rangée longitudinale à la surface de chacun des membres précédents.

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

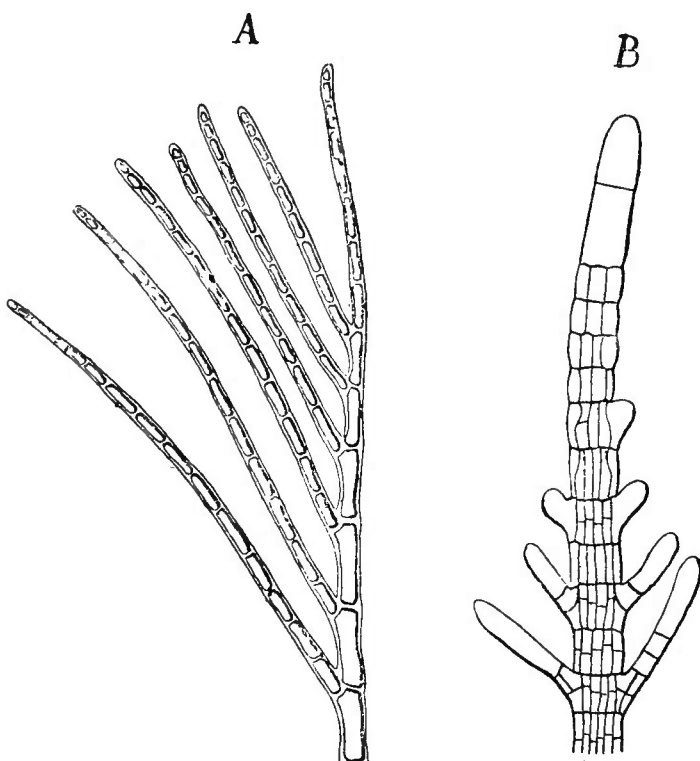


Fig. 23. — Exemples de membres superposés sans divergence. A, portion du thalle de l'Antithamne croisé (*Antithamnion cruciatum*); membres isolés en superposition (d'après Reinke). B, portion du thalle du Chétoptéride plumeux (*Chætopteris plumosa*); verticilles binaires superposés (d'après Magnus).

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

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

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

tive, s'appelle un *cycle* de membres, et la disposition isolée peut être aussi nommée disposition *cyclique*. Un cycle est entièrement déterminé quand on connaît la valeur de sa divergence. Si la divergence est nulle, le cycle ne comprend qu'un membre.

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

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

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

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

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

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

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

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

$p = 2, n = 5, d = \frac{2}{5}$ . L'écart transversal est de  $144^\circ$ , plus petit que  $\frac{1}{2}$ , plus grand que  $\frac{1}{3}$ . Les membres se superposent de cinq en cinq, et sont tous disposés en cinq rangées longitudinales. Le cycle comprend cinq membres en deux tours. C'est la disposition appelée souvent *quinconciale*.

$p = 3, n = 8, d = \frac{3}{8}$ . L'écart transversal est de  $135^\circ$ , plus petit que  $\frac{2}{5}$ , plus grand que  $\frac{1}{3}$ . Les membres se superposent de huit en huit et sont disposés en huit rangées longitudinales. Le cycle comprend huit membres en trois tours. On désigne simplement cette disposition par sa divergence  $\frac{3}{8}$ , et l'on fait de même pour toutes les suivantes.

$p = 5, n = 13, d = \frac{5}{13}$ . L'écart transversal mesure un peu plus de  $138^\circ, 27'$ , plus petit que  $\frac{3}{8}$ , mais plus grand que  $\frac{2}{5}$ . Les membres se superposent de treize en treize et sont disposés en treize rangées longitudinales. Le cycle comprend treize membres en cinq tours.

On trouve encore  $\frac{8}{21}$ , compris entre  $\frac{3}{8}$  et  $\frac{5}{13}$  ;  $\frac{13}{34}$ , compris entre  $\frac{5}{13}$  et  $\frac{8}{21}$  ;  $\frac{21}{55}$ , compris entre  $\frac{8}{21}$  et  $\frac{13}{34}$  ;  $\frac{34}{89}$ , compris entre  $\frac{13}{34}$  et  $\frac{21}{55}$  ;  $\frac{55}{144}$ , compris entre  $\frac{21}{55}$  et  $\frac{34}{89}$ , diver-

gences qui deviennent d'autant plus rares que les dénominateurs sont plus compliqués.

On obtient ainsi la série des valeurs :

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}, \frac{8}{21}, \frac{13}{34}, \frac{21}{55}, \frac{34}{89}, \frac{55}{144}, \text{ etc.}$$

dans laquelle une divergence quelconque à partir de la troisième est toujours comprise entre les deux précédentes et s'obtient en additionnant les deux précédentes numérateur à numérateur et dénominateur à dénominateur. En d'autres termes, ces valeurs sont les réduites successives de la fraction continue  $\frac{1}{2 + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \frac{1}{1 + \dots}}}}$ .

En suivant toutes ces divergences dans l'ordre indiqué, on oscille entre  $\frac{1}{2}$  et  $\frac{1}{3}$  du côté de  $\frac{1}{3}$ , c'est-à-dire dans l'intervalle compris entre  $\frac{1}{3}$  et  $\frac{2}{5}$ , chaque terme étant alternativement plus petit et plus grand que le précédent. Mais les oscillations diminuent rapidement d'amplitude et les divergences diffèrent de moins en moins à mesure que les dénominateurs augmentent. Déjà  $\frac{5}{13}$  et  $\frac{8}{21}$  diffèrent seulement de  $1^0$ ;  $\frac{13}{34}$  et  $\frac{21}{55}$  diffèrent seulement de  $6'$ . Elles tendent en définitive vers une limite qu'un calcul très simple fait connaître et qui est  $\frac{2 - \sqrt{5}}{2}$ , correspondant, à moins d'une seconde près, à l'angle de  $137^{\circ}, 30', 28''$ . Cette série, qui renferme la très grande majorité des divergences observées, est ce qu'on appelle la *série normale*.

L'espace compris entre  $\frac{1}{2}$  et  $\frac{1}{3}$  comprend deux parties. L'une de ces parties, voisine de  $\frac{1}{3}$ , entre  $\frac{1}{3}$  et  $\frac{2}{5}$ , étant occupée par la série précédente, il est facile de prévoir que l'autre, voisine de  $\frac{1}{2}$ , entre  $\frac{1}{2}$  et  $\frac{2}{5}$ , sera occupée par une série semblable et complémentaire. Ces nouvelles divergences, commençant aussi par  $\frac{2}{5}$ , et obtenues aussi en ajoutant les deux qui précèdent, numérateur à numérateur et dénominateur à dénominateur, ont même numérateur avec un dénominateur plus petit et sont plus grandes, par conséquent, que celles de la série normale. En voici la suite :

$$\frac{1}{3}, \frac{1}{2}, \frac{2}{5}, \frac{3}{7}, \frac{5}{12}, \frac{8}{19}, \frac{13}{31}, \frac{21}{50}, \text{ etc.}$$

Mais cette série complémentaire est beaucoup plus rarement réalisée que la série normale.

**Autres séries.** — En opérant entre  $\frac{1}{3}$  et  $\frac{1}{4}$  comme il vient d'être fait entre  $\frac{1}{2}$  et  $\frac{1}{3}$ , on obtient de même deux séries de divergences complémentaires, commençant toutes deux par  $\frac{2}{7}$ , l'une oscillant du côté de la plus grande divergence entre  $\frac{1}{3}$  et  $\frac{2}{7}$ , l'autre du côté de la plus petite entre  $\frac{1}{4}$  et  $\frac{2}{7}$ . Ces deux séries sont :

$$\frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{2}{7}, \frac{3}{11}, \frac{5}{18}, \frac{8}{29}, \frac{13}{47}, \text{ etc.}, \text{ et } \frac{1}{4}, \frac{1}{3}, \frac{2}{7}, \frac{3}{10}, \frac{5}{17}, \frac{8}{27}, \frac{13}{44}, \text{ etc.}$$

Le même procédé donne entre  $\frac{1}{4}$  et  $\frac{1}{5}$ , deux séries complémentaires, ayant pour point de départ commun  $\frac{2}{9}$ ; ce sont :

$$\frac{1}{4}, \frac{1}{5}, \frac{2}{9}, \frac{3}{14}, \frac{5}{23}, \frac{8}{37}, \text{ etc.}, \text{ et } \frac{1}{5}, \frac{1}{4}, \frac{2}{9}, \frac{3}{13}, \frac{5}{22}, \frac{8}{35}, \text{ etc.}$$

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

Sauf la série normale, qui est aussi la série des plus petites parmi les plus grandes divergences, les autres séries ne sont réalisées que rarement dans le corps de la plante et çà et là seulement par quelqu'un de leurs termes.

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

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

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

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

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

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

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

La tige des Monstères (*Monstera*) présente une disposition plus singulière encore. Si l'on suit la série des feuilles successives en se dirigeant toujours du même côté, on rencontre les divergences  $\frac{2}{5}$ ,  $\frac{3}{5}$ ,  $\frac{3}{5}$ ,  $\frac{2}{5}$ ; en d'autres termes, toutes les feuilles sont situées en deux séries longitudinales, rapprochées à  $\frac{2}{5}$  de cir-

conférence sur le côté supérieur de la tige rampante. Pour avoir une divergence constante  $\frac{2}{5}$ , il y faudrait, d'une feuille à l'autre, marcher en zigzag à la face supérieure de la tige.

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

Il peut arriver que les verticilles successifs superposent leurs membres, qui sont alors tous disposés en  $m$  rangées longitudinales. La chose est rare ; la divergence est alors nulle d'un verticille à l'autre. On trouve de ces verticilles superposés chez quelques Thallophytes, dans le Chétoptéride plumeux (*Chætopteris plumosa*), par exemple (fig. 23, B) ; on en rencontre aussi dans la fleur des Phanérogames.

En général, il y a, entre l'un des membres d'un verticille pris comme point de départ et le membre du verticille suivant qui est le plus rapproché de lui, une certaine divergence, qui est une fraction  $\frac{p}{n}$  de la circonférence. Les membres, et par suite les verticilles, se superposent alors de  $n$  en  $n$ . Si  $m$  et  $n$  sont des nombres premiers, il n'y aura pas d'autres superpositions dans l'intervalle et les membres seront disposés le long du tronc sur  $m \times n$  rangées longitudinales. Par exemple, s'il y a deux membres à chaque verticille et que la divergence d'un verticille à l'autre soit  $\frac{1}{3}$  ou  $\frac{2}{3}$ , les membres ne se superposeront que de trois en trois ou de cinq en cinq, et seront sur six ou dix rangées longitudinales.

On peut d'ailleurs répéter pour ces divergences  $\frac{p}{n}$  tout ce qui a été dit plus haut pour les divergences des feuilles isolées. Elles appartiennent le plus souvent aussi à la série normale  $\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}$ , etc., ou à la série voisine  $\frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{2}{7}$ , etc.

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

Prenons pour exemple le cas de beaucoup le plus fréquent, considéré presque toujours comme la règle générale de la disposition verticillée, celui où  $n = 2m$  avec  $p = 1$ , c'est-à-dire où la divergence d'un verticille à l'autre égale la moitié de la divergence à l'intérieur du verticille. Il y a alors une vraie superposition de  $2m$  en  $2m$ , et une fausse superposition de 2 en 2. Deux vraies superpositions seront donc toujours séparées par  $m$  fausses superpositions, et tous les membres seront sur  $2m$  rangées. On dit alors que les verticilles *alternent*. Supposons par exemple  $m = 3$ , comme dans la tige du Nérion oléandre (*Nerium oleander*), vulgairement Laurier-Rose ; il y a une vraie superposition des verticilles de 6 en 6, et une fausse superposition de 2 en 2.

Après chaque vraie superposition, il y en a donc deux fausses. Les membres, qui sont ici les feuilles, sont situés sur 6 rangées longitudinales.

Le cas très fréquent où  $m = 2$  avec  $n = 2m$  et  $p = 1$ , c'est-à-dire où les membres sont diamétralement opposés par paire à chaque nœud, avec une divergence  $\frac{1}{4}$ , et où ces paires se croisent régulièrement de 2 en 2, est habituellement distingué des autres sous le nom de disposition *opposée décussée*.

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

Si  $n = 3m$ , tous les verticilles se superposent vraiment de  $3m$  en  $3m$ , faussement de 3 en 3, et les membres sont sur  $3m$  séries longitudinales. Si  $n = 4m$ , ils se superposent vraiment de  $4m$  en  $4m$ , faussement de 4 en 4, et ainsi de suite.

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

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

Dans tous les cas, les membres se disposent sur le tronc de manière à se recouvrir le moins possible les uns les autres, afin d'étaler le plus possible leurs surfaces à l'air et à la lumière, c'est-à-dire, comme on le verra plus tard, de façon à remplir le mieux possible les diverses fonctions qui leur sont dévolues. Aussi voit-on le dénominateur de la fraction de divergence devenir d'autant plus grand que les entre-nœuds sont plus courts.



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

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

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

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

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

D'une fourche à l'autre, tantôt les verticilles se superposent et les membres sont sur  $m$  rangées; la divergence est nulle. Dans la dichotomie, tous les membres ont alors leurs axes dans le même plan; on en voit un exemple dans le thalle du Dictyote (*Dictyota*) et de la Metzgerie (*Metzgeria*).

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

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

**Projection verticale de la disposition sur un cylindre développé.** — Tout d'abord on peut, supposant le tronc cylindrique, fendre ce cylindre suivant une génératrice, le développer et, sur la surface plane ainsi obtenue, marquer les nœuds par des lignes horizontales et, sur ces lignes, les centres d'insertion des membres par autant de points.

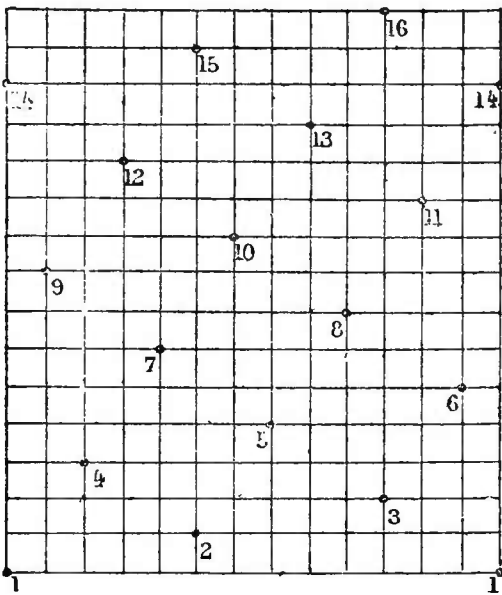


Fig. 24. — Disposition isolée  $\frac{5}{13}$  sur un cylindre développé.

Ceux-ci se superposeront en autant de rangées qu'il y a d'unités dans le dénominateur de la divergence ; on figure ces rangées par autant de lignes verticales. On numérote ensuite les membres à partir de 1, de gauche

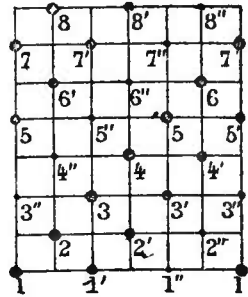


Fig. 25. — Disposition verticillée par 3 avec divergence  $\frac{1}{6}$ , sur un cylindre développé. Le verticille est successif; on voit qu'après une vraie superposition, il y en a deux fausses.

droite ou de droite à gauche en montant, suivant l'ordre où ils se succèdent sur le tronc. Il y a un point sur chaque ligne horizontale, si la disposition est

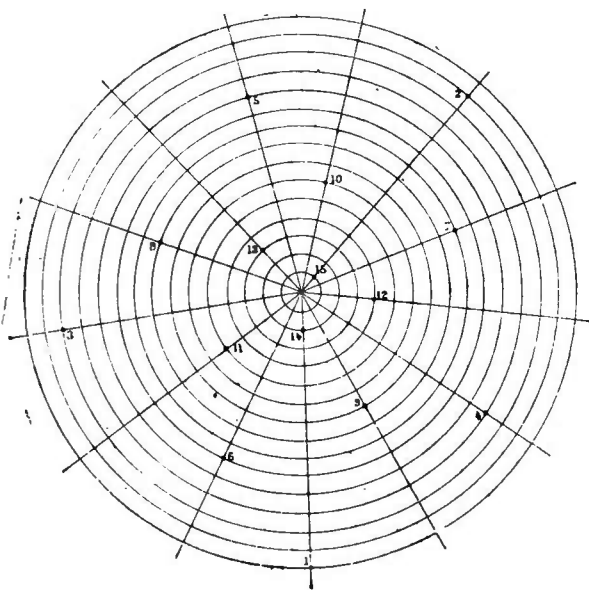


Fig. 26. — Diagramme de la disposition isolée  $\frac{5}{13}$ .

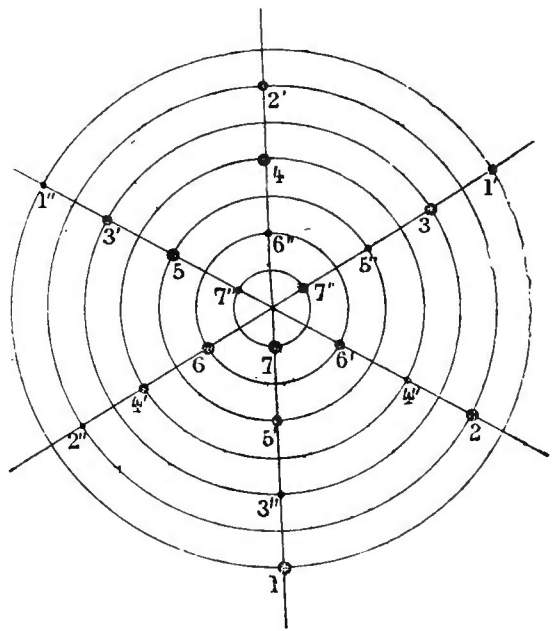


Fig. 27. — Diagramme de la disposition verticillée par 3 avec divergence  $\frac{1}{6}$ . Le verticille est successif; on voit que chaque vraie superposition (7 sur 1) est précédée de deux fausses superpositions (3'' sur 1 et 5' sur 3'').

isolée, plusieurs si la disposition est verticillée, et, d'une ligne horizontale à l'autre, les points successifs sont séparés par autant de lignes verticales qu'il y a d'unités au numérateur de la divergence.

Avec la disposition isolée  $\frac{5}{13}$ , on obtient ainsi la figure 24. La disposition ver-

ticillée par 3 avec divergence  $\frac{1}{6}$  donne de même la figure 25. Le verticille y étant supposé successif, on a marqué les membres par des points de trois grosseurs différentes : les fausses superpositions se distinguent alors très nettement des vraies.

**Projection horizontale de la disposition. Diagramme.** — Au lieu de représenter le tronc par un cylindre qu'on développe, on peut le supposer conique et en figurer la projection horizontale. Les nœuds sont dessinés alors par des circonférences concentriques, et les séries longitudinales des membres par autant de rayons. Une pareille projection horizontale s'appelle un *diagramme*. La figure 26 donne le diagramme de la disposition isolée  $\frac{5}{13}$ . La figure 27 donne le diagramme de la disposition verticillée par 3, avec divergence  $\frac{1}{6}$  et vraie superposition de 6 en 6.

On peut représenter dans un pareil diagramme, non seulement la disposition des membres sur le tronc, mais la disposition relative de toutes les parties

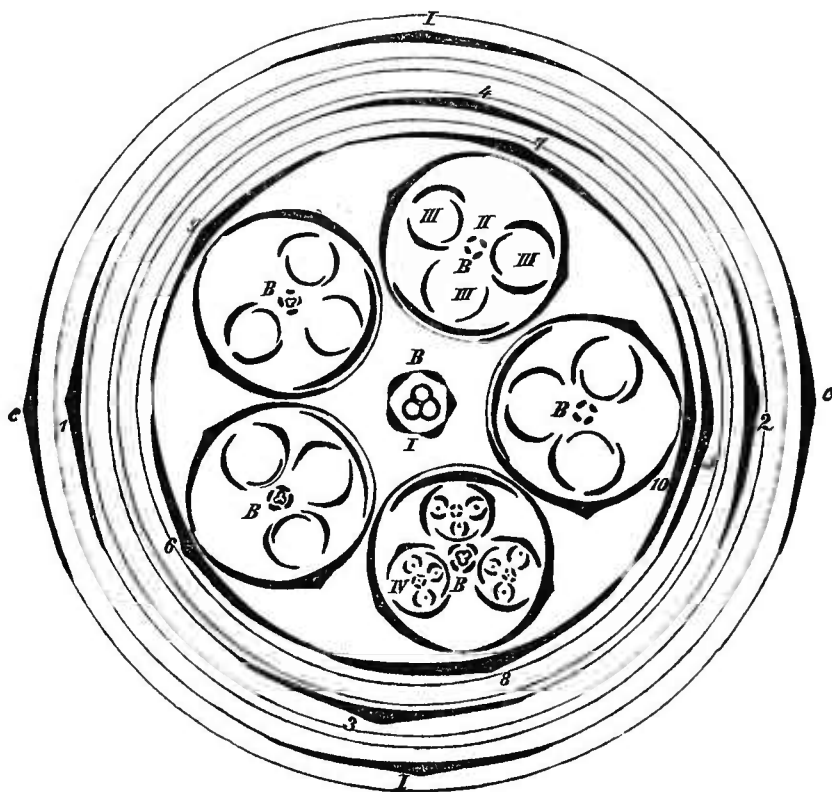


Fig. 28. — Diagramme d'un petit plant d'Euphorbe réveille-matin (*Euphorbia helioscopia*); *v*, *c*, les cotylédons; *I*, *I*, les premières feuilles ordinaires; 1, 2... 10, les feuilles suivantes, 6 à 10 formant un verticille quinaire. Au centre, on voit en *B I* la fleur terminale de la tige; *B II*, fleur terminale d'un des cinq rameaux de premier ordre; *III*, feuilles des rameaux de second ordre; *IV*, fleur terminale d'un rameau de second ordre et feuilles des rameaux de troisième ordre (Sachs).

d'un vaste système ramifié. Ainsi, la figure 28 donne le diagramme de la disposition des feuilles dans une plante entière d'Euphorbe réveille-matin (*Euphorbia helioscopia*). A cause de leur forme aplatie, les feuilles y sont marquées, non par des points, mais par des arcs de cercle.

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

Supposons, dans la représentation verticale, les divers points d'insertion reliés ensemble, nous aurons une série de lignes obliques parallèles (fig. 29). Ces lignes sont le développement d'une

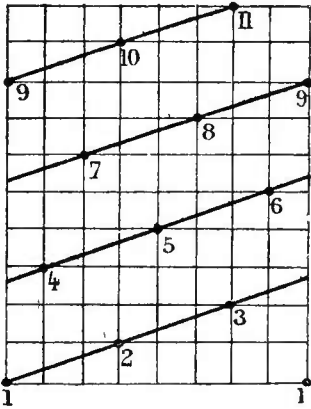


Fig. 29. — Disposition isolée  $\frac{3}{8}$ , sur un cylindre développé. Les membres sont reliés par une hélice qui monte vers la droite.

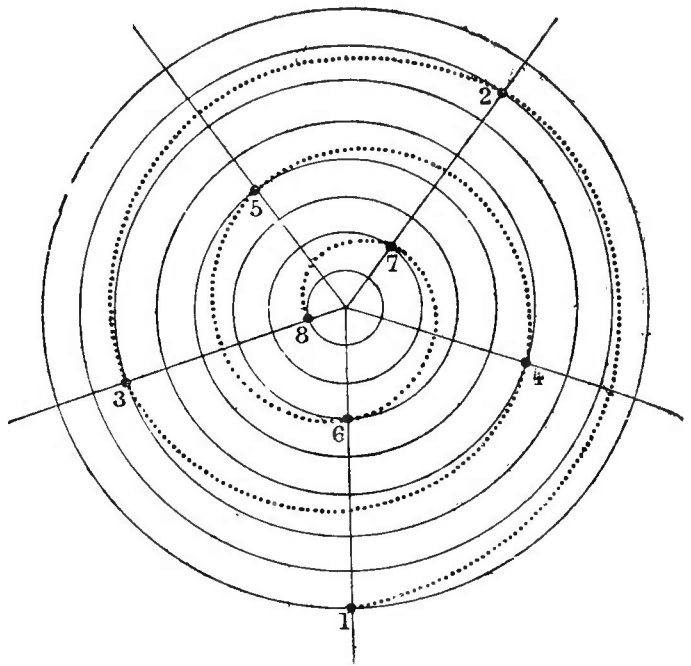


Fig. 30. — Diagramme de la disposition isolée  $\frac{3}{8}$ . Les membres sont reliés par une spirale qui monte vers la droite.

hélice tracée sur le cylindre et qui comprend tous les membres, tournant à droite ou à gauche suivant que le membre le plus rapproché du point de départ est à droite ou à gauche de lui. La figure 24 devient alors la figure 29.

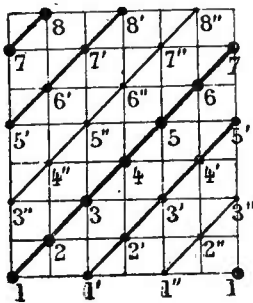


Fig. 31. — Disposition verticillée par 3, sur un cylindre développé. Les membres sont reliés par trois hélices parallèles.

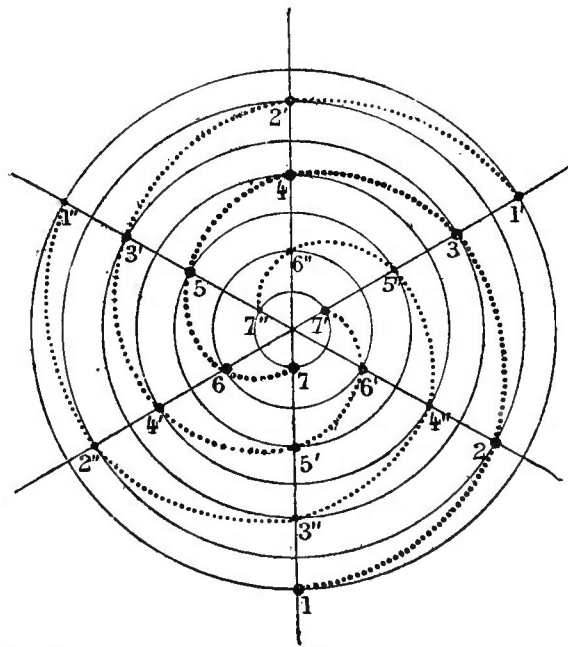


Fig. 32. — Diagramme de la disposition verticillée par 3 avec divergence  $\frac{1}{6}$ . Le verticille est successif, et tous les membres sont reliés par 3 spirales différentes, qui montent vers la droite.

Sur le diagramme, on obtient ainsi une spirale d'Archimède, qui est la projection horizontale de l'hélice supposée tracée sur un cône. La figure 26 devient alors la figure 30. A cette spirale, à cette hélice qui comprend tous les membres dans la disposition isolée, on donne souvent le nom de spirale générale, d'hélice principale.

Dans la disposition verticillée, chaque membre du verticille dont on part est

le point d'origine d'une pareille hélice ou spirale, et, pour comprendre tous les membres, il faut construire ici tout autant de spirales parallèles à pas concordants qu'il y a de membres au verticille. La figure 25 devient alors la figure 31 et la figure 27 se transforme dans la figure 32.

Remarquons tout de suite que cette construction spiralée n'est pas toujours utile, ni possible. Dans la disposition  $\frac{1}{2}$ , par exemple, la spirale peut être menée aussi bien vers la droite que vers la gauche; elle est par conséquent dépourvue de signification; on pourrait tout aussi bien imaginer qu'elle change de sens à chaque nœud. La spirale est tout à fait impossible quand le tronc porte deux séries de membres rapprochés sur sa face dorsale, tandis que la face ventrale en est dépourvue, comme dans la tige de la Marsilie (*Marsilia*), du Monstère (*Monstera*), etc. En suivant la marche des plus courts chemins, c'est par une ligne en zigzag, et non par une spirale, que les membres sont ici réunis.

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

**Spirales secondaires.** — Quand la construction spiralée est applicable, et que la disposition est isolée, si les entre-nœuds sont très courts, la spirale générale ne s'aperçoit pas directement, et il est difficile d'assigner aux membres le numéro d'ordre qui leur appartient. Mais, en revanche, on voit alors nettement des spirales plus relevées que la spirale générale, et qui tournent les unes vers la droite, les autres vers la gauche. Ce sont des spirales secondaires; elles joignent le membre dont on part au membre le plus rapproché de la verticale d'un côté et de l'autre (fig. 33).

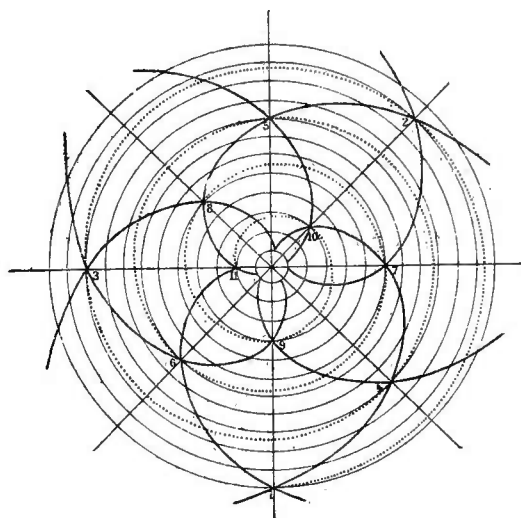


Fig 33. — Diagramme de la disposition isolée  $\frac{2}{3}$ , montrant la spirale générale en pointillé et les spirales secondaires en trait plein. Il y a trois spirales secondaires vers la droite, cinq vers la gauche, et la spirale générale monte vers la droite.

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

Ainsi, par exemple, dans la disposition  $\frac{2}{3}$  à droite, il y a 3 spirales secondaires à droite et 2 spirales secondaires à gauche; le sens de la spirale générale est celui du plus grand nombre. Dans la disposition  $\frac{3}{8}$  à droite (fig. 33), il y a encore 3 spirales secondaires à droite, mais il y en a 5 à gauche; la spirale commune est de même sens que le petit nombre des spirales secondaires. Il en est de même pour  $\frac{5}{13}$ ,  $\frac{8}{21}$ , etc.

Cette manière de déterminer la divergence par le nombre des spirales secondaires des deux sens n'est applicable qu'à la série normale et à sa conjuguée.

Pour les séries comprises entre  $\frac{1}{3}$  et  $\frac{1}{4}$ , entre  $\frac{1}{4}$  et  $\frac{1}{5}$ , etc., elle ne donne que le dénominateur et non le numérateur de la divergence (1).

Quand on passe du tronc aux membres qu'il porte, s'il y a homodromie, la spirale générale du tronc s'enroule dans le même sens sur les membres. S'il y a antidromie, la spirale change de sens à chaque passage, de la droite par exemple montant vers la gauche, pour revenir à droite au passage suivant, et ainsi de suite.

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

**Inclinaison dans la ramification terminale.** — Dans la ramification terminale égale, l'inclinaison des branches de la dichotomie sur le prolongement idéal de l'axe de croissance du tronc peut être de  $45^\circ$ ; alors les deux membres jumeaux divergent à angle droit. Si elle est inférieure à  $45^\circ$ , l'angle de bifurcation est aigu, et il peut l'être à divers degrés; si elle est supérieure à  $45^\circ$ , l'angle de bifurcation est obtus, et il peut l'être plus ou moins. Mais, dans chaque cas particulier, l'angle de dichotomie a une valeur déterminée. Si l'une des branches se développe davantage, en rendant la dichotomie sympodique, son inclinaison sur l'axe de croissance du tronc va diminuant d'autant; elle tend à se placer dans la direction de cet axe, à *usurper*, comme on dit, le prolongement du tronc; mais rarement elle y réussit complètement, et les segments les plus vigoureux font ordinairement de certains angles, qui s'ajoutent si le sympode est scorpioïde, ou se contrarient s'il est hélicoïde.

**Inclinaison dans la ramification latérale.** — Dans la ramification latérale complète, c'est-à-dire dans la grappe et ses diverses modifications, ainsi que dans la cyme multipare et bipare, l'inclinaison du membre sur l'axe de croissance du tronc offre également une certaine constance dans chaque cas particulier. Elle peut être de  $90^\circ$ , et les membres sont insérés à angle droit sur le tronc, horizontalement dirigés si le tronc est vertical. Ordinairement elle est plus petite, et les membres relevés font avec le prolongement du tronc un angle plus ou moins aigu. Parfois elle est plus grande, et les membres pendants font avec le prolongement supérieur du tronc un angle plus ou moins obtus. Enfin elle peut être nulle et les membres s'appliquent en montant contre le prolongement du tronc qui les porte. La ramification forme alors un

(1) Ainsi, par exemple,  $\frac{2}{7}$  a 3 spires secondaires dans un sens et  $\frac{1}{4}$  dans l'autre;  $\frac{3}{11}$  a 4 spires secondaires dans un sens et 7 dans l'autre, etc.

ensemble compact en forme de lame ou de massif, comme on en voit chez certaines Thallophytes (fig. 1, *B*). Il serait désirable qu'on pût déterminer avec précision la valeur de cette inclinaison dans des conditions extérieures constantes, pour un certain nombre des cas les plus importants, ce qui n'a pas été fait jusqu'ici.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Si le tronc dilate tout à coup son sommet, l'insertion du membre conservant sa largeur, on comprend qu'il y aura place pour un plus grand nombre de membres et que la disposition changera en se compliquant. C'est ce qui arrive, par exemple, pour les feuilles dans les Palmiers et dans beaucoup de Dicotylédones, à mesure que la tige devient plus vigoureuse. Si, au contraire, le tronc amincit son sommet, c'est l'inverse qui a lieu. Le même résultat se produit encore si, le sommet conservant son diamètre, c'est la largeur d'insertion des membres qui diminue tout à coup ou progressivement. La divergence se complique alors, comme on le voit dans la disposition des fleurs des Aroïdées, du Trèfle (*Trifolium*), du Plantain (*Plantago*), etc., comparée à la disposition des branches sur la tige. Si le membre élargissait son insertion, c'est l'inverse qui aurait lieu.

**Causes qui altèrent les rapports primitifs de position et en déterminent de nouveaux.** — Quand la formation des membres a lieu au voisinage du sommet, leur disposition primitive est souvent altérée et transformée plus tard, soit par la croissance longitudinale intercalaire du tronc, soit par son accroissement transversal. Aussi, quand on passe d'une région dépourvue de croissance

(1) Hofmeister, à qui est due cette règle, a fait l'étude la plus approfondie de la disposition des membres latéraux et notamment des feuilles, en cherchant à la ramener aux causes mécaniques qui la déterminent. Je ne puis ici que renvoyer le lecteur à son ouvrage : *Allgemeine Morphologie*, 1858, p. 482.



intercalaire et à entre-nœuds très courts, à une région douée d'une croissance intercalaire active et d'entre-nœuds longs, voit-on la divergence changer, comme les Crassulacées, l'Aloès (*Aloe*), l'Agave (*Agave*) en donnent des exemples. Ailleurs, la divergence primitive se trouve altérée, parce que le tronc s'accroît en épaisseur plus fortement d'un côté que de l'autre.

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

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

Si l'on se souvient que déjà entre  $\frac{5}{13}$  et  $\frac{8}{21}$  la différence est seulement d'un peu plus de  $1^\circ$ , qu'entre  $\frac{9}{21}$  et  $\frac{31}{34}$  elle n'est que de  $6'$ , on comprendra qu'il suffit de déplacements à peine appréciables, produits par cette pression sur les lignes de contact, pour transformer une divergence en une autre, c'est à-dire pour faire apparaître un système tout différent de spirales secondaires, ou même pour transformer une disposition irrégulière en une disposition régulière (1).

**Les mêmes causes peuvent produire des dispositions différentes et des causes différentes amener la même disposition.** — L'influence propre des diverses causes que nous venons de passer en revue devra être constatée dans chaque cas particulier. Mais il est important de remarquer que, suivant les plantes considérées, la même disposition des membres peut être amenée par les causes ou les combinaisons de causes les plus diverses, tandis que la même cause pourra conduire aux dispositions les plus différentes (2).

Le mécanisme de croissance qui détermine la formation en deux séries et la disposition distique  $\frac{1}{2}$  des membres dans une Vauchérie ou un Mucor, plantes à structure continue, dans une Conferve ou un Pénicille, plantes formées d'une série de cellules, dans un Fissident dont la tige massive croît par une

(1) M. Schwendener a fait une étude approfondie du mécanisme de ces déplacements des membres par pression au contact. Je ne puis ici que renvoyer le lecteur à ses divers mémoires. Schwendener: *Ueber die Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck* (Verhandl. der naturf. Gesellsch. in Basel, VI, 1875). — *Mechanische Theorie der Blattstellungen*, Leipzig, 1878. — *Ueber Spiralstellungen bei Florideen* (Monatsberichte der k. Akademie der Wiss. zu Berlin, 1880, p. 327). — *Ueber der durch Wachstum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven* (Monatsberichte, Berlin, 1880, p. 408).

(2) Sachs : *Traité de Botanique*, Ed. française, p. 243, 1874.

seule cellule terminale, enfin dans une Graminée dont la tige massive croît sur toutes les cellules de son extrémité, est certainement tout à fait différent dans ces divers cas.

Le mécanisme de croissance du tronc est au contraire le même et s'opère par les divisions d'une cellule terminale à trois faces : dans les Fontinales (*Fontinalis*) qui disposent leurs membres suivant  $\frac{1}{3}$ , dans les Polytrics (*Polytrichum*) et les Sphaignes (*Sphagnum*) qui les disposent suivant une des divergences  $\frac{2}{5}$ ,  $\frac{3}{8}$ , etc., dans les Prêles (*Equisetum*) qui les placent en verticilles alternes, enfin dans les Marsilies (*Marsilia*) qui les posent seulement en deux séries sur la face dorsale de leur tige rampante.

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

## § 5.

### Accidents de la surface.

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

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

Mais si le corps est massif, c'est-à-dire cloisonné dans les trois directions, la croissance peut se localiser de diverses manières sur certains points isolés, sur certaines cellules de la surface. On bien la cellule en question prend une croissance exagérée perpendiculairement à la surface générale, sur laquelle elle forme un accident en relief qu'on appelle un *poil*. Ou bien, au contraire, elle cesse de croître perpendiculairement quand toutes ses voisines d'alentour continuent leur développement, en formant autour d'elle un rebord de plus en plus saillant; il en résulte un accident en creux, une *crypte*. Ou bien encore la

cellule superficielle, cessant de croître sans s'exhausser ni s'enfoncer, se diivse en deux moitiés qui se séparent et s'arrondissent de manière à laisser entre elles une ouverture en formé de boutonnière, une sorte de bouche dont elles sont les deux lèvres. Une pareille bouche est ce qu'on appelle un *stomate*, et par elle le milieu extérieur trouve accès dans l'intérieur du corps de la plante.

Quelques mots sur chacune de ces trois sortes d'accidents.

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

Rien de plus varié d'ailleurs que la forme des poils (fig. 34). Simples, étoilés, ou rameux, filiformes, écailleux ou massifs, isolés ou groupés en bouquet, dressés perpendiculairement ou réfléchis parallèlement à la surface qu'ils couvrent, on les rencontre tantôt d'une seule sorte sur de grands espaces comme nous le verrons plus tard sur les racines, tantôt de plusieurs sortes entremêlées en des points très rapprochés, comme sur un grand nombre de feuilles.

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

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

**Émergences pilifères.** — Parfois ces deux sortes d'accidents en relief se combinent et se superposent. Il se fait une émergence, au sommet de laquelle une cellule superficielle se prolonge en poil. C'est ce qu'on observe, par exemple, dans l'Ortie (*Urtica*) et dans la Garance (*Rubia*) (fig. 34, *d* et *g*), où le poil enfonce sa base élargie dans l'émergence qui le supporte, ainsi que dans le Dictamne blanc (*Dictamnus albus*), vulgairement Fraxinelle, où le poil est terminal.

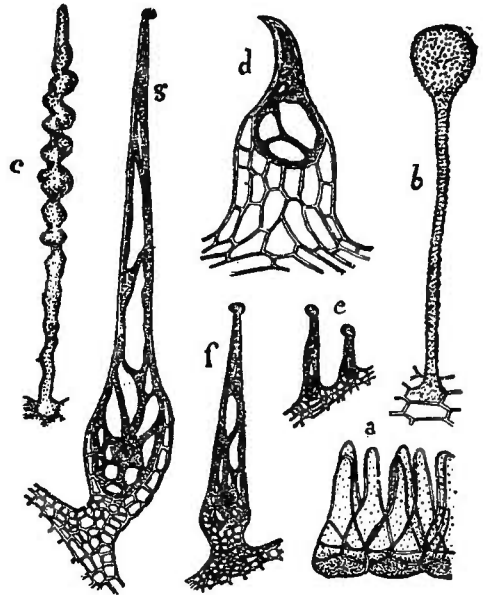


Fig. 34. — Diverses formes de poils simples : *a*, de la corolle d'une Primevère (*Primula sinensis*); *b*, de la corolle d'un Mûllier (*Antirrhinum majus*); *c*, de la corolle d'une Violette (*Viola altaica*); *d*, de la tige d'une Garance (*Rubia tinctorum*); *e*, *f*, *g* divers états du développement du poil d'une Ortie (*Urtica dioica*). (D'après Kny).

**Cryptes.** — Les cryptes sont des accidents en creux qui ont généralement la forme d'une bouteille à col étroit. On les trouve abondamment développées dans tout le corps des Varecs (*Fucus*), dans les feuilles du Nérion oléandre (*Nerium oleander*) (fig. 35), dans celles des Banksies (*Banksia*), etc. Elles s'allongent quelquefois en forme de sillons, comme dans la tige des Casuarines (*Casuarina*).

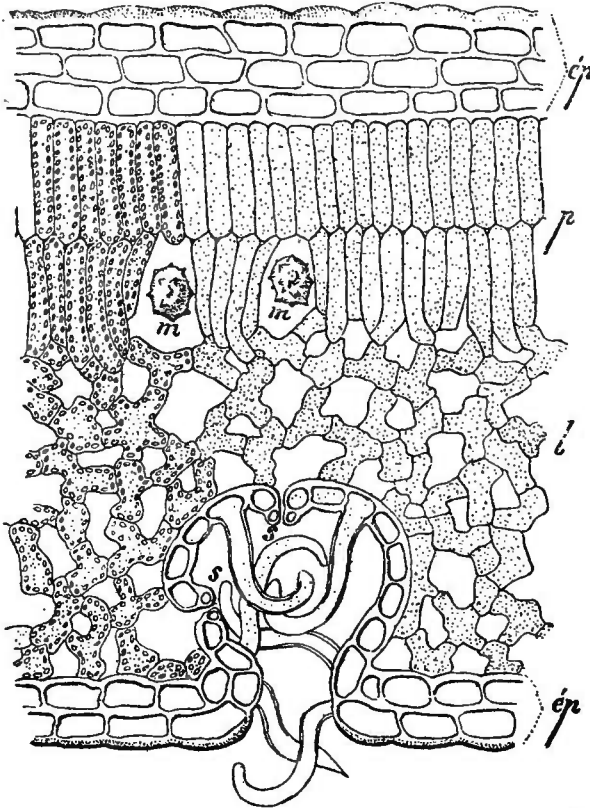


Fig. 35. — Section transversale de la feuille du Nérion oléandre (*Nerium Oleander*), vulgairement Laurier-Rose, passant par une des cryptes pilifères et stomatiformes de la face inférieure. Les grains de chlorophylle ne sont marqués que dans la moitié gauche de la figure.

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

de la face de contact, ce qui donne lieu à une ouverture en forme de boutonnière (fig. 36). Par ces ouvertures, les espaces vides que le corps renferme entre ses cellules communiquent directement avec le milieu extérieur.

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

**Émergences et cryptes stomatiformes.** — Les stomates sont généralement disposés sur les régions planes de la surface du corps. On en trouve cependant qui sont portés chacun au sommet d'une émergence, comme dans le fruit des Balisiers (*Canna*). On en rencontre aussi qui sont enfoncés et localisés dans des cryptes, sur la paroi desquelles ils sont entremêlés à la base des poils, comme

dans la feuille du Nérion (fig. 35). Ce sont alors des émergences et des cryptes stomatifères.

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

Chez un très grand nombre de plantes, les parties aériennes du corps produisent dans leurs cellules périphériques et émettent au dehors à travers les membranes une matière cireuse, insoluble dans l'alcool à froid, soluble

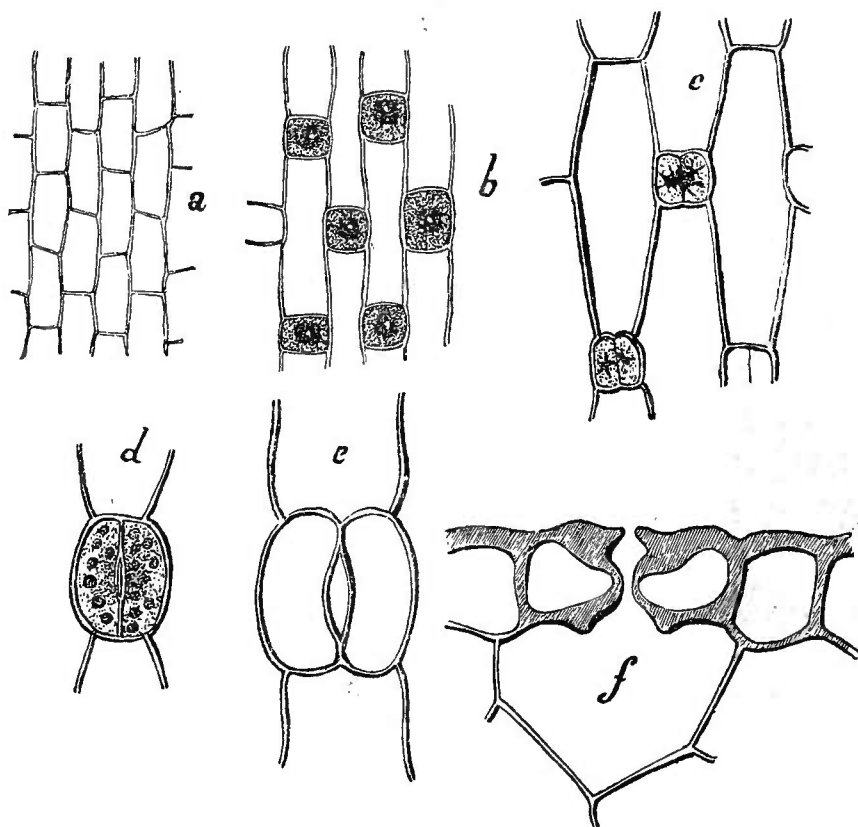


Fig. 36. — Stomates de la feuille de la Jacinthe d'Orient (*Hyacinthus orientalis*). a, b, c, d, développement des stomates aux dépens de certaines cellules périphériques; e, stomate achevé, vu de face; f, stomate achevé, vu en section transversale.

dans l'alcool à chaud, fusible au-dessous de 100°. Cette substance recouvre ordinairement la surface d'un revêtement continu, qui la protège et l'empêche d'être mouillée par l'eau. C'est cet enduit qui donne aux tiges et aux feuilles la couleur glauque qu'on leur connaît bien dans le Chou (*Brassica*), l'Avoine (*Avena*), le Ricin (*Ricinus*), et tant d'autres plantes. C'est encore lui qui forme sur les fruits, raisin, prunes, etc., ce qu'on appelle la fleur ou la pruine. Il est quelquefois assez épais pour donner lieu à une exploitation industrielle; il en est ainsi, par exemple, sur les fruits du Myrice cirier (*Myrica cerifera*) de l'Amérique du Nord et sur les feuilles de certains Palmiers, comme le Copernice cirier (*Copernicia cerifera*) du Brésil et le Céroxyle des Andes (*Ceroxylon andicola*) du Pérou. La croûte de cire se renouvelle quand on l'a enlevée. Sur les fruits mûrs du Bénincase cérifère (*Benincasa cerifera*), vulgairement nommés concombres cireux, elle reparaît même longtemps après la maturité.

(1) De Bary: *Ueber die Wachsüberzüge der Epidermis* (Botanische Zeitung, 1871, p. 128).

Pure ou mélangée à la cire d'abeilles, cette cire végétale sert à fabriquer des bougies.

Étudié dans sa structure, ce revêtement cireux se rattache à quatre types.

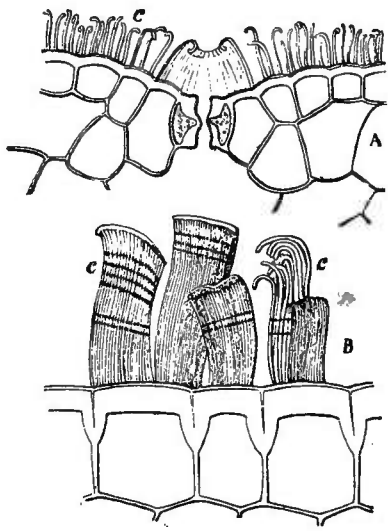


Fig. 37. — Revêtement cireux en bâtonnets. A, section transversale de la face inférieure de la feuille de la Strélitzie ovale (*Strelitzia ovata*) ; c, couche des bâtonnets, interrompue au pourtour des stomates. B, section transversale de la périphérie du fruit du Bénincase cérifère, montrant les bâtonnets accolés en faisceaux striés transversalement. (D'après de Bary.)

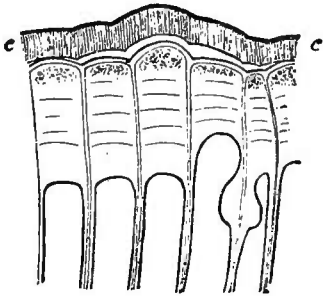


Fig. 38. — Revêtement cireux en forme de croûte continuë. Section transversale de la périphérie de la feuille de la Klopstockie cérifère (*Klopstockia cerifera*). La couche cireuse se montre décollée d'avec les cellules externes. (D'après de Bary).

Ici, ce sont des granules isolés ou qui se touchent l'un l'autre en une seule couche, comme dans l'Iris (*Iris*), la Tulipe (*Tulipa*), l'Ail (*Allium*), la Capucine (*Tropæolum*), l'Œillet (*Dianthus*), le Pin (*Pinus*), etc. Là, ce sont encore des grains ou de courts bâtonnets, mais superposés en plusieurs couches ou en petits amas irréguliers, comme dans l'Eucalypte (*Eucalyptus*), le Seigle (*Secale*), le Ricin (*Ricinus*), etc. Ailleurs, ce sont de longs et minces bâtonnets, dressés perpendiculairement à la surface, arqués ou même recourbés en boucle au sommet (fig. 37), comme chez diverses Scitaminées et Graminées, le Bénincase cérifère (*Benincasa cerifera*), le Cotylet orbiculaire (*Cotyledon orbicularis*), etc. Tantôt ces bâtonnets recouvrent uniformément toute la surface, à l'exception des stomates, comme dans la Strélitzie (*Strelitzia*), la Canne (*Saccharum*), etc., (fig. 37, A) ; tantôt ils hérissent seulement certaines cellules périphériques et forment çà et là des touffes isolées, comme dans la Larmille (*Coix*), le Sorgho (*Sorghum*), etc. Souvent, enfin, c'est une couche membraneuse continue qui revêt toute la surface, interrompue seulement au-dessus des stomates (fig. 38 c). Suivant son épaisseur, cette couche a l'aspect d'un vernis homogène, dur et cassant, comme dans la Joubarbe (*Sempervivum*), les Euphorbes cactiformes, le Thuia, etc., ou d'un mince feuillet brillant, comme dans le Cierge (*Cereus*), l'If (*Taxus*), le Pourpier (*Portulaca*), etc., ou d'une véritable croûte plus ou moins épaisse, stratifiée et striée, comme dans le Myrice (*Myrica*), les Palmiers cérifères, etc.

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

**Revêtement gras.** — Chez quelques plantes, ce revêtement cireux est remplacé par une couche farineuse blanche ou jaune d'or, formée de granules ou de petites écailles de matière grasse, soluble dans l'alcool à froid. Cet enduit gras joue le même rôle protecteur que le revêtement cireux et empêche

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

comme lui la plante d'être mouillée par l'eau. On en voit de beaux exemples dans les Auricules (*Auricula*) et dans certaines Fougères à feuilles argentées ou dorées, comme le Gymnogramme soufré (*Gymnogramme sulfurea*), la Ptéride dorée (*Pteris aurata*), le Notholène neigeux (*Notholæna nivea*), etc. Ce dépôt farineux possède aussi une structure cristalline.

### § 6.

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

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

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

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

Si le corps de la plante se trouve dépourvu de membrane cellulosique, comme chez les Myxomycètes, l'union des deux parties qui se rencontrent a lieu par résorption des deux membranes albuminoïdes au point de contact et fusion des deux protoplasmes en un seul. Elle est tout aussi intime, si le corps est pourvu d'une membrane de cellulose avec des cloisons internes, comme dans les Champignons ordinaires, ou sans cloisons internes, comme dans les Mucorinées, pourvu qu'au point de contact les deux membranes de cellulose se résorbent pour permettre aux deux protoplasmes de se mélanger directement. Dans l'un et l'autre cas, il se fait un symplaste local (p. 18). Toutes les fois qu'il y a ainsi abouchement direct des deux membres l'un dans l'autre, on dit que la soudure a lieu par *anastomose*, que les deux membres sont *anastomosés* au point considéré. Quand ces anastomoses sont très nombreuses, le corps ramifié se trouve transformé en un réseau continu.

Souvent les membranes cellulosiques persistent au point de contact des deux membres, et c'est seulement par osmose que les protoplasmes des deux parties communiquent ensemble. Leur union n'en est pas moins très intime et très solide, car on les déchire plutôt que de les séparer. Si les membres ainsi

soudés sont cellulaires, le lien qui s'établit entre eux par les cellules de contact est en définitive de même nature qu'entre les diverses cellules qui composent chacun d'eux, et par conséquent les deux parties n'en font qu'une. Dans le thalle des Champignons et des Algues, on voit souvent un grand nombre de membres successifs se souder ainsi dans toute leur longueur, soit en demeurant droits de manière à former des cordons plus ou moins épais, soit en se recourbant sur eux-mêmes, en se peletonnant de façon à constituer des masses tuberculeuses souvent de grand volume, qui sont ou des réservoirs nutritifs, ou des fructifications. Dans certaines parties du corps des Phanérogames, il s'établit aussi de pareilles unions. Ne voit-on pas souvent, sur les Hêtres de nos forêts, des branches se souder entre elles ou se réunir par une soudure à la tige dont elles émanent, de manière que si l'on vient à les couper au-dessous du point de contact, elles continuent de vivre, nourries désormais par la branche ou la tige à laquelle elles sont soudées? Ce sont, comme on dit souvent, des *greffes par approche*. Toutes les unions de cette sorte peuvent être dites des soudures par *juxtaposition*.

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

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

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

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



La condescence peut avoir lieu non seulement, comme nous venons de le voir, entre membres frères nés côte à côte sur le tronc, mais aussi entre deux parties de génération successive, par exemple entre un membre et le tronc dont il émane. Il suffira pour cela que, dans l'épaisseur même de l'insertion, il s'opère une croissance intercalaire longitudinale portant sur la partie commune au tronc et au membre.

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

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

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

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

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

Quand un membre, après s'être formé sur le tronc, cesse bientôt de croître de manière à n'acquies qu'une très petite partie de sa dimension normale, on dit qu'il *avorte*, qu'il y a *avortement* de ce membre. L'avortement peut s'opérer plus ou moins tard; le membre est alors représenté par une protubérance plus ou moins développée; mais il peut être tellement précoce que le membre ne fasse jamais à aucune époque une proéminence sensible au-dessus de la surface générale du corps; son avortement est total. Seule alors, la loi de disposition des autres membres, si elle peut être déterminée avec

certitude indépendamment de celui-là, permet d'affirmer qu'il y a une place vide dans l'ensemble et par suite un membre avorté. En étudiant avec soin la place ainsi désignée, on réussit souvent à apercevoir les premières traces du développement du membre et à démontrer la réalité de son avortement.

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

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

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

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

## § 7.

### Association et dissociation.

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

**Divers genres d'association.** — Si la soudure a lieu entre corps issus d'un corps antérieur ou l'un de l'autre par voie de reproduction monomère, c'est-à-dire entre individus de la même plante (p. 27), le corps complexe sera homogène, doué des mêmes propriétés dans toute son étendue, et ne différera en rien d'un corps simple. Si les corps qui s'unissent dérivent d'un corps antérieur ou l'un de l'autre par voie dimère, c'est-à-dire appartiennent à des plantes

différentes, le corps complexe offrira déjà une certaine hétérogénéité, présentera d'un point à l'autre des variations du même ordre que celles qu'on observe entre les plantes d'une même race (p. 29). Enfin, si la soudure s'opère entre deux corps d'espèces, de genres, de familles, d'ordres et même de classes différentes, le corps complexe sera de plus en plus hétérogène, et en parcourant sa surface on y rencontrera les formes et les propriétés les plus différentes.

Considérons d'abord les associations homogènes, c'est-à-dire entre individus de la même plante.

**Associations homogènes.** — L'union entre individus de la même plante, comme la soudure entre membres du même individu, peut avoir lieu de deux manières : par anastomose et par juxtaposition.

Dans un Myxomycète, par exemple, à une certaine phase du développement, on voit les cellules isolées, dépourvues de membrane cellulosique et mobile, issues de la dissociation progressive du corps (p. 19), se rapprocher et se fusionner progressivement en plus ou moins grand nombre pour former un symplaste réticulé et mobile (p. 19, fig. 9). Dans la plupart des Champignons, quand deux thalles rameux, issus côte à côte de spores différentes de la même plante, viennent à rapprocher et à entremêler leurs rameaux, il s'opère entre ces rameaux soit au sommet, soit sur les flancs, des contacts multiples avec résorption de la membrane de cellulose et mélange des protoplasmes. L'union est dès lors aussi intime entre les deux thalles qu'entre les divers rameaux anastomosés d'un seul et même thalle. Cette union peut s'opérer déjà entre les spores germinantes elles-mêmes, quand elles sont assez rapprochées. Dans ces divers exemples, il y a association par anastomose.

L'union par juxtaposition est plus fréquente. Ainsi les spores mobiles de l'Hydrodictyon (*Hydrodictyon*) et du Pédiastrum (*Pediastrum*), par exemple, après s'être fixées en des points voisins et revêtues chacune d'une membrane de cellulose, en grandissant se

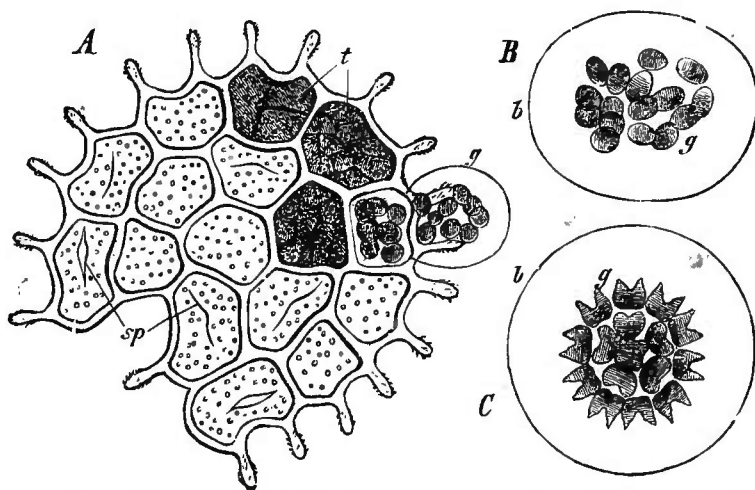


Fig. 39. — Pédiastrum granulé (*Pediastrum granulatum*), formation d'un corps par association homogène. A, corps adulte composé de cellules soudées; elles forment en *t* et expulsent en *g*, par une fente *sp*, un certain nombre de spores que l'on voit en B à l'état de mouvement actif. C, ces spores se sont fixées, accrues et soudées en un disque, qui n'a plus qu'à grandir pour devenir pareil à A. (D'après Braun).

touchent, se pressent et s'unissent en un corps complexe (fig. 39). Ainsi dans les grands Champignons, on voit souvent des rameaux provenant de thalles différents s'entremêler, s'unir fortement par leurs surfaces, en formant des lames, des cordons ou des masses pelotonnées compactes, qui fonctionnent comme s'ils étaient produits par les rameaux d'un seul et même thalle. Ainsi encore dans les forêts, quand des arbres voisins entrelacent leurs branches dans l'air et leurs racines dans le sol, il arrive que

des branches et des racines émanées de tiges différentes s'unissent intimement et se communiquent leurs sucs nourriciers. Si l'on vient alors à couper l'une des branches, par exemple, au-dessous du point d'union, l'arbre voisin nourrit la branche étrangère qui lui demeure attachée. De même, si l'on coupe l'une des tiges tout entière au ras du sol, la partie souterraine pourra vivre un grand nombre d'années, nourrie par l'arbre voisin où ses racines sont greffées. C'est une greffe par approche entre individus différents. Ces greffes par approche sont fréquentes chez les Hêtres (*Fagus*), les Tilleuls (*Tilia*), les Sapins (*Abies*) et les Charmes (*Carpinus*), surtout quand ces derniers sont cultivés en charmille. Les jardiniers réalisent souvent en grand ces sortes de greffes et unissent ainsi, en une vaste et nombreuse association, les tiges des divers individus de même sorte : Vignes (*Vitis*), Poiriers (*Pirus*), etc., qu'ils cultivent côte à côte dans le même champ.

**Associations homogènes avec variations.** — Entre individus appartenant à des plantes différentes de même race, l'union peut s'opérer aussi soit par anastomose, soit par juxtaposition.

Si deux thalles de Mortière (*Mortierella*) ou de Syncéphale (*Syncephalis*), par exemple, issus en des points voisins d'œufs différents produits par un thalle antérieur, entremêlent et anastomosent leurs rameaux, il en résulte un corps unique où chacune des plantes associées apporte et conserve ses caractères propres, dans lequel on observe, par conséquent, d'un point à l'autre des variations. De même si les Hêtres de la forêt qui greffent par approche leurs branches dans l'air, leurs racines dans le sol, proviennent d'autant de graines différentes, chaque plante conservant dans l'association ses caractères propres, le corps complexe ainsi constitué présentera d'un point à l'autre des variations.

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

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

tion hétérogène, plusieurs plantes appartenant à des espèces différentes et même à des genres différents.

L'association hétérogène réalise souvent de grands avantages, soit pour les deux plantes associées, soit seulement pour l'une d'entre elles.

**Associations hétérogènes à bénéfice réciproque. Symbiose.** — L'exemple le plus remarquable d'une association à bénéfice réciproque nous est offert par les Champignons du groupe des Lichens. Trouvant dans leur voisinage, sur les écorces ou sur le sol, diverses Algues inférieures : Protocoque (*Protococcus*), Palmelle (*Palmella*), Nostoc (*Nostoc*), etc., ces Champignons entrent en contact intime avec elles, les enlacent de leurs filaments et finalement les incorporent (fig. 40) (1).

L'association ainsi formée est profitable aux deux plantes, quoique inégalement. L'Algue vit bien isolée, mais devient plus vigoureuse et plus durable unie au Champignon qui lui offre à la fois l'abri, la fraîcheur, l'aliment azoté et minéral. Le Champignon se développe ordinairement très peu quand il est isolé ; il a besoin, tout au moins pour fructifier, de l'Algue à laquelle il emprunte ses aliments carbonés. En s'entraïdant ainsi, en réglant leur croissance l'un sur l'autre, ils forment à eux deux le corps des Lichens, plantes innombrables qui jouent, comme on le verra plus tard, un rôle très important dans la végétation du globe. Ce phénomène par lequel, à l'aide de deux unités morphologiques, se constitue une seule unité physiologique, est ce qu'on appelle en général la *symbiose*.

Il serait facile de citer d'autres exemples de cette communauté de vie. Bornons-nous à dire que tous les arbres de nos forêts qui appartiennent à la famille des Cupulifères, le Chêne (*Quercus*), le Hêtre (*Fagus*), le Châtaignier (*Castanea*), etc., abritent et nourrissent dans la couche périphérique de leurs jeunes racines un Champignon, le Mycorhize (*Mycorrhiza*), qui en retour absorbe pour eux l'eau et les matières solubles du sol environnant (2).

**Associations hétérogènes à bénéfice unilatéral. Parasitisme.** — Ailleurs le bénéfice est tout d'un côté ; l'association se compose d'un nourrisson et d'une nourrice, qui souffre plus ou moins du rôle qu'elle joue. On dit alors qu'il y a *parasitisme*, que la première plante est *parasite* sur la seconde.

On rencontre tous les degrés d'âpreté dans ce parasitisme. Les parasites verts, le Gui (*Viscum*) qui vit sur la tige d'un Pommier (*Malus*), le Mélampyre (*Melanpyrum*) qui implante ses racines sur celles des Graminées voisines, etc., ne demandent à la plante nourricière qu'une partie de leur aliment

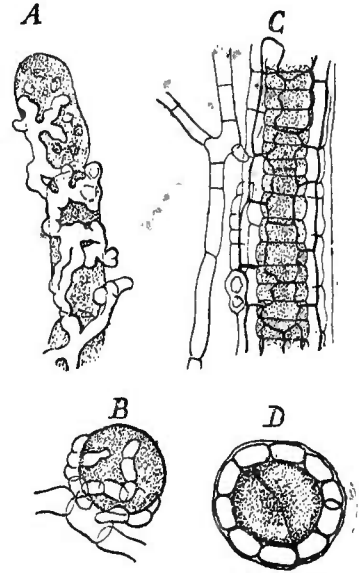


Fig. 40. — Association d'une Algue et d'un Champignon pour former un Lichen (les cellules de l'Algue sont marquées en pointillé, celle du Champignon en clair). A est pris dans le *Byssocaulon niveum*; B dans la Cladonie fourchue (*Cladonia furcata*); C et D dans le *Dictyonema rose* (*Dictyonema sericeum*); D est la section transversale de C. (D'après Bornet.)

(1) Schwendener : *Ueber die Algentypen der Flechtengonidien*. Bâle, 1869. — Bornet : *Recherches sur les gonidies des Lichens* (Ann. des scienc. nat., 5<sup>e</sup> série, XVII, p. 45, 1873).

(2) Frank : *Berichte der deutsch. bot. Gesellsch.*, III, p. 129, 1885.

et le tort qu'ils lui font n'est pas très grand. Il en est autrement des parasites dépourvus de chlorophylle, comme la Cuscute (*Cuscuta*) sur la tige du Chanvre (*Cannabis*), l'Orobanche (*Orobanche*) sur la racine de la Luzerne (*Medicago*), le Cystope (*Cystopus*) dans les feuilles du Chou (*Brassica*), le Péronospore (*Peronospora*) dans celles de la Vigne (*Vitis*), le Phytophthore (*Phytophthora*) dans tout le corps de la Morelle tubéreuse (*Solanum tuberosum*), etc. Ceux-là prennent à leur nourrice tout leur aliment et finalement l'épuisent et la tuent.

Il arrive quelquefois que, pour parcourir tout le cycle de son développement, le parasite a besoin de s'adresser successivement à deux hôtes; il entre alors alternativement en association avec deux plantes différentes. La Puccinie du gramin (*Puccinia graminis*), par exemple, vit au printemps sur le Berbéris vulgaire (*Berberis vulgaris*); il passe en été sur le Blé (*Triticum*), pour revenir sur le Berbéris au printemps suivant. Le Chrysomyxe (*Chrysomyxa*) passe l'été, l'automne et l'hiver sur le Rosage ferrugineux (*Rhododendron ferrugineum*); au printemps il envahit l'Épicéa (*Picea*), pour revenir en été sur le Rosage (1).

Ces associations parasitaires atteignent souvent un haut degré de complication. La même plante hospitalière peut, en effet, abriter et nourrir, aux diverses régions de son corps, un grand nombre de plantes différentes. Chacune de celles-ci à son tour peut en nourrir d'autres, et celles-ci d'autres encore. Le parasitisme peut se manifester à plusieurs degrés successifs. On trouve alors, dans un seul et même corps vivant, un grand nombre d'unités morphologiques distinctes, associées et combinées dans des buts différents, et qui peuvent appartenir aux divisions les plus éloignées du règne végétal.

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

Ainsi, quand dans la gelée d'un Nostoc (*Nostoc*) s'introduisent les filaments d'un Collème (*Collema*) pour constituer un Lichen gélatineux, ou encore quand dans la gelée du Leuconostoc (*Leuconostoc*) pénètrent les filaments du Bacille amylobacter (*Bacillus Amylobacter*), c'est une symbiose, sans doute, dans le premier cas, c'est un parasitisme, sans doute, dans le second; mais cette symbiose, ce parasitisme ont lieu par l'intermédiaire d'un produit de la plante, qui n'est pas la plante elle-même. On peut désigner ce genre de rapport sous le nom d'association par proximité. C'est une association du même genre que contractent les plantes dites *épiphytes* avec le végétal qui leur sert de support et qui leur fournit, non seulement l'ombre et la fraîcheur qui leur sont

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

nécessaires, mais aussi certains aliments provenant des portions périphériques désorganisées de son corps (Lichens et Mousses corticoles, Orchidées, Aroïdées, Broméliacées épiphytes, etc.). Mais ici les corps des plantes différentes, tout en étant en contact, ne sont pas en continuité, et à vrai dire ce ne sont pas là de véritables associations.

Entre l'association par proximité et la symbiose, entre la symbiose et le parasitisme, il y a d'ailleurs tous les intermédiaires possibles, et dans l'état actuel de la science il est souvent impossible de faire avec quelque précision la part de chacune des plantes qui entrent dans une association hétérogène donnée.

**Dissociation : marcotte, bouture.** — A mesure qu'il croît, le corps de la plante peut se séparer en parties distinctes, formant autant d'individus, sur chacun desquels se continue la croissance. A leur tour, ceux-ci peuvent se diviser de la même manière en individus nouveaux, et ainsi de suite. Après un certain temps, un seul et même corps primitif se trouve donc, en définitive, avoir produit ainsi, disséminés dans le milieu extérieur, un nombre immense d'individus séparés, qui ne sont en somme que les diverses parties de son corps, progressivement dissocié.

Cette dissociation peut s'opérer de bien des manières. Tantôt le corps se sépare de très bonne heure en cellules isolées, en articles ou en fragments pluricellulaires, comme il a été dit à la page 19. Tantôt il ne se dissocie que plus tard, lorsqu'il est devenu un système ramifié très complexe, et de manière à se séparer en un certain nombre de corps eux-mêmes ramifiés.

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

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

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

Les Myxomycètes, par exemple, dissocient leur corps à chaque bipartition de cellule; mais il vient un moment où ces éléments séparés se réunissent successivement par anastomose en un symplaste (p. 19, fig. 9). Il en est de même, à quelques différences près, dans les Hydrodictyons et les Pédiastres. A un certain moment, tous les protoplasmes cellulaires s'y dissocient simultanément en un grand nombre de spores (p. 77, fig. 39, *A* et *B*). Un peu plus tard, ces spores se fixent en des points voisins et s'accroissent jusqu'à venir au contact; il y a réassociation par juxtaposition de toutes les cellules d'abord dissociées (fig. 39, *C*).

De même les divers individus provenant de la dissociation spontanée d'un Fraisier ou d'une Morelle tubéreuse, pourraient se greffer ou être artificiellement greffés par approche, de manière à réunir de nouveau, pour un temps du moins, ce qui s'était séparé. C'est ce procédé que les jardiniers réalisent dans ce qu'on appelle la *greffe en fente*, la *greffe en écusson* et leurs variétés. On sépare d'abord d'un premier individu une partie, la racine, et d'un second individu une autre partie, une branche ou un bourgeon, puis on ajuste ensemble ces deux parties, qui sont des boutures, de manière à ce qu'elles se soudent par juxtaposition. On fait ainsi d'abord une dissociation, puis une réassociation, dans des conditions nouvelles, des parties dissociées.

---

## SECTION II

### PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE DU CORPS.

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

**Vie active et vie ralentie.** — Comme lorsqu'il s'agissait d'en étudier la forme générale, nous supposerons le corps parvenu à l'âge adulte. Nous le supposerons aussi en voie de croissance actuelle, c'est-à-dire à un état où il agit sur le milieu extérieur, où le milieu extérieur agit sur lui et où des phénomènes plus ou moins compliqués s'accomplissent dans son intérieur. Cet état de perpétuel échange et mouvement de matière, c'est la *vie active*. Quand, au contraire, le corps est en repos, sans croissance, n'exerçant sur le milieu extérieur qu'une action très faible et ne subissant dans sa masse que des changements très lents, on dit qu'il est à l'état de *vie latente* ou mieux de *vie ralentie*.

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



## ARTICLE I

**CONDITIONS D'EXERCICE DE LA VIE.**

Pour étudier les manifestations de la vie végétale, il faut d'abord se donner une plante, la prendre à un certain état et la soumettre à de certaines conditions. Une plante étant donnée à l'état voulu, il lui suffit pour vivre de trouver réunies certaines conditions physico-chimiques qu'il s'agit de préciser ici. Quelques mots d'abord sur la position de la question.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## § 8.

## De la radiation.

Le Soleil étant le principal foyer des radiations qui enveloppent et pénètrent les corps vivants à la surface de la Terre, il est nécessaire que nous fassions d'abord, une fois pour toutes, une étude sommaire de son rayonnement, tel parvient à nous.

**Analyse de la radiation solaire. Spectre.** — La radiation solaire est introduite dans la chambre obscure par une fente étroite pratiquée dans un volet. Derrière cette fente, on place une lentille biconvexe qui projette l'image de la fente sur un écran en  $f$ . On a ainsi sur l'écran une petite portion de la radiation solaire, qu'il suffit d'analyser pour la connaître tout entière (fig. 41).

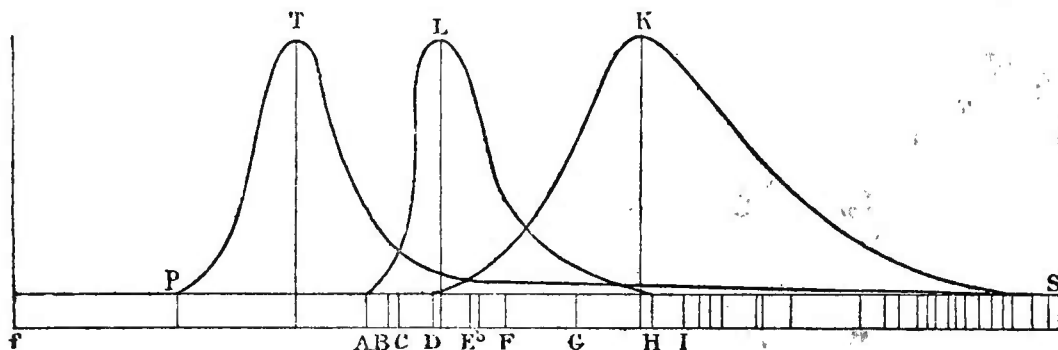


Fig. 41.— Spectre solaire.  $PA$ , région infrarouge ;  $AH$ , région lumineuse avec ses principales raies  $A, B, C, \dots H$  ;  $HS$ , région ultraviolette avec ses principales raies ;  $PTS$ , courbe des intensités calorifiques ;  $ALH$ , courbe des intensités lumineuses ;  $DKS$ , courbe des intensités d'action sur les sels d'argent.

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

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

stat; elles changent un peu, par conséquent, avec l'altitude et avec les conditions météorologiques actuelles du lieu. Elles dépendent aussi de la matière qui compose le prisme et la lentille, et qui absorbe plus ou moins les radiations extrêmes. Le verre les absorbe beaucoup. C'est le sel gemme qui absorbe le moins les radiations les moins réfrangibles; c'est le quartz qui absorbe le moins les radiations les plus réfrangibles. En se servant tour à tour de prismes de ces deux substances, on donne au spectre solaire sa plus grande étendue.

*Région lumineuse.* — Regardons maintenant cette bande PS ainsi étalée sur l'écran, notre œil en apercevra une certaine portion moyenne AH. Non absorbées par les milieux réfringents de l'œil, les radiations de cette région frappent le nerf optique épanoui dans la rétine et provoquent en nous la sensation que nous appelons *lumière*. La partie la moins réfrangible PA et la partie la plus réfrangible HS, étant absorbées à la fois par les milieux de l'œil, n'arrivent pas à la rétine et par conséquent nous ne les percevons pas comme lumière; elles sont obscures. Non seulement cette région moyenne est lumineuse, mais elle est colorée de diverses couleurs qui se succèdent de A en H comme dans l'arc-en-ciel: rouge, orangé, jaune, vert, bleu, indigo, violet. Dans cette région, les raies vides de rayons lumineux sont noires. Les principales de ces raies sont marquées (fig. 44) et nommées par des lettres, depuis A vers l'extrémité du rouge, jusqu'à H vers l'extrémité du violet. Si nous cherchons l'endroit où l'impression subjective de lumière est la plus forte pour notre œil, nous voyons que c'est dans le jaune moyen. L'éclat de la lumière augmente rapidement du rouge extrême au jaune moyen jusqu'au delà de la raie D, où il atteint son maximum en L, puis diminue lentement jusqu'au violet extrême. La courbe ALH exprime la marche de l'intensité lumineuse dans le spectre.

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

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

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

*Région ultraviolette.* — Imbibons dans la chambre obscure une feuille de

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

Voilà donc toute une région HS où les radiations, inaccessibles à l'œil et presque au thermomètre, obscures et presque froides, prouvent leur existence par l'action énergique qu'elles exercent sur les sels d'argent. Là les raies vides de rayons s'accusent sur le papier d'argent par une absence d'altération, c'est-à-dire par autant de lignes qui demeurent blanches sur le fond noir. L'art du photographe repose sur la propriété spéciale de ces rayons, qu'on peut appeler rayons réducteurs des sels d'argent, ou rayons photographiques.

Par ces trois instruments, l'œil, le thermomètre et le sel d'argent, nous avons maintenant acquis une connaissance complète de la radiation solaire décomposée et étalée par le prisme, tout au moins de ce qui, dans cette radiation, n'est ni absorbé avant d'arriver à la surface de la Terre, ni retenu par la substance du prisme que l'on emploie. Séparées ici par suite de leur inégale réfrangibilité, *dispersées*, comme on dit, dans cette longue bande PS, toutes ces radiations élémentaires se trouvaient superposées, mêlées et confondues dans le même faisceau de rayons qui a passé par la fente, à peu près comme tous les sons si différents émanés d'un nombreux orchestre se trouvent mêlés et confondus dans la petite quantité d'air qui les apporte à notre oreille. Pour la région lumineuse, la superposition de toutes les couleurs simples produit la lumière blanche.

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

Si donc nous voulons nommer cette chose unique, la radiation solaire, par l'une des trois propriétés subjectives qui résident en elle à des degrés inégaux suivant sa réfrangibilité, si nous voulons l'appeler lumière, par exemple, ou chaleur, il nous faudra donner à l'un ou à l'autre de ces deux noms une géné-

alité qu'il n'a pas dans le langage ordinaire, ce qui ne laissera pas que de conduire à bien des confusions. Si nous appelons lumière la radiation solaire tout entière, il y aura de la lumière obscure et chaude (la moins réfrangible), et de la lumière obscure et froide, mais réduisant les sels d'argent (la plus réfrangible); la lumière ne sera lumineuse, c'est-à-dire visible à notre œil, que dans la zone de moyenne réfrangibilité. Si nous appelons chaleur la radiation solaire tout entière, ce qui vaudrait mieux, puisque la propriété chaleur est plus répandue dans le spectre que la propriété lumière et que par le perfectionnement des instruments on arrive peu à peu à la manifester partout, il y aura de la chaleur obscure, de la chaleur lumineuse de plus en plus froide, enfin de la chaleur obscure et presque froide, mais réduisant les sels d'argent.

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

Dans la théorie de l'éther, qui suffit jusqu'à présent pour représenter tous les phénomènes observés, la radiation est un mouvement, le mouvement vibratoire, ondulatoire des molécules de l'éther, comme le son est un mouvement vibratoire des molécules de l'air; mais au lieu de se produire dans le sens du rayon, la vibration s'opère perpendiculairement au rayon. Le mouvement vibratoire de l'éther se propage donc à la manière des ondes qui se produisent à la surface d'une eau tranquille dans laquelle tombe une pierre.

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

Les radiations les moins réfrangibles et, comme nous l'avons vu, les plus chaudes, correspondent aux sons les plus graves, les radiations les plus réfrangibles, qui sont réductrices des sels d'argent, aux sons les plus aigus. Et de même qu'entre les radiations les plus lentes et les radiations les plus rapides l'œil n'en perçoit qu'une série moyenne, de même entre les sons les plus graves

et les sons les plus aigus l'oreille n'en entend qu'une série moyenne. A égalité de longueur d'onde et de durée de vibration, c'est l'étendue, l'amplitude des vibrations éthérées qui détermine l'intensité de la radiation (la température si la radiation est thermique, l'éclat si elle est lumineuse), comme c'est, dans les mêmes conditions, l'amplitude des vibrations aériennes qui détermine l'intensité, la force du son.

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

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

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

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

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

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

1° *Spectre de réseau.* — La plus parfaite serait de former un spectre de réseau où, comme on sait, les divers rayons sont étalés à peu près proportionnellement à leurs longueurs d'onde, et d'exposer la plante tour à tour dans les diverses régions de ce spectre. Tous les pinceaux de rayons contenant ici, sous la même largeur, à peu près le même nombre de radiations élémentaires, en

comparant leurs effets, on compare réellement les effets moyens des divers intervalles de longueur d'onde. Malheureusement ce genre d'expériences n'a pas encore pu être réalisé jusqu'à présent.

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

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

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

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

Une dissolution suffisamment concentrée d'iode dans le sulfure de carbone absorbe à la fois les radiations ultraviolettes et les radiations lumineuses ; elle laisse passer toutes les radiations thermiques infrarouges, à l'exception des plus réfrangibles. Une couche d'eau suffisamment épaisse, et mieux encore une dissolution aqueuse d'alun, arrête au contraire tous les rayons infrarouges et laisse passer tous les rayons lumineux. Une dissolution peu concentrée d'iode dans le sulfure de carbone laisse passer, outre les rayons thermiques, les rayons rouges jusqu'à la raie B. Le verre rouge foncé, coloré par le protoxyde de cuivre, laisse passer les rayons infrarouges et les rayons rouges, en



arrêtant tous les autres rayons lumineux. Tous les autres verres colorés livrent passage à la fois à plusieurs groupes de radiations lumineuses et doivent être rejetés pour l'objet que nous avons en vue.

En dissolvant dans l'eau des substances colorées convenablement choisies et enfermant la dissolution dans une cuve de verre, on réalise un certain nombre d'écrans absorbants dont l'emploi est fort utile et qui ont cette propriété commune d'arrêter, par l'eau les radiations infrarouges, et par la matière dissoute d'autres radiations de qualité variable. En dissolvant à la fois dans l'eau, en proportion convenable, du permanganate et du bichromate de potasse, on obtient un écran qui ne laisse passer que les radiations rouges comprises entre les raies A et B. Pour isoler les radiations comprises entre les raies B et C, on se sert d'une dissolution d'æscorcéine. Une solution mixte d'acétate double d'urane et de nickel et de bichromate de potasse laisse passer l'orangé avec un peu de rouge et le jaune avec un peu de vert. Une solution de bichromate de potasse laisse passer tous les rayons peu réfrangibles, depuis le rouge jusqu'au milieu du vert, et absorbe tout le reste. Une solution mixte de sulfate ammoniacal de cuivre et de bichromate de potasse, convenablement concentrée, ne laisse passer que le vert presque tout entier. Le bleu de Prusse dissous dans l'acide oxalique laisse passer le bleu avec un peu de vert. Une dissolution ammoniacale de sulfate de cuivre laisse passer tous les rayons les plus réfrangibles du spectre à partir du milieu du vert, c'est-à-dire le bleu, le violet et l'ultraviolet, et arrête tous les autres.

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

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

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

**Méthodes pour faire agir sur la plante des radiations d'intensité constante et déterminée.** — Comme tous les phénomènes que la radiation provoque dans la plante exigent un certain temps, souvent assez long, pour s'accomplir, si l'on veut étudier comment ils varient avec l'intensité de la radiation active, il est nécessaire de pouvoir faire agir sur la plante pendant tout ce temps une radiation d'intensité constante et déterminée. Une constance de

longue durée ne peut s'obtenir ni avec le soleil, ni avec la lumière diffuse du jour. Il faut donc recourir à une source artificielle. On prendra, par exemple, la flamme du gaz d'éclairage. Si la pression du gaz à l'arrivée au brûleur est maintenue absolument constante au moyen d'un régulateur, la flamme émet une radiation d'intensité également constante, et qui pourra être maintenue telle pendant toute la durée d'une très longue série d'expériences.

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

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

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

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

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

**Détermination des températures nécessaires à la vie.** — On apprécie l'intensité de ces radiations par le thermomètre, qui mesure en degrés ce qu'on appelle la *température* du milieu et celle de la plante.

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

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

Sur les températures prises comme abscisses, si l'on élève des ordonnées proportionnelles à l'intensité totale de la vie, mesurée par exemple par la vitesse de croissance d'une partie déterminée du corps, on obtient une courbe ayant son point de départ en  $t$ , son point d'arrivée en  $T$  et son maximum en  $\tau$ . Au-dessous de  $\theta$  et au-dessus de  $\Theta$ , c'est la mort. De  $\theta$  en  $t$  et de  $T$  en  $\Theta$ , c'est la vie ralentie. De  $t$  en  $T$ , c'est la vie active avec un optimum  $\tau$  (fig. 42).

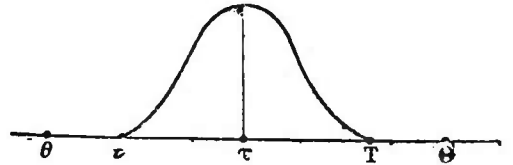


Fig. 42. — Courbe exprimant la marche des phénomènes de la vie en fonction de la température.  $\theta$ ,  $t$ ,  $\tau$ ,  $T$ ,  $\Theta$ , températures critiques ;  $\tau$ , optimum de température.

La valeur des cinq températures critiques, la marche des ordonnées de  $t$  en  $T$  et la place de  $\tau$ , en d'autres termes la forme de la courbe et sa distance à l'origine des températures, varient dans une même plante suivant le phénomène particulier que l'on étudie. Elles n'ont pas la même valeur, par exemple, pour la vitesse du mouvement du protoplasme dans les cellules que pour la vitesse de croissance du corps. Elles varient aussi pour un même phénomène suivant les plantes où il se manifeste. Ainsi, par exemple, pour le réveil de la vie active dans une graine de Phanérogame, pour ce qu'on appelle la germination de cette graine, voici quelles sont, chez quelques plantes vulgaires, les deux limites et l'optimum :

|  | Limite inférieure<br>$t$ | Optimum<br>$\tau$ | Limite supérieure<br>$T$ |
|--|--------------------------|-------------------|--------------------------|
| Moutarde blanche ( <i>Sinapis alba</i> ).....            | 0°                       | 27°,4             | 37°,2                    |
| Blé cultivé ( <i>Triticum sativum</i> ).....             | 5°                       | 28°,7             | 42°,5                    |
| Haricot multiflore ( <i>Phaseolus multiflorus</i> )..... | 9°,5                     | 33°,7             | 46°,2                    |
| Courge pépon ( <i>Cucurbita Pepo</i> ).....              | 13°,7                    | 33°,7             | 46°,2                    |

Pour le phénomène le plus général de la vie active, la croissance du corps, celle de la racine, par exemple, voici, pour quelques plantes vulgaires, la valeur de l'optimum de température :

|  |       |
|--|-------|
| Lupin varié ( <i>Lupinus varius</i> )..... | 26°,6 |
| Pois cultivé ( <i>Pisum sativum</i> )..... | 26°,6 |

|  |       |
|--|-------|
| Passerage cultivé ( <i>Lepidium sativum</i> )..... | 27°,4 |
| Lin commun ( <i>Linum usitatissimum</i> ).....     | 27°,4 |
| Maïs cultivé ( <i>Zea Mays</i> ).....              | 33°,5 |
| Concombre melon ( <i>Cucumis Melo</i> ).....       | 37°,2 |

D'une façon générale,  $\theta$  peut descendre à  $-25^{\circ}$  et s'élever jusqu'au-dessus de  $0^{\circ}$ ;  $t$  peut s'abaisser jusqu'à  $0^{\circ}$  et s'élever jusqu'à  $15^{\circ}$  et même  $25^{\circ}$ ;  $T$  peut s'abaisser à  $28^{\circ}$  et s'élever jusqu'à  $60^{\circ}$ ;  $\tau$  peut s'abaisser à  $21^{\circ}$  et s'élever à  $38^{\circ}$ ; enfin  $\Theta$  peut s'abaisser à  $50^{\circ}$  et s'élever à  $110^{\circ}$ . D'une façon générale aussi, on peut dire que  $t = 10^{\circ}$ ,  $\tau = 25^{\circ}$ ,  $T = 50^{\circ}$  sont les valeurs moyennes les plus ordinaires des trois températures critiques de la vie active.

Quand on étudie, comme il vient d'être dit, l'action de la chaleur sur la croissance, ce qu'on peut appeler le *thermauxisme*, on s'applique ordinairement à rendre la température égale tout autour du corps, de manière que la croissance s'opère en ligne droite. S'il n'en est pas ainsi, si l'échauffement est inéquilatéral, le corps s'infléchit dans sa région de croissance, devenant convexe du côté où la température est à l'optimum ou la plus voisine de l'optimum, concave du côté opposé. On appelle *thermotropisme* cette propriété de se courber sous l'influence des différences de température et courbures *thermotropiques* les flexions ainsi provoquées.

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

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

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

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

### § 9.

#### De l'aliment.

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

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

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

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

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

Au point de vue qui nous occupe, cette analyse pourra n'être qu'*élémentaire*, c'est-à-dire se borner à nous apprendre quels sont les corps simples qui entrent dans la composition de la plante. Une analyse *immédiate*, déterminant la forme que ces corps simples ont prise en s'associant dans la plante pour y former les nombreux principes immédiats qu'on y rencontre, ne nous apprendrait rien, en effet, sur la forme qu'ils ont dû avoir ou prendre pour y entrer; et dès lors elle

est inutile. Mais cette analyse élémentaire devra nous faire connaître *tous* les éléments, même ceux qui n'existent dans la plante qu'en très minime quantité. Et comme en tous les points du corps de la plante la composition chimique n'est pas toujours la même, qu'il peut et doit y avoir des localisations plus ou moins étroites, il faudra que l'analyse s'étende au végétal tout entier. Ainsi, une analyse chimique élémentaire et complète, tant au point de vue chimique, c'est-à-dire étendue à tous les éléments existants, qu'au point de vue morphologique, c'est-à-dire étendue à toutes les parties du corps de la plante : voilà le point de départ et le moyen.

Faites d'une part sur la même plante croissant dans les conditions de milieu les plus diverses, d'autre part sur les plantes les plus variées vivant dans les mêmes conditions de milieu, puis comparées entre elles, ces analyses nous offrent des éléments constants et des éléments variables. Les premiers, se retrouvant à la fois chez la même plante dans les conditions naturelles les plus différentes, et chez les plantes les plus différentes dans les mêmes conditions naturelles, se montrent les matériaux essentiels, à la fois nécessaires et suffisants, de l'édification de la plante, matériaux qui ont toujours dû se rencontrer réunis dans les diverses conditions naturelles où la plante s'est développée, puisqu'elle s'y est développée. Les seconds, variant pour la même plante suivant les conditions où elle s'est formée, et d'une plante à l'autre dans les mêmes conditions, peuvent être utiles à divers égards, mais ne sont plus nécessaires; il ne doit donc pas en être tenu compte ici.

Voici en peu de mots la marche d'une pareille analyse. On détermine d'abord, en évaporant à 110° jusqu'à ce qu'il n'y ait plus perte de poids, la quantité d'eau de la plante, et par suite le rapport du poids de sa substance sèche  $p$ , au poids de sa substance vivante  $P$ . Ce rapport  $\frac{p}{P}$  du poids sec au poids vif est très variable. Dans une plante ordinaire en pleine croissance, il oscille entre  $\frac{1}{3}$  et  $\frac{1}{2}$ . Dans une plante submergée, ou dans un Champignon, il descend à  $\frac{1}{10}$  et même à  $\frac{1}{20}$ . Dans une graine, au contraire, il s'élève à  $\frac{8}{9}$ . Dans tous les cas, l'eau perdue donne déjà deux des corps simples cherchés : l'oxygène et l'hydrogène.

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

On fait ensuite l'analyse élémentaire des cendres, et l'on y trouve constamment de l'azote, du soufre, du phosphore, du chlore, du silicium, du potassium, du calcium, du magnésium et du fer. On y rencontre souvent aussi du sodium, du lithium, du manganèse, et, dans les plantes marines, de l'iode et du brome. Enfin, dans certaines plantes et dans certaines conditions, on trouve dans les cendres, en petite quantité, du zinc, du cuivre, de l'aluminium, du rubidium, du bore, du nickel, du cobalt, du baryum, du strontium.

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

Cette limitation à douze corps simples, sur les soixante-dix environ que l'on connaît aujourd'hui, est un fait bien digne de remarque. N'est-il pas singulier, par exemple, que l'argile, qui est un silicate hydraté d'alumine renfermant 35 p. 100 d'alumine, joue un si grand rôle dans la constitution du sol et un rôle si utile aux plantes, puisqu'elle conserve aisément les diverses substances dont elles se nourrissent, et que cependant l'aluminium n'entre pas comme élément constitutif dans le corps du végétal? Il faut observer pourtant que ce nombre de douze éléments donné par l'analyse peut être trop fort, ou trop faible. Il est trop fort, si quelques-uns de ces corps simples, constants dans la plante uniquement parce qu'ils sont partout dans la nature, se trouvent avoir été simplement déposés dans le végétal par l'évaporation des dissolutions qui les renferment. Il est trop faible, si quelques éléments indispensables le sont dans une proportion si minime qu'ils ont échappé aux analyses des cendres, ou du moins à un assez grand nombre d'entre elles. La méthode analytique laisse donc, on le voit, quelques doutes, que la méthode synthétique aidera à dissiper.

Quant à la proportion où chacun de ces douze éléments entre dans la plante, voici ce qu'on en peut dire. Le carbone ne manque à aucun des composés organiques, il forme la moitié environ du poids sec. L'hydrogène ne manque non plus à aucune des combinaisons végétales ; mais la faiblesse de son équivalent fait qu'il ne forme que quelques centièmes du poids sec ; il y faut ajouter la neuvième partie du poids de l'eau évaporée. L'oxygène est toujours en proportion moindre que celle qui serait nécessaire pour brûler le carbone et l'hydrogène ; il manque même à certains composés ; cependant, après le carbone, c'est l'oxygène qui forme la plus grande partie du poids sec, à quoi il faut ajouter les  $\frac{8}{9}$  du poids de l'eau évaporée. L'azote est, comme les trois corps précédents, un des principes essentiels du protoplasme ; il ne forme pourtant qu'une petite fraction du poids sec, 1 à 3 centièmes. Les autres éléments, le fer par exemple, sont en quantité très minime, mais n'en sont pas moins tout aussi nécessaires que les précédents. D'une façon générale, la quantité est chose tout à fait secondaire et ne doit jamais servir à faire juger du degré de nécessité.

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

(1) Les principaux travaux analytiques à consulter, notamment pour l'analyse des cendres, sont les suivants : Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804. — Berthier :

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

Cette méthode détermine ainsi d'un seul coup tous les éléments nécessaires à la plante et dissipe tous les doutes que la méthode analytique avait laissé subsister. Elle lui est donc supérieure. Mais elle n'est venue qu'après elle, ou plutôt elle s'est substituée peu à peu, par parties, à la méthode analytique; de sorte qu'il y a eu une période de transition, où la méthode employée pour l'étude de l'aliment végétal était mixte, où, tout en se servant d'un sol naturel comme dans la méthode analytique, on y ajoutait arbitrairement certains composés définis pour apprécier l'influence qu'ils exercent sur la végétation (1).

*Mémoires d'agriculture*, 1826, publiés en 1853. — Malaguti et Durocher : *Recherches sur la répartition des éléments inorganiques dans les principales familles du règne végétal* (Ann. de Chimie et de Physique, t. LIV, p. 257, 1858). — Garreau : *Considérations générales sur les cendres* (Ann. des sc. nat., 4<sup>e</sup> série, t. XIII, p. 163, 1860). — Uloth : *Asche der Flechten* (Flora, 1861, n° 34). — Wolff : *Aschenanalysen von landwirthschaftlich. Producten*, 1871.

(1) *Méthode mixte.* — Cette méthode mixte, qui a pris tout son développement de 1840 à 1850, est d'une importance capitale pour la pratique agricole; c'est sur elle que repose l'emploi rationnel des amendements, des engrais et des assolements. Aussi me paraît-il nécessaire de dire ici quelques mots de son application.

Tout d'abord il faut s'astreindre à n'essayer jamais qu'un seul composé défini à la fois.

On prend deux parcelles égales du même sol naturel. A l'une on ajoute un poids connu du composé défini dont on veut étudier l'influence; l'autre est laissée à elle-même et doit servir de terme de comparaison. On les ensemeince, ou on les plante de même manière. On pèse les deux récoltes à l'état sec. On a, bien entendu, déterminé par avance la limite supérieure P et la limite inférieure p, du poids sec de la récolte dans diverses parcelles du même sol laissées à elles-mêmes. Soit P' le poids de la récolte sous l'influence de la substance essayée. Si  $P' > P$ , l'influence est favorable et  $\frac{P'}{P}$  en donne le degré. Si  $P' < p$ , l'influence est nuisible et  $\frac{P'}{p}$  en donne la mesure. Enfin si P' est compris entre P et p l'influence est nulle.

Pour n'en citer que quelques exemples, c'est en procédant de cette manière que, par des expériences commencées en 1841 et poursuivies pendant plusieurs années sur des prairies naturelles, Kühlmann a démontré l'influence bienfaisante de l'azote, présenté à la plante sous forme de sel ammoniacal, ou de nitrate, ou même de composé organique azoté. C'est ainsi encore que M. Lawes en 1843, sur le Blé, le Chou, etc., Kühlmann en 1845 et 1846 sur les prairies naturelles, M. Chatin en 1852 sur la Pomme de terre, ont mis en évidence l'influence très marquée du phosphore donné à la plante sous forme de phosphates. De même I. Pierre, en 1850 et en 1852, a démontré sur diverses Légumineuses l'efficacité du soufre donné sous forme de sulfates. Depuis, MM. Lawes et Gilbert ont repris en commun et sur la plus vaste échelle, à la ferme de Rothamstead (Angleterre), ces applications de la



**Choix de la plante.** — Le choix de la plante et de son état n'est pas indifférent pour l'application rigoureuse de la méthode. Anticipant un peu sur ce que nous aurons à dire plus tard au sujet de la répartition interne ou externe des conditions du milieu pondérable, remarquons ici qu'il est nécessaire que la plante prise comme point de départ ait emmagasiné en elle le moins possible d'éléments nutritifs. Car ces éléments apportés par elle sont une donnée inconnue qui vient troubler tous les résultats. On prendra donc la plante à l'état le moins volumineux possible, à l'état de graine par exemple, s'il s'agit d'une Phanérogame, et l'on choisira les végétaux qui ont, relativement à leur volume définitif, les graines les plus petites.

Si petites qu'elles soient, les graines emportent cependant toujours une réserve alimentaire. Il vaudrait donc mieux prendre pour point de départ un germe extrêmement petit et qui ne fût pas à l'état de vie ralentie. Il est facile de réaliser ces conditions en s'adressant aux Thallophytes inférieures. Là, dans les Levures (*Saccharomyces*) et dans les Bacilles (*Bacillus*) par exemple, on peut prendre pour point de départ une simple cellule végétative, c'est-à-dire un élément presque impondérable et sans réserve nutritive ; ou, si l'on part d'une spore, on peut la choisir tellement petite que cette réserve soit négligeable, comme dans les Pénicilles (*Penicillium*), les Aspergilles (*Aspergillus*), les Stérigmatocystes (*Sterigmatocystis*) (fig. 43) et autres moisissures communes.

Il faut aussi écarter tout d'abord les plantes vertes. La chlorophylle, en effet, comme on le verra plus loin, donne aux chloroleucites qu'elle imprègne la faculté de décomposer l'acide carbonique sous l'influence de la radiation solaire, et permet à la plante d'y puiser directement son carbone. Cet important phénomène sera étudié en temps et lieu ; mais il faut d'abord bien connaître l'aliment dans les circonstances les plus simples, sans que la chlorophylle vienne y superposer son influence propre. Cette seconde condition se trouve remplie par les Champignons et par les Algues incolores qui constituent la famille des Bactériacées et, comme ces végétaux satisfont déjà à la première, c'est

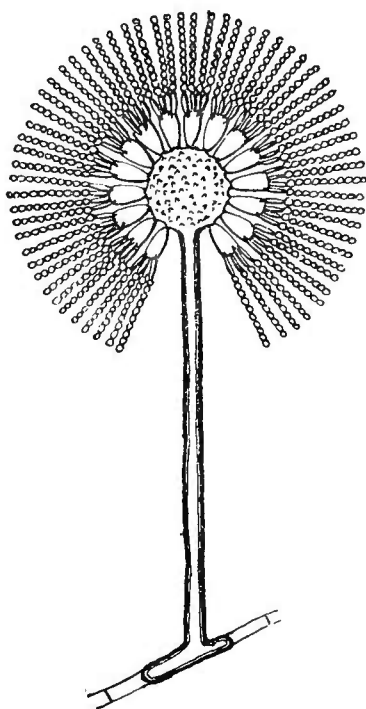


Fig. 43. — Appareil sporifère du Stérigmatocyste noir (*Sterigmatocystis nigra*), en section longitudinale optique. Chacune des cellules coniques qui couvrent la sphère terminale porte une couronne de quatre rameaux terminés chacun par un chapelet de spores.

méthode mixte et en ont tiré les résultats les plus importants pour la pratique agricole.

Ainsi la méthode mixte a rendu de grands services à la science en démontrant et en mesurant l'influence utile de certains composés définis, et par conséquent des éléments qu'ils renferment, sur la végétation. Mais, partant toujours d'un sol naturel de composition inconnue et par lui-même fertile à un certain degré, sol qui, dans chaque expérience, fournit à la plante tout le reste de son aliment et qui n'est même pas dépourvu du composé qu'on sa ajoute, cette méthode ne permet pas de déterminer quel est l'aliment total, intégral, suffisant et nécessaire à la vie de la plante : ce qui fait l'objet actuel de notre recherche.

chez eux qu'il conviendra de choisir un exemple pour l'application de la méthode synthétique.

**Exemple d'application de la méthode synthétique. Culture d'une moisissure commune.** — Prenons donc une spore d'une moisissure commune, par exemple du Stérigmatocyste noir (*Sterigmatocystis nigra*) (fig. 43).

Suffisante pour supporter l'ensemble de caractères et de propriétés qui constituent la nature propre de la plante et pour en assurer le maintien indéfini, cette très petite cellule, qui pèse à peine quelques millièmes de milligramme, est incapable d'apporter des matériaux inconnus en proportion telle qu'ils altèrent la rigueur de la méthode. Cherchons à donner à cette spore tout l'aliment qu'elle exige pour se développer en une plante complète et vigoureuse, en la supposant maintenue à l'optimum de température, qui est pour elle de 35°.

Tout d'abord on constate la nécessité de l'oxygène de l'air, qui est consommé par la plante au cours de son développement. L'azote de l'air n'est pas absorbé et est sans effet. Le contact de l'air étant assuré, il suffit de dissoudre dans l'eau distillée un certain nombre de principes chimiquement purs, et de semer la spore dans ce liquide (1). La constitution première d'un pareil liquide se fait par tâtonnements, et l'on juge que le résultat est atteint quand on a obtenu dans le temps le plus court le plus grand développement en poids de la plante. On supprime ensuite un à un tous les éléments, en pesant chaque fois la récolte. Tous les corps qui peuvent être supprimés sans faire baisser le poids de la récolte sont inutiles et doivent être rejetés; tous les autres sont nécessaires et doivent être conservés. On obtient ainsi en définitive le milieu nécessaire et suffisant pour amener la plante à son complet développement (2).

Dans ce milieu, qu'on peut appeler la culture type, le poids de plante sèche obtenu en 6 jours avec 80 grammes d'aliment dissous a été de 25 grammes. C'est le poids maximum. Il se maintient aussi très constant; le rapport du poids

(1) Dès l'année 1860, M. Pasteur a établi que la Levure de bière (*Saccharomyces cerevisiæ*), semée dans un milieu nutritif contenant : eau 100 gr., sucre 10 gr., tartrate d'ammoniaque 0<sup>sr</sup>,1, cendres de Levure 1 gr., se développe normalement. Plus tard, il sema et vit se développer normalement une des moisissures les plus communes, le Pénicille crustacé (*Penicillium crustaceum*), dans un liquide contenant : eau 1000 gr., sucre 20 gr., bitartrate d'ammoniaque 2 gr., cendres de Levure 0<sup>sr</sup>,8.

M. Raulin est entré l'un des premiers dans cette voie nouvelle. Remplaçant les mélanges complexes (cendres) employés par M. Pasteur par des sels définis et chimiquement purs, il a donné à la méthode synthétique toute la sûreté, la précision et la facilité d'application qui lui manquaient. Il a publié en 1870 une longue série de recherches sur l'aliment du Stérigmatocyste noir, intitulée : *Etudes chimiques sur la végétation* (Ann. des sc. nat. 5<sup>e</sup> série, t. II, 1870). C'est ce mémoire que je prends ici pour guide.

(2) Pour le Stérigmatocyste noir, le milieu nutritif possède la composition suivante :

|                            |      |                             |      |
|----------------------------|------|-----------------------------|------|
| Eau.....                   | 1500 | Sulfate d'ammoniaque.....   | 0,25 |
| Sucre candi.....           | 70   | Sulfate de fer.....         | 0,07 |
| Acide tartrique.....       | 4    | Sulfate de zinc.....        | 0,07 |
| Nitrate d'ammoniaque.....  | 4    | Silicate de potasse.....    | 0,07 |
| Phosphate d'ammoniaque...  | 0,60 | Carbonate de manganèse..... | 0,07 |
| Carbonate de potasse.....  | 0,60 | Oxygène de l'air.           |      |
| Carbonate de magnésic..... | 0,40 |                             |      |

L'acide tartrique n'est pas mis ici à titre d'aliment, mais seulement pour donner au

le plus grand  $P$  de la récolte au poids le plus petit  $p$  est très voisin de l'unité et donne l'erreur relative du procédé. Ce rapport est constant à  $\frac{1}{20}$  près de sa valeur. Toutes choses égales d'ailleurs, le poids de la récolte est aussi beaucoup plus grand que dans les conditions naturelles où l'on rencontre habituellement la plante; il lui est au moins quatre fois supérieur. C'est à cette culture type que l'on compare désormais toutes les autres.

Tirons-en d'abord tout l'enseignement qu'elle renferme.

Les éléments constitutifs de l'aliment complet qui y est donné à la spore ensemencée sont: à l'état libre, l'oxygène, et à l'état combiné: le carbone, l'hydrogène, l'azote, le phosphore, le soufre, le silicium, le potassium, le magnésium, le fer, le zinc et le manganèse. En tout douze éléments. La comparaison avec les douze éléments trouvés par la méthode analytique nous montre toutefois, à côté de ressemblances profondes, quelques différences.

Tout d'abord elle confirme la nécessité du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène, de l'azote, du phosphore, du potassium, du soufre et du magnésium; elle démontre la nécessité du fer, du zinc, du silicium, et avec moins de certitude, du manganèse. Elle confirme que le sodium n'est pas nécessaire et que le lithium est inutile. Mais ici ne figurent ni le chlore, ni la chaux, qui là nous avaient paru indispensables; par contre, on trouve ici comme nécessaires le zinc et le manganèse, sur lesquels la méthode analytique n'avait pas pu se prononcer. La méthode synthétique vient donc confirmer et rectifier les résultats de la méthode analytique; elle précise mieux la nature des douze éléments indispensables à la vie de la plante.

Ceci posé, pour vérifier la nécessité de chacun de ces douze éléments et la part qui lui revient dans la constitution de l'ensemble, on dispose parallèlement à une culture type une autre culture qui n'en diffère que par l'absence d'un seul élément, celui dont on se propose d'étudier l'influence. On pèse séparément, à l'état sec, les deux récoltes obtenues en même temps; le rapport numérique des poids des deux récoltes mesure l'influence de l'élément dont il s'agit. En faisant varier ainsi *un à un* tous les éléments du milieu dans autant d'expériences comparatives, on embrasse jusque dans ses moindres détails le phénomène de la végétation de la plante, et chaque fois le rapport du poids de la récolte au poids type mesure l'action propre de l'élément.

Cette méthode permet en même temps de déterminer, pour chacun des divers éléments, le poids qui contribue à former le poids total de la récolte. On voit de suite que les divers éléments se comportent à cet égard très différemment. Pour les uns, le poids du composé disparu est beaucoup supérieur

milieu nutritif une certaine acidité favorable à la plante et qui empêche le développement des Bactéries ou autres organismes étrangers.

Cette composition peut s'écrire aussi :

|                             |      |                             |      |
|-----------------------------|------|-----------------------------|------|
| Oxygène de l'air.           |      | Acide silicique. . . . .    | 0,03 |
| Eau. . . . .                | 1500 | Potasse. . . . .            | 0,40 |
| Sucre . . . . .             | 70   | Magnésie. . . . .           | 0,20 |
| Acide tartrique. . . . .    | 10   | Oxyde de fer. . . . .       | 0,03 |
| Ammoniaque. . . . .         | 2,00 | Oxyde de zinc . . . . .     | 0,04 |
| Acide phosphorique. . . . . | 0,40 | Oxyde de manganèse. . . . . | 0,03 |
| Acide sulfurique. . . . .   | 0,25 |                             |      |

au poids de la récolte : c'est-à-dire qu'une portion est détruite sans entrer dans la plante, ou en sort quand elle y est entrée. Pour les autres, le poids de l'élément absorbé n'est qu'une fraction très minime du poids de la récolte.

Demandons-nous maintenant si le milieu formé de la réunion de ces douze éléments, *supposés purs*, est la réalisation la plus parfaite d'un sol fertile. En d'autres termes, n'y a-t-il pas d'autres éléments capables d'augmenter le poids des récoltes, si on les ajoute aux premiers?

La culture type donne, avec 80 grammes de substances solides, 25 grammes de plante. Si l'on parvenait, en ajoutant de nouveaux éléments, à accroître ce poids de 25 grammes, on aurait démontré l'efficacité de ces nouveaux éléments. Jusqu'où est-il possible de l'accroître? Après la récolte des 25 grammes, il reste encore un peu de sucre dans le milieu; en supposant que tout ce sucre disparaisse, que le milieu soit totalement épuisé, le calcul conduit à un poids de 27<sup>gr</sup>,3. On pourrait donc gagner 2<sup>gr</sup>, 3 : c'est le maximum. Tous les efforts tentés pour approcher davantage du poids théorique ont été infructueux.

Si l'on a atteint à peu près le poids maximum de récolte que peut fournir dans un temps donné un certain poids de matière, est-ce à dire que les éléments chimiques dont la nécessité a été reconnue jusqu'ici forment la liste complète de l'aliment? On ne le pense pas; car, malgré tous les efforts, les substances dont se compose ce milieu type ne sont pas d'une pureté absolue. Or admettons qu'un élément essentiel à la végétation se trouve parmi les impuretés du milieu, en proportion extrêmement petite. Cette proportion, si minime qu'elle soit, suffit peut-être à la formation des 25 grammes de plante; dès lors l'influence de cet élément a dû nécessairement échapper. Si l'on purifiait davantage ce milieu type, l'élément considéré venant alors à manquer, la récolte pourrait s'abaisser au-dessous de 25 grammes. Si un pareil résultat se produisait, il mettrait sur la trace de nouveaux éléments essentiels à la plante. C'est par suite d'un perfectionnement de ce genre que la nécessité du fer et du zinc a pu être reconnue.

En résumé, dans l'essai de méthode synthétique que nous avons pris pour exemple, le poids de récolte obtenu est fort peu inférieur au poids maximum qu'il est possible d'atteindre, et le milieu artificiel y est mieux approprié au développement de la plante que les milieux naturels où on la rencontre. Pourtant, outre les éléments dont on a constaté la nécessité, *peut-être* en existe-t-il encore d'autres non moins essentiels; mais la découverte de ces éléments est subordonnée à la possibilité de purifier davantage le milieu qui a servi jusqu'ici aux expériences.

**Application de la méthode synthétique aux plantes vertes.** — Nous nous sommes borné à développer un seul exemple, en laissant complètement de côté les plantes vertes, parce que le problème s'y complique, au sujet du carbone, d'une question secondaire que nous voulons pour le moment écarter. Il faut dire cependant que la méthode synthétique s'y applique tout aussi bien qu'aux Champignons et aux Bactériacées; de plus, pour tous les éléments autres que le carbone, elle conduit à des résultats analogues aux précédents.

La température étant convenable, l'air ayant libre accès et donnant ici à la

plante non seulement l'oxygène, mais encore le carbone, on peut, en partant d'une graine, obtenir une plante phanérogame complète avec fleurs, fruits et graines nouvelles. Il suffit pour cela de donner, aux racines plongeant soit dans du sable calciné arrosé d'eau distillée, soit directement dans de l'eau distillée (fig. 44), les substances suivantes en quantités convenables : un nitrate ou un sel ammoniacal, un phosphate, un sulfate, un sel de potasse, un sel de soude, un sel de chaux, un sel de magnésie, un sel de fer, un sel de manganèse.

On a obtenu ainsi dans l'eau distillée : un plant de Maïs (*Zea Mays*) portant 370 graines mûres et pesant sec 730 fois plus que le poids de sa graine ; un plant de Sarrasin (*Fagopyrum esculentum*) pesant 215 fois sa graine ; un plant de Haricot (*Phaseolus vulgaris*) portant 6 graines mûres et pesant 60 fois sa graine (1).

Mais en même temps, on comprend bien la rigueur moindre des résultats. Si le zinc, par exemple, n'a pas paru nécessaire, c'est peut-être parce que la graine en contient déjà une petite quantité, suffisante pour alimenter tout le développement, ou plutôt parce que la plante l'a emprunté aux impuretés du milieu nutritif. C'est sans doute ce qui explique aussi que le silicium ne soit pas compris dans cette liste. La plante aura pris ce qui lui est nécessaire au verre du vase ou aux poussières de l'air ; car on en trouve 20 à 30 milligrammes dans le plant de Maïs nourri avec un milieu qui n'en contenait pas (fig. 44). Enfin, après avoir admis la nécessité du sel de soude, on a été plus tard conduit à le retrancher. Le sel de chaux a paru jusqu'à présent nécessaire. Il se peut, après tout, qu'il soit indispensable aux plantes vertes sans l'être aux Champignons.

La méthode synthétique conduit donc, pour les grandes plantes vertes,



Fig. 44. — Culture du Maïs dans l'eau.

(1) Duhamel, dès 1748, a élevé dans de l'eau de rivière une plante de Fève, depuis la graine jusqu'à la maturité des fruits. Th. de Saussure faisait développer les racines dans un sol inerte arrosé avec de l'eau pure et constatait que les plantes ainsi obtenues restaient rudimentaires, mais pesaient pourtant plus que les graines. En adoptant l'un ou l'autre mode de culture, il fallait ajouter à l'eau distillée des composés définis et en constater l'effet sur le poids de la plante obtenue. Les premières expériences décisives dans cette voie sont dues à Boussingault.

Adoptant la méthode des sols inertes de Saussure, il fit, en 1855, végéter l'Hélianthe annuel (*Helianthus annuus*), vulgairement Grand-Soleil, dans un vase en porcelaine avec du sable, des cendres alcalines, des cendres lavées et du nitre. Le poids de la récolte fut au moins 20 fois plus fort que dans du sable pur. M. G. Ville acheva bientôt de fixer ce progrès en remplaçant les mélanges complexes dont Boussingault faisait usage par des sels définis. Il réussit à accroître le poids des récoltes de Blé dans un rapport considérable en ajoutant au sable les sels suivants : nitrate de potasse, phosphates de chaux et de magnésie, sulfate de chaux, chlorure de sodium, oxyde de fer, silicate de potasse.

En 1860, M. Sachs, reprenant la méthode de Duhamel, a réussi à obtenir, d'une graine semée dans de l'eau distillée renfermant divers composés définis, une plante complète, fleurissant et produisant à son tour des graines capables de germer. Le plant de Maïs qu'il obtint cette année-là portait 42 graines fertiles et pesait 135 fois plus que le poids de sa graine. Bientôt après, MM. Knop, Stohmann et Nobbe ont obtenu, en suivant cette voie, des résultats très satisfaisants, et cette méthode des cultures dans l'eau (fig. 44) est depuis lors d'un emploi général (Sachs : *Physiologie végétale*, p. 134 et suivantes).

notamment les Phanérogames, à admettre les éléments suivants : carbone, oxygène, hydrogène, azote, phosphore, soufre, silicium, potassium, calcium, fer, magnésium et manganèse. En ajoutant le zinc et en retranchant la chaux, on retrouverait les douze corps exigés par les Champignons, et auxquels, en raison de la méthode plus sûre qui y a conduit, nous croyons qu'il faut se tenir pour le moment.

**Éléments constitutifs de l'aliment complet.** — La conclusion de cette double étude est que l'aliment complet de la plante comprend les douze éléments suivants :

|            |            |            |
|------------|------------|------------|
| Carbone,   | Phosphore, | Silicium,  |
| Oxygène,   | Soufre,    | Fer,       |
| Hydrogène, | Potassium, | Zinc,      |
| Azote,     | Magnésium, | Manganèse, |

avec les réserves et les doutes que nous avons formulés.

**Divers modes de répartition de l'aliment.** — Connaissant, par ces deux méthodes, la composition complète de l'aliment, en ce qui touche du moins la nature des éléments constitutifs, cherchons comment cet aliment est distribué dans les divers cas qui peuvent se présenter. Il y a trois modes possibles. L'aliment peut être tout entier en dehors, tout entier en dedans, ou mi-partie en dehors et mi-partie en dedans.

**Répartition externe.** — L'aliment ne peut pas être absolument tout entier dans le milieu extérieur ; car on sait que l'aliment total, même si l'on y joint la température la meilleure, ne suffit pas à faire naître l'organisme ; il faut encore se donner une plante comme point de départ (p. 83) et cette plante contient nécessairement une partie de l'aliment. On approchera le plus possible de cette condition théorique, en prenant la plante sous son plus petit volume, c'est-à-dire à l'état de germe, et en la choisissant telle que ce germe soit le plus petit possible.

C'est ce qui est réalisé, on vient de le voir, dans les cultures artificielles de Thallophytes inférieures, comme la Levure de bière, les Champignons moisissures, les Bactéries : toutes plantes où le germe échappe aux pesées les plus délicates. S'il mesure, en effet, 0<sup>mm</sup>,001 à l'état humide, et il en existe de plus petits, son poids sec est d'environ  $\frac{1}{2}$  millième de milligramme. Si la récolte est de 25 grammes à l'état sec, le rapport de la plante à son germe est de 50 millions à 1. C'est alors, nous l'avons dit, que la méthode synthétique s'applique dans toute sa rigueur et montre toute sa fécondité. La plante donnée n'intervient dans l'aliment que pour une part qu'on peut dire impondérable, suffisante néanmoins pour concentrer et conserver en elle tout cet ensemble de propriétés héréditaires qui constituent sa nature propre et dont nous avons parlé au début de cet article. On peut dire alors que l'aliment est comme tout entier extérieur à la plante.

**Répartition interne.** — On peut, au contraire, prendre la plante pour point de départ à un état tel qu'elle se trouve, par suite de sa vie antérieure, posséder déjà dans son corps l'aliment complet. Elle pourra continuer alors de vivre et de se développer, même si le milieu externe ne lui offre aucune des

conditions d'aliment nécessaires à sa vie. Il en sera ainsi, par exemple, d'une Cactée volumineuse ou d'une plante aquatique à larges lacunes, qui continue de vivre dans une atmosphère desséchée d'azote. Si l'on ne tenait pas compte de l'état de la plante, de ce qu'elle a condensé et mis en réserve dans son corps l'aliment tout entier qui lui est nécessaire, on pourrait, à la voir vivre dans un milieu stérile, croire qu'elle échappe à la règle posée plus haut. En réalité, elle vit conformément à la règle et exige l'aliment complet que nous avons fixé ; mais elle trouve en elle-même cet aliment, elle vit sur elle-même en épuisant peu à peu ses réserves.

**Répartition mixte.** — Le cas de beaucoup le plus général, le mode habituel de distribution est ce qu'on peut appeler la répartition mixte, où, parmi les éléments nécessaires à la vie, certains se trouvent dans le milieu extérieur, les autres dans le milieu intérieur de la plante.

C'est l'état ordinaire des choses quand on prend pour point de départ une plante en voie de développement dans les conditions naturelles. Cette plante paraît alors n'exiger pour vivre, au moment considéré, que les éléments qui résident dans le milieu externe. Mais ce n'est là qu'une illusion, puisqu'elle trouve les autres dans son corps même et qu'elle va les épuisant peu à peu. C'est pourtant cette illusion que l'on exprime d'ordinaire comme étant la loi générale. En effet, les parties de l'aliment complet qui sont le plus ordinairement situées dans le milieu extérieur, parce qu'elles sont moins faciles à mettre en réserve dans le corps de la plante, sont l'oxygène libre et l'eau. Aussi, quand on cherche à déterminer les conditions du milieu pondérable nécessaires et suffisantes à la continuation de la vie, se contente-t-on toujours de dire, en n'envisageant que le milieu externe : il faut de l'air et de l'eau. Nous savons maintenant que c'est là une façon très incomplète de voir les choses et que ces conditions ne suffisent en général que parce que la plante donnée, à l'état de développement où on la considère, possède déjà dans son corps toutes les autres parties de l'aliment complet.

Il en est de même si l'on considère, non plus la plante développée, pour dire à quelles conditions se continue sa vie active, mais une graine, un tubercule, un bulbe, un rhizome, etc., pour déterminer à quelles conditions ont lieu le réveil de la vie active et les premiers développements de la plante. Sauf l'oxygène libre et l'eau, le corps qui sert de point de départ possède en lui, mis en réserve pendant une époque antérieure, tous les autres éléments que nous avons fixés. Il lui suffira donc, pour passer de vie ralentie à vie active qu'on lui complète l'aliment en lui présentant dans le milieu extérieur l'oxygène et l'eau. C'est ce qui fait dire, en général, que pour le réveil de la vie ralentie, il faut et il suffit de ces deux conditions : l'oxygène libre et l'eau.

On a donc pris l'habitude de dire : pour le passage de la vie ralentie à la vie active, comme pour l'entretien de la vie active à partir d'un moment donné, il faut et il suffit que le milieu externe pondérable remplisse deux conditions : qu'il fournisse de l'oxygène et de l'eau ; à quoi l'on ajoute de la chaleur, si l'on veut donner toutes les conditions que le milieu extérieur doit remplir.

Cette façon, très simple assurément, d'exprimer les choses repose, nous le

savons maintenant, sur une illusion dont il est nécessaire de se dégager sous peine de ne plus apercevoir la loi générale. En effet, ces deux conditions sont loin de suffire dans le premier mode de répartition, si général au début des cultures chez les plantes inférieures, et elles ne sont en aucune façon nécessaires dans le second mode de répartition. Même dans le troisième mode, elles peuvent à un moment donné n'être pas nécessaires, et à un autre moment n'être plus suffisantes. Cette illusion consiste à ne pas tenir compte de l'état où l'on prend la plante et de l'état où on la laisse après l'expérience, en d'autres termes, de l'état initial et de l'état final des réserves, ainsi que de leur dépense. Si l'on s'impose la condition, soit de prendre la plante à un état où elle n'ait pour ainsi dire pas de réserves, à l'état de spore infiniment petite par exemple, soit de la laisser après l'expérience avec exactement autant de réserves qu'elle en avait au début, on voit apparaître dans tous les cas la nécessité de lui fournir, dans le milieu extérieur, l'aliment complet qui a été déterminé plus haut.

**Changements amenés dans le mode de répartition de l'aliment par l'âge de la plante.** — Au reste, le mode de répartition de l'aliment varie, avec le temps, dans le cours du développement d'une seule et même plante.

Ainsi, à la répartition presque tout extérieure qui préside au début des cultures dans les plantes inférieures, succède bientôt, quand leur corps a pris un certain développement et que des réserves se sont formées en lui, une répartition mixte. Plus tard même, les réserves s'accumulant en certains points renflés du corps (sclérotés, organes reproducteurs, etc.), la répartition devient de plus en plus intérieure, ne laissant en dehors que l'oxygène et l'eau, qui paraîtront seuls indispensables plus tard au développement de ces parties.

Ainsi encore, le second mode de répartition est nécessairement éphémère ; car, au fur et à mesure de la consommation des éléments mis en réserve, il faudra, pour entretenir la vie, réaliser dans le milieu extérieur la présence d'un nombre toujours croissant de ces éléments, et la répartition deviendra mixte. Ou bien, si l'on attend que tous les éléments internes soient consommés entièrement, la plante ainsi épuisée se retrouvera dans les conditions du germe infiniment petit, et, pour qu'elle revive, il faudra que le milieu extérieur lui fournisse tout d'un coup, comme à ce germe, l'aliment complet. À la répartition tout intérieure succède donc fatalement ou la mort, ou la répartition extérieure.

Enfin, dans le troisième mode, si l'on ne réalise indéfiniment que les deux conditions extrinsèques nécessaires au début, les réserves se consomment sans pouvoir se reformer, et l'on est ramené encore à la distribution complètement extérieure.

On voit, en résumé, que, dans le cours de la vie d'une plante quelconque, le mode de répartition de l'aliment peut passer par tous les états intermédiaires et atteindre les deux états extrêmes : celui où l'aliment presque tout entier est extérieur, et celui où il est tout entier intérieur.

Pour fixer la nature des éléments nécessaires et suffisants à la vie, nous n'avons donc pas dû nous inquiéter d'abord de leur mode de répartition par rapport à la plante, puisque ce mode est essentiellement variable, et que dans



tous les cas l'aliment complet demeure le même, les éléments externes complétant à tout instant les internes. Dans tous les cas, si l'on veut que la plante, prise avec des réserves, se retrouve à la fin avec ces mêmes réserves, il faut nécessairement lui donner du dehors l'aliment complet.

**Forme assimilable des divers éléments de l'aliment complet.** — Connaisant la nature des éléments et leurs divers modes de répartition par rapport à la plante, nous devons rechercher maintenant sous quelle forme chacun d'eux doit exister, soit dans le milieu extérieur, soit dans le milieu intérieur, pour pouvoir entrer dans la composition du corps, pour pouvoir, comme on dit, être *assimilé*.

**Forme assimilable des éléments externes.** — Considérons d'abord les éléments situés dans le milieu extérieur. Chacun d'eux, non seulement pour pénétrer dans le corps de la plante, mais pour entrer dans sa constitution, ce qui n'est pas la même chose, doit se trouver sous une certaine forme, qu'on appelle sa forme assimilable. Et comme ils peuvent tous être tour à tour ou simultanément extérieurs, il faudra traiter la question pour chacun d'eux.

La méthode analytique est impuissante, on l'a vu, à résoudre ce problème. La méthode synthétique le résout, au contraire, en même temps que celui de la nature même des éléments. Seulement il faudra, dans une série d'essais comparatifs, varier la forme sous laquelle on présente chaque élément à la plante, de manière à démêler toutes les formes assimilables d'un élément d'avec toutes celles qui ne le sont pas.

Aux plantes non vertes, le carbone peut-être présenté sous bien des formes. Le glucose et l'acide tartrique sont généralement préférables; mais la mannite, le tanin, les acides citrique et malique, la glycérine, l'alcool, l'acide acétique et même l'acide oxalique sont des composés où la plante peut aussi, du moins dans certains cas, puiser son carbone. L'acide carbonique et l'oxyde de carbone, au contraire, ne peuvent donner du carbone à la plante non verte. Si la plante est pourvue de chlorophylle, outre les sources dont nous venons de parler, elle puise du carbone dans l'acide carbonique de l'air, qu'elle décompose sous l'influence combinée de la chlorophylle et des rayons solaires.

L'oxygène est assimilable sous forme gazeuse libre. Il faut faire une exception pour un certain nombre d'organismes, appartenant pour la plupart à la famille des Bactériacées, qui ne peuvent vivre en présence de l'oxygène libre. Bornons-nous à citer ici comme exemple le Bacille amylobacter (*Bacillus Amylobacter*), qui décompose les substances ternaires les plus diverses : saccharose, glucose, dextrine, mannite, glycérine, etc., en produisant de l'hydrogène, de l'acide carbonique et de l'acide butyrique, qui est, comme on dit, le *ferment butyrique*. La présence de l'oxygène libre est même nécessaire à la vie normale de la plupart des plantes qui peuvent l'assimiler; quelques-unes, comme la Levure de bière (*Saccharomyces cerevisiæ*), le Mucor à grappe (*Mucor racemosus*), etc., peuvent cependant vivre assez longtemps sans oxygène libre; elles provoquent alors dans le glucose une décomposition particulière, qu'on appelle la fermentation alcoolique; elles sont des *ferments alcooliques*. L'oxygène est assimilé aussi à l'état de combinaison soit avec

l'hydrogène dans l'eau, soit à la fois avec l'hydrogène et le carbone dans le glucose, soit avec des métalloïdes et des métaux dans les acides et les oxydes minéraux.

L'azote n'est pas assimilé à l'état de gaz libre; il ne l'est pas davantage en combinaison avec le carbone sous forme de cyanogène ou avec l'oxygène sous forme d'acide nitreux. Il l'est éminemment sous forme d'acide nitrique et d'ammoniaque; en sorte que le nitrate d'ammoniaque est une forme doublement assimilable. Il l'est aussi quelquefois sous forme de composés complexes, comme l'urée, l'asparagine et les principes albuminoïdes.

L'hydrogène n'est pas assimilé à l'état gazeux libre. Il l'est sous forme d'eau et d'ammoniaque; il l'est encore sous forme de glucose, ou d'autres composés ternaires et quaternaires.

Le phosphore est assimilé sous forme d'acide phosphorique, quel que soit le sel; le soufre sous forme d'acide sulfurique, quel que soit le sel; le silicium sous forme d'acide silicique, dans un silicate soluble. Le potassium et le magnésium sont assimilés sous forme d'oxydes, quel que soit le sel, et aussi sous forme de chlorures. Le fer, le zinc, le manganèse sont assimilés également sous forme d'oxydes.

Ainsi, en associant, en présence de l'oxygène libre, en dissolution dans l'eau les substances suivantes: glucose, nitrate de potasse, phosphate de magnésie, sulfates de fer, de zinc et de manganèse, silicate de potasse, on obtient le milieu complet où une plante sans chlorophylle pourra se développer.

**Forme assimilable des éléments du milieu interne.** — Avec les éléments externes ainsi assimilés, la plante forme une réserve plus ou moins durable, qui constitue, à un moment donné, la portion interne de son aliment. Cette portion interne présuppose donc une première assimilation, des produits de laquelle elle forme une part. Une autre part des produits de cette première assimilation est consommée à mesure pour la croissance du corps et l'entretien de sa chaleur. La part économisée, mise en réserve, passe nécessairement à un état non assimilable actuellement. Et pour qu'elle puisse être réemployée plus tard, il faudra l'intervention d'un mécanisme spécial qui la rende de nouveau assimilable. C'est ce second état qu'on peut désigner sous le nom d'*état de maturité* des réserves. Tant qu'il n'est pas atteint, c'est en vain qu'on réunit autour de la plante prise à l'état de vie ralentie et sous leur forme assimilable les éléments externes qui complètent ceux qu'elle renferme déjà et qui constituent avec eux l'aliment complet; la vie ne s'y manifeste pas.

Les exemples abondent. Un tubercule de Morelle tubéreuse (*Solanum tuberosum*) auquel on donne en automne ou en hiver de l'air et de l'eau, avec le degré de chaleur convenable, ne se développe pas; tandis que quelques mois plus tard, au printemps, ces mêmes conditions suffisent à provoquer son développement. Il n'était pas mûr en automne et en hiver; il est mûr au printemps. Beaucoup de graines sont dans le même cas, et la plante adulte offre souvent le même phénomène. Après la chute des feuilles, son corps aérien entre dans un état de repos, qui persiste plus ou moins longtemps, malgré des circonstances extérieures favorables. Toutes ses réserves ne deviennent mûres, assimilables qu'au printemps suivant, où les mêmes conditions extérieures qui

demeureraient impuissantes tout l'hiver suffisent maintenant à provoquer sa croissance.

Cet état de maturité des réserves s'acquiert peu à peu sous l'influence du temps, se conserve quelque temps, puis se perd peu à peu (1). Il y a donc ici trois époques et trois états à considérer. L'état de maturité commençante  $m$ , l'état de maturité finissante  $M$ , et quelque part entre les deux l'état de pleine et complète maturité  $\mu$ . La détermination de ces trois âges, pour la plante qui sert de point de départ, est très importante. Car en deçà de  $m$  et au delà de  $M$ , c'est en vain qu'on lui offrirait les conditions d'aliment extérieur sous la forme la plus assimilable. Au contraire, à l'époque de pleine maturité et autour de cette époque dans un intervalle qui est plus ou moins long suivant les plantes, l'aliment complet est assimilable aussi bien au dedans qu'au dehors, le développement est donc fatalement provoqué, et si tout est au mieux dans la plante et dans le milieu extérieur pour l'aliment et pour la température, il s'accomplit avec le maximum d'énergie.

**Quantité utile des divers composés assimilables qui composent l'aliment.**

— Une question encore nous reste à résoudre. Dans quelle proportion faut-il que les divers éléments, chacun sous sa forme assimilable, entrent dans l'aliment complet ?

Pour la portion interne de l'aliment, pour la réserve, cette recherche est sans objet, parce que le mécanisme qui rend la réserve assimilable se réalise assez lentement pour ne dégager l'état assimilable que peu à peu et à mesure de son emploi. Les choses se règlent ici d'elles-mêmes.

Pour la portion externe de l'aliment, au contraire, cette recherche est très importante. Il y a en effet, pour chaque élément, une certaine quantité de sa forme assimilable telle, que le développement s'opère mieux avec elle qu'avec toute autre quantité plus grande ou plus petite. Au delà et en deçà de cette proportion, le développement marche de moins en moins bien, et enfin il cesse tout à fait si l'élément atteint dans le milieu une proportion trop élevée, à laquelle il devient pour la plante une sorte de poison. La méthode synthétique donne immédiatement ces proportions. C'est ainsi, par exemple, que pour le Champignon choisi plus haut on a trouvé, après beaucoup d'essais, que la proportion d'eau et de matières solides la meilleure était de 1500 contre 80, et qu'on a déterminé pour chacun des composés assimilables du milieu la proportion inscrite au tableau (p. 100).

C'est à l'expérience de montrer quelle est, dans chaque cas particulier, la valeur de l'optimum pour chacun des douze éléments du milieu, considéré sous la forme assimilable que l'on emploie.

(1) Par influence du temps, il faut entendre une série de transformations lentes dont nous ignorons le mécanisme et qui amènent peu à peu les matériaux de réserve d'un état non assimilable à un état assimilable. Si nous connaissions ces transformations internes, nous pourrions en accélérer le cours et réaliser à volonté l'état de maturité. Voici par exemple des spores d'un Champignon, d'un Ascobole (*Ascobolus*); impossible de les faire germer quand elles s'échappent de l'appareil sporifère; elles ne sont pas mûres. Avalées par un lapin et légèrement attaquées dans son corps par les sucs digestifs, elles acquièrent leur maturité et germent immédiatement à la sortie du corps dans les excréments. Il serait facile de citer bien d'autres exemples.

**Action des anesthésiques et des poisons.** — Avant de résumer les conclusions de cette étude, il est nécessaire de faire remarquer que certaines causes peuvent empêcher la plante de profiter de l'aliment mis à sa portée, soit momentanément en suspendant sa faculté de croître, soit pour toujours en la tuant. Il faudra donc qu'aucune de ces causes ne soit présente, il faudra savoir les écarter s'il y a lieu, et pour cela il est nécessaire de les connaître.

C'est ainsi par exemple qu'une petite quantité de chloroforme ou d'éther, placée dans l'eau où se trouvent en présence de la Levure de bière et son aliment sucré, empêche cette Levure de se nourrir de cet aliment et de s'accroître. Dès que le principe volatil s'est évaporé, la croissance commence ; ce n'était donc qu'un arrêt, une suspension momentanée. Les mêmes substances empêchent non seulement la croissance du corps à l'état de vie active, mais encore le passage de vie ralentie à vie active ; elles arrêtent, tant qu'elles sont présentes, la germination des graines, par exemple, qui s'opère dès qu'on les a écartées (1). Ces substances sont appelées des *anesthésiques*.

D'autres matières, même à des doses extrêmement minimes, se comportent comme des poisons énergiques. Il suffira d'en citer un exemple. Dans les cultures de Stérigmatocyste dont nous avons rendu compte, si l'on remplace le vase de porcelaine par un vase d'argent, aucun développement ne se produit. Pourquoi ? Parce que le liquide artificiel agit sur le métal et produit une très petite quantité de nitrate d'argent, suffisante pour empêcher la germination des spores. L'analyse du liquide n'y laisse pas, il est vrai, reconnaître de traces d'argent, mais l'analyse ne peut pas apprécier l'argent au-dessous de  $\frac{1}{50000}$ . Or, pour cette plante, le nitrate d'argent est vénéneux à la dose de  $\frac{1}{1600000}$ , le chlorure de mercure à  $\frac{1}{512000}$ , le chlorure de platine à  $\frac{1}{8000}$ , le sulfate de cuivre à  $\frac{1}{240}$ , l'acide sulfurique libre à  $\frac{1}{500}$ . Au-dessous de ces doses, ces mêmes substances se montrent sans aucun effet nuisible. La plante est ainsi un réactif d'une très grande sensibilité, permettant d'apprécier la présence de l'argent ou du mercure, par exemple, à une dose où l'analyse est impuissante à la manifester.

**Résumé.** — Nous avons maintenant envisagé la question sous toutes ses faces et nous pouvons la résumer en quelques mots.

L'aliment complet, suffisant et nécessaire à la plante, comprend douze corps simples. Chacun d'eux, qu'il appartienne au milieu extérieur ou au milieu intérieur, doit se trouver actuellement sous une forme assimilable et en une proportion déterminée.

Si la plante est prise à l'état de jeunesse, si autour d'elle et en elle la chaleur est à l'optimum, si autour d'elle et en elle l'aliment est complet, assimilable de tous points et en proportion convenablement réglée dans toutes ses parties, si la continuation de ces conditions favorables est assurée et si l'action n'en est empêchée par aucun anesthésique et par aucun poison, la vie s'y manifeste dans toute sa plénitude et la croissance s'y poursuit avec sa plus grande énergie.

(1) Claude Bernard : *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, p. 250 et suiv., 1878.

## ARTICLE II

## PHÉNOMÈNES PROTOPLASMIQUES.

Connaissant les conditions d'exercice de la vie, nous devons maintenant en étudier les manifestations externes, c'est-à-dire les phénomènes ou fonctions qui, se passant entre la plante et le milieu extérieur, n'exigent pour être compris que les connaissances générales que nous possédons sur la morphologie de son corps et sur les éléments nutritifs du milieu. Il y en a de deux sortes. Les uns résident dans toute l'étendue du protoplasme et ne nécessitent pas l'intervention des radiations lumineuses : ce sont les phénomènes *protoplasmiques*. Les autres ont leur siège exclusif dans les chloroleucites et exigent le concours des radiations lumineuses : ce sont les phénomènes *photo-chlorophylliens*. Les premiers, communs à toutes les plantes, font l'objet du présent article ; les seconds, propres aux plantes à chlorophylle, seront étudiés dans l'article suivant.

Le milieu extérieur agit sur le protoplasme aussi bien par ses éléments impondérables, notamment par la pesanteur et la radiation solaire, que par ses éléments pondérables, notamment par les gaz et les liquides qu'il renferme. Nous avons donc à étudier successivement l'action de la pesanteur, celle de la radiation, celle des gaz et celle des liquides : ce qui fera l'objet des quatre paragraphes suivants.

## § 10.

## Action de la pesanteur.

La plante est soumise à l'attraction de masse que le globe terrestre exerce sur tous les corps placés à sa surface et qu'on appelle la *pesanteur* : elle pèse. Mais, en outre, la pesanteur exerce sur elle une action toute spéciale, qu'il s'agit d'étudier ici.

**Action de la pesanteur sur la croissance. Géauxisme et géotropisme (1).** — La pesanteur agit sur la croissance du corps et la modifie. Si le corps, que nous supposons simple et pourvu de deux extrémités en voie de croissance, a son axe placé dans la direction de la pesanteur, c'est-à-dire suivant la verticale du lieu, cette action, égale de tous les côtés, ne se traduit au dehors par aucune déformation et demeure cachée. Pour la mettre en évidence, il

(1) Du Hamel : *Physique des arbres*, II, p. 137, 1758. — Knight : *Philosophical Transactions*, p. 99, 1806. — Hofmeister : *Ueber die durch Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen* (Berichte der mat. phys. Klasse der k. Sächs. Gesellsch. der Wiss., 1860). — Sachs : *Physiologie végétale*, trad. franç., p. 98, 1868. — Sachs : *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, I, p. 193, 1872 ; p. 385, 1873 ; p. 584, 1874 ; II, p. 209, 1879. — Sachs : *Flora*, 1873, p. 321. — Elfving : *Beitrag zur Kenntniss der phys. Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen* (Acta Soc. scient. Fennicæ, XII, p. 5, 1880). — Schwartz : *Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachsthum der Pflanzen* (Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, I, p. 53, 1881). — Sachs : *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, Zweite Auflage, p. 715, 1887.

faudrait pouvoir supprimer la pesanteur ou tout au moins en diminuer l'intensité, et comparer, toutes choses égales d'ailleurs, la vitesse de croissance mesurée dans ces nouvelles conditions à ce qu'elle est dans les conditions ordinaires : ce qui n'a pas été fait jusqu'ici. En l'absence de preuves directes, divers indices portent à croire que la pesanteur augmente la vitesse de croissance dans la région supérieure ascendante du corps et la diminue dans la région inférieure descendante.

Si l'axe de croissance du corps se trouve, au contraire, à un moment donné dirigé obliquement ou horizontalement, la pesanteur, agissant aussitôt plus fortement sur la face inférieure de la région de croissance que sur sa face supérieure, courbe progressivement cette région de manière à la ramener peu à peu dans la direction verticale, tandis que la partie du corps qui a fini de croître conserve la position oblique ou horizontale qu'elle avait au début. Non seulement la courbure se limite ainsi rigoureusement à la région de croissance, mais encore elle est la plus forte précisément au point où, au même instant, la croissance est la plus rapide. Au delà et en deçà, elle va diminuant peu à peu jusqu'à s'effacer, comme la vitesse de croissance décroît jusqu'à s'annuler. Il en résulte que si l'on connaît, pour une région donnée du corps, la marche de son allongement du sommet à la base (voir p. 41), on connaît en même temps la marche des courbures que cette région prendra sous l'influence de la pesanteur, si l'on vient à la placer horizontalement. Inversement, si l'on a trouvé la marche de la courbure dans une partie du corps horizontalement placée, on peut en déduire la marche de son allongement au même instant. Dans ces conditions, la pesanteur révèle donc par des courbures non seulement son action, mais encore le lieu où elle s'exerce et la manière dont elle répartit son intensité dans ce lieu.

Supposons, comme tout à l'heure, que le corps soit simple et composé de deux parties, l'une ascendante, à croissance uniformément accélérée par la pesanteur quand elle est verticale, l'autre descendante, à croissance uniformément retardée par la pesanteur quand elle est verticale, et plaçons-le tout entier horizontalement. Dans la région de croissance de la partie ascendante, la pesanteur augmente la vitesse de croissance sur la face inférieure plus que dans la situation verticale, sur la face supérieure moins que dans la situation verticale. La face inférieure devient donc convexe, la face supérieure concave et l'extrémité se redresse jusqu'à devenir verticale, pour continuer ensuite sa croissance vers le haut dans cette direction. Dans la région de croissance de la partie descendante, au contraire, la pesanteur retarde la vitesse de croissance sur la face inférieure plus que dans la position verticale, sur la face supérieure moins que dans la position verticale. La face inférieure devient donc concave, la face supérieure convexe et l'extrémité s'abaisse jusqu'à devenir verticale, pour continuer ensuite sa croissance vers le bas dans cette direction. Toute la partie moyenne du corps, composée de la région inférieure de la partie ascendante et de la région supérieure de la partie descendante, ayant au moment considéré achevé sa croissance, demeure horizontale.

Les courbures par où se manifeste ainsi l'action de la pesanteur sur le corps en voie de croissance, momentanément écarté de la verticale, sont un fait

d'observation commune et journalière. Tout le monde sait, en effet, qu'une plante phanérogame quelconque, dans quelque position que sa graine ait germé à la surface du sol, se trouve plus tard, ayant fait pour cela les courbures nécessaires, dressée verticalement, la tige en haut, la racine en bas. On sait aussi que si l'on vient à écarter la tige ou la racine de la verticale, elle s'infléchit aussitôt de manière à reprendre peu à peu sa direction primitive. Mais le même phénomène s'observe également dans les plantes les plus simples. Que l'on place horizontalement le tube à structure continue qui constitue, comme on sait (p. 9), le corps d'une Vauchérie ou d'un Mucor, par exemple, bientôt l'une des extrémités se relèvera et croîtra désormais verticalement vers le haut, l'autre s'abaissera et croîtra verticalement vers le bas, tandis que la région moyenne, où la croissance est achevée, demeure horizontale. La plupart des plantes de tout ordre ont donc leur croissance modifiée de cette manière par la pesanteur.

Cette action modificatrice de la pesanteur sur la croissance, qui s'exerce tout aussi bien quand le corps est vertical et demeure droit que lorsqu'il est placé obliquement et se courbe, pourrait être nommée *géauxisme*. Comme c'est surtout par des courbures qu'elle se manifeste au dehors, on lui a donné le nom de *géotropisme* et ces courbures sont dites *géotropiques*. Le géotropisme est *positif* dans la partie du corps qui se dirige vers le bas, dans le sens même de la pesanteur, c'est-à-dire dans la région où la pesanteur retarde la croissance, où le géauxisme est retardateur. Il est *négatif* dans la partie du corps qui se dirige vers le haut, en sens inverse de la pesanteur, c'est-à-dire dans la région où la pesanteur accélère la croissance, où le géauxisme est accélérateur.

**Directions diverses où s'égalise le géauxisme.** — Quand le corps se ramifie, les membres issus du tronc ont aussi leur croissance influencée par la pesanteur, mais d'une manière différente. Ce n'est plus dans la direction verticale que la pesanteur agit également tout autour de l'axe, de façon à lui permettre de croître en ligne droite; c'est dans une direction oblique, faisant avec la verticale un certain angle qui varie d'une plante à l'autre. Parfois même c'est dans la direction horizontale que cette égalité d'action a lieu et que la croissance se poursuit en ligne droite. Si l'on écarte le membre de son obliquité propre, soit en le rapprochant, soit en l'éloignant de la verticale, si on l'incline au-dessus ou au-dessous de sa position horizontale, il se courbe dans sa région de croissance jusqu'à reprendre sa direction initiale. A côté du géotropisme *vertical* du tronc, il faut donc distinguer le géotropisme *oblique* à divers degrés ou même *horizontal* des membres. Le géotropisme oblique sera positif si le membre se dirige obliquement vers le bas, comme dans les ramifications primaires de la racine, négatif si le membre se dirige obliquement vers le haut, comme dans les ramifications primaires de la tige. Le géotropisme horizontal n'a qu'un sens, bien qu'il dérive, comme cas extrême, tantôt du géotropisme positif, comme dans certaines ramifications primaires de la racine, tantôt du géotropisme négatif, comme dans certaines ramifications primaires de la tige.

De même que le tronc, doué de géotropisme vertical, produit des membres

à géotropisme oblique ou horizontal, de même un membre à géotropisme horizontal peut produire à son tour des membres à géotropisme vertical, comme on le voit par les branches horizontales souterraines des Joncs (*Juncus*), par exemple, qui produisent des rameaux verticaux aériens. Bien plus, un même membre, doué d'abord de géotropisme horizontal, peut acquérir tout à coup le géotropisme vertical, comme on le voit dans les branches horizontales souterraines des Polygonates (*Polygonatum*), qui à un moment donné redressent leur extrémité et s'allongent verticalement dans l'air. Enfin, dans un corps ramifié un grand nombre de fois, au-dessus d'un certain degré les membres peuvent se montrer tout à fait indifférents à l'action de la pesanteur, entièrement dépourvus de géotropisme.

Dans les diverses parties d'un même corps, le géotropisme varie donc, à la fois dans le sens où il s'exerce, dans la direction où il s'égalise et dans son intensité. Ce sont ces variations qui déterminent les directions diverses où s'établissent dans l'espace les divers membres de la plante à mesure qu'ils se développent.

Pour s'assurer que ces diverses directions, notamment la position verticale du tronc, sont bien dues à l'action de la pesanteur, il suffit de remarquer qu'elles sont les mêmes pour toutes les plantes, en tous les points de la surface du globe, par rapport à la verticale du lieu. La force qui les produit doit donc être dirigée suivant la verticale ; or il n'existe qu'une seule force de ce genre, qui est la pesanteur.

**Comment on égalise dans une direction quelconque l'action de la pesanteur.** — On a vu que l'action de la pesanteur s'égalise et ne provoque aucune courbure, tantôt dans la situation verticale, tantôt dans une position oblique sous un angle déterminé, tantôt dans la direction horizontale, suivant la nature de la partie du corps considérée. Il est souvent utile de pouvoir placer et maintenir cette partie dans une direction autre que sa position d'équilibre géotropique, sans qu'il en résulte cependant aucune flexion. On y parvient aisément de la manière suivante.

On fixe la partie en voie de croissance au bord d'un disque qu'un moteur quelconque, un mouvement d'horlogerie, par exemple, fait tourner autour d'un axe horizontal. Quelle que soit la position donnée au corps, qu'il soit fixé perpendiculairement au disque, c'est-à-dire horizontalement, ou parallèlement au disque et de manière à faire un angle quelconque avec le rayon, la pesanteur agit successivement de la même manière sur tous ses côtés et son action sur lui s'égalise pour chaque tour. En d'autres termes, le corps se trouve soustrait à toute action fléchissante venant de la pesanteur, tout comme lorsqu'il est placé naturellement dans sa position d'équilibre géotropique. La tige principale, par exemple, la racine principale, ou toutes deux à la fois, peuvent être fixées au disque tournant perpendiculairement à sa surface, c'est-à-dire dans la direction horizontale ; elles continuent à croître dans cette direction, sans contracter aucune courbure et, en mesurant leurs accroissements, on s'assure que leur vitesse de croissance dans ces conditions est exactement la même que lorsqu'elles demeurent immobiles dans la direction verticale.

Comme la pesanteur agit lentement, il suffit de donner au disque une très



faible vitesse de rotation. Un disque de dix centimètres de diamètre, par exemple, pourra mettre vingt minutes à faire un tour. Avec une rotation aussi lente, la force centrifuge développée est tout à fait insensible, condition indispensable, comme on va voir, à la netteté du résultat. Ainsi soustraite à toute action fléchissante venant de la pesanteur, la plante, à supposer qu'aucune autre force directrice n'agisse sur elle, fait donc croître toutes ses extrémités dans la direction même où elles se sont trouvées placées au moment de sa fixation au disque tournant.

**Action de la force centrifuge sur la croissance** (1). — Dans l'expérience précédente, si l'on imprime au disque vertical un mouvement de rotation rapide, si on lui fait faire par exemple 100 ou 200 tours par minute, on développe une force dirigée vers l'extérieur suivant le rayon du disque, dite *force centrifuge*, qui augmente avec la vitesse de rotation. Cette force centrifuge exerce sur la croissance du corps une influence analogue à celle de la pesanteur.

Si le corps est fixé au disque de manière à ce que son axe soit dirigé suivant le rayon, c'est-à-dire dans la direction même de la force centrifuge, l'action sur la croissance, égale de tous les côtés, n'y provoque aucune déformation et demeure cachée. On pouvait espérer la mettre en évidence en développant une force centrifuge intense par une rotation très rapide et en comparant, toutes choses égales d'ailleurs, la vitesse de croissance dans ces conditions à ce qu'elle est lorsque la rotation est très lente et la force centrifuge nulle. Mais cette expérience n'a donné jusqu'à présent que des résultats négatifs.

Fixons, au contraire, le corps au disque en dirigeant son axe de croissance obliquement ou perpendiculairement au rayon. Aussitôt la force centrifuge, agissant plus fortement sur la face externe ou tangentielle que sur la face interne ou centrale de la région de croissance, courbe progressivement cette région jusqu'à la ramener dans la direction du rayon, tandis que la portion du corps qui a cessé de croître conserve sa position primitive. Non seulement la courbure est limitée à la région de croissance, mais son intensité varie de la même manière que la vitesse de croissance et offre son maximum au même point. Si le corps se compose de deux parties douées de géotropisme vertical inverse, par exemple d'une tige principale et d'une racine principale, la région positivement géotropique, la racine, se dirige suivant le rayon vers la périphérie, c'est-à-dire dans le sens de la force centrifuge, tandis que la région négativement géotropique, la tige, se dirige suivant le rayon vers le centre, c'est-à-dire en sens contraire de la force centrifuge. La force centrifuge agit donc sur la croissance dans le même sens que la pesanteur, retardant ce que la pesanteur retarde, c'est-à-dire la région positivement géotropique, accélérant ce que la pesanteur accélère, c'est-à-dire la région négativement géotropique. Ensemble, ces deux forces ajoutent leurs effets.

Pour égaliser, dans une position quelconque du corps, l'action que la force centrifuge exerce sur lui et éviter ainsi toute courbure, il suffirait, dans l'expé-

(1) Voir les mémoires de Knight, Sachs, Elfving et Schwarz cités plus haut.

rience précédente, de lui imprimer un lent mouvement de rotation propre autour d'un axe perpendiculaire à la force centrifuge. Le corps étant fixé, par exemple, perpendiculairement au rayon du disque, il faudrait le faire tourner lentement autour de son axe. La force centrifuge agirait alors successivement de la même manière sur toutes les faces et son action s'égaliserait pour chaque tour. Le corps se trouverait donc soustrait à toute action fléchissante venant de la force centrifuge, tout comme lorsque son axe est dirigé suivant le rayon. Comme il est déjà soustrait, par le fait de la rotation du disque vertical, à toute flexion venant de la pesanteur, on voit qu'il allongerait toutes ses extrémités en voie de croissance dans la direction même qu'elles ont reçue au moment de la fixation. Ces expériences de double rotation, la première rapide pour égaliser l'action de la pesanteur et développer la force centrifuge, la seconde lente pour égaliser à son tour l'action de la force centrifuge ainsi développée, n'ont pas été réalisées jusqu'ici.

Au lieu d'égaliser à la fois l'action de ces deux forces, de manière à éviter toute courbure, comme il vient d'être dit, on peut au contraire les faire agir toutes les deux inégalement sur le corps, de façon à combiner en lui leurs actions fléchissantes propres. A cet effet, on fixe le corps au bord d'un disque tournant autour d'un axe vertical, de manière que son axe de croissance soit dirigé dans le plan du disque perpendiculairement au rayon. Si la rotation est lente, le corps, soumis simplement à l'action de la pesanteur, courbe sa région de croissance et la place verticalement, comme lorsqu'il est immobile dans la situation horizontale. Mais si la rotation est rapide, la force centrifuge développée intervient, courbe à son tour la région de croissance et tend à la diriger horizontalement suivant le rayon. Sous l'influence de ces deux actions fléchissantes simultanées, la région de croissance se courbe de manière à se diriger obliquement, suivant la résultante des deux forces. Si le corps est composé de deux parties à géotropisme vertical inverse, d'une tige et d'une racine primaires par exemple, la région positivement géotropique, la racine, se dirige obliquement en dehors et en bas, tandis que la région négativement géotropique, la tige, se dirige obliquement en dedans et en haut. De plus, comme la vitesse de rotation de l'extrémité externe et inférieure va croissant à mesure qu'elle s'allonge, et avec elle la force centrifuge qui la sollicite, tandis que la pesanteur est constante, cette extrémité, c'est-à-dire la pointe de la racine, se relève peu à peu de façon à se rapprocher de la direction horizontale. L'extrémité interne et supérieure, au contraire, c'est-à-dire le sommet de la tige, sollicitée par une force centrifuge décroissante, se redresse de manière à se rapprocher peu à peu de la verticale, qu'elle suit dès qu'elle a atteint l'axe de rotation.

**L'action de la pesanteur sur la croissance est progressive et douée d'effet ultérieur. Induction géomécanique.** — L'action inégale de la pesanteur sur la croissance d'un corps écarté de sa position d'équilibre géotropique ne se traduit par une courbure qu'après un certain temps. Et de même, l'effet fléchissant produit par la pesanteur se continue pendant un certain temps après qu'on a rétabli son égalité d'action sur la plante. Considérons, par exemple, une tige primaire, couchée horizontalement pendant une heure ou deux et qui

commence seulement à se redresser sous l'influence de son géotropisme négatif. Si on la place aussitôt verticalement, elle continue à se courber de plus en plus fortement dans la direction de l'impulsion première (1). Avant toute trace de courbure, si l'on redresse la tige ou si l'on égalise sur elle l'action de la pesanteur dans un appareil à rotation lente, on voit se manifester plus tard une flexion dans le sens indiqué.

La pesanteur agit donc lentement et progressivement. L'effet mécanique ne se manifeste qu'au bout d'un certain temps; mais cette manifestation a lieu tout aussi bien si la cause a cessé d'agir au moment considéré que si elle continue son action. Nous retrouverons bien des fois de semblables effets ultérieurs produits par d'autres causes. Ce paraît être une règle générale: tous les facteurs de la croissance, toutes les causes qui la modifient, agissent lentement et par conséquent ont un effet ultérieur.

Comment expliquer cette persistance de l'effet après la cessation de la cause? Sans doute la cause n'agit pas tout d'abord; elle commence à un certain moment à produire un effet; cet effet va croissant jusqu'à un certain maximum, puis décroît lentement jusqu'à devenir nul. Si l'on réunit tous les phénomènes qui suivent cette marche sous le nom de phénomènes d'*induction*, on dira que le géotropisme est un phénomène d'induction mécanique.

**Travail accompli par la pesanteur sur la croissance** (2). — On peut se proposer de mesurer la force avec laquelle s'opère la courbure géotropique.

Que cette force soit assez considérable, c'est ce qu'attestent les deux expériences suivantes. On prend un membre doué de géotropisme positif, une racine de germination, par exemple. On la place horizontalement sur une lame de verre en la fixant par sa base. En se courbant vers le bas, à son extrémité, elle appuie sa pointe sur le verre et c'est en soulevant avec effort toute sa portion ancienne, qu'elle arrive à placer verticalement son sommet. En mettant sur la racine un poids assez lourd pour empêcher ce soulèvement et obliger la pointe à continuer de s'accroître horizontalement, on se fait une idée de la puissance de flexion.

Si l'on remplace la lame de verre par une couche de mercure, la pointe s'enfonce dans le mercure, jusqu'à la profondeur d'un centimètre dans la Fève vulgaire (*Faba vulgaris*), par exemple, en surmontant la résistance que celui-ci oppose en raison de sa très grande densité. Mais aussi la réaction du mercure se fait sentir par le soulèvement et la courbure de la partie ancienne de la racine.

Ces deux expériences montrent que la force de flexion est considérable. Essayons de la mesurer. Sur une poulie très mobile, posons un fil de cocon ayant à chaque bout un morceau de cire molle d'environ un gramme. L'un de ces morceaux de cire, creusé en cuiller, reçoit une goutte d'eau et l'on y pose la pointe d'une racine fixée horizontalement. A l'autre morceau de cire on fixe un cavalier d'étain préalablement pesé. On place le tout sous une cloche dans une atmosphère humide. La racine courbe sa pointe, presse la cuiller

(1) J. Sachs : *Flora*, 1873, p. 324.

(2) J. Sachs : *Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 447, 1873).

de cire et la fait descendre en soulevant le poids de l'autre côté. Une racine de Fève vulgaire peut soulever ainsi un poids de un gramme et demi. Ce poids de un gramme et demi soulevé ne provoque aucune anomalie de développement dans cette racine. Si l'on augmente la charge, la cuiller ne descend plus, mais alors la croissance se trouve modifiée par la pression. Ce ne sont là, et ce ne peuvent être que des mesures approchées; mais elles suffisent à donner une idée du travail minimum accompli par la pesanteur sur la croissance.

Malgré ces résultats acquis, il est encore impossible d'expliquer par quel mécanisme s'opère l'action modificatrice de la pesanteur sur la croissance. Toujours est-il qu'une théorie du géotropisme devra nécessairement expliquer du même coup le géotropisme positif et le géotropisme négatif, le géotropisme vertical et le géotropisme oblique ou horizontal, c'est-à-dire montrer pourquoi la même cause extérieure, agissant sur des parties du corps souvent très voisines et douées de la même structure, y provoque des effets opposés ou différents.

**Rôle du géotropisme.** — En quoi le géotropisme, considéré comme force dirigeante, est-il utile à la plante, quel rôle joue-t-il dans l'ensemble de ses fonctions? Il est aisé de voir que ce rôle est considérable. C'est par le géotropisme positif de sa région postérieure et la force de pénétration qui en résulte, que la plante se fixe au sol, pour y puiser une partie de sa nourriture. C'est par le géotropisme négatif de sa région antérieure, que la plante se dresse dans l'air, où elle puise une autre partie de son aliment. Pour atteindre ce double résultat et assurer au corps de la plante sa station verticale, il suffit que le tronc possède énergiquement dans ses deux moitiés le géotropisme vertical inverse. Il serait inutile, il serait même nuisible que les membres issus de ces deux régions continuassent à en être pourvus; aussi voit-on l'action de la pesanteur se modifier déjà et le géotropisme devenir oblique ou horizontal dans les membres de premier ordre; plus loin, il s'atténue d'ordinaire et disparaît. Une fois établie en possession du sol et de l'atmosphère par le géotropisme vertical du tronc et le géotropisme oblique des membres de premier ordre, ce qui assure le meilleur accomplissement de ses fonctions, la plante peut donc s'y étaler librement en se développant dans toutes les directions.

**Action indirecte de la pesanteur. Équilibre de disposition des membres sur le tronc qui les porte.** — La pesanteur fait encore sentir son action sur la plante d'une manière indirecte. Le végétal, en se développant, prend un ensemble de dispositions spéciales qui tendent toutes à corriger, à contrebalancer l'effet de son poids croissant et à l'empêcher de nuire au bon accomplissement de ses fonctions en détournant son corps de la direction que lui a donné et que tend à lui conserver son géotropisme. Ces dispositions spéciales sont un effet indirect de l'action de la pesanteur.

Nous aurons l'occasion d'y revenir plus tard, à plusieurs reprises. Bornons-nous ici à signaler la plus importante de celles que l'étude de la forme générale du corps nous a déjà mis à même d'apprécier.

Le tronc étant placé verticalement par l'action directe de la pesanteur, tous les membres qui se développent sur ses flancs se disposent de manière à égaliser leur charge tout autour de lui, de façon qu'au fur et à mesure de son développement le corps tout entier demeure en équilibre autour de la verticale.

Ce résultat est atteint par la disposition même des membres, telle que nous l'avons fait connaître au § 4. Dans la ramification terminale la dichotomie ou la polytomie, dans la ramification latérale la disposition verticillée, la disposition isolée avec une divergence qui est une fraction de la circonférence et la superposition des membres en un certain nombre de rangées verticales également espacées qui en résulte : tout concourt précisément à ce but. Les sympodes, qu'ils proviennent de ramification terminale ou latérale, s'ils sont hélicoïdes, atteignent encore le même résultat. S'il sont scorpioïdes, le but est manqué, il est vrai, pour chaque sympode; mais il faut observer que les sympodes scorpioïdes se forment d'habitude, non pas directement sur le tronc, mais sur des membres latéraux; de telle sorte que le tronc en porte plusieurs, au moins deux, qui se font équilibre sur lui. L'exception n'est ainsi qu'apparente.

Voilà donc, rattachée à sa cause physiologique, la règle de position des membres sur le tronc et les uns sur les autres, qui a été étudiée dans la première section de ce chapitre. Nous verrons plus loin comment un certain nombre d'autres dispositions externes, et plus loin encore comment plusieurs caractères de la structure interne elle-même se trouvent déterminés par le besoin de satisfaire à cette condition.

## § 11.

### Action de la radiation.

La radiation solaire qui tombe sur la plante pénètre en partie dans son corps et y est en partie absorbée. Il est évident qu'elle n'agit sur lui que dans la proportion même où elle y pénètre et où elle y est absorbée. Toute la radiation qui est réfléchie ou transmise est sans action. Dans la radiation absorbée, il faut faire deux parts : l'une est retenue dans le protoplasme et le suc cellulaire; l'autre est fixée par la chlorophylle dans les chloroleucites. Ces deux parts ont un rôle très différent; c'est de la première seule qu'il s'agit ici.

La radiation absorbée par le protoplasme produit deux effets distincts : elle élève la température du corps, c'est un effet thermique; elle agit sur le corps pour en modifier la croissance ou la forme, c'est un effet mécanique. L'effet thermique est une des conditions nécessaires de la vie active et à ce titre il a été étudié plus haut (p. 92). C'est l'effet mécanique qui doit nous occuper maintenant.

Il se traduit de deux manières différentes. Si le corps est en voie de croissance, la radiation modifie sa croissance. S'il a cessé de croître, elle y provoque des mouvements déterminés. Ces mouvements affectent le corps tout entier s'il est libre et mobile; ils n'intéressent que ceux de ses membres qui ont conservé quelque mobilité, s'il est fixé; ils sont limités aux protoplasmes des cellules, s'il est entièrement rigide.

Étudions successivement ces deux actions, d'abord en elles-mêmes à l'aide d'une radiation totale d'intensité moyenne; nous chercherons ensuite quels

sont dans la radiation totale les rayons vraiment efficaces, et comment le phénomène varie avec l'intensité de ces rayons efficaces.

1. Action de la radiation sur la croissance. Actinauxisme.

Pour étudier l'action de la radiation sur la croissance, on peut employer deux méthodes : 1° exposer la plante à une radiation totale équilatérale et comparer son accroissement dans ces conditions à ce qu'il est à l'obscurité ; 2° soumettre la plante à une radiation inéquilatérale et observer les courbures qui s'y produisent.

**La radiation équilatérale retarde la croissance.** — Pour savoir tout d'abord s'il agit sur la croissance d'autres radiations que les infrarouges, nécessaires, comme on sait, pour réaliser la température indispensable au phénomène lui-même, il suffit de comparer, toutes choses égales d'ailleurs, l'accroissement acquis par une plante dans la chambre obscure à l'accroissement acquis par cette même plante quand elle est soumise également de tous les côtés à une radiation totale de moyenne intensité.

La croissance en longueur d'un corps multicellulaire comprend deux périodes. Il y a d'abord formation de cellules nouvelles par la segmentation des anciennes ; il y a ensuite allongement des cellules récemment formées. Pour la formation des cellules nouvelles, les choses se passent ordinairement en pleine radiation comme dans la chambre obscure. Sur cette phase du phénomène, les radiations autres que les radiations thermiques obscures sont donc habituellement sans action. Au contraire, l'agrandissement des cellules formées s'opère le plus souvent d'une manière bien différente dans les deux cas. L'allongement est plus considérable dans la chambre obscure qu'en pleine radiation. Tout le monde sait bien qu'à l'obscurité la tige d'une plante s'allonge ordinairement beaucoup plus qu'à la lumière. Ce qui est vrai de la tige s'applique, comme on le verra plus tard, à la feuille, à la racine et au corps tout entier des Thallophytes, même quand la structure en est continue, comme dans les Mucorinées (*Mucor*, *Phycomyce*, *Pilobole*, etc.).

En un mot, les radiations autres que les moins réfrangibles parmi les infrarouges retardent et diminuent la croissance ; sous leur influence, le corps demeure plus court. Cette action de la radiation sur la croissance peut être nommée *actinauxisme* : l'actinauxisme est en général retardateur.

**Influence de la réfrangibilité sur l'actinauxisme.** — Quelle est, dans l'action retardatrice exercée par la radiation totale, la part qui revient aux rayons des diverses réfrangibilités ? Pour le savoir, soumettons des plantes semblables à une radiation équilatérale de moyenne intensité, sous des cloches doubles remplies des diverses substances dont nous avons déterminé plus haut (p. 90) le pouvoir absorbant pour les diverses radiations, et mesurons l'accroissement au bout du même temps.

Voici les nombres obtenus de la sorte pour la tige de la Vesce cultivée (*Vicia sativa*) et du Passerage cultivé (*Lepidium sativum*) (1) :

(1) Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche*, II Theil. (Denkschriften der k. Akademie der Wiss. zu Wien, t. XLIII, 1880). Expériences de MM. Wiesner et Mikosch, *loc. cit.*, p. 10.

| Réfrangibilité.   | Vesce. | Passerage. |
|---|--------|------------|
| Obscur froid (gypse très fin).....  | 32mm   | 61mm,5     |
| Bleu (sulfate de cuivre ammoniacal).....  | 17mm   | 44mm,3     |
| Vert (mélange de bichromate de potasse et de sulfate de cuivre ammoniacal)..... | 25mm   | »          |
| Jaune (bichromate de potasse).....  | 29mm   | 58mm,5     |
| Rouge (æscorcéine).....   | 26mm   | »          |
| Obscur chaud (iode dans le sulfure de carbone).                                 | 25mm   | »          |
| Blanc .....   | 16mm   | 41mm,8     |

On voit d'abord que la Vesce est plus sensible à la radiation que le Passerage, puisque sa croissance est diminuée de moitié par la radiation totale, pendant que celle du Passerage n'est diminuée que d'un tiers. On voit ensuite que tous les rayons, y compris les infrarouges, ont une action retardatrice sur la croissance; mais cette action est fort inégale. Ce sont les rayons jaunes qui agissent le moins. A partir du jaune, l'action va augmentant faiblement vers le rouge et l'infrarouge, où elle atteint un premier et faible maximum. Elle augmente plus rapidement vers le bleu, le violet et l'ultra-violet, où elle atteint un second maximum beaucoup plus élevé. Si, sur les divers rayons du spectre pris comme abscisses, on élève des ordonnées proportionnelles à l'effet retardateur, on obtient une courbe à deux branches inégales (fig. 45).

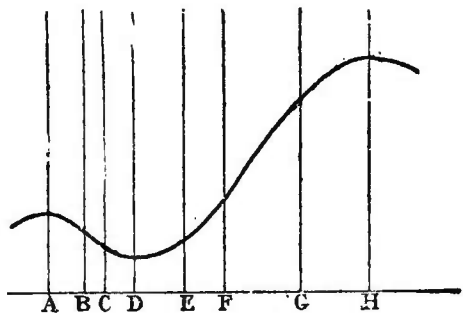


Fig. 45. — Courbe montrant comment varie, avec la réfrangibilité, l'action retardatrice de la radiation équilatérale sur la croissance.

En somme, c'est dans la moitié la plus réfrangible du spectre que l'action retardatrice est le plus intense. Isolée, cette partie de la radiation retarde, en effet, la croissance presque autant que la radiation totale.

On obtient des résultats semblables avec un thalle, même non cloisonné comme est, par exemple, parmi les Mucorinées, celui du *Phycomyces brillant* (*Phycomyces nitens*) (1). La loi est générale.

**Influence de l'intensité sur l'actinauxisme** (2). — Pour apprécier l'influence de l'intensité, soumettons des tiges d'Hélianthe annuel (*Helianthus annuus*), par exemple, ou de Passerage cultivé, dans les mêmes conditions, à une radiation totale et équilatérale, en les échelonnant à diverses distances de la source, et mesurons leurs accroissements après le même espace de temps.

A partir de la source, on voit l'accroissement diminuer d'abord jusqu'à une certaine distance, où il atteint son minimum, puis augmenter de plus en plus à mesure qu'on s'éloigne, jusqu'à prendre enfin la valeur qui correspond à l'obscurité complète. Voici en millimètres l'accroissement pour 12 heures des diverses plantes A, B, C, D, énumérées à partir de la source :

|  | A.  | B.  | C.  | D.  |
|--|-----|-----|-----|-----|
| Passerage cultivé ( <i>Lepidium sativum</i> )..... | 4,8 | 4,5 | 5,1 | 7,2 |
| Hélianthe annuel ( <i>Helianthus annuus</i> )..... | 4,6 | 3,9 | 4,2 | 6,8 |

(1) Sydney Vines : *The influence of Light upon the Growth of unicellular Organs* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II, p. 139, 1878).

(2) Wiesner : *loc. cit.* II, 1880.

C'est donc quand la radiation possède une certaine intensité moyenne qu'elle exerce sur la croissance sa plus grande action. Plus faible ou plus forte, elle agit moins. Il y a ici, comme pour l'effet thermique (p. 93), un optimum d'intensité, dont il faudra se rapprocher le plus possible dans les expériences, si l'on veut que la radiation exerce sur la croissance toute l'action retardatrice dont elle est capable.

La valeur de cet optimum varie d'ailleurs avec la nature de la plante, et c'est une de ses constantes spécifiques. On n'a encore sur ce sujet que quelques données très incomplètes; il y a là toute une série de déterminations à faire.

**Influence de la nature de la plante ou de la partie de plante considérée.** — Quand on expose deux plantes différentes à la même radiation équilatérale, on obtient des retards de croissance différents. Il y a pour cela deux motifs. D'abord les deux plantes, ayant chacune un optimum différent, se trouvent être, dans ces conditions, inégalement éloignées de l'intensité qui ralentit le mieux leur croissance: Ensuite, elle reçoivent réellement de la radiation un retard différent. Pour éliminer la première cause et mettre en évidence l'influence de la nature propre de la plante, on exposera toujours les plantes étudiées chacune à son optimum d'intensité, préalablement déterminé. On les comparera ainsi dans des conditions où elles sont vraiment comparables, et l'on déterminera le retard de croissance propre à chacune d'elles. C'est là encore une des constantes spécifiques; elle mesure ce qu'on peut appeler le degré de sensibilité de la plante (pour sa croissance) à la radiation.

On n'a pas encore de déterminations exactes sur ce point; il y a là toute une série de recherches à faire. On sait seulement qu'il y a sous ce rapport de très grandes différences non seulement d'une plante à l'autre, même entre plantes voisines, mais encore entre les divers membres différenciés d'une seule et même plante, entre sa tige par exemple et sa racine. On sait aussi qu'il y a des plantes ou parties de plante sur la croissance desquelles la radiation n'exerce aucune influence retardatrice, qui croissent tout autant en pleine lumière qu'à l'obscurité.

**Utilité pour la plante de l'actinauxisme retardateur.** — Pour comprendre l'avantage que la plante retire de l'effet retardateur exercé sur sa croissance par la radiation, il suffit de comparer deux tiges de même espèce et de même âge, développées aux dépens de la même quantité de matériaux de réserve et dans les mêmes conditions de milieu, l'une dans la chambre obscure, l'autre en pleine lumière. La première est longue, grêle et retombe sans pouvoir se soutenir; la seconde est courte, épaisse et solidement dressée.

C'est donc la solidité, et une solidité égale dans tous les sens, condition certainement avantageuse et même nécessaire aux développements ultérieurs, qui est ici le résultat utile de l'action mécanique de la radiation. Aussi quand la croissance est rapide et l'action retardatrice très faible, comme dans la Vigne (*Vitis*) et le Liseron (*Convolvulus*), ou nulle comme dans la Cuscute (*Cuscuta*), etc., la tige, ne pouvant se soutenir d'elle-même, s'accroche à des supports étrangers ou bien s'enroule autour d'eux; elle est grimpante ou volubile.

**Effet d'une radiation inéquilatérale. Actinotropisme.** — Ceci bien établi



disposons les choses de manière que la plante reçoive la radiation totale, non plus à la fois et également dans toutes les directions, mais suivant une seule direction latérale. Le côté tourné vers la source et le côté opposé, se trouvant irradiés inégalement, vont s'accroître aussi inégalement. Il en résultera une courbure vers la source, ou en sens contraire, suivant le sens de la différence d'intensité.

Si l'intensité de la radiation incidente est à l'optimum ou au-dessous de l'optimum, ce qui est le cas le plus général, la face irradiée, dont l'allongement est notablement diminué, deviendra concave; la face opposée, dont l'allongement est moins diminué ou même, si le corps est opaque, s'opère comme dans la chambre obscure, deviendra convexe; le corps s'infléchira vers la source, la plante cherchera la lumière, comme on dit. Si l'intensité de la radiation incidente est au-dessus de l'optimum, la face irradiée subira dans sa croissance un retard moindre que dans le premier cas. La face opposée, suivant l'écart entre l'intensité incidente et l'optimum, suivant l'épaisseur et la faculté absorbante du corps, pourra se comporter de trois manières différentes. Si elle est moins retardée que l'autre, la courbure aura encore lieu vers la source. Si elle est retardée exactement autant que l'autre, il n'y aura pas de flexion du tout. Enfin si elle est plus retardée que l'autre, ce qui arrive dans un assez grand nombre de cas où la radiation incidente est très intense, la flexion aura lieu en sens contraire de la source, la plante fuira la lumière, comme on dit.

Pour produire une forte courbure dans un sens ou dans l'autre, il suffit d'une bien légère différence entre les intensités des radiations qui frappent les deux faces opposées. Ainsi, par exemple, un rameau sporangifère de *Mucor* ou de *Pilobole* (*Pilobolus*) ou encore un poil absorbant de *Marchantie* (*Marchantia*), qui sont de longs tubes minces et transparents, s'infléchissent fortement sous l'influence d'une radiation latérale, le premier vers la source, le second en sens contraire. L'absorption exercée par la faible épaisseur de la cellule suffit pour établir, entre les radiations qui parviennent aux deux faces opposées et entre les accroissements correspondants, une différence notable d'intensité.

C'est naturellement dans la région de croissance que la flexion est exclusivement localisée. Elle présente son maximum soit au point même où la vitesse de croissance atteint son maximum à l'instant considéré (tige de la Fève vulgaire et de l'Hélianthe annuel, par exemple), soit du moins dans le voisinage immédiat de ce point, un peu au-dessus (tige du Haricot) ou un peu au-dessous (tige du Passerage) (1). En deçà et au delà, elle va diminuant peu à peu, comme la vitesse de croissance, pour s'annuler enfin avec elle. Il en résulte que si l'on connaît la courbe de croissance, on en peut déduire aussitôt la forme de la flexion, et *vice versa*.

On doit appeler *actinotropisme* cette faculté qu'ont les corps en voie de croissance de s'infléchir sous l'influence d'une radiation unilatérale, et courbures *actinotropiques* les flexions ainsi provoquées. L'actinotropisme n'est donc qu'un cas particulier de l'actinauxisme; c'est un actinauxisme inégal. Si la radiation inéquilatérale est lumineuse, l'actinotropisme devient le *pho-*

(1) Wiesner : *loc. cit.*, 1880.

*totropisme* improprement nommé aussi *héliotropisme*, et les courbures sont *phototropiques*, ou *héliotropiques*. Si la radiation inéquilatérale ne comprend que les rayons les moins réfrangibles et les plus chauds, l'actinotropisme devient le *thermotropisme* et les courbures correspondantes sont dites *thermotropiques* (p. 94). Dans tous les cas, si la courbure a lieu vers la source, l'actinotropisme est dit *positif*; quand elle s'opère en sens contraire, il est dit *négalif*. Suivant l'intensité de la radiation latérale qui la frappe, une même plante ou partie de plante peut d'ailleurs se montrer tour à tour positivement ou négativement héliotropique. Il n'en est pas de même, on le sait, pour le géotropisme, la pesanteur étant une force d'intensité constante.

Quand elle s'exerce ainsi latéralement, de manière à se traduire par une flexion plus ou moins prononcée, l'action de la radiation sur la croissance est un phénomène facile à constater et à mesurer, qui a depuis bien longtemps attiré l'attention et excité les recherches (1). On s'est attaché surtout à savoir comment l'actinotropisme varie avec la réfrangibilité et l'intensité de la radiation incidente, avec la permanence ou l'intermittence de la radiation, avec la nature de la plante ou partie de plante considérée. On s'est demandé aussi de quelle utilité il est pour la plante, et comment ses effets se combinent avec ceux du géotropisme. Les résultats obtenus avec cette méthode, plus facile et plus sensible, peuvent ensuite être étendus à l'action retardatrice équilatérale et à l'actinauxisme en général. Ceux qui ont été déjà constatés, comme on vient de le voir, par l'étude directe de cette action équilatérale, fourniront une vérification qui justifiera la généralisation des autres.

**Influence de la réfrangibilité des radiations sur l'actinotropisme** (2). — En appliquant à des tiges verticales développées dans la chambre obscure et énergiquement douées d'actinotropisme positif, comme celle du Passerage (*Lepidium*), de la Vesce (*Vicia*), du Saule (*Salix*), etc., d'une part la méthode spectrale avec un spectre bien pur, d'autre part le procédé des écrans absorbants ne laissant passer que des radiations de réfrangibilité parfaitement déterminée (voir § 8, p. 90), on est arrivé aux résultats suivants.

Les rayons jaunes sont sans action, et, si la plante est suffisamment sensible à la radiation, ils sont seuls sans effet. A partir du vert, la flexion commence; elle va croissant à mesure qu'on avance dans le bleu et dans le violet, et atteint son maximum à la limite du violet et de l'ultra-violet, entre les raies H et I. Elle décroît ensuite lentement dans la région ultra-violette; à l'extrémité de cette région, là où les sels d'argent cessent de noircir, où les substances fluorescentes ne luisent plus, elle se manifeste encore faiblement; elle ne cesse tout à fait qu'un peu plus loin, à une distance

(1) Les deux grands mémoires que M. Wiesner a publiés à Vienne sur le phototropisme sont de vrais modèles, qu'on ne saurait trop recommander à l'attention des physiologistes et des élèves. On y trouvera l'histoire de la question. Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche* : I Theil (Denkschriften der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien, t. XXXIX, 1878); II Theil (*ibid.* t. XLIII, 1880).

(2) Gardner : *Philosophical Magazine*, 1844. — Guillemin : *Production de la chlorophylle et direction des tiges*, etc. (Ann. des sc. nat. 4<sup>e</sup> Série, t. VII, p. 161, 1857). — Sachs : *Wirkungen des farbigen Lichts auf Pflanzen* (Botanische Zeitung, 1865). — Wiesner : *loc. cit.*, I Theil, 1878.

ordinairement égale à deux fois la longueur de la bande lumineuse, avec un prisme de quartz.

Dans la région la plus réfrangible du spectre, l'influence de la radiation sur la croissance, traduite ici par la flexion de la tige, suit donc sensiblement la même marche que son influence sur les sels d'argent et présente son maximum au même endroit. Seulement, elle se prolonge plus loin, et il existe, à l'extrémité du spectre, un groupe de rayons assez réfrangibles pour n'agir plus ni sur les sels d'argent, ni sur les substances fluorescentes et qui, pourtant, influencent encore la croissance des plantes. C'est même par cet effet, et seulement par cet effet, qu'ils deviennent accessibles à l'observation ; on les a appelés quelquefois *rayons végétaux*.

Mais ce n'est pas tout. Si du jaune, où l'action est nulle, on se dirige vers l'extrémité la moins réfrangible du spectre, une nouvelle flexion commence dans l'orangé, va croissant dans le rouge et dans l'infrarouge jusqu'à un certain maximum, puis décroît et devient nulle, laissant les radiations calorifiques les plus lentes et les moins réfrangibles en dehors de toute action. Ce second maximum de flexion est beaucoup moins élevé que l'autre ; il coïncide sensiblement avec le maximum thermique et change aussi de position avec la nature du prisme. Avec un prisme de sel gemme, il est situé dans la région obscure à une distance du rouge égale à celle qui sépare le rouge du jaune ; avec un prisme de verre, il est ramené dans le rouge. La présence abondante de vapeurs d'eau dans l'air qui, en augmentant l'absorption des rayons thermiques, déplace vers le jaune le maximum de chaleur, déplace de la même manière ce second maximum de flexion et peut même l'annuler.

Les radiations de la moitié la moins réfrangible du spectre provoquent donc aussi l'actinotropisme, mais beaucoup moins fortement que celles de la moitié la plus réfrangible. Tel est du moins le résultat obtenu avec les plantes qui se montrent le plus sensibles à la radiation, comme la Vesce cultivée (*Vicia sativa*), par exemple.

Si, sur les divers rayons du spectre pris comme abscisses, on élève des ordonnées inversement proportion-

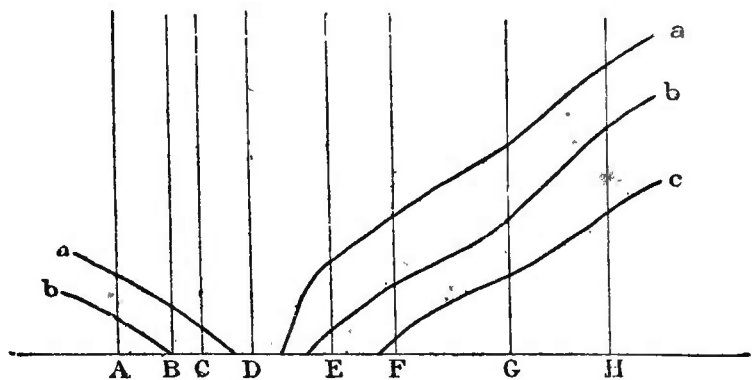


Fig. 46. — Courbes montrant comment varie dans le spectre l'action fléchissante de la radiation ; *aa* pour la Vesce, *bb* pour le Passerage, *c* pour le Saule. (D'après Wiesner.)

nelles au temps nécessaire pour que la tige d'une pareille plante commence à s'y infléchir, on obtient une courbe que les rayons jaunés de chaque côté de la raie D séparent en deux branches (courbe *aa*, fig. 46).

A mesure que l'on s'adresse à des plantes de moins en moins sensibles, on voit d'abord l'orangé perdre toute action fléchissante, comme dans le Pois cultivé (*Pisum sativum*) ; puis le rouge et en même temps le vert cessent d'agir, comme on le voit pour le Passerage cultivé (*Lepidium sativum*)

(courbe *bb*, fig. 46) et pour le Lin commun (*Linum usitatissimum*). où tous les rayons compris entre les raies B et C se montrent inactifs, et où les deux branches de la courbe s'écartent de plus en plus. Enfin l'infrarouge et en même temps le bleu vert deviennent sans effet, ce qui a lieu par exemple pour les jeunes pousses étiolées du Saule blanc (*Salix alba*). Le second maximum n'existe plus alors et toute la région la moins réfrangible du spectre, jusqu'à la raie F, est sans action phototropique; la courbe n'a plus qu'une seule branche (courbe *c*, fig. 46).

On remarquera que, dans leur marche générale, ces résultats sont conformes à ceux que l'on obtient avec la même plante, la Vesce cultivée par exemple, quand on mesure les retards de croissance provoqués chez elle par des irradiations équilatérales de diverse réfrangibilité. Il y a pourtant une différence. Les rayons jaunes, on l'a vu, ont une action retardatrice, faible, il est vrai, mais très sensible. On ne leur a pas trouvé jusqu'ici d'action fléchissante. Toutefois, en voyant les rayons orangés, verts, rouges se montrer successivement sans action à mesure qu'on s'adresse à des plantes de moins en moins sensibles, on est autorisé à croire que, sur des plantes plus sensibles encore que la Vesce cultivée, on réussirait à manifester aussi dans les rayons jaunes une action actinotropique. La brèche disparaîtrait alors dans la courbe *aa*, figure 46, qui deviendrait continue comme celle de la figure 45. Toujours est-il que, sur une plante donnée, la méthode indirecte de l'actinotropisme se montre moins sensible que la méthode directe des retards de croissance. Il suffit, pour s'en assurer, de comparer les courbes figure 45 et *aa*, figure 46, qui s'appliquent toutes deux à la Vesce cultivée (*Vicia sativa*).

Sur les plantes ou parties de plante dont l'actinotropisme est négatif dans les conditions d'intensité où l'on opère, la flexion en sens inverse de la source est influencée par les rayons de diverse réfrangibilité absolument de la même manière que l'actinotropisme positif. On s'en assure facilement avec les racines de Moutarde blanche (*Sinapis alba*) et d'Hartwégie chevelue (*Hartwegia comosa*), par exemple, soumises à une radiation de moyenne intensité.

En résumé, l'action fléchissante de la radiation, l'actinotropisme, et en général l'action retardatrice de la radiation sur la croissance, l'actinau-xisme, se montre une fonction assez compliquée de la réfrangibilité ou de la longueur d'onde. Nulle pour les très grandes longueurs d'onde, pour les vibrations qui se propagent dans la chambre obscure, par exemple, l'action va d'abord croissant à mesure que la longueur d'onde décroît, passe par un maximum quelque part à la limite du rouge, décroît ensuite, passe par un minimum dans le jaune moyen, croît de nouveau plus rapidement que la première fois, atteint un maximum beaucoup plus élevé quelque part à la limite du violet, décroît de nouveau et enfin redevient nulle.

**Influence de l'intensité des radiations sur l'actinotropisme (1).** — Pour étudier l'influence de l'intensité de la radiation latérale sur l'actinotropisme, on applique la méthode générale indiquée au § 8, page 91. La plante, développée à l'obscurité, est soumise dans la chambre obscure à la radiation

(1) Wiesner : *loc. cit.*, I Theil, p. 143, 1878.

latérale d'une source artificielle constante, d'une flamme de gaz valant six bougies, par exemple. On la place successivement à diverses distances de cette source et l'on mesure chaque fois l'effet produit. Si l'on prend pour unité l'intensité de la radiation à un mètre de cette source, l'intensité à une distance quelconque est donnée chaque fois en divisant l'unité par le carré de cette distance.

Quant à l'effet produit, il se mesure de deux manières : 1° par l'inverse du temps nécessaire à la première manifestation de la flexion ; 2° par la valeur définitive de l'angle que fait l'organe avec la verticale, valeur qui est obtenue après quatre heures d'exposition avec une plante très sensible, comme la Vesce cultivée.

Voici, par exemple, les résultats d'une expérience faite avec la Vesce cultivée (*Vicia sativa*) :

| Distances              | Intensités        | Temps de flexion       | Angles de flexion  |
|------------------------|-------------------|------------------------|--------------------|
| 0 <sup>m</sup> ,1..... | 100 .....         | 3h0 <sup>m</sup> ..... | 30°                |
| 0 ,2.....              | 25 .....          | 2 15 .....             | 40°                |
| 0 ,5.....              | 4 .....           | 1 55 .....             | 44°                |
| 1 ,0.....              | 1 .....           | 1 30 .....             | 55°                |
| 1 ,5.....              | <b>0,44</b> ..... | <b>1,10</b> .....      | <b>90°</b> Maximum |
| 2 ,0.....              | 0,25 .....        | 1 50 .....             | 60°                |
| 2 ,5.....              | 0,16 .....        | 2 40 .....             | 50°                |
| 3 ,0.....              | 0,11 .....        | 2 40 .....             | 45°                |

Comme on le voit déjà par cette expérience, à mesure que l'intensité diminue, l'effet actinotropique augmente, d'abord lentement, puis de plus en plus vite, passe par un maximum, puis décroît très rapidement. En soumettant la plante à des intensités plus fortes et à des intensités plus faibles que les précédentes, on parvient, d'un côté comme de l'autre, à une limite où tout effet actinotropique disparaît. Avec les intensités comme abscisses et les angles définitifs comme ordonnées, on peut construire une courbe qui donne la marche de l'actinotropisme en fonction de l'intensité; elle ressemble à la courbe des températures (fig. 42, p. 93).

Ainsi donc la flexion ne commence qu'à partir d'une certaine intensité faible; elle croît ensuite avec l'intensité, pour acquérir son maximum à une certaine intensité moyenne, à partir de laquelle elle décroît à mesure que l'intensité augmente, jusqu'à devenir nulle pour une certaine intensité forte.

Suivant les plantes, les deux limites inférieure et supérieure entre lesquelles s'étendent toutes les intensités efficaces, ainsi que l'intensité optima, en d'autres termes la largeur et la hauteur de la courbe, ont des valeurs notablement différentes. On en jugera par les nombres suivants :

|   | Limite inférieure. | Optimum.        | Limite supérieure. |
|---|--------------------|-----------------|--------------------|
| Vesce cultivée ( <i>Vicia sativa</i> )... au-dessous de | 0,008 .....        | 0,44 .....      | 204                |
| Passerage cultivé ( <i>Lepidium sativum</i> ).....      | 0,008 .....        | 0,25 .....      | 816                |
| Pois cultivé ( <i>Pisum sativum</i> ).....              | 0,008 .....        | 0,11 .....      | 210                |
| Fève vulgaire ( <i>Faba vulgaris</i> ).....             | 0,012 .....        | 0,16 .....      | 123                |
| Haricot multiflore ( <i>Phaseolus multiflorus</i> )...  | 0,008 .....        | 0,11 .....      | 123                |
| Hélianthe annuel ( <i>Helianthus annuus</i> ).....      | 0,027 .....        | 0,16 .....      | 330                |
| Saule blanc ( <i>Salix alba</i> ) (rameau).....         | 1,560 .....        | 6,25 au delà de | 400                |

Il s'agit, dans tous les cas précédents, de l'actinotropisme positif. L'actinotropisme négatif est soumis à la même loi ; pour lui aussi, il y a deux limites d'intensité et, quelque part entre les deux, un optimum. Ainsi, pour la tige hypocotylée du Gui (*Viscum album*), la limite inférieure des intensités actives est 22; elle est un peu au-dessus de 1 pour les racines de Moutarde (*Sinapis alba*) et d'Hartwégie (*Hartwegia comosa*).

C'est toujours à cet optimum d'intensité qu'il faudra exposer une plante pour étudier son actinotropisme dans toute son énergie. Si l'on veut comparer diverses plantes sous le rapport de leur énergie actinotropique, il faudra les placer chacune à son optimum; c'est seulement alors qu'elles seront comparables.

On voit que l'influence de l'intensité sur l'actinotropisme suit la même marche que sur le retard de croissance dans le cas d'irradiation équilatérale. Dès lors, il est permis d'appliquer à l'actinauxisme en général tous les résultats des mesures actinotropiques, beaucoup plus nombreuses et plus précises jusqu'à présent que les mesures directes des retards de croissance.

**Emploi des plantes comme photomètres différentiels.** — Il résulte de ce qui précède qu'à l'aide de plantes très sensibles à la radiation, il est possible de comparer les intensités de deux sources semblables, ayant même spectre, avec plus d'exactitude qu'avec les meilleurs photomètres.

Prenons deux sources de même nature, supposées parfaitement égales et vérifiées telles avec le photomètre Bunsen. Exactement au milieu de la distance qui les sépare, plaçons une tige très sensible, développée à l'obscurité, une tige de Vesce cultivée, par exemple. Elle devrait rester verticale. Au contraire, nous la voyons s'incliner peu à peu vers l'une des flammes. Les deux sources n'étaient donc pas égales, et le sens de la flexion indique la plus active. En cherchant le point où l'action actinotropique est nulle, on aura, par le rapport inverse des carrés des distances, le rapport réel des deux intensités. En général, il faut déplacer la tige d'un côté ou de l'autre de 4 à 6 millim. pour en obtenir la verticalité; ce qui donne l'erreur moyenne du photomètre Bunsen.

**Influence de la nature spécifique de la plante sur l'actinotropisme.** — Des plantes différentes, soumises à une radiation latérale de même nature et de même intensité, prennent au bout du même temps dans le même membre des courbures différentes. Cela tient d'abord à ce que l'intensité commune à laquelle elles sont exposées se trouve pour chacune d'elles différemment éloignée de l'optimum actinotropique qui lui est propre. Pour faire disparaître cette première cause d'inégalité et ramener les plantes à être vraiment comparables, il faut exposer chacune d'elles à son optimum particulier.

Cela fait, on observe encore dans les courbures une différence, qui dépend cette fois uniquement de la différence de nature spécifique des plantes considérées. Il en est où l'effet est très prompt et la courbure définitive très intense, comme la tige de la Vesce, d'autres où l'action est très lente et la flexion définitive très faible, comme la tige du Saule, d'autres enfin où

(1) Wiesner : *loc. cit.*, I Th., p. 183.

aucune flexion n'a lieu et qui se montrent totalement dépourvues d'actinotropisme, comme la tige de la Cuscuta. L'énergie actinotropique d'un membre est donc très variable d'une plante à l'autre, et la différence peut être très grande, même entre plantes très voisines. Ainsi, par exemple, il faut pour commencer à courber la tige: 1<sup>h</sup> 10<sup>m</sup> pour la Vesce, 4 heures pour le Pois, 19<sup>h</sup> 30<sup>m</sup> pour la Fève. Le tube sporangifère est fortement actinotropique dans les Mucors, les Piloboles, etc.; il ne l'est pas du tout dans les Rhizopes, les Mortiérelles, etc. L'énergie actinotropique d'un membre déterminé, qui est une des constantes spécifiques de la plante et qui mesure dans ce membre la sensibilité de la plante à la radiation, devra donc toujours être déterminée directement, jamais par analogie.

La grandeur et souvent même le sens de l'actinotropisme varient d'ailleurs d'un membre à l'autre dans un corps différencié. Ainsi, par exemple, un jeune plant de Vesce ou de Moutarde, irradié de côté et également dans toute sa longueur, se montre doué dans sa tige d'un fort actinotropisme positif, dans sa racine d'un faible actinotropisme négatif.

Ici encore, dans tous les points qui sont connus de part et d'autre, nous constatons une entière conformité entre les observations actinotropiques et la mesure directe des retards de croissance. Il est donc permis d'appliquer en général à l'actinauxisme spécifique tous les résultats, jusqu'ici beaucoup plus nombreux et plus précis, obtenus par l'étude de l'actinotropisme spécifique.

**Utilité de l'actinotropisme pour la plante.** — Quand une plante verticale est exposée à une radiation latérale, son actinotropisme a pour résultat d'amener son corps dans la direction du rayon incident; après quoi, la croissance continue en ligne droite. Or, c'est justement dans cette direction que le corps reçoit le moins possible la radiation incidente, et qu'il se trouve, par conséquent, le moins possible retardé par elle dans sa croissance. Il y a donc là une régulation de la radiation par la radiation, une régulation automatique, toute à l'avantage de la croissance de la plante.

**Comment on égalise l'action d'une radiation inéquilatérale.** — Il est très facile de soumettre une plante en voie de croissance, même très actinotropique, à l'action d'une radiation unilatérale, même à l'optimum d'intensité, en empêchant toute flexion de se produire. Il suffit de poser la plante dans son vase de culture sur un plateau horizontal qui tourne lentement autour d'un axe vertical au moyen d'un mouvement d'horlogerie. Pendant la durée d'une rotation, l'action unilatérale de la source s'exerce successivement sur tous les côtés du corps et par conséquent s'égalise. Aucune flexion ne peut donc se produire, et la croissance du corps est simplement retardée comme s'il était irradié également de tous les côtés à la fois.

Dans toutes les mesures des retards de croissance, où l'on a toujours affaire, que la lumière employée soit artificielle ou naturelle, à une irradiation inéquilatérale et où il est nécessaire, cependant, d'interdire les flexions, il est indispensable de disposer toujours la plante en expérience sur l'appareil à rotation horizontale.

**L'action de la radiation sur la croissance est un phénomène progressif**

**Induction actinomécanique (1).** — La radiation ne produit pas son effet aussitôt qu'elle tombe sur la plante en voie de croissance. Cet effet met un certain temps à se manifester, grandit peu à peu, atteint un maximum, puis diminue progressivement jusqu'à s'annuler. Ainsi, dans la Vesce cultivée, dont la tige compte parmi les plus sensibles, c'est seulement après une heure dix minutes d'exposition à l'optimum d'intensité que le retard de croissance, accusé par la flexion actinotropique, commence à s'apercevoir.

Par contre, si l'on supprime ou si l'on égalise tout à coup la radiation active, l'effet mécanique produit par elle continue d'abord à se développer comme si elle était présente et inégale; ce n'est que petit à petit qu'il s'efface ensuite et disparaît. Exposons une tige de Fritillaire impériale (*Fritillaria imperialis*), par exemple, à une radiation unilatérale jusqu'à ce qu'elle commence à s'infléchir vers la source; puis, disposons-la sur le disque horizontal tournant, pour égaliser la radiation et supprimer toute action fléchissante ultérieure. La flexion actinotropique continue de s'y développer dans la direction où elle a commencé (2). Exposée à la radiation d'une flamme de gaz à l'optimum d'intensité, une tige de Haricot multiflore (*Phaseolus multiflorus*) ne présente encore aucune courbure après une heure, une tige de Fève vulgaire (*Faba vulgaris*) après trois heures. Recouvrons alors le végétal d'un récipient obscur. Deux heures après, chez l'une et l'autre plante, la tige a pris une forte courbure vers la source. Il en est de même pour un grand nombre d'autres végétaux; le fait est général.

Après une heure d'irradiation unilatérale et avant toute trace de flexion, retournons la tige du Haricot de 180°, de manière à faire agir la source en sens inverse. Une heure et demie après ce retournement, nous verrons la flexion actinotropique se manifester en sens opposé de la source, se développer et prendre en définitive la même valeur que celle d'une plante témoin placée à l'obscurité au moment où l'autre est retournée. Ainsi, l'action actuelle de la radiation n'exerce aucune influence sur l'effet de la radiation antérieure, qui se développe comme si elle n'existait pas. Il est, dès lors, probable que lorsque la plante demeure exposée à la radiation pendant longtemps, et toujours dans le même sens, l'action actuelle ne s'ajoute pas à l'action ancienne. Et en effet, une troisième plante, laissée en place pendant qu'on retourne la première et qu'on obscurcit la seconde, ne prend pas, au bout du même temps, une courbure plus grande que les deux autres.

On voit donc que les choses se passent pour la radiation comme pour la pesanteur. Si l'on appelle phénomènes *induits* tous ceux qui suivent cette marche progressive et qui présentent un effet ultérieur, on dira que l'actinonauisme, et notamment l'actinotropisme positif qui n'en est qu'un cas particulier, est un phénomène d'*induction actinomécanique*.

**Actinotropisme induit par une irradiation intermittente (3).** — Puisque, dans une radiation continue, une fois que l'actinotropisme est induit, toute radiation nouvelle n'agit pas plus que l'obscurité, on doit se poser la question

(1) Wiesner : *loc. cit.*, I Th., p. 201.

(2) Müller : *Flora*, 1876, p. 68.

(3) Wiesner et Stöhr : *loc. cit.*, II Th., p. 23, 1880.



suivante : quelle est la plus petite quantité de radiation nécessaire pour provoquer une flexion déterminée? Pour y répondre, il faut soumettre la plante à une irradiation intermittente à l'optimum d'intensité, en diminuant les temps d'éclairement et augmentant les temps d'obscurité, jusqu'à ce que les choses se passent pour cette plante dans cette lumière intermittente comme pour une plante témoin dans la lumière continue.

Dans la radiation continue, il faut vingt-cinq minutes d'exposition pour que la tige du Passerage cultivé se courbe ensuite à l'obscurité. Pour la Vesce cultivée, le temps d'induction dans la lumière continue est de trente-cinq minutes. Pour produire sur ces deux plantes le même effet, dans le même temps, avec une radiation intermittente, il suffit que les illuminations durent une seconde et les éclipses deux secondes. L'impulsion donnée pendant une seconde se continue pendant les deux secondes suivantes avec la même force, que la plante soit à la lumière ou à l'obscurité. Pour induire l'actinotropisme dans le Passerage et la Vesce, il suffit donc que la radiation intermittente agisse pendant le tiers du temps nécessaire à la radiation continue : huit minutes vingt secondes pour le Passerage, onze minutes quarante secondes pour la Vesce. En d'autres termes, quand la radiation est continue, les deux tiers de son temps d'action sont inutiles.

L'étude expérimentale de ce mode d'action de la radiation sur la croissance, qui la caractérise comme une fonction du temps, c'est-à-dire comme un phénomène d'induction, n'a été faite jusqu'ici que par la méthode des courbures actinotropiques. Il est nécessaire que l'on étudie aussi à ce point de vue le retard de croissance, en l'induisant soit par une radiation continue, soit par une radiation intermittente.

**Action simultanée de la pesanteur et de la radiation sur la croissance.**

**Combinaison du géotropisme et de l'actinotropisme (1).** — La radiation et la pesanteur modifient toutes deux la croissance, et par conséquent, si leur action est inéquilatérale, elles provoquent toutes deux des courbures dans les diverses régions du corps. Comment, lorsqu'elles agissent ensemble comme c'est le cas dans les conditions naturelles, ces deux causes combinent-elles leurs effets?

Le plus souvent elles s'exercent en sens inverse sur la même partie du corps, qui est à la fois négativement géotropique et positivement actinotropique, comme la plupart des tiges, ou au contraire positivement géotropique et négativement actinotropique, comme la plupart des racines. Elles agissent d'ailleurs chacune avec son énergie propre et cette énergie est souvent très différente. Prenons quelques exemples.

Irradiée horizontalement à l'optimum d'intensité, une plantule de Fève incline sa tige d'abord verticale à 45° vers l'horizon ; elle la relève si on la rapproche ou si on l'éloigne de la source. Ici le géotropisme négatif et l'actinotropisme positif ont une énergie sensiblement égale ; ils combinent leurs effets et c'est suivant la résultante que la tige se dirige.

Il en est tout autrement dans la Vesce. Sa tige se place horizontalement, dans la direction même de la source, et cela, non seulement à l'optimum

(1) Wiesner : *loc. cit.*, I Th., p. 201.

d'intensité, mais encore aux deux limites extrêmes. Le géotropisme très faible paraît avoir été complètement vaincu par l'actinotropisme très énergique. On arrive au même résultat par une autre méthode, qui permet en même temps de manifester l'existence de ce faible géotropisme. On expose simultanément à une radiation horizontale une tige de Vesce ou de Passerage, verticale et immobile, soumise à la pesanteur, et une autre tige de la même plante tournant lentement dans un plan vertical disposé perpendiculairement aux rayons incidents et soustraite ainsi, comme on sait, dans une direction quelconque à toute flexion géotropique. A l'optimum d'intensité et dans de larges limites en deçà et au delà, il n'y a aucune différence ni dans la rapidité, ni dans la quantité de flexion de ces deux tiges. Le géotropisme est donc encore complètement annulé par l'actinotropisme. Mais si l'on se rapproche des deux limites, on voit la flexion actinotropique être notablement retardée et amoindrie dans la tige immobile, que son obliquité soumet à l'action fléchissante de la pesanteur. A ce moment, le géotropisme fait sentir son action et la combine à celle de l'actinotropisme affaibli.

L'Hélianthe annuel se comporte en sens inverse de la Vesce et du Passerage. Ici c'est le géotropisme qui est très fort, l'actinotropisme qui est très faible. Il en est de même, comme on le verra plus tard, dans les plantes volubiles.

On obtient le même résultat avec un membre doué à la fois d'actinotropisme négatif et de géotropisme positif, avec une racine de Moutarde ou de Passerage, par exemple. Dans la plante qui tourne vis-à-vis de la source dans un plan vertical, la flexion de la racine est plus forte que dans la plante immobile. A une distance de la flamme où celle-ci ne s'infléchit plus, la première se courbe encore énergiquement.

Il résulte de ce qui précède que, pour mettre en évidence un actinotropisme faible dans un membre fortement géotropique, ou un géotropisme faible dans un membre fortement actinotropique, il faudra annuler ou égaliser la force prédominante antagoniste. On élimine, comme on sait, l'actinotropisme seul en mettant la plante à l'obscurité; on l'égalise seul en la faisant tourner vis-à-vis de la source autour d'un axe vertical. On égalise, comme on sait, le géotropisme seul en faisant tourner le corps autour d'un axe horizontal disposé dans la direction des rayons incidents. De là le fréquent emploi des appareils à rotation dans ce genre de recherches.

**Comment on égalise sur une plante à la fois l'action de la pesanteur et celle de la radiation. Clinostat.** — Il est nécessaire, dans certaines circonstances, d'égaliser sur la plante à la fois l'action de la radiation et celle de la pesanteur, de manière à empêcher de se produire en même temps les courbures actinotropique et géotropique. On pourra de la sorte rechercher, par exemple, s'il n'existe pas d'autres causes modificatrices de la croissance, capables de produire des flexions quand elles agissent d'un seul côté, causes qui, dans les circonstances naturelles, se trouvent en général masquées par l'influence prépondérante de la pesanteur et de la radiation.

Rien n'est plus facile. Si la plante ne souffre pas de la privation de lumière, il suffit de la faire tourner lentement dans la chambre obscure autour d'un axe horizontal. Si la plante a besoin de lumière pour se maintenir en bon état,

il faudra disposer l'appareil à rotation verticale de manière que la source lumineuse soit située dans le plan de rotation. Devant une fenêtre, par exemple, l'axe horizontal de rotation sera dirigé parallèlement à la fenêtre. Il est clair que dans un tour complet, qui dure, par exemple, vingt minutes, la pesanteur et la radiation s'exercent alors successivement et également sur tous les côtés du corps et égalisent leur action inductive de manière à ne produire aucune flexion. Un appareil ainsi disposé, où les flexions géotropiques et actinotropiques sont empêchées à la fois, s'appelle un *clinostat* (1).

En l'absence de toute autre cause fléchissante, une plante placée dans le clinostat continue de croître dans la direction même où on l'a tout d'abord disposée.

**Induction successive géotropique et actinotropique** (2). — Puisque l'effet de la radiation actuelle, ni ne s'ajoute à l'effet induit par la radiation antérieure s'il est de même sens, ni ne s'en retranche s'il est de sens contraire, il est probable qu'il en sera de même si l'on fait agir la pesanteur sur une plante en cours d'induction actinotropique, ou la radiation sur une plante en cours d'induction géotropique. L'expérience a montré qu'il en est bien ainsi, même quand la plante, préalablement induite par une force, est soumise à l'action de l'autre force dans les conditions où celle-ci possède toute sa puissance. La force actuelle agit sur la croissance de manière à engendrer plus tard un effet, qui se traduira, à son tour, quand l'effet de la cause ancienne se sera entièrement développé. Ainsi les impulsions successives et isolées de la radiation, de la pesanteur, puis de nouveau de la radiation, etc., se manifestent toujours indépendamment sans s'ajouter, ni se retrancher.

Prenons un exemple. On place horizontalement pendant une demi-heure une tige d'Hélianthe annuel, plante très géotropique et peu actinotropique. Puis, avant toute flexion géotropique, on la redresse et on l'expose du côté de la face inférieure à une radiation latérale d'intensité optimum. Sous l'influence ancienne de la pesanteur, la tige s'infléchit d'abord énergiquement en sens contraire de la source, comme si celle-ci n'existait pas. Plus tard seulement, elle se redresse, puis enfin se penche vers la source, lorsque l'effet produit par la pesanteur se trouve complètement épuisé.

**Isotropie et anisotropie. Orthotropie et plagiotropie.** (3) — Il existe des végétaux chez qui toutes les parties du corps obéissent de la même manière à l'action dirigeante de la pesanteur et de la radiation : on les dit *isotropes* ; telles sont les Bactériacées, Oscillariées, Ulvacées, etc. Chez le plus grand nombre, au contraire, les diverses parties du corps obéissent différemment à ces forces et, sous leur influence, prennent dans l'espace des directions différentes : on les dit *anisotropes* ; telles sont les plantes vasculaires, dont la racine principale se dirige en bas, la tige principale en haut, les feuilles horizontalement. Mais l'anisotropie peut aussi se manifester sans différen-

(1) Sachs : *Ueber Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen während des Wachstums* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. II, p. 209, 1878).

(2) Wiesner et Ambronn : *loc. cit.* I Th., p. 201 et suiv., 1878.

(3) Sachs : *Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II, p. 126, 1879).

ciation. Ainsi les diverses ramifications du thalle homogène et isomorphe d'un Bryopside (*Bryopsis*), Algue à structure continue, ou encore les diverses ramifications d'une tige ou d'une racine d'une plante vasculaire, quoique non différenciées entre elles, prennent des directions différentes sous l'influence de la pesanteur et de la lumière; elles sont anisotropes. De même dans un jeune tube de Vauchérie (*Vaucheria*), avant toute différenciation, les deux moitiés sont anisotropes, puisque sous l'influence de la pesanteur l'une se dirige en bas et l'autre en haut. Les divers lobes du thalle d'un Peltigère (*Peltigera*) sont semblables; pourtant les uns demeurent plans et rampent horizontalement sur le sol, les autres se replient en gouttière et se dressent verticalement pour porter plus tard au sommet l'appareil sporifère; le thalle y est donc anisotrope, bien qu'isomorphe.

Si l'on appelle *orthotropes* les parties du corps qui, dans les circonstances ordinaires, se dressent verticalement, et *plagiotropes* celles qui, dans les mêmes conditions, rampent horizontalement, l'orthotropie et la plagiotropie sont les manifestations extrêmes de l'anisotropie. Dans un corps isomorphe, certaines parties peuvent être orthotropes, d'autres plagiotropes, comme on vient de le voir pour les Peltigères. Dans le corps profondément différencié d'une plante vasculaire, des membres de même nom, isomorphes par conséquent, les diverses branches d'une tige rameuse, par exemple, peuvent être les uns orthotropes et les autres plagiotropes. Inversement deux membres de nom différent, anisomorphes par conséquent, peuvent s'y montrer isotropes, tous deux orthotropes ou tous deux plagiotropes, comme les tiges et les feuilles en offrent maints exemples. Ordinairement, les membres bilatéraux sont plagiotropes et les multilatéraux orthotropes; mais cette règle souffre de nombreuses exceptions. Dans le Lierre (*Hedera*) et la Courge (*Cucurbita*), par exemple, les tiges sont plagiotropes, les pétioles des feuilles orthotropes; la feuille des Graminées est orthotrope dans sa gaine, plagiotrope dans son limbe, etc.

En résumé, la notion physiologique d'anisotropie, non seulement est indépendante de la notion morphologique de différenciation, mais elle lui est antérieure et supérieure. Sans tiges, ni racines, ni feuilles, par la seule anisotropie de ses membres isomorphes, une Thallophyte peut donner à son corps les dispositions les plus variées et lui assurer les meilleures conditions d'existence. Avec ses tiges, ses racines et ses feuilles profondément différenciées, sans anisotropie, une Phanérogame ne serait qu'un amas informe et incapable de vivre.

## 2. Action de la radiation sur la plante développée. Actinotactisme.

Non seulement la radiation modifie la croissance, mais elle exerce encore un effet mécanique sur les corps qui ont cessé de croître. Sans doute cet effet se produit quand la radiation est équilatérale, mais il nous échappe alors complètement, parce qu'il ne se traduit par aucun changement de forme ou de position qu'on ait pu observer jusqu'ici. Il ne se manifeste que sous l'influence d'une radiation unilatérale. Des deux méthodes d'investigation

employées pour étudier la croissance, il ne nous reste que la seconde.

Étudions donc l'effet d'une irradiation unilatérale de faible intensité, d'abord sur les corps libres et mobiles, puis sur les corps fixés.

**Effets de la radiation unilatérale sur les corps libres et mobiles.** — Si la plante est libre et mobile, l'influence de la radiation se traduit d'abord par une orientation déterminée de son corps par rapport à la direction du rayon incident, et ensuite par un déplacement du corps soit vers la source, soit en sens contraire.

Considérons d'abord le Clostère monilifère (*Closterium moniliferum*), Algue verte du groupe des Desmidiées, dont le corps est formé de cellules libres, allongées et effilées aux deux bouts (1). La plante étant mise dans l'eau contenue dans une petite cuve de glace, on projette la lumière avec un miroir sur l'une quelconque des faces latérales ou sur la face inférieure de la cuve, en observant chaque fois le résultat sur une cellule déterminée. D'abord la cellule, appuyant une de ses extrémités contre le fond de la cuve, place son axe dans la direction de la lumière incidente; autant de fois on change cette direction, autant de fois la cellule, tournant autour de son extrémité postérieure, se replace, après une ou deux minutes, dans le rayon incident. Si la lumière vient d'en bas, la cellule tournant vers le bas sa pointe libre, vient l'appliquer sur le fond, et, détachant l'autre pointe, la relève en haut, de manière à prendre une direction verticale. Si l'on fait brusquement arriver la lumière dans la même direction, mais en sens opposé, la cellule tourne de 180° autour de sa pointe fixée et replace sa même extrémité libre dans la direction nouvelle de la source.

Ainsi, non seulement il y a une influence directrice, mais encore il y a entre les deux moitiés de la cellule une différence telle que l'une des extrémités est attirée et l'autre repoussée par la lumière. De ces deux moitiés de la cellule, l'une est plus jeune, l'autre plus âgée, et l'on pourrait croire que c'est toujours l'une ou l'autre qui est repoussée ou attirée. Il n'en est rien cependant. Si la direction de la lumière incidente est constante et que l'on examine longtemps la cellule de Clostère, on voit qu'après avoir tourné vers la source son extrémité la plus jeune en fixant l'autre, elle détache à un moment donné sa pointe postérieure et l'élève, tandis qu'elle abaisse la pointe antérieure et la fixe au fond; puis, pirouettant autour de ce point fixe, elle vient placer son extrémité postérieure et libre dans la direction de la source. Après un instant de repos, le même mouvement se reproduit. En un mot, la cellule exécute une série de pirouettes, se succédant à intervalles réguliers, avec une phase de repos de six à huit minutes si la température est de 33, plus longue si la température est plus basse; elle présente donc tour à tour chacune de ses deux moitiés à la lumière. Par ces pirouettes répétées, elle se dirige peu à peu vers la source, en décrivant une ligne brisée. En outre, il y a un glissement du point d'appui dans la même direction. Si l'on éclaire la cuve par-dessous, les pirouettes ont lieu sur place.

(1) Stahl : *Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungerscheinungen im Pflanzenreiche* (Botanische Zeitung; 1880, p. 393).

Il y a donc à la fois orientation longitudinale de la cellule, polarité périodiquement renversée de ses deux moitiés et déplacement vers la source.

D'autres Desmidiées présentent des phénomènes analogues. Les Pleurotènes (*Pleurotænum*) et les Pènes (*Penium*), par exemple, s'orientent de même et se dirigent vers la source lumineuse. Le Pène court (*Penium curtum*) glisse vers la source en tournant constamment vers elle sa moitié jeune (1). La polarité est constante ici, et sans renversement. Les cellules aplaties de la Micrasterie roue (*Micrasterias Rota*) s'orientent de face et se placent perpendiculairement au rayon incident, horizontalement, par exemple, si le rayon vient de bas en haut.

Sur certaines zoospores aussi, qu'elles soient d'ailleurs pourvues de chlorophylle comme celles des Algues (*Ulothrix*, *Ulve*, etc.), ou incolores comme celles des Champignons (*Chytride*, etc.), la radiation exerce un puissant effet mécanique. La zoospore s'oriente toujours de manière à placer son axe dans la direction du rayon incident. Mais elle change de sens périodiquement, tournant son extrémité incolore et ciliée et par conséquent se dirigeant tantôt vers la source, tantôt en sens contraire. Pour une intensité faible, c'est l'orientation et le mouvement vers la source qui l'emportent le plus souvent sur l'orientation et le mouvement contraires; la zoospore, en définitive, se rapproche donc de plus en plus de la source (2).

Les Algues brunes de la famille des Diatomées manifestent, dans les cellules libres qui composent leur corps dissocié, un effet mécanique analogue, mais moins nettement déterminé. Les Navicules (*Navicula*), par exemple, n'affectent aucune orientation fixe par rapport au rayon incident; elles se meuvent aussi tantôt dans une direction, tantôt dans la direction opposée. Néanmoins, après un certain nombre d'oscillations, elles se sont rapprochées de la source. Il n'y a ici ni orientation, ni polarité, mais seulement une attraction générale vers la lumière.

Enfin le corps des Oscillaires (*Oscillaria*), composé d'une suite de cellules empilées, le corps des Myxomycètes, formé d'un symplaste dépourvu de membranes celluloses, sont aussi, par une radiation d'intensité faible, attirés vers la source.

En résumé, on voit que les corps libres et mobiles sont souvent sensibles à l'action d'une radiation unilatérale; mais ils le sont de diverses manières et à divers degrés. Si l'on appelle *actinotactisme* cette propriété qu'ils ont de se diriger et de se déplacer sous l'influence de la radiation, propriété qui devient le *phototactisme* si la radiation est lumineuse, on dira qu'ils sont à divers degrés *actinotactiques* ou *phototactiques*. Et il en existe, comme certaines zoospores, qui ne le sont pas du tout.

**Action de la radiation unilatérale sur la distribution du protoplasme dans les cellules développées des corps fixes.** — Les faits qui précèdent nous portent à rechercher si, dans les corps immobiles, une radiation unilatérale ne

(1) Braun : *Verjüngung in der Natur*, p. 217.

(2) Strasburger : *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen*, Iena, 1878. — Stahl : *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bewegungserscheinungen der Schwärmsporen* (Verhandl. der phys. medic. Gessellschaft in Würzburg, XI, 1878).

déterminerait pas aussi à l'intérieur des cellules, après qu'elles ont fini de croître, des directions et des déplacements du protoplasme; en d'autres termes, si les corps protoplasmiques enfermés dans une membrane rigide ne sont pas aussi à quelque degré phototactiques.

De pareils déplacements ont lieu en effet (1), et il faut en citer ici quelques exemples.

Prenons d'abord un Mésocarpe (*Mesocarpus*), Algue verte de la famille des Conjuguées, formée d'une file de cellules superposées. Cette plante possède dans chaque cellule une lame de protoplasme imprégnée de chlorophylle, qui traverse toute la cellule dans sa longueur et suivant son axe. Si l'on éclaire le filament dans une direction déterminée, perpendiculairement à sa longueur, par une lumière d'intensité faible, cette lame se tourne sur elle-même, de manière à se présenter toujours de face, c'est-à-dire perpendiculairement au rayon incident, quelle que soit la direction de celui-ci. Si l'on vient subitement à retourner de 180° la direction de la source, aucun changement ne se manifeste dans la lame verte, qui reste en place.

Dans les plantes où la chlorophylle est concentrée sur des grains séparés, qu'elles soient d'ailleurs formées d'un tube continu, comme les Vauchéries (*Vaucheria*), ou d'une file de cellules, comme les Conferves (*Conferva*), on voit les chloroleucites se répartir exclusivement sur la face irradiée et sur la face opposée, en abandonnant les faces latérales. Considéré dans son ensemble, l'appareil chlorophyllien prend donc, ici encore, une position de face, comme la plaque verte des Mésocarpes. Et si la radiation incidente change de direction, les deux bandes opposées se déplacent peu à peu, de façon à conserver toujours la même position relative par rapport au rayon incident (2).

Toutes les plantes à structure continue ou formées d'une rangée de cellules sont loin d'avoir la même sensibilité vis-à-vis de la radiation. Les cellules des Nitelles (*Nitella syncarpa*, etc.), par exemple, sont même tout à fait insensibles à l'action de la lumière; irradiés dans diverses directions, les grains de chlorophylle n'y subissent aucun déplacement. Les Nitelles ne sont donc pas phototactiques.

Quand le corps de la plante est formé d'une lame ou d'un massif de cellules, les choses sont un peu plus compliquées, mais se passent au fond de la même manière. Considérons d'abord les feuilles des Mousses (Funaire, *Mnium*, etc.), qui sont formées d'un seul plan de cellules. Dès qu'une radiation totale de moyenne intensité vient à tomber sur ces feuilles perpendiculairement à leur surface, après moins d'une heure dans la Funaire hygrométrique (*Funaria hygrometrica*), on voit les grains de chlorophylle venir se placer sur les faces supérieure et inférieure des cellules, en quittant les faces latérales. Il en est de même dans les corps massifs, composés de plusieurs épaisseurs de cellules, quand la radiation les frappe perpendiculairement à leur surface (Lemna, feuilles d'Élodée, de Callitriche, de Joubarbe, etc.).

Si l'on fait agir la radiation obliquement, les bandes vertes se déplacent, de

(1) D'après les nombreuses observations de MM. Bœhm (1865), Famintzin (1867), Borodin (1868), Prillieux (1870), et surtout de MM. Frank (1871) et Stahl (1880).

(2) Stahl : *loc. cit.* (Botanische Zeitung, 1880, p. 324).

manière à garder toujours leur même position de face par rapport au rayon incident. Enfin si l'on dirige la radiation latéralement, les chloroleucites viennent se placer sur les faces latérales des cellules, en abandonnant tout à fait les faces supérieure et inférieure.

Il résulte de là que, pendant le jour, la radiation solaire frappant presque perpendiculairement les feuilles, les chloroleucites se rassemblent sur les faces supérieure et inférieure des cellules (position diurne). Vers le soir, la radiation devenant oblique, puis horizontale, ils se placent de plus en plus sur les faces latérales, et ils y restent pendant la nuit (position nocturne), pour revenir peu à peu le lendemain matin à leur situation première. Ce que l'on a appelé la position diurne et la position nocturne des chloroleucites, dans les conditions normales de végétation, ne sont donc pas autre chose que des cas particuliers de la règle générale.

Il est certain d'ailleurs que, dans tous ces exemples et dans les autres cas semblables, les chloroleucites sont passivement entraînés par le protoplasme de la cellule, et que leur accumulation sur les deux faces qui reçoivent le plus directement la radiation incidente ne fait que trahir à l'œil la position correspondante prise par le protoplasme lui-même sous l'influence de la radiation.

**Influence de la réfrangibilité des radiations sur les mouvements phototactiques.** — Les divers mouvements phototactiques que nous venons de passer en revue sont attribués exclusivement aux radiations de la moitié la plus réfrangible du spectre, à partir du bleu jusqu'à la limite de l'ultraviolet. La plupart des auteurs qui ont étudié la question se sont bornés, il est vrai, à constater que derrière une dissolution ammoniacale d'oxyde de cuivre l'effet mécanique s'opère aussi bien que dans la radiation totale, tandis que derrière une dissolution de bichromate de potasse il ne se manifeste pas plus que dans la chambre obscure (1).

Mais pourtant, en ce qui concerne les zoospores phototactiques, on s'est assuré récemment, par la méthode spectrale, que les rayons bleus, indigos et violets sont, en effet, seuls actifs et que le maximum a lieu dans l'indigo. Les radiations rouges et infrarouges y sont sans aucune influence (2).

**Influence de l'intensité des radiations actives sur les mouvements phototactiques.** — Dans les divers exemples cités plus haut, en faisant agir la radiation unilatérale sur des cellules complètement développées, nous avons toujours supposé que nous avions affaire à une radiation de faible intensité. Le degré d'intensité où la radiation commence d'agir est d'ailleurs très variable suivant les plantes, et pour une même plante suivant les conditions où elle se trouve. Quoi qu'il en soit, à partir de ce minimum, et tant que l'intensité ne dépasse pas une certaine valeur, les effets sont ceux que nous avons décrits plus haut.

Mais si l'on augmente beaucoup l'intensité de la radiation incidente, si par exemple, au lieu de lumière diffuse, on emploie la lumière solaire directe, on

(1) M. Cohn pour les mouvements des zoospores (1866), M. Borodin pour le déplacement des chloroleucites dans les cellules (1868), M. Baranetzki pour les mouvements du symplaste des Myxomycètes (1876).

(2) Strasburger : *loc. cit.*, p. 43, 1878.



voit se manifester dans le phénomène un changement profond. Reprenons, en effet, un à un les exemples cités plus haut, en les soumettant à cette nouvelle condition d'une lumière très intense (1). Considérons d'abord les corps mobiles. La cellule du Clostère monilifère tourne aussitôt de 90° autour de son extrémité postérieure fixée et se place perpendiculairement au rayon incident. Elle conserve cette nouvelle direction, sans faire désormais aucune pirouette, tant que l'intensité conserve sa haute valeur. En même temps, un lent mouvement de glissement de l'extrémité fixée éloigne peu à peu la plante de la source radiante, jusqu'à ce qu'elle ait atteint la paroi opposée du vase. Même orientation perpendiculaire et même éloignement de la source dans la cellule des Pleurotènes. Les Diatomées, qui ne s'orientent pas plus dans ces nouvelles conditions que dans les anciennes, s'éloignent aussi de la source quand elle dépasse une certaine intensité. Les zoospores sensibles à la radiation conservent leur corps orienté suivant le rayon incident, et subissent encore les renversements périodiques dont on a parlé plus haut; mais la position inverse prédomine alors de beaucoup sur la position directe, et par conséquent elles s'éloignent en définitive de la source radiante. Les Oscillaires vont aussi s'écartant de la source quand la radiation devient très intense. Enfin il suffit déjà de la lumière diffuse du jour, pour que le symplaste des Myxomycètes s'éloigne de la source; la fuite en est plus prompte et plus rapide avec la lumière directe du soleil (2).

Si le corps de la plante est fixé, la différence d'action se manifeste de la même manière. Quand la radiation dépasse une certaine intensité, en effet, la lame de chlorophylle des Mésocarpes, tournant sur elle-même de 90°, présente désormais sa tranche à la source radiante. Les chloroleucites des Vauchéries quittent tous peu à peu les faces antérieure et postérieure du tube, pour venir s'accumuler sur les faces latérales. Quand les cellules sont rangées côte à côte en une lame, comme dans les feuilles des Mousses, ou disposées en organes massifs comme dans les feuilles d'Élodée, de Joubarbe, etc., les chloroleucites se comportent exactement comme dans le tube continu des Vauchéries. Partout, à la position de face déterminée par les rayons de faible intensité, succède la position de profil sous l'influence des rayons de forte intensité. En même temps chaque chloroleucite, qui se présentait de face dans la première position, se met de profil dans la seconde.

En résumé, sur les cellules qui ont achevé leur croissance, une radiation de forte intensité intervertit l'effet d'une radiation de faible intensité. A l'orientation suivant le rayon succède l'orientation perpendiculaire ou opposée, au transport vers la source le transport en sens contraire. Entre ces deux intensités extrêmes, qui déterminent des effets contraires, il y a évidemment quelque part une intensité moyenne qui ne produit aucun effet, une radiation telle que le corps de la plante y demeure absolument insensible, à la fois indifférent à toute orientation et sans tendance à s'éloigner ou à se rapprocher de la source.

(1) Stahl : *loc. cit.* (Bot. Zeitung, p. 297, 1880).

(2) Baranetzki : *Influence de la lumière sur les plasmodes des Myxomycètes* (Mémoires de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg, XIX, p. 321, 1876).

Cette intensité neutre, qui varie beaucoup suivant les plantes, n'a pas été déterminée jusqu'ici.

**Influence exercée sur le phototactisme par la nature spécifique de la plante, ainsi que par la nature et l'âge de la partie de son corps que l'on considère.** — Lié, comme on vient de le voir, à la réfrangibilité et à l'intensité de la radiation incidente, le phototactisme dépend encore, pour sa forme, pour son énergie et pour les limites d'intensité où il s'exerce, de la nature spécifique de la plante considérée.

Pour la forme, puisque nous avons vu que, toutes choses égales d'ailleurs, l'effet de la radiation unilatérale se traduit, suivant les plantes, tantôt à la fois par une orientation et un déplacement total (Clostère, etc.), tantôt par un déplacement total sans orientation (Diatomées, etc.), tantôt par une orientation sans déplacement total (feuilles des Mousses). Pour l'énergie, car il y a suivant les plantes, même entre espèces très voisines, une très grande différence dans la rapidité avec laquelle elles obéissent à l'action de la lumière ; l'Acétabulaire (*Acetabularia*), par exemple, est beaucoup plus sensible que la Vauchérie. Pour les limites d'intensité, car les zoospores du Botryde (*Botrydium*), par exemple, se dirigent vers la source aussi bien en plein soleil qu'à la lumière diffuse ; leur intensité neutre est plus forte que celle de la radiation solaire directe.

Puisque le phototactisme varie beaucoup de forme et de grandeur, on peut s'attendre à trouver des plantes où il ne se manifeste pas du tout. Et en effet il existe des corps mobiles qui ne s'orientent, ni ne se déplacent sous l'influence d'une radiation unilatérale, qui sont, en d'autres termes, pour toutes les intensités de cette radiation, dans cette phase d'indifférence où nous avons vu que les corps mobiles phototactiques se trouvent pour une intensité déterminée. Certaines zoospores sont dans ce cas, celles des Vauchéries (*Vaucheria*), des Codes (*Codium*), des Ectocarpes (*Ectocarpus*), par exemple ; ces zoospores sont aphototactiques. Il existe aussi des plantes immobiles, à l'intérieur desquelles les corps protoplasmiques, avec les chloroleucites qu'ils renferment, ne sont pas influencés dans leur disposition par la radiation incidente : telles sont les Characées, par exemple.

De plus, dans une plante phototactique, la sensibilité change avec l'âge. Ainsi les cellules de Clostère que nous avons vues si sensibles à la radiation pendant leur jeunesse, deviennent très paresseuses ou même tout à fait insensibles plus tard, quand elles ont durci leur membrane et chargé leur corps protoplasmique de matériaux de réserve.

Pour étudier le phototactisme dans toute sa puissance, il faut donc choisir les plantes les plus sensibles et les prendre à l'âge et dans la région de leur corps où leur sensibilité est la plus grande.

**Utilité du phototactisme pour la plante.** — De quelle utilité peut bien être le phototactisme pour la plante qui le possède à un haut degré ? La réponse à cette question paraît facile, au moins dans certains cas.

Admettons, par exemple, qu'une cellule de Clostère, pour vivre le mieux possible, tout au moins pour accomplir le mieux possible l'ensemble des phénomènes physico-chimiques qui dépendent de la radiation et dont dépend à son

tour sa nutrition, ait besoin d'une certaine intensité moyenne. Plaçons-la très loin d'une source intense dont aucun obstacle ne l'empêche de se rapprocher indéfiniment. Elle s'oriente et se déplace d'abord vers la source, comme nous l'avons vu ; à mesure qu'elle s'en rapproche, se trouvant soumise à une intensité de plus en plus grande, elle ralentit peu à peu son mouvement ; enfin elle s'arrête tout à fait, indifférente désormais à toute orientation déterminée, quand elle est parvenue dans la région de l'espace où règne l'intensité moyenne qu'elle préfère. Plaçons-la, au contraire, très près d'une source intense dont aucun obstacle ne l'empêche de s'éloigner indéfiniment. Elle se dirige perpendiculairement au rayon incident et se déplace en sens inverse de la source ; à mesure qu'elle s'en éloigne, se trouvant soumise à une intensité de moins en moins forte, elle ralentit peu à peu son mouvement ; enfin elle s'arrête tout à fait et prend une direction quelconque, quand elle est parvenue dans la zone d'intensité moyenne qu'elle préfère. Plaçons-la directement dans cette zone moyenne, elle y reste sans prendre d'orientation déterminée et sans se déplacer ni dans un sens, ni dans l'autre. Une fois parvenue ou placée dans cette zone neutre, elle paraîtra désormais complètement insensible à la radiation.

Ici et dans tous les cas analogues (zoospores phototactiques, symplastés des Myxomycètes, etc.), l'utilité de l'effet mécanique de la radiation est évidente. Par lui, la plante est amenée ou ramenée sans cesse dans la zone où règne actuellement l'optimum d'intensité pour les phénomènes physico-chimiques qui sont la clef de sa nutrition, zone où lui-même s'annule. Dans les conditions naturelles, l'intensité de la radiation solaire aux divers points du liquide habité par la plante change à tout instant, et avec elle se déplace continuellement cette zone d'indifférence mécanique et d'optimum physico-chimique. Pour s'y maintenir, le corps de la plante doit donc éprouver aussi des mouvements continuels. Tout cela n'est pas autre chose, en résumé, qu'une régulation automatique, c'est-à-dire une régulation de la radiation par elle-même.

Si quelque obstacle infranchissable empêche la plante d'atteindre la zone neutre, elle s'en rapproche du moins autant que possible et vient se presser contre l'obstacle. C'est ainsi que, dans un vase de verre placé en deçà ou au delà de la zone neutre, les Clostères et autres végétaux analogues viennent tous s'accumuler sur la paroi tournée vers la source ou sur la paroi opposée. C'est seulement quand la zone neutre traverse le vase, qu'ils se maintiennent au milieu du liquide, sans se rapprocher ni de l'une ni de l'autre paroi.

Quand la plante est fixée et par conséquent ne peut pas d'elle-même modifier l'intensité de la radiation qui tombe sur elle, le phototactisme lui permet de profiter le plus possible de cette radiation si elle est au-dessous de l'optimum physico-chimique, et de n'en utiliser qu'une partie si elle est au-dessus de cet optimum. Rappelons-nous en effet que, dans ce cas, pour une radiation d'intensité faible, le protoplasme des cellules se dispose de manière à placer de face l'appareil chlorophyllien qu'il renferme ; toute la radiation incidente est alors utilisée pour les phénomènes physico-chimiques dont la chlorophylle est l'agent. Au contraire, pour une radiation de forte intensité, le protoplasme se dispose de manière à placer de profil l'appareil chlorophyllien qu'il renferme ; une petite partie seulement de la radiation incidente est alors reçue

et utilisée par la chlorophylle. Aux intensités intermédiaires correspondent des dispositions intermédiaires. En définitive, l'actinotactisme atteint ici le même but que dans la première catégorie d'exemples. Il s'agit toujours d'une régulation automatique de la radiation.

## § 12

### Action des gaz. Respiration et transpiration.

Le protoplasme de la plante absorbe dans le milieu extérieur certains gaz; en même temps, il émet dans le milieu extérieur certains autres gaz. C'est cette absorption et cette émission de gaz, en un mot l'échange gazeux dont le protoplasme est le siège, qu'il s'agit d'étudier ici.

**Diffusion et osmose des gaz.** — On sait que lorsqu'un gaz est amené en présence d'un espace qui n'en renferme pas, il s'y répand jusqu'à ce qu'il soit uniformément réparti dans l'espace total. Il est indifférent que le nouvel espace soit vide ou occupé par un autre gaz, ou rempli par un liquide capable de dissoudre le gaz en question, pourvu bien entendu que ce gaz ou ce liquide ne puissent agir chimiquement sur lui. Il est indifférent aussi que le gaz soit à l'état libre, ou à l'état de dissolution, ou même à l'état de faible combinaison. Ce mouvement du gaz, de l'espace qu'il occupait dans l'espace nouveau qui lui est offert, jusqu'à complet équilibre, c'est la *diffusion*.

On sait aussi que si, entre l'espace occupé par le gaz et l'espace qu'on lui offre, on tend une membrane solide et perméable, le gaz traverse la membrane; il se diffuse ensuite dans l'espace contigu jusqu'à équilibre. Ce passage du gaz à travers les membranes, c'est l'*osmose*, qui n'est qu'un cas particulier de la diffusion.

En l'absence de membrane séparatrice, la diffusion ne dépend que des propriétés particulières du gaz considéré, s'il est libre et se diffuse dans le vide ou dans un espace occupé par d'autres gaz. Si, dissous dans un liquide, il se diffuse dans un espace libre, ou si, libre, il se diffuse dans un espace occupé par un liquide, la diffusion dépend en outre de la solubilité du gaz dans le liquide qu'il quitte ou dans le liquide où il pénètre. Enfin, si d'un liquide il passe dans un autre liquide, elle dépend à la fois de la nature du gaz et de celle des deux liquides en présence.

S'il y a une membrane séparatrice, le phénomène dépend en outre des qualités particulières de cette membrane, et notamment de sa perméabilité, qui est différente pour les divers gaz.

**Absorption et émission physiques. Équilibre osmotique.** — Différents gaz enveloppent de toutes parts le corps de la plante, soit à l'état libre, comme dans l'atmosphère extérieure ou dans l'air qui se trouve confiné dans les interstices du sol, soit à l'état de dissolution dans l'eau. Ces gaz pénètrent dans la plante à travers les membranes des cellules superficielles, se dissolvent dans le protoplasme et le suc cellulaire, cheminent ensuite de cellule en cellule jusque dans les profondeurs du corps : le tout conformément aux lois physiques de l'osmose et de la diffusion. Si, comme il arrive presque tou-

jours dans la tige et les feuilles aériennes des plantes vasculaires, le corps est percé de stomates communiquant avec un système continu de cavités internes, les gaz pénètrent aussi directement par ces ouvertures et forment dans le corps une atmosphère intérieure en communication directe avec l'air ambiant. Tout aussi bien que celles de la surface, les cellules qui bordent les lacunes aërifères absorbent les gaz, les dissolvent et les transmettent par diffusion à leurs voisines. Si le corps est creusé d'un système continu de cavités internes sans stomates, comme c'est le cas pour les plantes submergées, les gaz, quand ils arrivent en abondance à travers le corps jusqu'aux cellules de bordure de ces cavités, s'échappent de la dissolution et se répandent à l'état gazeux dans le système lacunaire, où ils constituent aussi une atmosphère intérieure, mais qui est confinée.

D'autre part, les gaz renfermés dans le corps de la plante, soit à l'état libre dans les cavités internes, soit à l'état de dissolution ou même de combinaison faible dans le protoplasme et le suc cellulaire, se répandent dans le milieu extérieur en traversant les membranes des cellules superficielles ou en s'échappant directement par l'orifice des stomates, conformément aux mêmes lois physiques d'osmose et de diffusion.

Cette absorption et cette émission toutes physiques ont lieu pour les divers gaz, vis-à-vis d'une même plante, suivant leur nature propre et leurs qualités osmotiques spéciales, et pour les diverses plantes ou parties de plante, vis-à-vis d'un même gaz, suivant leur nature spécifique et notamment suivant la qualité spéciale des membranes et des contenus de leurs cellules constitutives. Elles cessent lorsque l'équilibre diffusif est atteint.

**La consommation règle l'absorption; la production règle l'émission.** — A partir de ce moment, de deux choses l'une. Ou bien le gaz absorbé est sans action chimique dans la plante, il n'est pas consommé par elle. L'équilibre diffusif se conserve alors simplement, et aucune absorption nouvelle de ce gaz n'a lieu dans le milieu extérieur. Ou bien le gaz est fixé quelque part dans la plante, combiné aux substances qu'elle renferme; il disparaît comme tel au point considéré et l'équilibre diffusif est détruit en ce point. Pour le rétablir, de tous les points voisins le gaz afflue aussitôt vers le lieu de consommation, et le mouvement se propage de proche en proche jusqu'à la périphérie du corps ou jusqu'au pourtour des lacunes internes. Le gaz de l'atmosphère extérieure ou de l'atmosphère intérieure se trouve donc aspiré et introduit dans le corps. Cette absorption nouvelle continue tant que dure la consommation interne et son intensité se règle peu à peu sur l'énergie même de cette consommation. Aussi peut-elle en donner la mesure exactement.

De même, si le gaz émis par la plante n'est produit à nouveau dans aucun point de son corps, l'équilibre persiste et aucune émission nouvelle n'a lieu. Si au contraire ce gaz s'y reforme quelque part, l'équilibre est rompu et, pour le rétablir, le gaz se répand de proche en proche du point considéré vers la périphérie et se dégage enfin dans le milieu extérieur. Cette émission nouvelle continue tant que dure la production interne et son intensité donne la mesure de l'intensité de cette production.

Conformément aux lois physiques qui viennent d'être rappelées, deux des

gaz constitutifs de l'atmosphère sont de la sorte, l'un continuellement fixé dans le protoplasme et par conséquent absorbé dans le milieu extérieur, c'est l'oxygène, l'autre continuellement produit par le protoplasme et par conséquent émis dans le milieu extérieur, c'est l'acide carbonique. Cette absorption d'oxygène et cette émission simultanée d'acide carbonique constituent ce qu'on appelle la *respiration* : en agissant ainsi, la plante *respire*. En outre, si la plante est aérienne, le protoplasme émet sans cesse de la vapeur d'eau dans le milieu extérieur : c'est la *transpiration*, la plante *transpire*. L'azote, au contraire, qui forme les  $\frac{4}{5}$  de l'air commun, n'étant ni consommé ni produit dans la plante, se borne à se dissoudre dans le protoplasme, à pénétrer dans les lacunes jusqu'à ce que l'équilibre osmotique et diffusif soit atteint. C'est donc à ces deux fonctions, l'une bilatérale, la respiration, l'autre unilatérale, la transpiration, que se réduit l'action du protoplasme de la plante sur les gaz du milieu ambiant.

Étudions d'abord la respiration.

**Respiration (1).** — La plante absorbe continuellement et par tous les points de son corps l'oxygène du milieu extérieur, qui se fixe en les oxydant sur les divers principes constitutifs du protoplasme ; elle émet continuellement et par tous les points de son corps dans le milieu extérieur de l'acide carbonique produit par la décomposition des matériaux du protoplasme. En un mot, elle respire constamment et dans toute sa substance. La respiration est véritablement le phénomène le plus général de la végétation.

Pour s'en convaincre, il suffit d'introduire dans un flacon bouché ou dans une éprouvette renversée sur le mercure, contenant de l'air ordinaire, une plante ou une partie de plante quelconque, tige, racine, feuille, fleur, fruit, graine, etc., prise à un état quelconque de son développement. Si la partie de plante considérée a de la chlorophylle, il faudra, pour éviter les complications qui résultent, comme on le verra plus loin, de l'absorption de cette radiation par la chlorophylle, la protéger contre la radiation lumineuse ou paralyser par l'éther ou le chloroforme l'action de cette radiation absorbée. Après quelque temps, l'analyse du gaz du flacon ou de l'éprouvette montre qu'une certaine quantité d'oxygène y a disparu et que, par contre, il y a apparu une certaine

(1) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804. — *De l'action des fleurs sur l'air* (Ann. de chimie et de physique, XXI, p. 279, 1822). — *Altération de l'air par la germination* (Ann. des sc. nat., 1<sup>re</sup> série, II, p. 270, 1824). — Garreau : *De la respiration dans la plante* (Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, XV, p. 536, 1851). *Nouvelles recherches sur la respiration* (Ann. des sc. nat. 3<sup>e</sup> série, XVI, p. 271, 1851). — Wolkoff et Mayer : *Beiträge zur Lehre über Athmung der Pflanzen* (Landwirthschaft. Jahrbücher, IV, 1874) et *Recherches sur la respiration des plantes* (Ann. des sc. nat., 5<sup>e</sup> série, I, p. 241, 1875). — A. Mayer : *Die Abhängigkeit der Pflanzenathmung von der Temperatur* (Landwirthschaft. Versuchsstationen, 1876, p. 340). — Pfeffer : *Das Wesen und Bedeutung der Athmung in der Pflanzen* (Landwirthschaftliche Jahrbücher, VIII, 1878). — Wortmann : *Ueber die Beziehungen der Intramolecularen zur normalen Athmung der Pflanzen* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II, p. 500, 1880). — Bonnier et Mangin : *Recherches sur la respiration et la transpiration des Champignons* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XVII, p. 210, 1884). *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (*Ibid.*, XVIII, p. 293, 1884). *Recherches sur la respiration des feuilles à l'obscurité* (*Ibid.*, XIX, p. 217, 1884). *Recherches sur les variations de la respiration avec le développement des plantes* (*Ibid.*, 7<sup>e</sup> série, II, p. 315, 1885). *La fonction respiratoire chez les végétaux* (*Ibid.*, II, p. 365, 1885).

quantité d'acide carbonique, dont l'eau de baryte ou de chaux décèle aussitôt la présence.

La disparition externe de l'oxygène accuse une consommation interne correspondante de ce gaz; l'apparition externe simultanée de l'acide carbonique démontre une production interne correspondante et simultanée de ce gaz. Toutefois, entre la combinaison de l'oxygène à certains éléments du protoplasme et la mise en liberté de l'acide carbonique par certains autres éléments du protoplasme, s'étage toute une longue suite encore inconnue de réactions intermédiaires, et l'on commettrait une erreur grave en admettant que l'oxygène se fixe directement sur une partie du carbone du protoplasme, pour se dégager immédiatement sous forme d'acide carbonique. Entre le commencement et la fin de cette série de réactions, qu'il faut toujours avoir présente à l'esprit pour tâcher d'en démêler les termes successifs, il existe néanmoins une certaine relation fixe. En effet, le rapport du volume de l'acide carbonique émis au volume de l'oxygène absorbé dans le même temps, rapport que pour abrégé on peut écrire  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ , considéré dans la même plante

au même âge et dans le même membre, demeure constant, c'est-à-dire indépendant des conditions extérieures, telles que la température, la radiation, la pression externe de l'oxygène ou de l'acide carbonique, etc. C'est la constance de ce rapport qui fait l'unité du phénomène respiratoire.

Il est souvent égal ou presque égal à l'unité, c'est-à-dire que l'oxygène dégagé à la fin de la réaction dans l'acide carbonique représente exactement ou à peu près l'oxygène libre absorbé au commencement par le protoplasme et que, par conséquent, le résultat définitif est une simple perte de carbone. Si cette perte n'est pas compensée, comme il arrive pour une plante verte maintenue à l'obscurité, elle va s'accumulant et acquiert avec le temps une grande valeur. Dans ces conditions, le Pois cultivé (*Pisum sativum*), par exemple, après 56 jours de végétation à partir de la graine, a perdu 52 pour 100 de son carbone, et le Blé cultivé (*Triticum sativum*), après 50 jours, jusqu'à 61 pour 100.

La respiration est la plus générale des fonctions externes du corps; c'est aussi la plus nécessaire. En effet, si dans l'expérience précédente on attend que la plante ait absorbé la totalité de l'oxygène contenu dans l'atmosphère confinée qui l'entoure, aussitôt les mouvements de son protoplasme s'arrêtent et la croissance prend fin. Sans oxygène, pas de croissance, partant point d'actinotropisme, même avec les plantes les plus sensibles à la radiation, placées à l'optimum d'intensité et de température (1). En même temps, la plante dépérit et meurt, plus ou moins rapidement suivant sa nature propre; elle est, comme on dit, *asphyxiée*. La série des réactions dont son protoplasme est le siège et dont l'acide carbonique est un des produits finaux ne s'en poursuit pas moins et par conséquent de l'acide carbonique continue à se dégager sans interruption; mais il faut distinguer avec soin cette production d'acide carbonique contemporaine de l'asphyxie de celle qui a lieu pendant

(1) Wiesner : *loc. cit.*, I, p. 198, 1878.

la respiration. Les réactions intermédiaires, en effet, du moins certaines d'entre elles, changent tout à coup de nature dès que l'oxygène vient à manquer. Par exemple, toutes les fois que le suc cellulaire contient du glucose, ce qui est très fréquent, il s'y forme aussitôt de l'alcool, qui ne se produit pas dans les circonstances ordinaires. L'acide carbonique dégagé pendant l'asphyxie n'a donc pas, du moins dans sa totalité, la même origine que pendant la respiration normale; il ne paraît par non plus s'y former, toutes choses égales d'ailleurs, dans les mêmes proportions.

Il ne suffit pas que le corps soit en contact avec l'oxygène par l'une de ses parties, par exemple par ses racines ou par ses feuilles s'il s'agit d'une plante vasculaire, pour que l'ensemble puisse respirer. La partie qui reçoit l'oxygène le consomme tout entier pour son compte; l'autre meurt asphyxiée. Chaque région du corps agit donc sur l'oxygène et en exige le contact indépendamment des autres.

**Influence de la température, de la radiation, de l'état hygrométrique de l'air et de la pression partielle de l'oxygène sur l'intensité de la respiration.** — L'intensité de la respiration, mesurée soit par le volume de l'oxygène absorbé dans un temps donné, soit par le volume de l'acide carbonique émis dans le même temps, varie beaucoup avec la température, avec la radiation, avec l'état hygrométrique de l'air.

De tous les phénomènes de la vie végétale, la respiration est celui qui commence à la température la plus basse et qui se poursuit, en augmentant

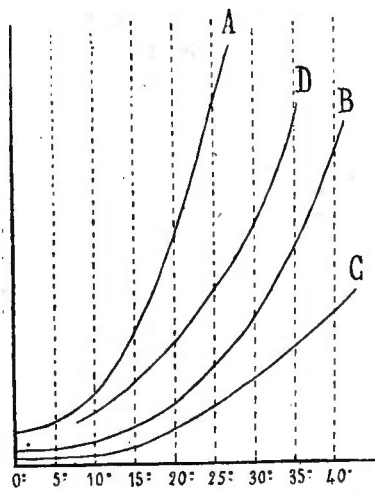


Fig. 47. — Courbes exprimant la marche de l'intensité de la respiration avec la température. A, dans le Lilas vulgaire; B, dans le Fusain du Japon; C, dans le Pin maritime; D dans l'Agaric véluvite (d'après Bonnier et Mangin).

toujours d'intensité, jusqu'à la température la plus élevée (fig. 47). Le Blé cultivé (*Triticum sativum*), par exemple, le Marronnier hippocastan (*Æsculus Hippocastanum*), le Lilas vulgaire (*Syringa vulgaris*), le Fusain du Japon (*Evonymus japonicus*), le Pin maritime (*Pinus maritima*), l'Agaric champêtre (*Agaricus campestris*), la Dédalée du Chêne (*Dædalea quercina*), etc., respirent déjà sensiblement au-dessous de 0°; ils respirent ensuite de plus en plus rapidement, à mesure que la température augmente, jusqu'au delà de 40°, et même, dans la Dédalée du Chêne, jusqu'à 55°. Pourtant, il n'y a pas proportionnalité entre l'intensité de la respiration et la température; la première croît d'abord plus lentement, ensuite plus rapidement que la seconde, de sorte que la courbe qui exprime la marche du phénomène est convexe vers l'axe des abscisses. Cette courbe est une parabole dont l'axe est perpendiculaire à l'axe des abscisses (fig. 47).

L'intensité de la respiration continuant à croître suivant la même loi jusqu'à la limite extrême où la plante est tuée, on voit qu'il n'y a pas d'optimum de température pour ce phénomène. La respiration et la croissance suivent donc, en fonction de la température, une marche essentiellement différente.

L'intensité de la respiration n'est pas la même non plus, toutes choses égales



d'ailleurs, à la lumière et à l'obscurité. La radiation lumineuse totale diminue l'intensité de la respiration, comme elle diminue la vitesse de croissance. Dans les Champignons, comme le Polypore versicolore (*Polyporus versicolor*), l'Agaric champêtre (*Agaricus campestris*), etc., et dans les Phanérogames sans chlorophylle, comme la Néottie (*Neottia nidus-avis*), le Monotrope (*Monotropa hypopitys*), etc., par exemple, la variation est dans le rapport de 3 à 2. La diminution est plus grande dans une lumière diffuse intense que dans une lumière diffuse faible; l'action retardatrice augmente donc d'abord avec l'intensité de la radiation. Diminue-t-elle plus tard, lorsque l'intensité de la radiation arrive à dépasser une certaine limite, où serait placé un optimum? C'est ce qu'on ignore jusqu'à présent. L'action retardatrice change aussi avec la réfrangibilité. Elle est plus forte dans les radiations les moins réfrangibles, rouges et jaunes, plus faible dans les rayons les plus réfrangibles, bleus et violets, nulle dans les rayons intermédiaires, notamment dans les rayons verts. Exposée à la lumière derrière une dissolution de chlorophylle, la plante respire comme à l'obscurité. On voit que le retard de respiration varie, en fonction de la réfrangibilité des radiations, comme le retard de croissance (p. 125, fig. 46).

L'intensité de la respiration augmente avec l'état hygrométrique de l'air ambiant. Pour les Champignons, par exemple (Polypore versicolore, Agaric champêtre, etc.), l'hygromètre variant de 50 à 70 degrés, la respiration produit 2,6 d'acide carbonique en deux heures, tandis qu'elle en produit, toutes choses égales d'ailleurs, 3,4 dans le même temps, si l'hygromètre varie entre 70 et 80 degrés.

Enfin la pression partielle de l'oxygène dans l'atmosphère ambiante influence aussi sur l'intensité de la respiration (1). Devient-elle plus forte ou plus faible que dans l'air ordinaire, c'est-à-dire que  $\frac{1}{5}$  d'atmosphère, aussitôt l'intensité de la respiration est modifiée. Dans l'air comprimé à deux atmosphères, c'est-à-dire contenant 40 pour 100 d'oxygène, la germination de l'Orge vulgaire (*Hordeum vulgare*) et du Passerage cultivé (*Lepidium sativum*), par exemple, est notablement ralentie. Dans l'oxygène pur, ou ce qui revient au même, dans de l'air comprimé à cinq atmosphères, la respiration se fait beaucoup moins bien, et le retard apporté à la germination est très considérable. Les choses reviennent à leur état primitif si l'on raréfie l'oxygène pur au cinquième de la pression atmosphérique, ou si l'on rend à l'air sa pression normale. Dans l'air comprimé à six atmosphères, la Mimose pudique (*Mimosa pudica*), vulgairement Sensitive, périt rapidement; le Ricin commun (*Ricinus communis*) et le Concombre melon (*Cucumis Melo*) ne germent plus. Au-dessus de sept atmosphères, l'Orge et le Passerage à leur tour cessent de germer.

Tels sont du moins les résultats des expériences de longue durée. Si l'on donne à l'expérience une durée plus courte, quelques heures seulement, on obtient des résultats différents. Ainsi en augmentant la pression de l'oxygène jusqu'à deux et six atmosphères, ce qui correspond à dix et trente atmo-

(1) P. Bert : *La pression barométrique*, p. 845, 1878. — Johannsen, *Influence de l'oxygène à haute pression sur la respiration de quelques plantes* (Bull., de la soc. bot. de France XXXII, p. 202, 1885).

sphères de l'air ordinaire, on trouve, pendant les premières phases de l'expérience, un accroissement plus ou moins considérable de l'intensité respiratoire (Maïs, Hélianthe, Pois, etc.).

De même, si l'on raréfie l'air ambiant, la respiration se fait de moins en moins bien, et le végétal souffre de plus en plus. Parfois même, elle cesse de s'opérer et la plante de vivre, quand l'air atteint un certain degré de raréfaction, où cependant il renferme encore une notable proportion d'oxygène. Ainsi une *Sensitive* meurt si l'air est amené à 25<sup>cm</sup> de pression, bien qu'il y ait encore dans cet air près de 7 pour 100 d'oxygène. L'Orge et le Passerage cessent de germer quand l'air est amené à 7<sup>cm</sup> de pression, bien qu'alors il contienne encore 2,5 pour 100 d'oxygène.

On voit donc qu'il y a, pour l'oxygène, trois pressions critiques à distinguer : une limite inférieure au-dessous de laquelle, une limite supérieure au-dessus de laquelle la respiration cesse, et quelque part entre les deux une pression où la respiration s'opère le mieux possible, c'est-à-dire un optimum. Mais, pour aucune plante, ces trois pressions critiques, variables sans doute d'un végétal à l'autre, n'ont encore été déterminées avec précision. En les mesurant, il faudra, comme il a été dit plus haut, tenir grand compte de la durée des expériences.

**Influence de la nature de la plante, de l'âge et de la qualité de ses membres sur l'intensité de la respiration.** — Non seulement l'intensité de la respiration change avec les conditions extérieures, comme on vient de le voir, mais encore elle varie beaucoup avec la nature de la plante, avec son âge et, si le végétal est différencié, avec la qualité et l'état de développement de ses divers membres.

Exposées à l'air dans les mêmes conditions externes, les diverses plantes, prises au même âge et considérées dans les mêmes parties de leur corps si elles sont différenciées, absorbent dans le même temps, à égalité de surface, de volume ou de poids, des quantités d'oxygène et dégagent aussi des quantités d'acide carbonique fort différentes. Ainsi dans les végétaux pourvus de feuilles, ces organes, supposés entièrement développés, absorbent très inégalement l'oxygène. Les feuilles grasses, comme celles de l'Agave américain (*Agave americana*), et celles des herbes de marais, comme le Fluteau plantain (*Alisma Plantago*), sont au bas de l'échelle, n'absorbant en vingt-quatre heures que 0,7 à 0,8 de leur volume d'oxygène. Les feuilles persistantes des arbres toujours verts se tiennent au milieu. Les feuilles caduques des arbres se montrent les plus actives; celles du Prunier (*Prunus*) et du Hêtre (*Fagus*), par exemple, consomment jusqu'à 8 fois leur volume d'oxygène en vingt-quatre heures.

Quand la plante est différenciée, ses divers membres consomment aussi, toutes choses égales d'ailleurs, une proportion d'oxygène très inégale. Une fleur, par exemple, en absorbe plus qu'une racine ou une feuille, et, dans la fleur même, les étamines en prennent plus que les pétales ou les sépales. Ainsi, pendant qu'une fleur de Giroflée (*Cheiranthus Cheiri*) absorbe en vingt-quatre heures 11 fois son volume d'oxygène, et les étamines seules

jusqu'à 18 fois leur volume, les feuilles de la même plante n'en consomment que 4 fois leur volume.

Enfin pour une même partie du corps, la quantité d'oxygène absorbée varie avec l'âge et l'état de développement. C'est dans l'état d'extrême jeunesse et d'active croissance qu'elle augmente rapidement, pour atteindre bientôt sa plus grande énergie; elle décroît ensuite peu à peu à mesure que la croissance se ralentit. Ainsi, un jeune embryon au sortir de la graine, une jeune pousse au sortir du bourgeon, en consomment plus qu'ils ne feront plus tard quand leur développement sera terminé.

Si donc on veut étudier dans toute son intensité la respiration de la plante, il faut choisir les végétaux qui ont le plus grand pouvoir respiratoire. Il faut les prendre au moment et au lieu où ce pouvoir a sa plus grande énergie, c'est-à-dire soit à l'état de première jeunesse et de rapide croissance de la plante entière, par exemple à la germination de la graine chez les Phanérogames, soit plus tard dans l'organe le plus favorable, par exemple, s'il s'agit d'une Phanérogame, dans le bourgeon ou dans la fleur au moment de son épanouissement. Il faut enfin exposer la plante ou la partie de plante étudiée aux conditions les plus favorables de température, de radiation, d'état hygrométrique et de pression des gaz externes.

**Variation du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  avec la nature et l'âge de la plante, ainsi qu'avec la qualité et l'état de développement de ses membres.** — Pour une même plante, dans un même membre au même état de développement, le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  est constant, avons-nous dit, et caractérise la fonction respiratoire dans cette plante, dans cette région et à ce moment. Mais pour des plantes différentes dans le même membre au même état, pour la même plante dans des membres différents, enfin pour la même plante dans le même membre à des états différents de son développement, ce rapport, et par conséquent la nature intime du phénomène respiratoire, subit d'importantes variations. Il faut remarquer pourtant qu'il ne devient jamais supérieur à l'unité; c'est au-dessous de l'unité que s'étagent les diverses valeurs qu'il peut prendre.

Le rapport varie avec la nature de la plante. Dans la plupart des feuilles adultes et des fleurs épanouies des Phanérogames ordinaires, comme le Blé (*Triticum*), le Marronnier (*Æsculus*), le Lilas (*Syringa*), le Lierre (*Hedera*), le Fusain du Japon (*Evonymus japonicus*), etc., il est voisin de l'unité ou égal à l'unité; pourtant, surtout semble-t-il quand les feuilles ou les fleurs sont abondamment pourvues d'huile essentielle, il s'abaisse à 0,8, comme dans le Pin (*Pinus*), l'Eucalypte (*Eucalyptus*), etc., ou même à 0,7, comme dans la Rue (*Ruta*), etc. Chez les Phanérogames adultes sans chlorophylle, il varie de 0,9 (Orobanche, Néottie, etc.), à 0,7 (Monotrope, etc.). Chez les Champignons adultes, il est quelquefois égal à 1, comme dans le Phycomyces brillant (*Phycomyces nitens*), etc.; mais le plus souvent il s'abaisse à 0,75 (Dédalée, etc.), à 0,65 (Polypore versicolore, etc.), et même à 0,55 (Agaric champêtre, etc.); il y a donc chez ces plantes une assez forte fixation définitive d'oxygène pendant la respiration. Cette oxydation est plus marquée encore

chez certaines Algues, où le rapport s'abaisse à 0,5 (Varec, etc.) et même à 0,4 (Nostoc, etc.).

Il varie avec la nature du membre considéré. Pour les rhizomes de Solidage verge-d'or (*Solidago virga-aurea*), par exemple, il est de 0,6, tandis que pour les feuilles de cette plante il s'élève à 0,8 et pour ses fleurs jusqu'à 1. Chez le Nicotiane tabac (*Nicotiana Tabacum*), il est de 0,77 dans les feuilles au moment de la floraison, de 0,87 pour les fleurs, de 0,92 pour les fruits en formation.

Enfin il varie avec l'âge. Il n'est pas le même, par exemple, aux différentes phases de la germination. Il diminue d'abord, pour augmenter ensuite et passe par un minimum vers le milieu de la période germinative. Ce minimum varie d'ailleurs suivant les plantes. Il est par exemple, de 0,6 pour le Blé, de 0,5 pour le Pois, de 0,4 pour le Lupin, de 0,36 pour le Passerage, de 0,30 pour le Lin. D'une manière générale, les valeurs du rapport sont inférieures à l'unité pendant tout le cours de la germination et le volume d'oxygène absorbé peut y être double ou triple du volume d'acide carbonique dégagé pendant le même temps. Il se produit donc, pendant cette période, une assimilation plus ou moins grande d'oxygène, assimilation qui croît d'abord, passe par un maximum qui correspond à la valeur minimum du rapport, puis diminue graduellement.

Plus tard, le rapport continue à varier au cours du développement de la plante. Dans les plantes annuelles, il s'élève peu à peu jusqu'au moment de la floraison, et passe à ce moment par un maximum, pour s'abaisser de nouveau jusqu'à la fin de l'automne. Dans les feuilles du Nicotiane tabac, par exemple, il atteint son maximum 0,8 en juin, puis s'abaisse peu à peu jusqu'à 0,73 en novembre. Dans les plantes vivaces à feuilles caduques, il en est de même. Ainsi pour le Marronnier, le rapport, qui est de 1 en mai, s'abaisse à 0,67 en août. Quand les feuilles sont persistantes, comme dans le Fusain du Japon, le rapport atteint son maximum 0,85 au printemps, aussitôt après l'épanouissement ; il s'abaisse ensuite progressivement jusqu'à 0,76 en décembre ; puis il se relève au printemps suivant et atteint un nouveau maximum, égal à l'unité, en avril, pour décroître de nouveau et revenir à 0,76 à la fin d'octobre.

En somme, on voit que la suite des réactions internes qui relie l'absorption de l'oxygène à l'émission de l'acide carbonique, indépendante des conditions extérieures à un moment donné, varie constamment avec le développement du végétal. Les valeurs du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  étant fréquemment inférieures à l'unité, il en résulte que souvent, et même toujours pour un certain nombre de plantes comme l'If (*Taxus*), le Pin (*Pinus*), le Nicotiane (*Nicotiana*), etc., il y a assimilation d'oxygène par le fait de la respiration.

**Émission de radiations pendant la respiration.** — Les oxydations qui s'opèrent dans le protoplasme pendant la respiration mettent en liberté une certaine quantité de radiations. Le plus souvent ces radiations sont, comme celles des sources ordinaires à basse température, très lentes et très peu réfrangibles, obscures par conséquent, mais chaudes. En respirant, la plante dégage, comme on dit, de la chaleur. Quelquefois cependant la radiation

émise contient des rayons d'une réfrangibilité beaucoup plus grande ; elle affecte alors la rétine et la plante dégage, comme on dit, de la lumière.

C'est dans les membres où l'intensité de la respiration est la plus grande : graines en germination, fleurs en voie d'épanouissement, tiges et feuilles en voie de croissance rapide, que la chaleur dégagée est la plus forte et qu'il est le plus facile de la mesurer (1). On se sert à cet effet de deux thermomètres comparables. Le réservoir de l'un est entouré d'un grand nombre des membres en voie de respiration active qu'il s'agit d'étudier ; celui de l'autre est enveloppé de fragments inertes, de morceaux de papier légèrement humides par exemple, ou mieux encore des mêmes membres tués au préalable. La différence des deux indications donne une mesure de la chaleur dégagée par la plante. On change de place les deux thermomètres, et l'on prend la moyenne des deux différences.

Ainsi, par exemple, avec des graines qui germent, on a obtenu les différences suivantes : Blé (*Triticum*), 10°-12° ; Maïs (*Zea Mays*), 6°-7° ; Trèfle (*Trifolium*), 17° ; Chou (*Brassica*), 20°. Des bulbilles d'Ail (*Allium*), des tubercules de Morelle tubéreuse (*Solanum tuberosum*) en voie de développement ont donné 3°,5.

Au moment de leur épanouissement, les fleurs dégagent aussi beaucoup de chaleur. Avec une seule fleur, on a obtenu : Courge (*Cucurbita*), 0°,8 ; Onoporde (*Onopordon*), 0°,8 ; Nymphéa (*Nymphaea*), 0°,6 ; Anthémide (*Anthemis*) (quelques boutons), 1°,6. Avec des fleurs nombreuses, condensées en inflorescences compactes et protégées contre le rayonnement par une spathe, comme elles sont chez les Aroïdées, on a obtenu des différences bien plus fortes : pour le Gouet (*Arum*), 7° et une autre fois 10°,5 ; pour la Colocase (*Colocasia*), une fois 11° et une autre fois jusqu'à 25° et 30°. Dans l'inflorescence mâle du Dion comestible (*Dioon edule*), le dégagement de chaleur est plus considérable encore.

Enfin, dans les diverses parties du corps végétatif, dans les tiges et les feuilles en voie de croissance normale, on a pu démontrer aussi un faible dégagement de chaleur. Ainsi, avec 20 tiges de Maïs attachées ensemble, on a obtenu une différence de 1°,5 à 2° ; des tiges de Pois, réunies en grand nombre autour du thermomètre, ont donné 5° à 6°.

Quand la plante émet des radiations lumineuses, cette lumière est analogue à celle que le phosphore répand dans l'air en s'oxydant : d'où le nom de *phosphorescence* donné souvent à ce phénomène (2).

On ne l'a observé jusqu'ici que dans certaines Bactéries et chez les Champignons, dans l'appareil sporifère de l'Agaric de l'Olivier (*Agaricus olearius*), par exemple, et de quelques Agarics exotiques, ainsi que dans les cordons rameux, désignés sous le nom de rhizomorphes, qui constituent l'appareil végétatif de l'Agaric de miel (*Agaricus melleus*). La lumière émise est blanche

(1) Senebier : Physiologie végétale, III, p. 315, 1780. — Th. de Saussure : Ann. des sc. nat., XXI, p. 287, 1822. — Gæppert : *Wärmeentwicklung in den lebenden Pflanzen*. Wien, 1832. — Dutrochet : Ann. des sc. nat., 2<sup>e</sup> série, XIII, p. 5 et p. 65, 1840. — Bonnier : *Sur la quantité de chaleur dégagée par les végétaux pendant la germination* (Bull. de la soc. botanique, 14 mai 1880).

(2) Tulasne : Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, IX, p. 338, 1848. — Fabre : Ann. des sc. nat., 4<sup>e</sup> série, IV, p. 179, 1855.

et contient par conséquent des radiations appartenant aux diverses régions du spectre. Sa production est corrélative d'une respiration intense; aussi cesse-t-elle dans l'azote, l'hydrogène et l'acide carbonique, et diminue-t-elle dans l'oxygène pur. On sait d'ailleurs que le phosphore ne luit pas non plus dans l'oxygène pur.

**Transpiration** (1). — A moins d'être entièrement submergé, le protoplasme de la plante émet incessamment de la vapeur d'eau dans le milieu extérieur. Ce dégagement a lieu par toutes les parties du corps qui ne sont pas plongées directement dans l'eau et dont la surface est perméable à la vapeur d'eau. C'est la *transpiration*.

La généralité du phénomène de transpiration peut être démontrée et son intensité mesurée par trois méthodes.

1° La plante, enracinée dans la terre humide d'un pot, est placée sous cloche sur une assiette. Le pot est vernissé et la terre est recouverte d'un disque de plomb, troué au centre pour laisser passer la tige et en un autre point pour permettre de l'arroser. Dans ces conditions, la vapeur d'eau exhalée par les tiges et les feuilles se condense sur la face interne de la cloche, le liquide ruisselle le long des parois et se rassemble dans l'assiette. La tige feuillée tout entière ou seulement une de ses branches, peut aussi être introduite dans un ballon de verre et ajustée au col avec un bouchon. La vapeur se condense et l'eau se réunit au fond du ballon. Dans les deux cas, on recueille ainsi l'eau dégagée et on la pèse directement.

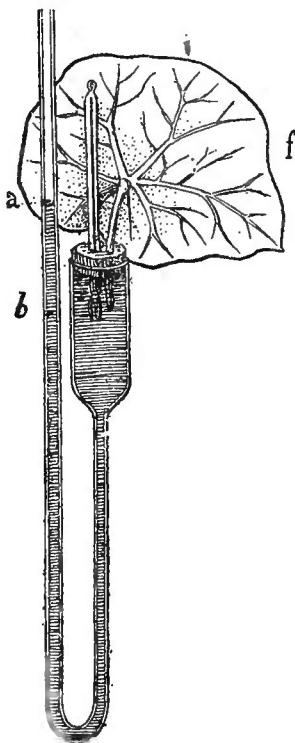


Fig. 48. — Appareil pour mesurer l'intensité de la transpiration; *ab*, espace jaugé (d'après Sachs).

2° La plante, enracinée de même dans un pot vernissé et couvert, est abandonnée à l'air libre et la vapeur qu'elle exhale se perd dans l'atmosphère; mais on la pèse avec son pot à des intervalles réguliers, et la perte éprouvée mesure chaque fois, à peu de chose près, la quantité d'eau transpirée.

3° La troisième méthode se prête à l'étude du phénomène dans les divers membres séparés du corps de la plante. L'organe étudié, une feuille (*f*, fig. 48) par exemple, est coupé à sa base et ajusté par un bouchon dans la branche large d'un tube en U dont l'autre branche est plus étroite et plus longue. On remplit d'eau ce tube de manière que le liquide s'élève dans la branche étroite jusqu'au point *a*, et l'on marque quelque part au-dessous un autre point *b*. Cela fait, on abandonne l'organe à lui-même dans les conditions de l'expérience. L'eau transpirée à sa surface sera aussitôt remplacée par une égale quantité d'eau puisée dans la large branche, et le liquide descendra dans la branche étroite. On estimera chaque fois le temps nécessaire pour que le liquide descende de *a* en *b*; si l'on a jaugé l'espace *ab*, on saura en même temps quel est le volume de l'eau transpirée pendant ce temps. Pour

(1) Mariotte: *Essais de Physique*, 1679 — Hales: *Statical Essays*, 1<sup>e</sup> édit., 1724 — Guettard: *Mémoires de l'Académie des scienc. de Paris* (1747-1749) — Sachs: *Physiologie végétale*, p.

éviter tout changement de pression pendant le cours de l'expérience, on courbe horizontalement la branche étroite du tube, au niveau de l'ouverture de la branche large. Cette méthode permet à l'œil de suivre, même de loin si l'on a coloré le liquide, les progrès de la transpiration. Elle s'applique d'ailleurs tout aussi bien à la plante entière qu'aux parties détachées, pourvu qu'on ait pris soin de faire développer ses racines dans l'eau.

Dans tous les cas, si la plante ou partie de plante étudiée est verte, il est nécessaire, pour éviter la complication qui résulte, comme on le verra plus loin, de l'absorption des radiations lumineuses par la chlorophylle, de faire l'expérience à l'obscurité, ou de paralyser par l'éther ou le chloroforme l'action des chloroleucites.

Par l'une ou l'autre de ces méthodes, on se convainc aisément que toutes les parties du corps vivant de la plante et, si ce corps est différencié, tous les membres dont il se compose : tiges, racines, feuilles, fleurs, fruits, graines, dégagent continuellement de la vapeur d'eau dans l'air. La transpiration se montre ainsi l'un des phénomènes les plus généraux de la végétation.

Son intensité varie avec les conditions extérieures : température, radiation, état hygrométrique de l'air. Elle varie aussi avec la nature de la plante, avec l'âge et la qualité de ses membres.

**Influence de la température, de la radiation et de l'état hygrométrique de l'air sur l'intensité de la transpiration.** — Si l'on expose la plante à diverses températures constantes, en attendant chaque fois que le phénomène ait acquis sa valeur définitive avant de le mesurer, on s'assure que l'intensité de la transpiration varie avec la température. Déjà sensible au-dessous de 0°, à — 6° par exemple dans l'If (*Taxus*), elle va croissant à mesure que la température s'élève, d'abord très lentement jusque vers 15°, puis rapidement et de plus en plus vite jusque vers 30° ; elle croît ensuite de moins en moins et demeure stationnaire à une température qui, pour le Lierre (*Hedera*), est de 45°. Au delà, elle diminue ou subit une série d'oscillations ; mais, comme la plante commence alors à souffrir, il est douteux qu'il y ait réellement un optimum de température pour la transpiration. La courbe qui exprime la marche de la transpiration en fonction de la température est donc tout d'abord fortement convexe vers l'axe des abscisses ; plus loin, elle s'infléchit en devenant concave, mais elle n'atteint son point culminant qu'aux températures extrêmes de la végétation.

Pour constater l'influence de la radiation lumineuse sur la transpiration du protoplasme, sans introduire la complication qui résulte de l'absorption de cette radiation par les chloroleucites, on opère soit sur des Phanérogames entières, étiolées par la croissance à l'obscurité, ou naturellement dépourvues de chlorophylle comme la Néottie (*Neottia*), la Cuscute (*Cuscuta*), l'Orobanche

246, 1868 — Dehérain : *Sur l'évaporation de l'eau par les feuilles* (Ann. des sc. nat. 5<sup>e</sup> série, XII, p. 5, 1869). — Wiesner : *Recherches sur l'influence de la lumière et de la chaleur rayonnante sur la transpiration des plantes* (Ann. de sc. nat., 6<sup>e</sup> série, IV, p. 145, 1877) et *Sitzungsberichte der k. Akad. der Wissensch. zu Wien*, LXXIV, 1876. — Vesque : *De l'absorption de l'eau dans ses rapports avec la transpiration* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, IV, p. 89, 1877). — Haberlandt *Ueber die Grösse der Transpiration unserer Kulturpflanzen* (Wiss. prakt. Untersuchungen, II, p. 146, 1877) — Bonnier et Mangin : *Recherches sur la respiration et la transpiration des Champignons* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XVII, p. 288, 1884).

(*Orobanche*), etc., soit sur des feuilles ou portions de feuille blanches appartenant à des variétés à feuilles panachées (*Aspidistre*, *Négonde*, etc.), soit sur des fleurs de diverses couleurs, mais dont aucune partie ne renferme de chloroleucites, soit enfin sur des Champignons. En mesurant la transpiration, toutes choses égales d'ailleurs, à l'obscurité, à la lumière diffuse et au soleil, on a obtenu les nombres suivants :

|   | Obscurité<br>milligr. | Lumière<br>diffuse<br>milligr. | Soleil<br>milligr. |
|---|-----------------------|--------------------------------|--------------------|
| Sparte joncé ( <i>Spartium junceum</i> ), fleurs.....             | 64                    | 69                             | 174                |
| Lis safrané ( <i>Lilium croceum</i> ), fleurs.....                | 38                    | 59                             | 114                |
| Lavatière en arbre ( <i>Lavatera arborea</i> ), fleurs.....       | 23                    | 28                             | 70                 |
| Maïs cultivé ( <i>Zea Mays</i> ), plantes étiolées.....           | 106                   | 112                            | 290                |
| Tramète suave ( <i>Trametes suaveolens</i> ), appareil sporifère. | 36                    | 41                             |                    |
| Polypore versicolore ( <i>Polyporus versicolor</i> ), id.         | 13                    | 20                             |                    |

On voit que la radiation totale accélère la transpiration et que la radiation solaire directe l'accélère beaucoup plus que la radiation diffuse. On ignore jusqu'à présent si, pour une certaine intensité forte, l'effet accélérateur passe par un maximum, pour décroître au delà. Mais ce qu'on sait bien, c'est que la radiation n'exerce pas immédiatement tout son effet sur la transpiration. Que la plante passe de l'obscurité à la lumière, de la lumière à l'obscurité, ou d'une intensité lumineuse à une autre plus forte ou plus faible, c'est seulement après un certain temps que le phénomène atteint l'état stationnaire approprié aux conditions nouvelles. Il faut donc toujours, dans ce genre d'expériences, maintenir constante l'intensité de la radiation étudiée et attendre que la transpiration ait acquis la valeur définitive qui correspond à cette intensité avant de la mesurer.

La transpiration dépend aussi de l'état hygrométrique de l'air. Plus l'air est humide, moins la plante transpire ; plus il est sec, plus la transpiration est forte. Enfin l'agitation de l'air, le vent, active la transpiration ; elle est plus faible dans un air tranquille.

Sous l'influence simultanée des variations diurnes dans la température et dans l'intensité de la radiation, la transpiration des plantes soumises aux conditions naturelles suit chaque jour une période régulière. Elle augmente progressivement le matin, atteint son maximum vers deux heures après midi, puis diminue peu à peu le soir et passe par un minimum la nuit.

**Influence de la nature de la plante, de l'âge et de la qualité de ses membres sur l'intensité de la transpiration.** — Dans les mêmes conditions extérieures, la quantité d'eau transpirée dans le même temps, à surface égale ou à volume égal, par le même membre au même âge, est très différente suivant les plantes. D'une façon générale, la transpiration atteint sa plus grande énergie dans les plantes herbacées et, sous ce rapport, les Graminées tiennent le premier rang. Elle est déjà moindre dans les arbres à feuilles caduques ; elle se réduit au minimum dans les plantes à feuilles persistantes ou charnues.

Dans le même végétal, la transpiration des divers membres, considérés au même état de développement, n'a pas la même intensité. Elle est plus forte, par exemple, dans les feuilles et dans les fleurs, que dans la tige et les rameaux. Enfin dans la même plante, si l'on considère le même membre à ses divers



âges, on voit que la transpiration y est plus forte quand il vient de terminer sa croissance que plus tôt, pendant qu'il s'accroît, et que plus tard, quand sa surface s'est affermie en devenant moins perméable.

**Comparaison de la transpiration avec l'évaporation.** — On a comparé, quelquefois même identifié la transpiration de la plante avec l'évaporation de l'eau à la surface d'un corps poreux imbibé. La comparaison est juste, car il y a bien des traits communs, mais l'identification n'est pas permise, car il y a aussi bien des différences.

Comme l'évaporation, la transpiration est d'autant plus active que l'air est plus sec, plus chaud et plus agité; mais c'est là que se bornent les ressemblances. Les différences sont bien plus considérables. Si, après avoir mesuré, dans des conditions données, la transpiration d'un végétal, on vient à le tuer par un moyen quelconque et si l'on mesure ensuite, dans les mêmes conditions externes, l'émission de la vapeur d'eau, qui est désormais une simple évaporation, on constate qu'elle a beaucoup augmenté. La transpiration est donc moindre que l'évaporation.

L'évaporation cesse de s'opérer dès que l'atmosphère est saturée; la transpiration continue au contraire de s'accomplir dans ces conditions, au moins quand la plante est soumise à la radiation. Enfin, et c'est de toutes les preuves la plus décisive, la radiation n'a sur l'évaporation aucune influence, indépendamment de la température; on a vu que, sur la transpiration, cette influence est au contraire considérable.

Les différences entre ces deux phénomènes l'emportent donc de beaucoup sur les ressemblances.

**Émission de liquide par transpiration ralentie. Exsudation.** — En pleine lumière et par une température suffisamment élevée, une plante aérienne, dépourvue de chlorophylle et fixée à un sol abondamment pourvu d'eau, transpire activement. Qu'on la mette à l'obscurité en abaissant la température, ou que ce double changement dans les conditions externes s'opère naturellement, comme chaque soir au coucher du soleil, sa transpiration est aussitôt fortement amoindrie. Comme elle continue à absorber de l'eau dans le sol, une pression s'établit dans son corps et bientôt on voit de fines gouttelettes perler en divers points de sa surface. Ces gouttelettes grossissent peu à peu, puis se détachent et tombent; il s'en forme de nouvelles, qui tombent à leur tour, et le phénomène se poursuit pendant de longues heures, pour cesser dès que, les conditions extérieures redevenant favorables, comme chaque matin au lever du soleil, la transpiration reprend son énergie première. C'est une *exsudation*.

Cette exsudation est facile à observer à la surface de l'appareil sporifère des Champignons les plus divers: *Mucor* (*Mucor*), *Pilobole* (*Pilobolus*), *Pénicille* (*Penicillium*), *Mérule* (*Merulius*), etc., surtout au moment où la croissance de cet appareil prend fin. Elle est plus abondante sur les feuilles des plantes vertes pendant la nuit, comme on le verra plus loin. Le liquide exsudé a des qualités physiques remarquables. Ayant filtré à travers tout le corps de la plante, il est d'une limpidité absolue; ayant dissous sur son passage diverses substances salines, du sucre, etc., il possède un indice de réfraction plus grand que celui de l'eau pure.

Au printemps, avant l'épanouissement des bourgeons, les Dicotylédones ligneuses absorbent déjà beaucoup d'eau dans le sol par les racines, tandis qu'elles n'en peuvent encore transpirer que très peu par la tige et les branches ; une pression se développe donc et le liquide s'écoule par toutes les crevasses. C'est ce qu'on voit à cette époque dans la Vigne (*Vitis*), qui *pleure*, comme on dit. Dans certains arbres des tropiques, cet écoulement printanier se fait aux bourgeons et avec une énergie extrême ; c'est une véritable pluie dans le Brésillet pluvieux (*Cæsalpinia pluviosa*), par exemple. Il cesse dès que les bourgeons sont épanouis, parce que la transpiration des feuilles suffit alors à éliminer l'excès d'eau. Le phénomène des *pleurs* est donc encore l'effet d'une transpiration empêchée.

**Action du liquide exsudé. Digestion.** — Dans les parties du corps où la transpiration est très faible ou nulle, le liquide exsudé à travers les membranes des cellules périphériques a parfois des propriétés très actives, dont le jeu est utile à l'alimentation de la plante. Qu'une substance solide de nature convenable arrive en un de ces points au contact de la surface, le liquide agit sur elle, l'attaque, la dissout, après quoi elle est absorbée par le corps comme si elle lui avait été présentée tout d'abord à l'état de dissolution. Cette transformation d'une matière insoluble en une matière soluble, à l'aide d'un liquide actif exsudé par le corps lui-même, suivie aussitôt de l'absorption de la substance transformée, a reçu le nom de *digestion*. En certains points de son corps, la plante a donc la faculté de digérer les substances solides situées en dehors d'elle. Citons-en quelques exemples.

Chez les végétaux qui ont dans leur graine, à côté de l'embryon, une réserve amylicée et albuminoïde, chez les Graminées par exemple, la surface de l'embryon en contact avec cette réserve pendant la germination s'humecte d'un liquide acide contenant une substance azotée neutre qu'on appelle la *diastase* et une autre substance azotée neutre qu'on nomme la *pepsine*. Or la diastase, dans un milieu acide, attaque l'amidon et le transforme en dextrine, puis en glucose ; la pepsine, dans un milieu acide, attaque les matières albuminoïdes et les transforme en peptones solubles. Par ce double mécanisme, toute la réserve nutritive amylicée est peu à peu dissoute et passe ensuite par absorption dans le corps de la jeune plante. L'homme, qui sous forme de pain, se nourrit de cette même réserve amylicée et albuminoïde enlevée aux céréales, produit de même un liquide chargé de diastase, la salive, qui attaque de même l'amidon et le transforme en dextrine et en glucose ; il produit aussi un liquide chargé de pepsine, le suc gastrique, qui attaque de même les matières albuminoïdes et les transforme en peptones. L'embryon des céréales digère donc son albumen au même titre et par le même mécanisme que l'homme. De même, l'embryon du Phénix dattier (*Phœnix dactylifera*) digère sa réserve cellulosique et celui du Ricin commun (*Ricinus communis*) sa réserve oléagineuse et albuminoïde. D'une façon générale, dans toutes les graines germantes pourvues d'albumen, l'embryon digère cet albumen. Sous cet aspect, la digestion se présente de suite à nous comme un phénomène très général de la vie des plantes.

La même chose a lieu quand un végétal parasite enfonce ses suçoirs dans une

plante hospitalière. Au contact d'un liquide formé à la surface des suçoirs, les matières insolubles du végétal nourricier sont attaquées, dissoutes et finalement absorbées. Non seulement pour y pénétrer, mais encore pour s'y étendre et plus tard en ressortir et produire au dehors ses organes reproducteurs, le parasite digère donc le corps de son hôte.

Le liquide acide qui humecte la surface des jeunes racines est doué d'une action non moins énergique sur les matières solides et insolubles du sol où elles se développent. En effet, que l'on fasse croître des racines de Haricot ou de Maïs sur une plaque bien polie de marbre, de dolomie, de magnésie, d'ostéolithé, etc. ; après quelques jours, on voit que sur tout leur parcours les racines ont gravé dans la pierre leur empreinte, celle de leurs ramifications les plus ténues et jusqu'aux poils délicats qui les recouvrent. Sur tout le trajet de la racine, la pierre a donc été attaquée, dissoute par le liquide acide qui en humecte la surface, digérée en un mot et enfin absorbée par la plante. Les nombreux Champignons qui végètent sur les rochers (Lichens saxicoles) agissent de même par toute l'étendue de leur corps, pour décomposer et dissoudre la pierre dont ils font leur nourriture. C'est ainsi que par eux le granit, le gneis et le micaschiste sont transformés peu à peu en kaolin.

De même les nombreux Champignons qui vivent sur les écorces (les Lichens corticoles, par exemple), sur le bois mort, sur les feuilles mortes, etc., attaquent peu à peu par le liquide qui humecte leur corps et dissolvent les matières organiques insolubles dont ils se nourrissent. Ils se comportent vis-à-vis de ces matières comme la jeune plante Phanérogame vis-à-vis de la réserve contenue dans sa graine : en un mot, ils les digèrent. Quand la tige souterraine du Blé rampant (*Triticum repens*), rencontrant dans le sol un tubercule de Morelle tubéreuse (*Solanum tuberosum*), le traverse de part en part, en dissolvant sur son passage l'amidon et les autres principes solides qu'il renferme, cette tige digère ce tubercule et s'en nourrit. C'est encore une digestion bien caractérisée, quand le Bacille amylobacter (*Bacillus Amylobacter*), Algue de la famille des Bactériacées, pénètre sous l'eau dans les organes végétaux, en attaque et en dissout peu à peu les membranes cellulosiques et parfois aussi l'amidon, pour les absorber ensuite et s'en nourrir.

En résumé, qu'elle s'applique à des substances insolubles de nature organique ou de nature minérale, la digestion végétale, considérée sous les différents aspects que nous venons d'indiquer, est un grand phénomène, sur lequel repose en partie au moins l'alimentation des plantes, et ce phénomène a pour agents ces liquides de nature diverse que la plante exsude à sa surface, dans les points où sa transpiration est ralentie ou supprimée.

### §. 13

#### Action de l'eau et des substances dissoutes. Absorption et excrétion.

Mise en contact avec l'eau et les matières que l'eau tient en dissolution, la plante les fait pénétrer dans son corps, les *absorbe*, comme on dit ; en même temps, elle fait sortir de son corps diverses matières solubles, qui se répandent

dans le liquide extérieur, elle les *excrète*, comme on dit : le tout conformément aux lois physiques de la diffusion et de l'osmose des liquides et des substances dissoutes, lois qu'il convient de rappeler ici tout d'abord.

**Diffusion et osmose des liquides et des matières dissoutes.** — On sait que lorsque deux liquides sont amenés en contact, à supposer bien entendu qu'ils soient miscibles l'un à l'autre et incapables de réagir chimiquement l'un sur l'autre, les molécules du premier se répandent progressivement dans tout l'espace occupé par le second, et réciproquement. Les deux liquides se pénètrent mutuellement et se mêlent peu à peu, jusqu'à ce que le mélange ait acquis une composition uniforme. Ce mouvement des particules, c'est la *diffusion* ; on dit que les deux liquides se diffusent l'un dans l'autre. Si une membrane perméable sépare les deux liquides, ils traversent cette membrane et, arrivés à la face opposée, ils se diffusent l'un dans l'autre comme dans le premier cas : c'est alors l'*osmose*, qui n'est autre chose que la diffusion dans des conditions particulières. S'il n'y a pas de membrane, la diffusion ne dépend que des qualités particulières des deux liquides en présence. S'il y a une membrane, le phénomène dépend en outre des propriétés spéciales de la membrane, notamment de sa perméabilité inégale pour les deux liquides en présence, et qui peut même être nulle pour l'un d'eux.

Au lieu de deux liquides purs, de nature différente, cas qui se présente rarement dans la plante, considérons maintenant un liquide pur, l'eau par exemple, et ce même liquide tenant en dissolution une matière soluble quelconque. Si ces deux liquides sont amenés en contact direct, les molécules de la substance dissoute, mises en présence d'un espace qui n'en renferme pas, s'y répandent de proche en proche, et leur déplacement ne cesse que quand la composition de la dissolution totale est devenue la même dans tout l'espace. C'est encore la diffusion. Les choses se passent de même si l'eau où se diffuse la substance soluble, au lieu d'être pure, renferme en solution diverses autres substances, incapables de réagir chimiquement sur la première. Chaque substance se diffuse alors comme si elle était seule. Si la dissolution et l'eau pure sont séparées par une membrane, la substance dissoute traverse la membrane et se diffuse de l'autre côté, comme dans le premier cas. C'est alors l'osmose, qui n'est encore ici qu'une diffusion dans des conditions spéciales. Quand il n'y a pas de membrane, le phénomène ne dépend que des propriétés particulières de la substance soluble ; quand il y a une membrane, il dépend en outre de la qualité propre de la membrane, c'est-à-dire de son inégale perméabilité pour les diverses substances dissoutes, perméabilité qui peut quelquefois devenir nulle pour certaines d'entre elles. Ainsi, tandis que les substances facilement cristallisables, comme les sels, le sucre, traversent aisément les membranes, les substances difficilement cristallisables, comme la gomme, l'albumine et toutes les matières albuminoïdes, passent avec peine, et il est facile d'en trouver qu'elles ne traversent pas.

**Mécanisme général de l'absorption de l'eau et des matières dissoutes.** Il est aisé de comprendre maintenant comment la plante absorbe l'eau et les matières dissoutes situées dans le milieu extérieur.

Considérons d'abord de l'eau distillée. A supposer que la plante

dépourvue d'eau ou n'en contienne pas tout ce qu'elle peut en renfermer, à supposer aussi que les membranes externes des cellules périphériques soient, au lieu considéré, perméables à l'eau, l'eau passera à travers ces membranes, se répandra dans le protoplasme des cellules, cheminera ensuite de cellule en cellule jusque dans les profondeurs du corps, le tout conformément aux lois physiques d'osmose et de diffusion. Une fois le corps saturé et gonflé d'eau, il y a équilibre et l'eau cesse pour le moment d'y pénétrer. Alors de deux choses l'une. Si la plante ne s'accroît pas et ne rejette en aucun point de sa surface la moindre quantité d'eau dans le milieu extérieur, en un mot, si elle ne consomme pas d'eau, comme c'est le cas par exemple pour une plante aquatique submergée qui a fini sa croissance, l'équilibre n'est pas rompu et aucune nouvelle absorption d'eau ne se produit. Si au contraire la plante s'accroît, ou si par une certaine région de sa surface elle dégage de l'eau dans le milieu extérieur, en un mot, si par une cause quelconque elle consomme de l'eau, l'équilibre est à tout instant rompu, et en conséquence, les phénomènes d'osmose et de diffusion poursuivant leur cours, la plante continue à absorber de l'eau dans le milieu extérieur. La quantité d'eau absorbée désormais dans un temps donné mesure exactement la somme de l'eau consommée à l'intérieur de la plante et de l'eau dégagée à sa surface libre dans le milieu extérieur. A partir du moment où l'équilibre osmotique est atteint, c'est cette consommation totale qui provoque et qui règle l'absorption, laquelle à son tour, à partir de cet instant, peut servir à la mesurer.

Au lieu d'eau distillée, considérons maintenant de l'eau tenant en dissolution une substance soluble quelconque, dont la plante sera supposée dépourvue ou insuffisamment pourvue. Pour fixer les idées, supposons d'abord que le végétal soit saturé d'eau, sans qu'aucune cause ne vienne dans le cours de l'expérience troubler cet équilibre. L'eau de la dissolution n'y pénétrera pas. Mais la substance dissoute traversera les membranes externes, se diffusera dans les cellules périphériques, pour se répandre ensuite de la même manière de cellule en cellule jusque dans les profondeurs du corps, le tout conformément aux lois générales d'osmose et de diffusion, et suivant les propriétés osmotiques et diffusives particulières de la substance en question et des membranes cellulaires. Une fois l'équilibre atteint entre la plante et la dissolution vis-à-vis de la substance dissoute, il peut se passer deux choses. Ou bien cette substance n'est pas fixée par le végétal; alors l'équilibre se conserve et aucune nouvelle introduction n'a lieu du dehors. Ou bien cette substance se combine dans la plante à d'autres principes, est décomposée, ou simplement transformée, rendue insoluble par exemple; en un mot, elle disparaît comme telle, auquel cas on peut la dire d'une façon générale consommée par le végétal; alors l'équilibre est incessamment rompu. Pour le rétablir, de tous les points voisins la substance afflue vers le lieu de consommation, le mouvement se propage de proche en proche jusqu'à la périphérie et s'étend au delà dans la dissolution, dont une partie de la substance dissoute est aspirée dans la plante. Tant que dure la consommation interne, l'absorption continue et peut lui servir de mesure. A partir du moment où l'équilibre diffusif est établi, la quantité de matière absorbée

dans le liquide extérieur, elle les *excrète*, comme on dit : le tout conformément aux lois physiques de la diffusion et de l'osmose des liquides et des substances dissoutes, lois qu'il convient de rappeler ici tout d'abord.

**Diffusion et osmose des liquides et des matières dissoutes.** — On sait que lorsque deux liquides sont amenés en contact, à supposer bien entendu qu'ils soient miscibles l'un à l'autre et incapables de réagir chimiquement l'un sur l'autre, les molécules du premier se répandent progressivement dans tout l'espace occupé par le second, et réciproquement. Les deux liquides se pénètrent mutuellement et se mêlent peu à peu, jusqu'à ce que le mélange ait acquis une composition uniforme. Ce mouvement des particules, c'est la *diffusion*; on dit que les deux liquides se diffusent l'un dans l'autre. Si une membrane perméable sépare les deux liquides, ils traversent cette membrane et, arrivés à la face opposée, ils se diffusent l'un dans l'autre comme dans le premier cas : c'est alors l'*osmose*, qui n'est autre chose que la diffusion dans des conditions particulières. S'il n'y a pas de membrane, la diffusion ne dépend que des qualités particulières des deux liquides en présence. S'il y a une membrane, le phénomène dépend en outre des propriétés spéciales de la membrane, notamment de sa perméabilité inégale pour les deux liquides en présence, et qui peut même être nulle pour l'un d'eux.

Au lieu de deux liquides purs, de nature différente, cas qui se présente rarement dans la plante, considérons maintenant un liquide pur, l'eau par exemple, et ce même liquide tenant en dissolution une matière soluble quelconque. Si ces deux liquides sont amenés en contact direct, les molécules de la substance dissoute, mises en présence d'un espace qui n'en renferme pas, s'y répandent de proche en proche, et leur déplacement ne cesse que quand la composition de la dissolution totale est devenue la même dans tout l'espace. C'est encore la diffusion. Les choses se passent de même si l'eau où se diffuse la substance soluble, au lieu d'être pure, renferme en solution diverses autres substances, incapables de réagir chimiquement sur la première. Chaque substance se diffuse alors comme si elle était seule. Si la dissolution et l'eau pure sont séparées par une membrane, la substance dissoute traverse la membrane et se diffuse de l'autre côté, comme dans le premier cas. C'est alors l'osmose, qui n'est encore ici qu'une diffusion dans des conditions spéciales. Quand il n'y a pas de membrane, le phénomène ne dépend que des propriétés particulières de la substance soluble ; quand il y a une membrane, il dépend en outre de la qualité propre de la membrane, c'est-à-dire de son inégale perméabilité pour les diverses substances dissoutes, perméabilité qui peut quelquefois devenir nulle pour certaines d'entre elles. Ainsi, tandis que les substances facilement cristallisables, comme les sels, le sucre, etc., traversent aisément les membranes, les substances difficilement cristallisables, comme la gomme, l'albumine et toutes les matières albuminoïdes, les traversent avec peine, et il est facile d'en trouver qu'elles ne traversent pas du tout.

**Mécanisme général de l'absorption de l'eau et des matières dissoutes.** — Il est aisé de comprendre maintenant comment la plante absorbe l'eau et les matières dissoutes situées dans le milieu extérieur.

Considérons d'abord de l'eau distillée. A supposer que la plante soit

dépourvue d'eau ou n'en contienne pas tout ce qu'elle peut en renfermer, à supposer aussi que les membranes externes des cellules périphériques soient, au lieu considéré, perméables à l'eau, l'eau passera à travers ces membranes, se répandra dans le protoplasme des cellules, cheminera ensuite de cellule en cellule jusque dans les profondeurs du corps, le tout conformément aux lois physiques d'osmose et de diffusion. Une fois le corps saturé et gonflé d'eau, il y a équilibre et l'eau cesse pour le moment d'y pénétrer. Alors de deux choses l'une. Si la plante ne s'accroît pas et ne rejette en aucun point de sa surface la moindre quantité d'eau dans le milieu extérieur, en un mot, si elle ne consomme pas d'eau, comme c'est le cas par exemple pour une plante aquatique submergée qui a fini sa croissance, l'équilibre n'est pas rompu et aucune nouvelle absorption d'eau ne se produit. Si au contraire la plante s'accroît, ou si par une certaine région de sa surface elle dégage de l'eau dans le milieu extérieur, en un mot, si par une cause quelconque elle consomme de l'eau, l'équilibre est à tout instant rompu, et en conséquence, les phénomènes d'osmose et de diffusion poursuivant leur cours, la plante continue à absorber de l'eau dans le milieu extérieur. La quantité d'eau absorbée désormais dans un temps donné mesure exactement la somme de l'eau consommée à l'intérieur de la plante et de l'eau dégagee à sa surface libre dans le milieu extérieur. A partir du moment où l'équilibre osmotique est atteint, c'est cette consommation totale qui provoque et qui règle l'absorption, laquelle à son tour, à partir de cet instant, peut servir à la mesurer.

Au lieu d'eau distillée, considérons maintenant de l'eau tenant en dissolution une substance soluble quelconque, dont la plante sera supposée dépourvue ou insuffisamment pourvue. Pour fixer les idées, supposons d'abord que le végétal soit saturé d'eau, sans qu'aucune cause ne vienne dans le cours de l'expérience troubler cet équilibre. L'eau de la dissolution n'y pénétrera pas. Mais la substance dissoute traversera les membranes externes, se diffusera dans les cellules périphériques, pour se répandre ensuite de la même manière de cellule en cellule jusque dans les profondeurs du corps, le tout conformément aux lois générales d'osmose et de diffusion, et suivant les propriétés osmotiques et diffusives particulières de la substance en question et des membranes cellulaires. Une fois l'équilibre atteint entre la plante et la dissolution vis-à-vis de la substance dissoute, il peut se passer deux choses. Ou bien cette substance n'est pas fixée par le végétal; alors l'équilibre se conserve et aucune nouvelle introduction n'a lieu du dehors. Ou bien cette substance se combine dans la plante à d'autres principes, est décomposée, ou simplement transformée, rendue insoluble par exemple; en un mot, elle disparaît comme telle, auquel cas on peut la dire d'une façon générale consommée par le végétal; alors l'équilibre est incessamment rompu. Pour le rétablir, de tous les points voisins la substance afflue vers le lieu de consommation, le mouvement se propage de proche en proche jusqu'à la périphérie et s'étend au delà dans la dissolution, dont une partie de la substance dissoute est aspirée dans la plante. Tant que dure la consommation interne, l'absorption continue et peut lui servir de mesure. A partir du moment où l'équilibre diffusif est établi, la quantité de matière absorbée

pendant un certain temps correspond, en effet, exactement à celle qui, dans le même temps, a été consommée par le végétal. On voit donc que, dans les conditions de réplétion aqueuse où nous nous sommes placés et qui sont très fréquemment réalisées dans la nature, l'absorption de la substance dissoute se fait indépendamment de celle de l'eau.

Si, dans ces mêmes conditions, l'eau renferme en dissolution non pas une substance, mais deux, trois, ou même un très grand nombre, comme c'est le cas pour les eaux naturelles, chacune de ces substances se comporte comme nous venons de l'expliquer et comme si elle était seule. Une fois l'équilibre diffusif établi entre la plante et la dissolution pour chacune des substances, conformément à leurs propriétés osmotiques et diffusives particulières, celles de ces matières qui trouvent un emploi quelconque dans le végétal et qui y disparaissent comme telles, en un mot qui y sont consommées d'une façon quelconque, continuent seules à être absorbées proportionnellement à cette consommation; les autres n'y pénètrent plus. Celles qui y pénètrent le font indépendamment et en vertu de leur consommation individuelle, comme si chacune d'elles était seule. Enfin toutes, comme on voit, sont absorbées indépendamment de l'eau, qui n'entre pas. Le titre de la dissolution extérieure va donc sans cesse en diminuant.

Supposons maintenant que, pour chacune des substances dissoutes dans l'eau qui la baigne, la plante se trouve et demeure en état d'équilibre osmotique et diffusif, tandis qu'elle dépense continuellement de l'eau. Alors l'eau seule sera absorbée, toutes les matières dissoutes resteront dehors, et le titre de la dissolution ira en augmentant.

Admettons enfin que les conditions de saturation de la plante ne soient réalisées ni pour l'eau, ni pour les divers sels qu'elle tient en dissolution, ou qu'étant réalisées à un moment elles cessent de l'être bientôt après, parce que la plante consomme continuellement de l'eau et des substances dissoutes. Alors, tous les éléments de la dissolution complexe seront absorbés à la fois, mais chacun indépendamment de tous les autres, comme s'il était seul, en rapport avec l'intensité de la consommation particulière que la plante fait de chacun d'eux (1).

Dans ces dernières conditions, qui sont aussi les plus habituelles, c'est tantôt l'eau, tantôt l'ensemble des substances dissoutes qui est absorbé en plus grande quantité, et par suite, la dissolution extérieure tantôt se concentre et tantôt s'affaiblit. Et parmi les substances dissoutes capables d'être consommées et par conséquent absorbées, c'est tantôt l'une, tantôt l'autre qui domine. Cela dépend à la fois des conditions extérieures où se trouve la plante et de son état de développement, de la partie de son corps mouillé que l'on considère, enfin de sa nature spécifique.

En résumé, et c'est ce qu'il faut bien comprendre, ce n'est pas la dissolution qui pénètre dans la plante, c'est la plante qui tire de la dissolution tout ce qu'elle consomme et par cela seul qu'elle le consomme.

(1) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, p. 240, 1804. — Dehérain : *Recherches sur l'assimilation des substances minérales par les plantes* (Ann. des sc. nat., 5<sup>e</sup> série, VIII, 1867, p. 145).



**Conséquences de ce mécanisme.** — Voilà tout le mécanisme de l'absorption relative des diverses substances dissoutes dans l'eau et de l'eau elle-même. Il en résulte deux conséquences.

D'abord certaines substances, qui existent dans le liquide extérieur en proportion tellement faible qu'elles échappent à l'analyse, peuvent s'accumuler en grande quantité dans le corps de la plante, si elles y sont à tout instant combinées ou solidifiées. D'autres substances, au contraire, qui existent en grande quantité dans le liquide extérieur, peuvent se trouver dans le végétal en proportion assez minime pour échapper à l'analyse, si leur pouvoir osmotique est faible et si elles n'y sont en aucune façon consommées.

Ensuite il faut bien se garder de croire que la consommation d'une substance, et par suite son absorption consécutive, soit toujours une marque de sa nécessité ou seulement de son utilité dans l'édification du corps de la plante. Il existe en effet de telles consommations, qu'on peut appeler *nécessaires*. Mais à côté d'elles, il y a aussi des consommations, des accumulations qu'on peut dire *accidentelles*. Ainsi, par exemple, l'acide oxalique, qui est produit en abondance dans un grand nombre de végétaux, forme avec la chaux un composé insoluble, l'oxalate de chaux, qui se précipite et cristallise dans les cellules. Il en résulte aussitôt une nouvelle absorption de chaux dans le milieu extérieur. Souvent il s'opère ainsi une énorme accumulation de chaux dans le corps de la plante, où cette base est cependant sans aucune utilité directe. Elle sert sans doute indirectement à neutraliser l'effet nuisible que pourrait avoir l'acide oxalique. Il en est de même de la silice, qui se fixe en grande quantité dans les membranes de cellulose, mais dont la proportion peut varier beaucoup sans influencer sur le développement de la plante, comme on le voit dans la tige des Graminées.

**Lieu de l'absorption.** — Si le corps est tout entier plongé dans la dissolution, comme c'est le cas pour les plantes aquatiques submergées, si en outre sa surface est en tous ses points perméable au liquide, l'absorption aura lieu par toute la surface. Mais en même temps, comme les phénomènes d'osmose dépendent de la nature particulière des membranes, la proportion où elle aura lieu pour les divers éléments de la dissolution pourra différer d'un membre à l'autre, si les membres présentent de telles différences dans la constitution de leurs membranes. Ainsi, dans l'Élodée du Canada (*Elodea canadensis*), l'absorption n'est sans doute pas la même le long des racines que le long des tiges et des feuilles ; on verra, en effet, plus tard qu'il y a de grandes différences superficielles entre ces deux sortes de membres.

Si le corps n'est immergé qu'en partie, comme dans une plante aérienne ordinaire dont les racines seules et quelquefois aussi la partie inférieure de la tige plongent dans le sol imbibé d'eau, l'absorption, sans cesser d'être possible dans les parties sèches si les membranes externes y sont perméables, n'a lieu en réalité que par les parties plongées. Encore ne s'y opère-t-elle que dans les régions où les membranes superficielles sont demeurées perméables. Nous reviendrons plus tard sur ce point, en traitant des racines.

**Influence de la température sur l'absorption des liquides et des substances dissoutes.** — Le peu qu'on sait sur ce point est relatif à l'absorption

de l'eau par les racines de quelques plantes Phanérogames (1). Il y a ici une limite inférieure, un optimum et une limite supérieure.

Pour la limite inférieure, on a remarqué que si la température du sol où elles plongent s'abaisse jusque vers 3° à 5°, les racines de Nicotiane (*Nicotiana*) ou de Courge (*Cucurbita*) n'absorbent plus qu'une quantité d'eau insuffisante pour compenser une consommation même très réduite; les plantes se fanent. Il suffit de réchauffer le sol vers 12° à 18° pour leur rendre toute leur activité. Les racines de Chou (*Brassica*), au contraire, puisent encore, même dans un sol refroidi jusque vers 0° assez d'eau pour se maintenir en bon état (2). Il en est de même pour le Lierre (*Hedera*), dont les racines plongées dans l'eau absorbent encore notablement quand la température du liquide est maintenue entre 0° et 1°.

A partir de ces basses températures, l'absorption va croissant peu à peu, d'abord lentement, puis rapidement, jusqu'à une certaine température où elle atteint son maximum; après quoi elle va diminuant, à mesure que la température continue d'augmenter. Ainsi une racine de Saule (*Salix*) a absorbé 0,20 à 11°, 5; 0,24 à 15°; 0,42 à 18°; 0,37 à 25°; 0,27 à 28°. La limite supérieure n'a pas été déterminée.

Comme la limite inférieure, l'optimum de température pour l'absorption varie avec la nature de la plante. Il a été trouvé à 18° pour le Saule, à 16°,5 pour le Nérion oléandre (*Nerium Oleander*).

**Nécessité de l'absorption de l'eau et des substances dissoutes.** — C'est exclusivement par cette voie de l'absorption liquide que pénètrent dans la plante, sous diverses formes, tous les corps simples que nous avons vus lui être nécessaires (p. 104), à l'exception de l'oxygène dans les végétaux dépourvus de chlorophylle, à l'exception de l'oxygène et du carbone dans les végétaux verts, qui y entrent, comme on sait, par l'absorption gazeuse. Encore l'oxygène et le carbone peuvent-ils aussi être introduits en partie par la voie liquide, sous forme de dissolution, et c'est en réalité de cette manière que ces deux corps y pénètrent exclusivement dans les plantes aquatiques submergées.

**Excrétion des substances solubles** (3). Quand il est plongé dans l'eau, le corps de la plante émet dans le liquide extérieur, à travers ses membranes périphériques et conformément aux lois physiques d'exosmose et de diffusion, une certaine quantité des substances solubles qu'il renferme : en un mot, il y a excrétion.

Pour mettre ce phénomène en pleine évidence, considérons d'abord un organe pourvu d'une ample provision de matériaux nutritifs, une graine, par exemple, plongée dans l'eau. Aussitôt immergée, elle laisse échapper une certaine quantité des matières solubles qu'elle tient en réserve et qui vont s'accumulant dans le liquide. Si l'on renouvelle l'eau, l'exosmose se poursuit jusqu'à épuisement total.

(1) J. Vesque : *De l'influence de la température du sol sur l'absorption de l'eau par les racines* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, VI, p. 169, 1878).

(2) Sachs : *Traité de Botanique*, p. 855, 1874.

(3) Ph. Van Tieghem et G. Bonnier : *Recherches sur la vie latente et sur la vie ralentie* (Bull. de la Soc. bot., XXVII, p. 116, 1880).

Pour apprécier la quantité de matière exosmosée après un certain temps d'immersion, on détermine soit le gain du liquide, soit la perte de la graine, deux méthodes qui se contrôlent. En évaporant le liquide, on obtient et l'on pèse directement le résidu. Ainsi, par exemple, 100 gr. de graines immergées dans 200 gr. d'eau ont abandonné après 48 heures : dans le Pois (*Pisum*), 6<sup>gr</sup>, 5; dans le Haricot (*Phaseolus*), 3<sup>gr</sup>, 2; dans le Blé (*Triticum*), 1 gr. En pesant de nouveau les graines immergées depuis un certain temps, après les avoir ramenées d'abord à leur état de dessiccation initial, on détermine ce qu'elles ont perdu de matière solide. Cette méthode permet d'opérer par lavage continu dans un courant d'eau. Par exemple, après six jours d'immersion dans une grande quantité d'eau renouvelée chaque jour, 100 gr. de graines, desséchées d'abord à 35° et ramenées ensuite à ce même état de siccité, ont perdu : dans le Blé, 9 gr.; dans le Haricot, 9 gr.; dans la Fève, 10 gr.; dans le Pois, 13 gr.

L'embryon, extrait de la graine et directement immergé, donne plus vite des résidus plus abondants. Ainsi 100 gr. d'embryons, après une immersion de plusieurs jours, ont donné un résidu pesant : dans la Fève (*Faba*), 12 gr.; dans le Châtaignier (*Castanea*), 22 gr.; dans le Lupin (*Lupinus*), 34 gr.

La nature des substances exosmosées varie suivant les graines. Souvent elles renferment des sucres en proportion plus ou moins considérable. Dans le Blé, le Maïs, le Haricot, le Lupin, le Pois, la Fève, etc., le produit de l'exosmose ne contient pas de glucose, mais seulement du sucre de canne, dans la proportion de 33 p. 100 dans le Haricot, de 50 p. 100 dans le Lupin. Dans le Chêne, le Noyer, le Coudrier, le Châtaignier, le Sarrasin, etc., il renferme en outre une proportion plus ou moins grande de glucose. Quand les navires chargés de blé reçoivent des coups de mer pendant la traversée, l'eau mouille quelquefois la cargaison et, l'exosmose se produisant aussitôt, le grain subit déjà par ce seul fait une perte de poids notable, que le commerce a intérêt à connaître.

Dans les conditions ordinaires de la végétation, c'est surtout chez les plantes aquatiques que ce phénomène acquiert de l'importance. Les Champignons aquatiques, les Algues, etc., en offrent de nombreux exemples. Ainsi la Levure de bière (*Saccharomyces cerevisiæ*) rejette dans le liquide l'alcool qu'elle a produit, la Bactérie du vinaigre (*Bacterium acetî*) l'acide acétique, le Bacille amylobacter (*Bacillus Amylobacter*) l'acide butyrique, etc. En outre, la Levure de bière et beaucoup d'autres Champignons comme le Pénicille (*Penicillium*), l'Aspergille (*Aspergillus*), etc., émettent au dehors, dans l'eau qui les baigne, une substance azotée neutre, produite dans leur protoplasme, qui a la propriété d'hydrater le sucre de canne et de le dédoubler en glucose et lévulose, de l'invertir, comme on dit; c'est l'invertine. De même le Microcoque de l'urée (*Micrococcus ureæ*) répand dans le liquide extérieur un principe qui a la propriété d'hydrater l'urée et de la dédoubler en acide carbonique et ammoniac, d'hydrater en même temps l'acide hippurique et de le dédoubler en acide benzoïque et glycolamine. Il serait facile de multiplier ces exemples; ce qu'on vient d'en dire suffit

à faire voir que, dans un grand nombre de questions, il faudra tenir compte de cette exosmose des substances solubles.

**Utilité pour la plante de l'excrétion des substances solubles.** — Si les produits exosmosés sont emmagasinés dans le végétal pour subvenir à son développement ultérieur, l'exosmose ne peut avoir sur ce développement ultérieur qu'un effet nuisible ; c'est ce qui a lieu pour les graines. Si, au contraire, les substances exosmosées, formées dans la plante, sont de nature à ne pouvoir s'y accumuler sans lui nuire, l'exosmose, en les éliminant à mesure qu'elles se produisent, exercera sur elle un effet bienfaisant : c'est à proprement parler la fonction d'excrétion. Il en est ainsi pour l'alcool dans la Levure de bière, pour l'acide acétique dans la Bactérie du vinaigre, pour l'acide butyrique dans le Bacille amylobacter, et même pour l'acide carbonique dans les végétaux ordinaires. Aussi, quand ces plantes vivent dans un espace limité où ces produits excrétés s'accumulent, finissent-elles par être retardées et enfin arrêtées dans leur développement. Les substances excrétées agissent alors sur la plante comme des poisons. C'est ce qui arrive par exemple pour la Levure de bière et le Bacille amylobacter semés au début dans un liquide trop sucré ; le développement reprend si l'on élimine l'alcool par le vide et l'acide butyrique par la neutralisation avec le carbonate de chaux.

### ARTICLE III

#### PHÉNOMÈNES PHOTOCHLOROPHYLLIENS

En l'absence de radiation lumineuse, les chloroleucites agissent simplement sur les gaz du milieu extérieur comme le protoplasme qui les entoure : en un mot, ils respirent et transpirent comme lui. Dès que la radiation lumineuse entre en jeu, ils deviennent en outre le siège de phénomènes spéciaux, les phénomènes photochlorophylliens (p. 111).

Dans l'obscurité, les leucites croissent et se multiplient au sein du protoplasme, comme à la lumière ; ils produisent aussi, comme à la lumière, un principe colorant, la *xanthophylle* ou *étioline*, qui les teint en jaune. Mais ils sont ordinairement incapables de former de la chlorophylle dans ces conditions. Celle-ci exige donc habituellement, pour se développer, l'action de la lumière. Une fois formée, la chlorophylle absorbe dans la lumière solaire incidente certains groupes de radiations, qu'elle concentre dans les chloroleucites. A l'aide d'une partie de ces radiations absorbées, les chloroleucites décomposent ensuite l'acide carbonique qu'ils renferment et que le protoplasme ambiant renouvelle aussitôt en eux, en dégagent l'oxygène et en fixent le carbone sur les éléments de l'eau qu'ils contiennent, pour former des hydrates de carbone. C'est *l'assimilation du carbone*, par la synthèse des hydrates de carbone. Enfin, à l'aide d'une autre partie de ces radiations absorbées, les chloroleucites vaporisent en même temps une portion de l'eau qu'ils renferment et que le protoplasme voisin renouvelle aussitôt en eux, et rejettent cette vapeur d'eau d'abord dans les espaces intercellulaires,

puis par les stomates dans l'air extérieur. C'est la *chlorovaporisation*.

Production de la chlorophylle, absorption élective des radiations par la chlorophylle, assimilation du carbone par synthèse des hydrates de carbone chlorovaporisation : tels sont les quatre phénomènes photocolorophylliens que nous allons étudier dans autant de paragraphes distincts.

## § 14

### Production de la chlorophylle.

Tout le monde sait que la plupart des plantes maintenues à l'obscurité, en même temps qu'elles allongent démesurément leur corps, demeurent incolores ou jaunâtres : ce sont les deux caractères les plus frappants des plantes dites *étiolées*. La radiation lumineuse est donc ordinairement nécessaire à la formation de la chlorophylle. Il y a pourtant quelques exceptions à cette règle. Les Conifères, par exemple, les Fougères, le Gui blanc (*Viscum album*) et quelques Monocotylédones bulbeuses, comme l'Ail oignon (*Allium Cepa*) et le Safran printanier (*Crocus vernus*), verdissent à l'obscurité ou derrière une dissolution d'iode dans le sulfure de carbone.

Non seulement la formation de la chlorophylle exige en général l'intervention des radiations lumineuses, mais elle dépend de la qualité, c'est-à-dire de la réfrangibilité particulière de ces radiations, de leur intensité, de la température, enfin de la nature et de l'âge de la plante ou partie de plante considérée.

**Influence de la réfrangibilité des radiations sur la production de la chlorophylle.** — Pour savoir comment la production de la chlorophylle est liée à la réfrangibilité des rayons, on soumet de jeunes plantes développées à l'obscurité complète, des plantes étiolées, soit à la radiation totale étalée dans un spectre, soit à des radiations partielles et bien déterminées, obtenues en tamisant la radiation solaire par des écrans absorbants.

*Méthode du spectre* (1). — Si l'on dispose des plantules étiolées dans les diverses régions d'un spectre, séparées par des écrans, on voit d'abord que la chlorophylle s'y développe dans toute la portion lumineuse, mais inégalement. C'est dans le jaune qu'est le maximum, et de chaque côté le phénomène va décroissant vers le violet et vers le rouge. Dans les rayons ultraviolets, la chlorophylle se développe encore, mais avec une intensité de plus en plus faible et, si le spectre est obtenu avec un prisme de quartz, substance qui absorbe le moins ce genre de rayons, le verdissement peut se manifester, dans une plantule d'Orge vulgaire (*Hordeum vulgare*) par exemple, jusqu'à une distance du violet égale à l'étendue de la région lumineuse. Dans les rayons infrarouges, la chlorophylle se développe aussi avec une intensité décroissante, et si le spectre est obtenu avec un prisme de sel gemme, substance qui absorbe le moins les radiations les moins réfrangibles, le

(1) Gardner : *Philosophical Magazine*, janvier 1844. — Draper : *Bibliothèque universelle de Genève*, 1844. — Guillemin : *Production de la chlorophylle sous l'influence des rayons ultraviolets, calorifiques et lumineux du spectre solaire* (Ann. des sc., nat., 4<sup>e</sup> série, t. VII, p. 34, 1857).

verdissement ne cesse d'avoir lieu qu'à une distance du bord rouge égale à celle qui le sépare du jaune moyen, c'est-à-dire jusqu'au point où, avec le sel gemme, se trouve placé le maximum de chaleur. Si le spectre est obtenu avec un prisme de flint et surtout de flint pesant, substance qui absorbe une grande partie des radiations extrêmes infrarouges et ultraviolettes, et qui reporte le maximum de chaleur dans le rouge et même dans l'orangé et le jaune, le verdissement n'a plus lieu dans la région infrarouge, ni même dans le rouge extrême, et il s'étend beaucoup moins loin dans la région ultraviolette; il se trouve alors presque exclusivement concentré dans la région lumineuse.

En résumé, dans les conditions où le spectre est le plus complet, la courbe qui représente la marche de la production de la chlorophylle commence dans l'infrarouge à une distance de A égale à celle qui sépare A de L (fig. 41, p. 85), s'élève rapidement, atteint son maximum en L, puis s'abaisse plus lentement, et, arrivée en H, se prolonge dans l'ultraviolet jusqu'à une distance égale à AH.

*Méthode des écrans absorbants* (1). — La méthode des écrans absorbants conduit aux mêmes résultats.

Un écran formé d'une dissolution d'iode dans le sulfure de carbone absorbe, comme on sait (p. 90), toutes les radiations de grande et de moyenne réfrangibilité : ultraviolettes, lumineuses, et même les plus réfrangibles parmi les infrarouges. Aussi, derrière cet écran, les choses se passent-elles comme dans la chambre obscure. Aucune production de chlorophylle n'a lieu dans les plantes ordinaires, tandis que les Conifères, les Fougères et le Gui verdissent parfaitement.

Une dissolution de bichromate de potasse laisse passer les rayons rouges, orangés, jaunes et une partie des rayons verts, en absorbant toute la partie la plus réfrangible du spectre (p. 94). Derrière cet écran, la production de la chlorophylle s'opère très énergiquement. Une dissolution d'oxyde de cuivre dans l'ammoniaque laisse passer une partie des rayons verts, les rayons bleus, indigos, violets et ultraviolets, et absorbe toute la partie la moins réfrangible. Derrière cet écran, la production de la chlorophylle a lieu encore, mais avec une intensité beaucoup plus faible que dans le cas précédent.

**Influence de l'intensité de la radiation sur la production de la chlorophylle** (2). — Si l'on fait tomber sur la plante une radiation totale, émanée soit du soleil, soit d'une source artificielle, il suffit que cette radiation ait une intensité très faible pour amener le verdissement. Ainsi, la coloration commence à s'opérer à une lumière diffuse assez faible pour permettre à peine à l'œil de lire les caractères d'un livre.

A partir de cette limite inférieure, si l'intensité va croissant, la production de la chlorophylle se fait de mieux en mieux jusqu'à une certaine intensité optimum, à partir de laquelle elle s'opère de moins en moins bien. Enfin, si

(1) Gardner : *loc. cit.* — Wiesner : *Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze*, Wien, 1877, p. 39.

(2) Wiesner : *loc. cit.*, p. 61. — Boehm : *Ueber die Verfärbung grüner Blätter im intensiven Sonnenlichte* (Landwirthschaftliche Versuchsstationen, XXI, p. 463, 1877). — Famintzin : *Mélanges biologiques de Saint-Petersbourg*, VI, p. 94, 1866.

l'intensité dépasse une certaine limite, non seulement la chlorophylle ne se produit pas, mais celle qui avait pu être produite antérieurement est promptement détruite. C'est, en effet, un fait bien connu que des feuilles étiolées ne verdissent pas ou ne verdissent que très lentement à la lumière directe du soleil. L'intensité lumineuse qui suffit à empêcher la chlorophylle de se former, et même à détruire la chlorophylle préexistante, n'étant pas encore de nature à altérer profondément le protoplasme de la cellule, on conçoit que, si plus tard l'intensité diminue, la chlorophylle pourra se produire ou se régénérer. L'optimum d'intensité et la limite supérieure ont d'ailleurs, suivant les plantes, des valeurs différentes qui n'ont pas été jusqu'ici déterminées avec précision.

**Influence de la température sur la production de la chlorophylle (1).** — Dans les plantes ordinaires, les radiations calorifiques très lentes, comme celles qui émanent de sources obscures, sont impuissantes, il est vrai, à provoquer la formation de la chlorophylle ; mais elles agissent cependant sur ce phénomène, comme sur tous ceux qui s'accomplissent dans les végétaux, en amenant le corps vivant au degré de température nécessaire à sa manifestation.

En exposant la plante à une source lumineuse d'intensité constante fixée à son optimum, ce qui ne peut s'obtenir qu'avec une source artificielle, car l'intensité de la radiation solaire varie à tout instant, et en soumettant cette plante à une série de températures maintenues constantes pendant toute la durée de l'expérience, on a vu que, pour la production de la chlorophylle, il y a trois températures critiques : une limite inférieure au-dessous de laquelle elle ne se fait pas, une limite supérieure au-dessus de laquelle elle ne se fait plus, et quelque part entre les deux une température optimum, qui est la plus favorable de toutes au verdissement. Ces trois températures varient d'ailleurs avec les plantes, comme le montrent les quelques exemples suivants :

| Plantules.                                     | Limite inférieure. | Optimum. | Limite supérieure. |
|--|--------------------|----------|--------------------|
| Orge vulgaire ( <i>Hordeum vulgare</i> ).....  | 4°—5°              | 30°      | 37°—38°            |
| Maïs cultivé ( <i>Zea Mays</i> ).....          | 10°                | 35°      | 40°                |
| Radis cultivé ( <i>Raphanus sativus</i> )..... | 10°                | 35°      | 45°                |
| Pois cultivé ( <i>Pisum sativum</i> ).....     | 4°—5°              | 35°      | 40°                |

**Influence de la nature de la plante sur la production de la chlorophylle (2).** — Pour obtenir dans une plante donnée la production de chlorophylle la plus rapide et la plus forte, il faut donc l'exposer à la fois à l'optimum de température et à l'optimum d'intensité lumineuse. En procédant ainsi avec les plantes les plus diverses, on verrait apparaître l'influence qu'exerce la nature propre du végétal sur la rapidité et l'intensité de son verdissement. La comparaison n'a pas été faite jusqu'ici avec cette rigueur. On s'est contenté de réaliser des conditions moyennes et constantes d'intensité lumineuse et de température, et d'y soumettre un certain nombre de plantes. Ainsi, par exemple, à la température moyenne de 17 degrés, une flamme de

(1) Wiesner : *loc. cit.*, p. 82-91.

(2) Wiesner : *loc. cit.*, p. 91.

gaz valant 6, 5 bougies, placée à 1<sup>m</sup>,30 de la plante, a produit un verdissement visible à l'œil, comme il suit :

|   |         |        |
|---|---------|--------|
| Balsamine des jardins ( <i>Balsamina hortensis</i> )..... | après 1 | heure  |
| Radis cultivé ( <i>Raphanus sativus</i> ).....            | » 3     | heures |
| Ibérède amère ( <i>Iberis amara</i> ).....                | » 4,5   | »      |
| Liseron tricolore ( <i>Convolvulus tricolor</i> ).....    | » 6,5   | »      |
| Courge pépon ( <i>Cucurbita Pepo</i> ).....               | » 9,5   | »      |

Dans les mêmes conditions, si l'on recherche la première apparition de la chlorophylle dans les cellules à l'aide du spectroscope, on voit qu'elle s'y manifeste de la manière suivante :

|   |       |           |
|---|-------|-----------|
| Avoine cultivée ( <i>Avena sativa</i> ).....        | après | 5 minutes |
| Orge vulgaire ( <i>Hordeum vulgare</i> ).....       | »     | 10 »      |
| Maïs cultivé ( <i>Zea Mays</i> ).....               | »     | 20 »      |
| Passerage cultivé ( <i>Lepidium sativum</i> ).....  | »     | 25 »      |
| Courge pépon ( <i>Cucurbita Pepo</i> ).....         | »     | 35 »      |
| Haricot vulgaire ( <i>Phaseolus vulgaris</i> )..... | »     | 45 »      |

Une partie de ces différences peut tenir sans doute à ce que, dans les conditions de l'expérience, les diverses plantes se trouvaient inégalement éloignées des deux optimums d'intensité et de température. Mais, à coup sûr, une bonne partie revient à la différence de nature des plantes elles-mêmes.

**La production de la chlorophylle est un phénomène d'induction (1).** — La chlorophylle, on le voit par ce qui précède, n'apparaît pas aussitôt après que la radiation active a frappé la plante : sa production exige un certain temps d'action. Elle ne cesse pas non plus brusquement quand, après avoir exposé la plante à la lumière pendant un certain temps, on la place à l'obscurité.

Ainsi, après avoir éclairé une plante pendant un temps insuffisant pour que l'œil y perçoive la moindre trace de matière verte, une Balsamine des jardins par exemple pendant trois quarts d'heure, si on la place à l'obscurité, on la voit bientôt verdier comme en pleine lumière. Comme les flexions géotropique et phototropique, la production de la chlorophylle est donc un phénomène induit ; en d'autres termes, elle est une fonction du temps et présente un effet ultérieur. C'est une induction photochimique.

**Production de la chlorophylle dans une radiation intermittente (2).** — On le démontre encore en soumettant à l'influence d'une radiation intermittente une plantule développée à l'obscurité.

Exposons des plantules étiolées d'Orge vulgaire et d'Avoine cultivée à une distance de 1<sup>m</sup>, 40 d'une flamme de gaz valant 6, 5 bougies. Dans ces conditions, il faut 4 minutes d'éclairage continu pour que l'extrait alcoolique des feuilles manifeste nettement la bande d'absorption I du spectre de la chlorophylle (voir p. 170) ; après 2 minutes et demie, il n'y en a pas encore trace. Si l'on rend l'éclairage intermittent en couvrant et découvrant alternativement la plante pendant une seconde, on constate, au bout de 5 minutes, la production de la même quantité de chlorophylle que si l'éclairage avait été continu

(1) Wiesner ; *loc. cit.*, p. 82.

(2) Mikosch et Stöhr : Sitzungsberichte der k. Akad. der Wiss. zu Wien, 15 juillet 1880.



pendant le même temps. Or, dans cette expérience, la radiation n'a agi en tout que pendant 2 minutes et demie. Dans les mêmes conditions, les plantules de Passerage cultivé forment leur première chlorophylle après 12 minutes et demie, tout aussi bien si la radiation est intermittente de seconde en seconde que si elle est continue. Dans le premier cas, la radiation n'a frappé la plante que pendant 6 minutes un quart. Or après 6 minutes un quart d'irradiation continue, il n'y a encore aucune trace de chlorophylle.

On voit donc que la radiation n'agit qu'après un certain temps, et que son effet se développe quand elle a cessé. On voit aussi que lorsque l'irradiation est continue, la moitié de son action est inutile. Nous avons déjà constaté les mêmes faits pour le phototropisme, et ce sont là, comme on sait, les caractères essentiels des phénomènes d'induction.

En appliquant la même méthode à la destruction de la chlorophylle sous l'influence d'une radiation de très forte intensité, on s'assure que ce phénomène est d'une nature toute différente. S'il faut quatre minutes pour décolorer la dissolution dans une lumière continue, il en faudra huit dans une radiation intermittente de seconde en seconde.

### § 15

#### Absorption des radiations par la chlorophylle.

Une fois produite dans la plante, la chlorophylle agit sur la radiation totale incidente, en absorbant une partie des rayons lumineux qu'elle renferme. C'est la nature de cette absorption lumineuse qu'il s'agit ici de déterminer.

Pour cela, on fait tomber un faisceau de rayons solaires sur la chlorophylle et on l'analyse à sa sortie par un prisme, qui l'étale en un spectre. Dans ce spectre, il manque toutes les radiations absorbées, qui sont remplacées par autant de bandes noires. On obtient ce spectre d'absorption de deux manières : 1° avec une dissolution de chlorophylle pure ; 2° avec un membre vivant, une feuille par exemple.

**Spectre de la dissolution (1).** — Il suffit de faire bouillir des feuilles vertes dans l'eau, de les dessécher ensuite à une température qui ne soit pas trop élevée et de les pulvériser, pour obtenir des matériaux d'étude qui peuvent ensuite se conserver longtemps inaltérés. Le moment venu, on extrait de cette poudre la matière colorante verte mélangée à la xanthophylle par l'alcool, l'éther, l'huile grasse, l'huile de pétrole, le sulfure de carbone, etc. En agitant la dissolution alcoolique avec de la benzine et laissant reposer, on sépare la chlorophylle, qui entre en dissolution dans la benzine et forme la couche

(1) Askenasy : *Botanische Zeitung*, 1867. — Kraus : *Sitzungsberichte des phys. med. Societät in Erlangen*, 1871. — Kraus : *Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe*, Stuttgart, 1872. — Gerland et Rauwenhoff : *Archives néerlandaises*, VI, 1871. — Gerland : *Poggendorff's Annalen*, 1871, p. 585. — Chautard : *Comptes rendus*, 1872, 1873 et 1874. — Pringsheim : *Untersuchungen über das Chlorophyll* (Monatsberichte der k. Akad. der Wiss. zu Berlin, 1874 et 1875). — Vogel : *Berichte der deutsch. chem. Gesellch.* 1878.

superficielle, de la xanthophylle qui reste en dissolution dans l'alcool et forme la couche profonde.

La dissolution verte ainsi obtenue doit toujours être employée de suite, car la chlorophylle dissoute s'altère si on l'expose à la lumière en présence de l'oxygène, et d'autant plus vite que l'intensité lumineuse est plus grande. Ce sont surtout les rayons jaunes et ceux qui les avoisinent immédiatement dans l'orangé et le vert qui déterminent cette altération. Celle-ci est d'autant plus rapide d'ailleurs que la dissolution est plus étendue. Le liquide altéré est d'un brun sale, verdâtre ou jaunâtre; la chlorophylle, modifiée par oxydation, y a changé de couleur.

En décomposant, à l'aide d'un prisme, la radiation solaire qui a traversé une couche moyennement épaisse de la dissolution de chlorophylle dans la benzine, on obtient un spectre sillonné de sept bandes sombres, comme le représente la partie médiane de la figure 49. Quatre de ces bandes sont

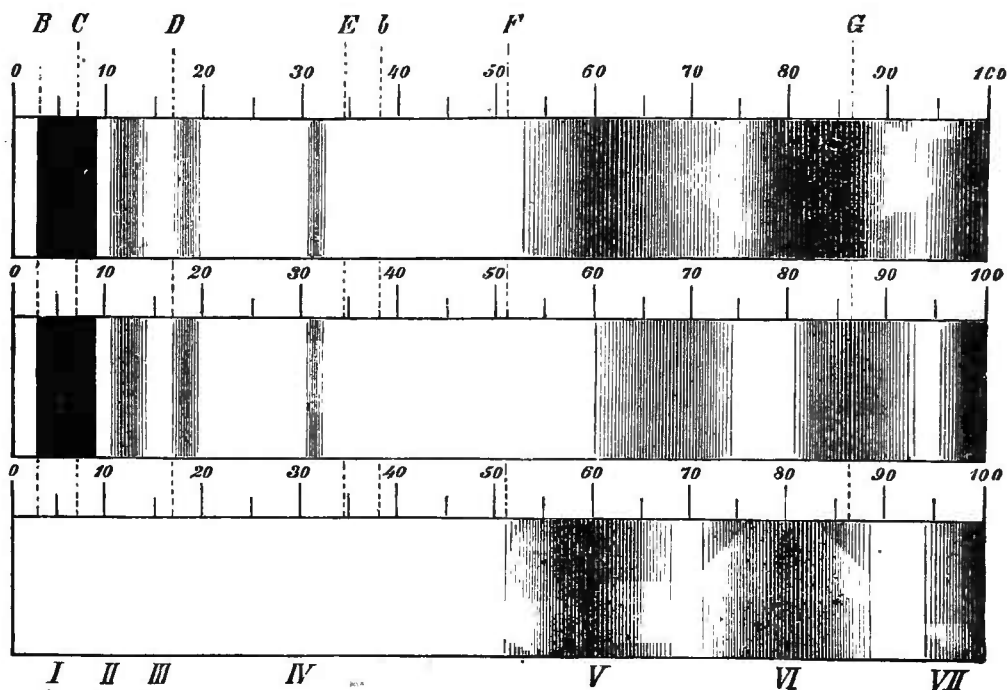


Fig. 49. — Spectres d'absorption de la chlorophylle (d'après Kraus). — Le spectre d'en haut est obtenu avec l'extrait alcoolique des feuilles; celui du milieu avec la chlorophylle dissoute dans la benzine; celui d'en bas avec la xanthophylle. Les bandes d'absorption sont figurées, dans la partie la moins réfrangible *B-E*, telles que les donne une dissolution concentrée, et dans la partie la plus réfrangible *F-G*, telles que les donne une dissolution faible. Les lettres *A-G* indiquent la position des principales raies; les nombres *I-VII* désignent les bandes d'absorption de la chlorophylle en marchant du rouge au violet; enfin les traits 0-100 divisent la longueur du spectre en 100 parties égales.

étroites et situées dans la moitié la moins réfrangible du spectre; les trois autres sont larges et situées dans la moitié la plus réfrangible, la dernière à la limite même du violet. Ces dernières ne se montrent nettement séparées que si l'on se sert de dissolutions très étendues; déjà, avec une concentration moyenne, elles confluent en une seule et même bande d'absorption, qui embrasse toute la seconde moitié du spectre.

La bande *I*, située dans le rouge et comprise entre les raies *B* et *C*, est assez large, d'un noir foncé et très nettement limitée de chaque côté. C'est la

principale bande d'absorption. Les bandes II, III et IV situées respectivement dans l'orangé, le jaune et le jaune vert, sont estompées sur les bords, de plus en plus étroites et de moins en moins sombres, suivant leur numéro d'ordre. En deçà de I, la lumière rouge sombre passe sans obstacle; entre I et II, elle est affaiblie; elle l'est moins entre II et III, moins encore entre III et IV.

Les larges bandes V, VI et VII sont toutes estompées des deux côtés. La bande V commence bien au delà de la raie F; la bande VI commence bien avant la raie G et s'étend au delà. Enfin la bande VII résulte de l'absorption totale de l'extrémité violette du spectre vers la raie H.

Avec la dissolution alcoolique de xanthophylle, on obtient un spectre tout différent, représenté dans la partie inférieure de la figure 49. Il ne possède que trois larges bandes d'absorption dans la moitié la plus réfrangible. La première commence à la raie F, bien avant la bande V de la chlorophylle, et s'étend moins loin; elle est aussi un peu plus large et beaucoup plus sombre que cette bande V. La seconde commence un peu au delà de la fin de la bande V de la chlorophylle et s'étend à peine au delà de la raie G. La troisième, plus large que la bande VII de la chlorophylle, occupe comme elle toute l'extrémité du spectre.

Enfin avec la dissolution alcoolique directement préparée et qui contient la chlorophylle mélangée à la xanthophylle, on obtient un spectre qui résulte de la superposition des deux précédents, comme le montre la partie supérieure de la figure 49. Il a encore sept bandes. Les quatre premières sont celles de la chlorophylle pure. Les trois autres, plus larges et plus sombres que celles de la chlorophylle, résultent de la superposition des bandes de la chlorophylle avec les bandes correspondantes, mais un peu plus larges, plus sombres et moins réfrangibles, de la xanthophylle. Dès que la

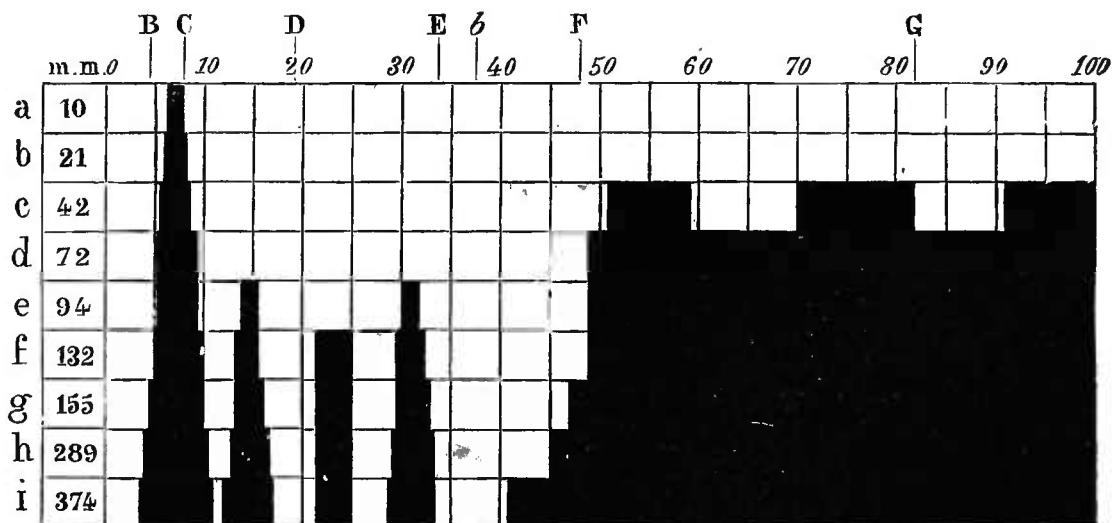


Fig. 50. — Variation du nombre et de la largeur des bandes d'absorption du spectre de la chlorophylle avec l'épaisseur de la couche de dissolution traversée. La colonne de gauche donne en millimètres l'épaisseur correspondante à chacun des neuf spectres a-i superposés (d'après Pringsheim).

dissolution est un peu concentrée, ces trois bandes confluent en une seule.

On voit que les radiations vertes entre les raies E et F passent tout entières sans être absorbées. Elles sont accompagnées des radiations rouges

C'est même par le dégagement de bulles d'oxygène à la surface de plantes vertes exposées au soleil dans de l'eau chargée d'acide carbonique en dissolution, que le phénomène de décomposition de l'acide carbonique se manifeste le plus clairement à l'observation. C'est aussi par là qu'il a été découvert au siècle dernier.

Nous étudierons tout à l'heure le rapport du volume de l'oxygène produit au volume de l'acide carbonique décomposé dans le même temps, rapport qui exprime la nature et le degré de la décomposition. Mesurons d'abord l'intensité du phénomène, soit par le volume d'acide carbonique absorbé, soit par le volume d'oxygène dégagé, et voyons comment elle varie avec la réfrangibilité des rayons incidents, avec l'intensité des radiations efficaces, avec la température, avec la pression de l'acide carbonique dans le milieu extérieur, enfin avec la nature de la plante.

**Influence de la réfrangibilité des radiations sur l'intensité de la décomposition de l'acide carbonique.** — A l'étude de ce problème, on a appliqué tour à tour la méthode du spectre et la méthode des écrans absorbants. La première est susceptible de donner les résultats les plus précis, que la seconde vient ensuite contrôler (1).

On forme, avec un faisceau solaire fixé par un héliostat, un spectre bien

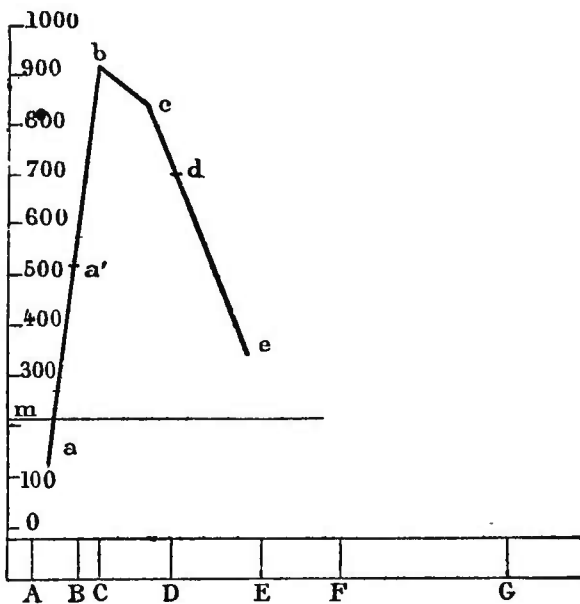


Fig. 53. — Courbe représentant la marche de la décomposition de l'acide carbonique dans le spectre. Le maximum *b* correspond aux radiations comprises entre les raies B et C (d'après Timiriazeff).

pur, dans la région lumineuse duquel on dispose côte à côte en batterie un certain nombre d'étroites éprouvettes renversées sur le mercure, et séparées l'une de l'autre par des écrans noircis. Chaque éprouvette est remplie d'eau contenant en dissolution une quantité connue d'acide carbonique et renferme une feuille longue et étroite, une feuille de Bambou, par exemple. Après six heures d'exposition, on mesure et on analyse avec toute la précision possible le gaz des diverses éprouvettes, et l'on détermine l'acide carbonique disparu dans chacune d'elles. En exprimant les nombres ainsi obtenus par des ordonnées placées dans les positions mêmes occupées dans le spectre par les éprouvettes respectives, on trace la ligne *aa'bcd*e de la figure 53.

On voit que le maximum de la décomposition a lieu dans le rouge, entre les raies B et C. A partir de ce point, le phénomène décroît très brusquement du côté le moins réfrangible, de manière à s'annuler dans le rouge extrême. De l'autre côté, il décroît un peu moins vite et devient très faible à partir du vert.

Divers auteurs ont étudié cette question par l'une ou par l'autre de ces méthodes, ou

un certain nombre d'étroites éprouvettes renversées sur le mercure, et séparées l'une de l'autre par des écrans noircis. Chaque éprouvette est remplie d'eau contenant en dissolution une quantité connue d'acide carbonique et renferme une feuille longue et étroite, une feuille de Bambou, par exemple. Après six heures d'exposition, on mesure et on analyse avec toute la précision possible le gaz des diverses éprouvettes, et l'on détermine l'acide carbonique disparu dans chacune d'elles. En exprimant les nombres ainsi obtenus par des ordonnées placées dans les positions mêmes

Le même résultat s'obtient en faisant usage de dissolutions colorées ne laissant passer que de certaines portions bien déterminées de la région lumineuse du spectre.

Si l'on compare la courbe de décomposition de l'acide carbonique (fig. 53) à la courbe d'absorption des radiations par la chlorophylle dans la moitié la moins réfrangible du spectre (fig. 50, 51 et 52), on voit que le maximum de la décomposition coïncide avec la première et la plus forte bande d'absorption, comprise entre les raies B et C. Dans le rouge extrême, où l'absorption est nulle, la décomposition est nulle. De l'autre côté, dans l'orangé, le jaune et le vert, où il y a une absorption, mais de plus en plus faible à mesure qu'on passe de la seconde bande à la quatrième, la décomposition continue, mais en s'affaiblissant dans la même proportion. Toutefois, la méthode employée n'a pas permis de mettre en évidence les trois relèvements ou maximums secondaires de décomposition qui, sur cette portion descendante de la courbe, correspondraient aux trois bandes secondaires d'absorption. A cela près, on peut regarder la coïncidence des deux phénomènes comme complète en ce qui concerne la partie la moins réfrangible du spectre. Dans cette région, les radiations les plus efficaces sont précisément celles que la chlorophylle absorbe le mieux.

Dans la moitié la plus réfrangible du spectre, sans doute à cause de la grande dispersion des rayons dans cette région, cette méthode n'accuse qu'une très faible décomposition d'acide carbonique et n'est pas assez sensible pour mettre en évidence la relation qui lie cette décomposition à la bande d'absorption correspondante. Pour obtenir ce résultat et achever la solution du problème, il a fallu avoir recours à une méthode indirecte, beaucoup plus sensible.

Diverses Bactéries mobiles, comme la Bactérie terme (*Bacterium Termo*), etc., sont, comme on sait, très avides d'oxygène; dans une goutte d'eau sous une lamelle de verre, on les voit se rassembler toutes le long du bord, et si l'on introduit une bulle d'air dans la goutte, elles s'accablent bientôt en forme d'anneau tout autour de cette bulle. Si donc, dans une goutte d'eau où pullulent de pareilles Bactéries, on vient à placer des cellules vertes, un filament de Conferve ou de Cladophore, par exemple, on verra, dès que la lumière aura acquis une intensité suffisante, les Bactéries entrer en mouvement et venir se rassembler tout autour des cellules vertes, pour absorber l'oxygène à mesure qu'il se produit.

Ceci posé, pour savoir comment le dégagement d'oxygène varie avec la par toutes les deux à la fois, notamment : Daubeny (1836), Draper (1845), Cloëz et Gratiolet (1849), MM. Sachs (1864), Cailletet (1867), Pfeffer (1871), Dehérain (1873). Récemment M. Timiriazeff [*Recherches sur la décomposition de l'acide carbonique dans le spectre solaire par les parties vertes des végétaux* (Ann. de Chimie et de physique, 5<sup>e</sup> série, t. XII, p. 355, 1877) et *État actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, II, p. 99, 1885)], plus récemment encore, M. Engelmann [*Botanische Zeitung*, 1881 et 1882; *Couleur et assimilation* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XV, p. 357, 1883); *Recherches sur les relations quantitatives entre l'absorption de la lumière et l'assimilation* (Archives néerland., XIX, p. 186, 1884); *Technique et critique de la méthode des Bactéries* (Arch. néerl., XXI, 1886)], ont fait faire de grands progrès à la question. Ce sont ces derniers travaux que je suis dans cet exposé.

réfrangibilité des radiations incidentes, on fait tomber sur le filament de Conferve disposé sur le porte-objet du microscope, parallèlement à sa longueur, un spectre microscopique obtenu à l'aide d'un petit prisme et l'on note la position des principales raies de ce *microspectre*, ainsi que celle des deux bandes principales d'absorption de la chlorophylle. Dès que l'intensité lumineuse est suffisante, les Bactéries se localisent, s'accumulant dans les

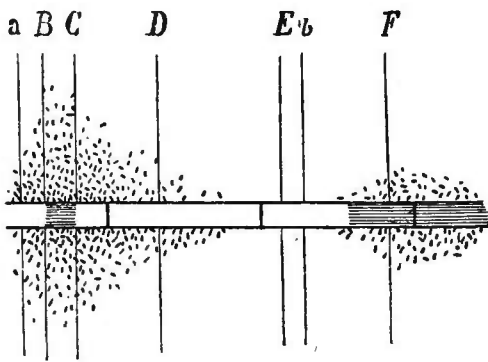


Fig. 54. — Filament de *Cladophore* (*Cladophora*), soumis, dans une goutte d'eau où pullulent des Bactéries aérobies, au microspectre de la lumière solaire. Les Bactéries se rassemblent autour des deux principales bandes d'absorption de la chlorophylle (d'après Engelmann).

points où de l'oxygène se produit, se retirant au contraire de ceux où il ne s'en forme pas. Au bout de quelques minutes, le groupement, devenu stationnaire, dessine à l'œil la courbe qui lie la production de l'oxygène à la réfrangibilité des rayons (fig. 54). On voit que le maximum a lieu dans le rouge entre les raies B et C, c'est-à-dire à l'endroit de la plus forte absorption des rayons par la chlorophylle. Vers la gauche, la production d'oxygène décroît brusquement et devient nulle à la limite de l'infrarouge; vers la droite, elle diminue plus lentement et ne s'annule que dans le vert. En un mot, le résultat

obtenu pour la moitié la moins réfrangible du spectre par la méthode directe de l'analyse des gaz se trouve entièrement confirmé par la méthode indirecte des Bactéries.

Mais en outre on aperçoit un second groupement dans la moitié la plus réfrangible du spectre, où les radiations sont aussi, comme on sait (p. 170, fig. 49 et fig. 52), fortement absorbées par la chlorophylle. Le maximum se trouve dans le violet au delà de la raie F; il est beaucoup plus faible que l'autre et ne se produit qu'avec la lumière solaire, pas avec celle du gaz. Mais, si cette seconde courbe des Bactéries s'élève moins haut, elle s'étend aussi beaucoup plus en largeur que la première, résultat dû à la grande dispersion des rayons dans cette région du spectre. Somme toute, les deux groupements, c'est-à-dire les deux dégagements d'oxygène qu'ils accusent, paraissent s'équivaloir, comme s'équivalent les deux absorptions de rayons qui les provoquent. Si donc l'on partage la région lumineuse du spectre, de la longueur d'onde  $\lambda = 0,765$  à la longueur d'onde  $\lambda = 0,395$ , en deux moitiés par la longueur d'onde moyenne  $\lambda = 0,580$ , l'intensité de la décomposition de l'acide carbonique se trouve être exactement la même dans ces deux moitiés. On sait, par les recherches thermiques les plus récentes, que l'énergie totale est aussi la même dans ces deux moitiés.

En résumé, on peut admettre que l'intensité de la décomposition d'acide carbonique provoquée par un rayon de longueur d'onde déterminée ne dépend que de deux éléments, savoir de l'énergie actuelle de ce rayon et de son coefficient d'absorption par la chlorophylle. Les radiations les plus efficaces sont celles qui, étant le mieux absorbées par la chlorophylle, possèdent en même temps la plus grande énergie actuelle. C'est ainsi que les rayons rouges

extrêmes et infrarouges, ainsi que les rayons verts, malgré leur forte énergie, n'ont pas d'effet, parce qu'ils traversent la chlorophylle sans absorption sensible, tandis que les rayons violets ont un grand effet, malgré leur faible énergie, parce qu'ils sont fortement absorbés. Cette relation entre la puissance décomposante des rayons et leur énergie thermique paraît toute naturelle si l'on remarque que la décomposition de l'acide carbonique exige pour s'opérer une absorption considérable de chaleur.

**Influence de l'intensité des radiations actives sur la décomposition de l'acide carbonique (1).** — L'intensité de la décomposition de l'acide carbonique ne dépend pas seulement de la réfrangibilité des rayons incidents, mais encore de leur intensité. Pour commencer la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la chlorophylle, il faut une radiation incidente d'intensité beaucoup plus grande que pour produire la chlorophylle elle-même. Il y a donc une certaine intensité faible, et même un certain nombre de degrés d'intensité faible, qui suffisent pour que la chlorophylle prenne naissance, mais où elle est et demeure impuissante à décomposer l'acide carbonique. Ainsi un grand nombre de plantes (Haricot, Fève, Courge, Capucine, Dahlia, etc.), exposés au fond d'une chambre à la lumière diffuse d'un jour d'été, verdissent rapidement, mais sans décomposer d'acide carbonique les jours suivants. Placées contre la fenêtre, elles verdissent de même, mais ensuite décomposent l'acide carbonique et fixent le carbone dans leurs tissus.

La radiation émise par une lampe Drummond valant 76 bougies, par une lampe Bourbouze à rayonnement de platine valant 62 bougies, et même par une lampe à gaz valant 50 bougies, pourvu qu'on absorbe les rayons infrarouges par un écran d'eau, a déjà une intensité suffisante pour provoquer dans les feuilles du Blé (*Triticum*), de la Tulipe (*Tulipa*), du Bambou (*Bambusa*), du Chamédore (*Chamædorea*), une forte décomposition d'acide carbonique. Le phénomène va croissant ensuite avec l'intensité de la radiation, d'abord rapidement, puis de plus en plus lentement, jusqu'à une certaine intensité où il atteint son maximum. Alors, de deux choses l'une, suivant les plantes. Ou bien le phénomène conserve ensuite la même valeur, à mesure que l'intensité lumineuse va croissant, et cela jusqu'au degré où la chlorophylle est détruite : il n'y a pas d'optimum. Il en est ainsi pour les plantes submergées, comme l'Élodée du Canada (*Elodea canadensis*), la Zannichellie des marais (*Zannichellia palustris*), etc., chez qui le maximum de décomposition correspond à peu près à l'insolation directe. Ou bien le

(1) Boussingault : *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, t. IV, p. 397, 1868. — Duchartre : *Comptes rendus*, XLII, 1856. — Sachs : *Botanische Zeitung*, 1862 et 1864. — Wolkoff : *Jahrbücher für wiss. Botanik*, t. V, 1866. — N. Müller : *Botanische Untersuchungen*, I, p. 3 et p. 374, 1872. — Kreuzler : *Landwirtsch. Jahrbücher*, VII, p. 366, 1878. — Dehérain et Maquenne : *Sur la décomposition de l'acide carbonique par les feuilles éclairées par des lumières artificielles* (*Ann. des sc. nat.*, 6<sup>e</sup> série, t. IX, p. 47, 1880). — Famintzin : *Décomposition de l'acide carbonique par les plantes exposées à la lumière artificielle et De l'influence de l'intensité de la lumière sur la décomposition de l'acide carbonique par les plantes* (*Mélanges biologiques de Saint-Pétersbourg*, t. X, 1880, et *Ann. des sc. nat.*, 6<sup>e</sup> série, t. IX, p. 62 et 67, 1880). — Reinke : *Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen* (*Bot. Zeitung*, p. 697, 1883).

phénomène décroît ensuite à mesure que l'intensité lumineuse augmente et il y a un optimum. Pour certaines plantes, cet optimum correspond à la lumière solaire directe (Calamagrostide, etc). Il paraît en être ainsi pour la plupart de nos plantes de grande culture. Pour d'autres, il est inférieur à la radiation solaire directe; celles-ci décomposent mieux l'acide carbonique derrière un écran qu'en plein soleil (Bambou, Chamédore, etc.). Ainsi, par exemple, une feuille de Bambou qui décompose 9<sup>cc</sup> d'acide carbonique en plein soleil, en décompose pendant le même temps 17<sup>cc</sup>, près du double, si on l'abrite derrière une bande de papier. Ces plantes peuvent donc décomposer tout autant d'acide carbonique à l'ombre qu'au soleil. Il en est sans doute ainsi pour tous les végétaux qui prospèrent à l'ombre, comme les Mousses, les Fougères, les Oxalides, etc.

**Influence de la pression externe de l'acide carbonique sur la décomposition de ce gaz par la chlorophylle (1).** — Soumis à la radiation solaire dans de l'acide carbonique pur, les organes verts n'absorbent pas ce gaz. Pour pouvoir être absorbé, il faut que l'acide carbonique soit étendu, dilué dans une certaine quantité de gaz inerte. On doit se demander dès lors quelle est la marche du phénomène avec le degré de dilution, c'est-à-dire avec la pression de l'acide carbonique dans le milieu extérieur.

On savait par des expériences anciennes que l'absorption s'opère mal dans une atmosphère confinée contenant 75 p. 100, 66 p. 100 et même 50 p. 100 d'acide carbonique, mais qu'elle est très énergique à la dose de 8 p. 100. On savait aussi qu'elle s'accomplit encore bien dans l'atmosphère libre, qui n'en renferme que 0,03 p. 100. Plus récemment on a suivi, toutes choses égales d'ailleurs, la marche quantitative du phénomène entre ces limites extrêmes, et l'on a montré qu'il y a une certaine pression de l'acide carbonique dans le milieu extérieur pour laquelle la décomposition de ce gaz s'opère le mieux possible. Au delà de cet optimum, la décomposition va décroissant jusqu'à une limite supérieure où elle ne peut plus se produire, bien plus, où l'acide carbonique exerce sur la plante une influence nuisible. En deçà de l'optimum, la décomposition décroît aussi, mais plus rapidement, jusqu'à la valeur qu'elle possède dans l'air ordinaire. Plus bas encore, on arriverait peut-être à une limite au-dessous de laquelle elle n'aurait plus lieu; mais on n'a pas encore de recherches sur ce point.

L'optimum et sans doute aussi les deux limites varient d'ailleurs avec la nature des plantes. Ainsi, par exemple, l'optimum de décomposition a lieu avec 8 ou 10 p. 100 d'acide carbonique dans la Glycérie (*Glyceria spectabilis*), avec 5 à 7 p. 100 dans la Massette (*Typha latifolia*); il est plus bas encore dans le Nérion (*Nerium Oleander*). La dose de 10 p. 100 convient à la plupart des plantes. Si la plante verte est soumise à la radiation dans de l'eau

(1) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804, p. 29. — Boussingault : *Économie rurale*, I, p. 71, 1840. *Études sur les fonctions des feuilles* (Agronomie, Chimie agricole et Physiologie, IV, p. 267, 1868). — Vogel et Wittwer : *Ueber den Einfluss der Vegetation, etc.* (Abhandlungen der k. Akad. der Wiss. zu München, VI, 1851, p. 265-345.) — Rauwenhoff : *Onderzoek naar de Betrekking der groene Plantendeelen*, Amsterdam, 1853. Godlewski : *Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 343, 1873).



contenant en dissolution de l'acide carbonique et en même temps des bicarbonates, du bicarbonate de chaux par exemple, elle commence par décomposer le gaz dissous; puis, lorsque la pression décroissante de ce gaz arrive à être inférieure à la tension de dissociation du bicarbonate, celui-ci se dissocie et le carbonate insoluble se dépose çà et là à la surface des feuilles. Il semble alors que la plante ait décomposé directement l'acide carbonique combiné dans le bicarbonate.

**Influence de la température sur la décomposition de l'acide carbonique.**

— La décomposition de l'acide carbonique dépend de la température. Il a une limite inférieure, au-dessous de laquelle elle ne s'opère pas, et qui varie suivant les plantes. Les feuilles du Mélèze (*Larix*), par exemple, décomposent déjà l'acide carbonique entre 0°,5 et 2°,5, et les herbes des prairies entre 1°,5 et 3°,5. Dans un grand nombre de Mousses et d'Algues, le phénomène commence aussi à de très basses températures. Dans la Vallisnérie, il ne s'opère qu'au-dessus de 6° et dans le Potamot (*Potamogeton*) seulement entre 10° et 15°.

A partir de cette limite inférieure, le phénomène va croissant constamment avec la température, au moins jusqu'à 30°. Il n'y a pas d'optimum, ou bien il est supérieur à 30°. Une branche feuillée d'Orme (*Ulmus*), par exemple, soumise à un éclairage constant, dégage: à 7°, 0,71 d'oxygène; à 10°, 0,93; à 28°, 2,36; à 30°, 3,45 (1). La décomposition de l'acide carbonique paraît donc suivre en fonction de la température la même marche que la respiration.

**Influence de la nature de la plante sur l'intensité de la décomposition de l'acide carbonique** (2). — Pour la décomposition de l'acide carbonique, les plantes ont déjà, comme on vient de le voir, vis-à-vis de l'intensité de la radiation et vis-à-vis du degré de la température, des exigences et des préférences très inégales. Aussi, pour voir se manifester l'influence de leur nature propre sur le phénomène lui-même, est-il nécessaire d'exposer chacune d'elles, sous la même surface, à l'effet d'une même radiation constante, à son optimum d'intensité et à son optimum de température. A cette condition seule, on obtiendra des résultats comparables. Les expériences n'ont pas encore pu être faites avec cette méthode rigoureuse. On s'est contenté de réaliser certaines conditions moyennes d'intensité et de température, et d'y exposer les plantes les plus diverses. On a vu alors qu'elles décomposent dans le même temps des quantités d'acide carbonique très différentes. Les plantes grasses, par exemple, en décomposent beaucoup moins que les plantes herbacées. Une partie de ces différences, sur lesquelles nous aurons à revenir plus tard à propos des feuilles, tient certainement à ce que les plantes soumises à l'expérience se trouvaient inégalement éloignées de leurs optimums respectifs d'intensité et de température; le reste exprime l'influence spécifique réelle. Mais dans les résultats complexes obtenus jusqu'ici il est impossible de faire la part de ces deux causes.

**La décomposition de l'acide carbonique n'est pas un phénomène d'in-**

(1) D'après des recherches encore inédites de MM. Bonnier et Mangin.

(2) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804.

**duction (1).** — Les conditions d'intensité et de température étant remplies, aussitôt que la radiation tombe sur l'organe vert, y pénètre et y est absorbée, aussitôt commence, avec l'énergie qui convient à la plante considérée et aux conditions où elle est placée, la décomposition de l'acide carbonique. Tant que ces conditions demeurent les mêmes, elle se poursuit avec la même intensité ; si les conditions deviennent plus ou moins favorables, l'énergie croît ou décroît aussitôt dans le même rapport. Enfin si la radiation franchit tout à coup la limite inférieure ou supérieure des intensités efficaces, ou si elle cesse tout à coup de parvenir à la plante, brusquement aussi s'arrête la décomposition de l'acide carbonique. On n'observe pas ici cet effet ultérieur dont nous avons constaté l'existence pour l'action de la radiation sur la croissance et pour son action sur la formation de la chlorophylle.

Dans certains cas cependant un pareil effet ultérieur paraît avoir lieu. C'est dans les plantes qui vivent submergées dans l'eau et dont le corps est creusé de grandes lacunes pleines d'air, où l'oxygène produit par la décomposition de l'acide carbonique peut s'accumuler et atteindre une assez forte pression, avant de se dégager çà et là sous forme de courants de bulles par toutes les ouvertures accidentelles (Élodée, Cératophylle, Myriophylle, etc.) Si l'on supprime tout à coup par un écran opaque la radiation incidente, le gaz continue de se dégager aux mêmes points, d'abord sous l'influence de la pression interne et ensuite sous l'influence de l'échange osmotique qui s'opère entre l'atmosphère des lacunes et le gaz dissous dans l'eau extérieure. Les courants de bulles peuvent continuer ainsi dans l'obscurité plusieurs heures durant. Et il semble que ce soit la décomposition de l'acide carbonique elle-même qui se poursuit dans ces conditions, quand c'est seulement l'effet d'une décomposition antérieure qui va s'épuisant peu à peu.

**Rapport entre le volume de l'oxygène apparu et le volume de l'acide carbonique disparu (2).** — En opérant sur les feuilles des plantes les plus diverses et en déterminant chaque fois, sans tenir compte du phénomène respiratoire, d'une part, le volume de l'acide carbonique disparu dans un organe vert et dans l'atmosphère qui l'entoure pendant un certain temps d'exposition à la lumière, de l'autre, le volume de l'oxygène apparu pendant le même temps dans cet organe et dans l'atmosphère qui l'entoure, on a trouvé que ces deux volumes sont sensiblement égaux. Le rapport  $\frac{O}{CO^2}$  est égal à l'unité ou très voisin de l'unité.

Ainsi sur 41 expériences, 13 ont donné volumes égaux des deux gaz ; 15 ont donné un peu plus d'oxygène que l'acide carbonique, 14 un peu plus d'acide carbonique que d'oxygène. Si l'on réunit tous ces résultats en les

(1) Boussingault : Comptes rendus, t. LXVIII, p. 410, 1869, — Ph. Van Tieghem : Comptes rendus, t. LXV, p. 867, 1867 et t. LXIX, p. 531, 1869.

(2) Boussingault : *Rapport existant entre le volume de l'acide carbonique décomposé et celui de l'oxygène mis en liberté* (Agronomie, Chimie agricole et Physiologie, III, p. 266, 1864). — Bonnier et Mangin : *Recherches sur l'action chlorophyllienne séparée de la respiration* (Ann. des sc. nat. 7<sup>e</sup> série, III, 1886).

considérant comme produits par une observation unique, on voit que 100 volumes d'acide carbonique ont fourni 99 volumes d'oxygène.

L'acide carbonique renferme, comme on sait, un volume d'oxygène égal au sien. Les choses se passent donc comme si la décomposition était totale. Le carbone mis en liberté se combinerait alors directement aux éléments de l'eau, pour former des composés ternaires de la forme  $C^m H^n O^n$ , c'est-à-dire des hydrates de carbone. De sorte que la synthèse des hydrates de carbone serait le résultat immédiat et simple de la décomposition de l'acide carbonique par l'action combinée de la lumière et de la chlorophylle.

Toutefois, il faut remarquer qu'on obtient ainsi non pas le résultat du phénomène chlorophyllien seul, mais le résultat de la superposition de ce phénomène à la fonction respiratoire. En réalité, c'est le rapport  $\frac{O + o}{CO^2 + co^2}$  qu'il faut connaître,  $o$  et  $co^2$  étant les volumes d'oxygène fixé et d'acide carbonique produit par la respiration du protoplasme pendant la durée de l'expérience. Pour obtenir ces deux quantités et faire la correction, il faut mesurer la respiration de l'organe vert dans les mêmes conditions de température et d'intensité lumineuse, en empêchant la chlorophylle d'agir. On y parvient en soumettant l'organe à l'action ménagée des vapeurs d'éther, qui suspend l'action chlorophyllienne sans modifier la respiration.

En opérant ainsi, on a obtenu, pour le rapport du volume d'oxygène produit au volume d'acide carbonique décomposé pendant le même temps, un nombre, variable avec les plantes, mais presque toujours un peu supérieur à l'unité. Ainsi la Ronce, le Marronnier et le Lilas ont donné 1,06 ; le Lierre, le Chêne et le Fragon, 1,08 ; le Pélargone, l'Orme et le Fusain du Japon, 1,10 ; le Nicotiane tabac et le Pin silvestre, 1,12 ; le Sarothamne 1,16 et le Houx 1,24. Seul parmi les plantes, il est vrai peu nombreuses, étudiées jusqu'ici à ce point de vue, le Tilleul (*Tilia platyphyllo*) a donné un rapport égal à 1.

Ainsi, tandis que le rapport  $\frac{CO^2}{O}$  de la respiration est souvent un peu plus petit que l'unité (p. 149), le rapport  $\frac{O}{CO^2}$  de l'assimilation du carbone est ordinairement un peu plus grand que l'unité. Ce qui explique que le rapport résultant de la superposition des deux fonctions simultanées inverses soit d'ordinaire très voisin de l'unité.

Puisque le rapport  $\frac{O}{CO^2}$  des gaz échangés pendant l'assimilation du carbone est un peu plus grand que l'unité, non seulement il faut que l'acide carbonique décomposé ait donné tout son oxygène, mais encore qu'une petite quantité de quelque autre substance riche en oxygène ait été décomposée en même temps par l'action de la lumière et de la chlorophylle. Cette autre substance est peut-être de l'eau, dont l'hydrogène se fixerait dans le protoplasme et dont l'oxygène serait mis en liberté. Cette décomposition simultanée d'une petite quantité d'eau expliquerait la production dans le protoplasme à la lumière de divers composés ternaires contenant plus d'équivalents

d'hydrogène que d'équivalents d'oxygène, par exemple des corps gras.

Mais on peut aussi faire la part plus large à cette hypothèse d'une décomposition simultanée de l'eau, et expliquer d'une autre manière les résultats de l'observation. Si l'on remarque, en effet, que l'oxyde de carbone n'est pas décomposé par la plante sous l'influence de la lumière et de la chlorophylle, on est porté à admettre que la décomposition de l'acide carbonique, au lieu d'être totale, s'arrête à l'oxyde de carbone, ne dégageant ainsi que la moitié de l'oxygène qu'il renferme. Pour trouver l'origine de l'autre moitié de l'oxygène produit et en même temps de la petite quantité excédante, on suppose alors que de l'eau est en même temps décomposée et que cette décomposition, se réglant pour ainsi dire pas à pas sur celle de l'acide carbonique, a toujours lieu de telle sorte qu'un peu plus d'un équivalent d'eau soit décomposé dans le même temps qu'un équivalent d'acide carbonique. L'oxyde de carbone et l'hydrogène mis en liberté se combineraient aussitôt, partie équivalent à équivalent pour donner naissance à des composés ternaires de la forme  $C^n H^n O^n$ , c'est-à-dire à des hydrates de carbone comme le glucose  $C^{12}H^{12}O^{12}$ , partie avec excès d'hydrogène pour produire ces corps plus hydrogénés dont il a été question plus haut.

Qu'on lui fasse la part petite ou grande dans l'assimilation du carbone, cette hypothèse de la décomposition simultanée de l'eau est sujette à deux objections. Pourquoi l'eau n'est-elle pas tout aussi bien décomposée sous l'influence de la chlorophylle et de la radiation, en l'absence d'acide carbonique? Pourquoi, en la présence d'acide carbonique, se règle-t-elle sur la décomposition de ce gaz, à peu près équivalent pour équivalent?

**L'assimilation du carbone est localisée dans les chloroleucites.** — La méthode des Bactéries permet de démontrer que la décomposition de l'acide carbonique et l'assimilation consécutive du carbone est exclusivement localisée dans les chloroleucites et ne s'opère pas dans le protoplasme incolore où ils plongent. Exposons, en effet, à la lumière sur le porte-objet du microscope, dans une goutte d'eau contenant des Bactéries très mobiles, un filament de Conferve à chloroleucites arrondis, gros et espacés, ou mieux un filament de Spirogyre, Algue dont les chloroleucites ont la forme de rubans pariétaux spiralés. Après quelques instants, nous verrons les Bactéries s'amasser en petits tas arrondis sur chacun des chloroleucites en grains de la Conferve, ou s'accumuler en ruban continu sur chacun des chloroleucites spiralés de la Spirogyre, laissant inoccupés tous les espaces protoplasmiques incolores qui les séparent. L'assimilation du carbone est donc bien une fonction propre des chloroleucites.

Aussi est-ce à l'intérieur des chloroleucites qu'apparaît le premier produit directement observable de l'assimilation du carbone, c'est-à-dire le premier hydrate de carbone (1). Ce premier produit est très probablement du glucose  $C^{12}H^{12}O^{12}$ , qui dans la plupart des plantes se trouve formé en excès et dont une partie se met aussitôt en réserve au lieu même de sa production, c'est-à-

(1) Sachs : Flora, 1862 et 1863 ; Botanische Zeitung, 1864, p. 289. — Pfeffer : Pflanzenphysiologie, p. 189, 1881. — Sachs : Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg, III, 1884, et Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2<sup>e</sup> éd., p. 295, 1887.

dire dans les chloroleucites, sous forme de grains d'amidon ( $C^{12}H^{10}O^{10}$ )<sup>5</sup>. On s'en assure en exposant à la lumière, dans de l'air ou de l'eau contenant de l'acide carbonique, une plante ou partie de plante verte quelconque aux chloroleucites de laquelle on a, par un séjour préalable à l'obscurité, fait perdre toute trace d'amidon. Bientôt on voit apparaître de nouveaux grains d'amidon dans les chloroleucites. Au soleil, il suffit pour cela de cinq minutes avec un thalle de Spirogyre, d'une heure ou deux avec une feuille d'Élodée ou de Funaire. A la lumière diffuse, il faut deux heures dans le premier exemple, quatre à six heures dans le second. L'apparition de l'amidon est d'ailleurs d'autant plus rapide que la proportion d'acide carbonique dans le milieu extérieur est plus favorable à sa décomposition (p. 178). Ainsi dans une plantule de Radis, l'amidon apparaît dans les chloroleucites après un quart d'heure d'insolation si l'atmosphère contient 8 p. 100 d'acide carbonique, tandis qu'il y faut une heure dans l'air ordinaire. Si la plante est exposée au soleil dans une atmosphère privée d'acide carbonique, non seulement la production d'amidon n'a pas lieu, mais encore l'amidon préalablement formé disparaît dans ces conditions, comme à l'obscurité.

Dans certaines plantes, comme le Bananier, la Strélitzié, l'Ail, l'Asphodèle, l'Orchis, la Laitue, etc., le glucose produit dans les chloroleucites se répand en totalité dans le protoplasme, sans former d'amidon ; mais si l'on place ces végétaux dans des conditions où leur assimilation est plus énergique, le glucose se trouve produit en excès, et cet excès se met en réserve, en se déshydratant, sous forme de grains d'amidon dans les chloroleucites, comme dans les plantes ordinaires.

**Balance du carbone gagné par l'assimilation et du carbone perdu par la respiration.** — Par le fait de l'assimilation, la plante verte, librement exposée aux conditions naturelles, gagne çà et là et de temps en temps du carbone ; par le fait de la respiration, elle en perd au contraire dans tous ses points et continuellement. Comment ces deux phénomènes inverses, le second continu dans le temps et dans l'espace, le premier discontinu à la fois dans le temps et dans l'espace, balancent-ils leurs effets ?

Si  $a$  est le poids de carbone gagné, assimilé, et  $r$  le poids de carbone perdu, respiré, pendant une journée, la différence  $a-r$  varie à la fois suivant la date de la journée dans le cours du développement de la plante et suivant les circonstances extérieures de cette journée.

Au sortir de la vie latente, quand la chlorophylle n'a pas encore apparu dans les organes nouvellement formés aux dépens des réserves anciennes,  $a$  est nul et  $r$  va croissant ; la plante perd de son poids continuellement et chaque jour davantage. Quand le verdissement a commencé,  $a$  va croissant,  $r$  augmente aussi, mais moins vite ; la différence  $a-r$  est négative, mais elle diminue progressivement et il vient une certaine journée à la fin de laquelle elle est nulle, pendant laquelle la plante se trouve n'avoir ni gagné, ni perdu de carbone, où la fonction photochlorophyllienne et la fonction respiratoire ont exactement compensé leurs effets. A partir de ce jour,  $a-r$ , toujours positif si les conditions extérieures sont favorables, va en augmentant rapidement et tend vers un maximum.

Dans cette période de gains journaliers, suivons d'heure en heure tout le long d'une journée la marche des deux phénomènes, en désignant par  $a'$  le carbone fixé et par  $r'$  le carbone perdu pendant une heure. Pendant toute la nuit, et le matin tant que la lumière diffuse est trop faible,  $a'$  est nul,  $r'$  est au contraire dans toute sa force, puisque la respiration est, comme on sait, retardée par la lumière;  $a' - r'$  est donc négatif et la plante va d'heure en heure perdant du carbone. Dès que la lumière diffuse devient assez intense pour décomposer l'acide carbonique renfermé dans le protoplasme,  $a'$  prend une valeur qui va croissant avec l'intensité lumineuse, tandis que  $r'$  diminue de plus en plus; la différence  $a' - r'$  demeure tout d'abord négative, la respiration excédant encore et masquant l'assimilation; mais elle diminue de plus en plus, jusqu'à devenir nulle. A ce moment, la fonction chlorophyllienne et la respiration compensent exactement leurs effets, la plante n'absorbe, ni ne dégage d'acide carbonique dans le milieu extérieur; elle ne dégage, ni n'absorbe non plus d'oxygène dans ce milieu; elle ne gagne, ni ne perd de carbone. Cet état d'équilibre dure peu. Dès que l'intensité lumineuse dépasse ce point, la différence  $a' - r'$  devient positive et croît de plus en plus jusqu'à un certain maximum; d'heure en heure la plante va gagnant de plus en plus du carbone; c'est alors l'assimilation qui excède et masque la respiration. Le soir, à mesure que la lumière s'affaiblit,  $a' - r'$  décroît progressivement et s'annule enfin à un certain moment, où les deux fonctions inverses se font de nouveau équilibre. Puis,  $a' - r'$  redevient négatif et va croissant, la respiration excède et masque de plus en plus l'assimilation, jusqu'à ce qu'enfin celle-ci s'annule tout à fait à la tombée du jour.

Si, malgré ces vicissitudes des différences horaires, leur somme, c'est-à-dire la différence journalière  $a - r$ , atteint d'ordinaire une valeur positive considérable, cela tient à ce que dans une lumière intense la décomposition de l'acide carbonique, bien que localisée exclusivement dans les chlorocytites, est beaucoup plus forte que sa production, quoique celle-ci s'opère à la fois dans tous les points du protoplasme et des chlorocytites eux-mêmes en sorte que, pendant le milieu du jour, les différences horaires  $a' - r'$  ont une très grande valeur. On en jugera par un exemple. Au soleil, un mètre carré de feuilles de Nérion oléandre absorbe et décompose par heure 1 lit 108 d'acide carbonique dans l'air ambiant; à l'obscurité, la même surface n'en produit et n'en dégage que 0 lit. 07, c'est-à-dire environ 16 fois moins. Il suffit donc de trois quarts d'heure d'insolation le matin pour que le feuillage de cette plante ait réparé toute la perte de carbone qu'il a subie pendant les douze heures de la nuit précédente. A partir de ce moment tout le carbone provenant de la décomposition de l'acide carbonique puis dans le milieu extérieur s'ajoute au poids de la plante, qui se trouve, à la fin de la journée, avoir réalisé de ce chef un gain considérable.

Dans la suite des jours de l'état adulte, la différence journalière  $a - r$  prend d'ailleurs des valeurs très différentes. Si le jour est long et éclatant, le gain de carbone est considérable. S'il est court et sombre, le gain est faible; il peut devenir nul; il peut même de temps en temps y avoir perte. Mais c'est définitive, si l'on fait, pour toute l'étendue de la période végétative, la somme

de ces différences journalières si inégales, la balance totale, la balance annuelle, s'établit par un gain considérable de carbone qui se traduit, au dehors par l'ensemble des organes nouvellement formés, au dedans par la constitution de réserves abondantes destinées aux développements ultérieurs. Le corps tout entier de la plante adulte, déduction faite du germe qui l'a produit, est le résultat et le vivant témoignage de la prépondérance de l'assimilation du carbone sur la respiration.

## § 17

**Vaporisation de l'eau par la chlorophylle. Chlorovaporisation.**

On sait que la plante transpire continuellement et par tous les points de son protoplasme (p. 152). On sait aussi que la transpiration est accélérée par la radiation; dans les conditions les plus favorables, en plein soleil, par exemple, la radiation va jusqu'à doubler et même tripler l'intensité du phénomène (p. 154). Si la plante est verte, les radiations absorbées par la chlorophylle ont, en outre, pour effet propre de vaporiser une grande quantité d'eau. Ainsi, par exemple, un plant de Blé qui transpire 1 cent. cube d'eau à l'obscurité et qui en transpire dans le même temps 2<sup>00</sup>,5 au soleil quand il est étioilé, vaporise plus de 100 cent. cubes d'eau au soleil pendant le même temps quand il est vert; 97,5 pour 100 de l'eau vaporisée au soleil sont donc, dans le Blé, la part de la fonction propre de la chlorophylle; 2,5 pour 100 seulement sont la part de la transpiration. Cette fonction photochlorophyllienne agit comme la transpiration et ajoute ses effets à ceux de la transpiration, de manière à produire l'illusion qu'il s'agit simplement d'une transpiration exaltée; ainsi a-t-elle été jusque dans ces derniers temps confondue avec la transpiration. Elle doit en être, au contraire, distinguée avec autant de soin qu'on en met à séparer l'assimilation du carbone d'avec la respiration. On peut la nommer *chlorovaporisation* (1).

**Intensité de la chlorovaporisation** — Pour en mesurer l'intensité, on emploie l'une des trois méthodes indiquées plus haut pour l'étude de la transpiration (p. 152), en prenant soin d'opérer avec une plante verte et à la lumière. La quantité d'eau recueillie par condensation dans la première méthode, perdue dans la seconde, absorbée dans la troisième, mesure la somme des intensités de la transpiration à la lumière et de la chlorovaporisation.

Pour isoler cette dernière, on détermine, toutes choses égales d'ailleurs, l'intensité de la transpiration à la lumière de la plante ou partie de plante considérée et l'on fait la soustraction. Cette détermination peut se faire de trois manières: 1<sup>0</sup> avec une plante étiolée, de même nature et de même surface que la plante verte étudiée; 2<sup>0</sup> avec une feuille blanche d'une variété à feuilles panachées (*Aspidistre*, *Négonde*, etc.), de même surface que la feuille verte étudiée; 3<sup>0</sup> en suspendant, chez la plante même qu'on vient d'étudier, l'action de la chlorophylle au moyen des vapeurs d'éther ou de chloroforme. De l'une ou de l'autre façon, on s'assure que la transpiration,

(1) Ph. Van Tieghem : *Transpiration et chlorovaporisation* (Bull. de la Soc. bot. de France, p. 88, 1886). Voir en outre les mémoires cités à propos de la transpiration, p. 152 en note.

même exaltée par la lumière, ne prend qu'une très petite part dans le phénomène total, 2 à 3 pour 100 seulement pour le Blé, par exemple. C'est à la chlorovaporisation qu'est due la plus grande partie de l'eau éliminée par les plantes vertes à la lumière.

Chez les végétaux ordinaires placés dans les conditions habituelles, c'est-à-dire chez les plantes vasculaires qui développent dans l'air leurs tiges et leurs feuilles, la chlorovaporisation atteint une grande intensité. On en jugera par quelques exemples. Un Hélianthe annuel en pot dégage en moyenne, pendant les 12 heures du jour, 0<sup>k</sup>,625 d'eau. Un plant d'Avoine cultivée, pendant la durée entière de sa végétation évaluée à 90 jours, dégage 2<sup>k</sup>,278 d'eau; ce qui donne par jour, pour un hectare d'Avoine contenant un million de plants, 25,000 kilogrammes d'eau. Un champ de Maïs dégage, par hectare contenant 30 plants au mètre carré, en 10 heures de jour, 36,300 kilogrammes d'eau. Un champ de Chou potager, où les plants sont espacés de 0<sup>m</sup>,50, dégage, par hectare en 12 heures de jour, 20,000 kilogrammes d'eau. Un Chêne isolé, portant environ 700,000 feuilles, a vaporisé de juin à octobre, en cinq mois, une quantité totale de 111,225 kilogrammes d'eau. On peut se figurer par là quelle énorme quantité d'eau la chlorovaporisation déverse chaque jour dans l'atmosphère par les prairies, les champs et les forêts.

Cette énergique chlorovaporisation à la surface des feuilles provoque une absorption d'eau correspondante par les racines (p. 158) et, des racines aux feuilles, détermine un courant d'eau continu à travers le corps de la plante. Toutes les causes externes qui modifient la chlorovaporisation modifient donc du même coup l'absorption.

Cherchons maintenant comment l'intensité de la chlorovaporisation varie avec la réfrangibilité et l'intensité de la radiation incidente, avec la température, avec la nature et l'âge de la plante ou partie de plante considérée.

**Influence de la réfrangibilité des radiations sur l'intensité de la chlorovaporisation.** — Pour étudier l'action des rayons de diverses réfrangibilités, on a opéré tour à tour par la méthode du spectre et par celle des écrans absorbants (1).

La méthode du spectre a donné, avec le Maïs, les valeurs suivantes pour la chlorovaporisation en une heure :

|                   | i.           | ii.         |
|-------------------|--------------|-------------|
| Rouge.....        | 136 milligr. | 35 milligr. |
| Jaune orangé..... | 122 »        | 31 »        |
| Vert.....         | » »          | 30 »        |
| Bleu.....         | 146 »        | 40 »        |
| Ultraviolet.....  | 70 »         | » »         |
| Obscurité.....    | 62 »         | 24 »        |

On voit que tous les rayons agissent, mais très inégalement. L'influence des radiations ultraviolettes est très faible. C'est dans la région bleue et violette, la plus fortement absorbée par la chlorophylle, que l'action est la plus énergique. Après elle, viennent les radiations rouges comprises entre les raies *B*

(1) Wiesner : *Loc. cit.* Les nombres cités plus loin expriment la somme de l'eau transpirée et de l'eau chlorovaporisée. Il suffit de les diminuer de 2 à 3 p. 100 pour obtenir la quantité d'eau chlorovaporisée.



et C, à l'endroit de la bande d'absorption I (p. 170, fig. 49). Les rayons jaunes compris entre les bandes II et III agissent beaucoup moins. Enfin les rayons verts compris entre les bandes IV et V sont de beaucoup les moins actifs de tous les rayons lumineux ; ce sont aussi ceux qui sont le moins absorbés par la chlorophylle (1).

La méthode des écrans absorbants, disposés de manière à laisser passer des radiations de même intensité, conduit aux mêmes résultats. Ainsi l'on a obtenu par heure, avec le Maïs et l'If, les nombres suivants :

|  | Maïs.        | If.          |
|--|--------------|--------------|
| Lumière blanche (lait d'oxalate de chaux)..... | 187 milligr. | 666 milligr. |
| » jaune (bichromate de potasse).. . . . .      | 121 »        | 508 »        |
| » verte (dissolution de chlorophylle).....     | 117 »        | 333 »        |
| » bleue (solution cupro-ammoniacale)....       | 134 »        | 525 »        |
| Obscurité.....                                 | 100 »        | 100 »        |

Ici donc, comme pour la décomposition de l'acide carbonique, les rayons les plus actifs sont ceux que la chlorophylle absorbe le plus ; les rayons que la chlorophylle n'absorbe pas demeurent sans action. Il y a donc deux maximums pour la chlorovaporisation, comme pour l'assimilation du carbone, parce qu'il y a deux maximums d'absorption. Mais tandis que, pour la décomposition de l'acide carbonique, c'est le maximum de la région la moins réfrangible, celui du rouge, qui est le plus fort des deux, pour la chlorovaporisation c'est au contraire le maximum de la région la plus réfrangible, celui du bleu, qui est prédominant.

**Influence de l'intensité de la radiation et de la température sur l'intensité de la chlorovaporisation.** — Il suffit déjà d'une faible intensité lumineuse, celle d'une flamme de gaz, par exemple, pour commencer la chlorovaporisation. L'intensité du phénomène croît ensuite avec celle de la lumière. Ainsi un plant de Maïs a chlorovaporisé en une heure : devant une flamme de gaz placée à un mètre de distance, 5<sup>mg</sup> d'eau ; à la lumière solaire diffuse, 41<sup>mg</sup> ; à la lumière solaire directe, 171<sup>mg</sup>. Un plant de Blé a chlorovaporisé en une heure : à la lumière diffuse, 16<sup>mg</sup> 6 d'eau ; au soleil, 87<sup>mg</sup> 1. Un plant d'Orge a chlorovaporisé en une heure : à la lumière diffuse 15<sup>mg</sup> 7 ; au soleil, 71<sup>mg</sup> 9. Un plant de Maïs a chlorovaporisé en une heure : à la lumière diffuse, 17<sup>mg</sup> ; au soleil, 608<sup>mg</sup>. On ignore jusqu'à présent si, comme pour la décomposition de l'acide carbonique, il existe une certaine intensité forte où la chlorovaporisation atteindrait son maximum, pour décroître au delà. On n'a pas encore vérifié non plus, mais la chose est très probable, que la chlorovaporisation cesse immédiatement quand la plante passe de la lumière à l'obscurité, et commence aussitôt quand elle passe de l'obscurité à la lumière ; en un mot, qu'elle n'est pas, comme la transpiration, un phénomène d'induction.

La chlorovaporisation augmente aussi avec la température, du moins jusqu'à un certain degré ; mais on n'a pas jusqu'à présent dégagé la

(1) Il est probable que la légère augmentation observée dans le vert est uniquement due à l'augmentation de la transpiration par ces rayons. S'il en est ainsi la chlorovaporisation n'a pas lieu du tout dans les rayons verts.

marche de ce phénomène en fonction de la température de celle qui suit la transpiration (p. 153).

**Influence de la nature et de l'âge de la plante sur l'intensité de la chlorovaporisation.** — Dans les mêmes conditions extérieures de lumière, de température, etc., la quantité d'eau chlorovaporisée dans le même temps, à surface égale ou à volume égal, par le même membre au même âge, est très différente, suivant la nature spécifique de la plante et même, semble-t-il, suivant les individus dans la même espèce, comme on l'a montré pour le Seigle, le Sarrasin et le Chou. On n'a encore que bien peu de données sur cette chlorovaporisation spécifique. D'une façon générale, on peut dire que c'est chez les plantes herbacées, notamment chez les Graminées, qu'elle est le plus active. Elle est plus faible dans les arbres et arbustes à feuilles caduques; elle atteint son minimum dans les végétaux à feuilles persistantes ou charnues.

Elle varie aussi, dans la même plante, d'un membre à l'autre; elle est plus forte, par exemple, dans les feuilles que dans les rameaux qui les portent. Enfin dans un même membre elle change avec l'âge, croissant d'abord quand il grandit, puis diminuant à mesure qu'il durcit en vieillissant. Dans l'Hélianthe tubéreux, vulgairement Topinambour, par exemple, la chlorovaporisation la plus intense a lieu sur la onzième feuille à partir du sommet.

**Émission d'eau par suite de la cessation de la chlorovaporisation. Chlorosudation.** — On a vu que, si la transpiration de la plante est brusquement ralentie, il y a émission d'eau liquide, exsudation (p. 155). La chlorovaporisation étant beaucoup plus intense que la transpiration et cessant tout à fait chaque soir au coucher du soleil, on doit s'attendre à voir chaque soir aussi de l'eau s'échapper à l'état liquide de toutes les parties vertes du corps, et en bien plus grande abondance que lorsqu'il s'agit d'un simple ralentissement de la transpiration à la surface des parties dépourvues de chlorophylle. C'est en effet ce qui a lieu, et cette exsudation chlorophyllienne, cette *chlorosudation*, comme on peut l'appeler, est un phénomène d'observation journalière.

Dans les Graminées, c'est par une fente au sommet de chaque feuille que perlent et s'échappent les gouttelettes d'eau. Aussi quand, à l'aurore, les rayons du soleil levant viennent raser la prairie, il se fait dans toutes ces gouttelettes terminales, si limpides et si réfringentes, des jeux de lumière éblouissants bien des fois remarquables et chantés par les poètes, mais attribués à tort à la rosée.

Ailleurs et plus souvent, c'est par des stomates particuliers que le liquide s'échappe, soit au sommet de la feuille, comme dans la Colocase (*Colocasia*) la Richardie (*Richardia*), etc., soit à chacune de ses dents latérales, comme dans le Chou (*Brassica*), etc., soit en divers points de sa surface, comme dans la Morelle (*Solanum*), le Pavot (*Papaver*), la Capucine (*Tropæolum*), l'Alchemille (*Alchemilla*), etc. Pour les distinguer des stomates ordinaires, qui mettent en communication l'atmosphère intérieure de la plante avec l'air ambiant, on désigne ceux-ci sous le nom de stomates *aquifères*.

Ailleurs encore, c'est directement à travers la membrane des cellules périphériques que le liquide suinte peu à peu, sans qu'il y ait d'ouvertures spéciales pour sa sortie. Il en est ainsi, par exemple, dans certains nectaires, comme on le verra plus loin.

La quantité d'eau rejetée de la sorte est très considérable dans certaines grandes herbes tropicales, comme le Bananier (*Musa*), le Marante (*Maranta*), l'Amome (*Amomum*), la Colocase (*Colocasia*), la Richardie (*Richardia*), etc. Du sommet d'une feuille d'Amome on a recueilli en quatre nuits un litre d'eau. Une feuille de Colocase en a rejeté par sa pointe 20 à 22 grammes en une nuit; les gouttes s'échappaient brusquement au nombre d'environ 120 par minute, et déterminaient chaque fois dans la feuille un mouvement de recul. Quatre feuilles de Richardie en ont produit 36 grammes en 10 jours.

La quantité de substance dissoute est toujours très faible dans ce liquide émis par les feuilles; suivant les plantes, elle varie de 0<sup>gr</sup>,007 à 0<sup>gr</sup>,120 pour 100 grammes de liquide. Si la feuille est enroulée en cornet comme dans les Sarracénies (*Sarracenia*), ou en urne comme dans les Népenthés (*Nepenthes*) et les Céphalotes (*Cephalotus*), le liquide expulsé, qui s'y accumule peu à peu, est acide (acides citrique et malique) et contient environ 1 pour 100 de substance solide, proportion bien plus forte que dans les cas précédents. Le quart de la substance solide est formé de produits organiques, le reste de sels minéraux.

**Production de nectar.** — Parfois le liquide se dégage dans une région du corps où se sont déposés au préalable des matériaux de réserve, en vue d'alimenter le développement des parties voisines. Si ces substances sont solubles dans l'eau, on les retrouve en plus ou moins grande abondance dans le liquide expulsé. Si c'est une réserve de sucres, un *nectaire*, qu'il a traversé, le liquide est sucré, c'est du *nectar*. Ce cas est très fréquent. C'est quelquefois sur les feuilles que se trouvent les réserves sucrées, les nectaires, et que s'écoule le nectar, comme dans certaines Fougères (Ptéride, Cyathée, etc.), comme dans le Ricin, le Prunier, le Sureau, la Vesce, etc.; mais le plus souvent, c'est dans la fleur qu'on les rencontre et le nectar s'y accumule parfois dans des réservoirs spéciaux. Il s'échappe tantôt par des stomates aquifères, tantôt directement à travers les membranes cellulaires. Le nectar est rarement de l'eau presque pure, ou ne renfermant que des traces de sucre, comme dans la Fritillaire; ordinairement il contient une notable proportion de sucre de canne, accompagné de glucose et de quelques sels. Les insectes en sont alors très friands et le recherchent avidement.

Toutes les circonstances qui influent sur la chlorovaporisation influent de même, mais en sens inverse, sur la production du nectar (1). Pendant une suite de jours, les courbes des deux phénomènes suivent exactement la même marche, mais en sens contraire, comme on le voit fig. 55. Tout ce qui ralentit la chlorovaporisation active la production du nectar; tout ce qui augmente la première diminue la

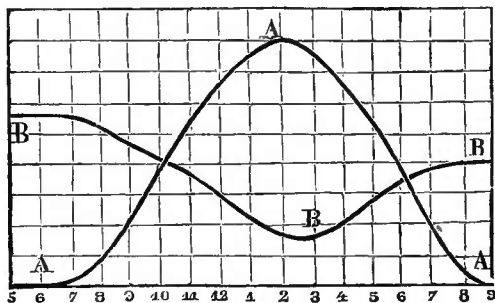


Fig. 55. — Lavande vraie (*Lavandula vera*). A, courbe des poids d'eau chlorovaporisée; B, courbe des volumes de nectar émis. Les nombres indiquent les heures de la journée (27 juin), du matin au soir (d'après Bonnier).

(1) G. Bonnier : *Les nectaires, Étude critique, anatomique et physiologique* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, t. VII, p. 5, 1879).

seconde. En modifiant la chlorovaporisation, on a pu rendre nectarifères des plantes qui ne le sont pas dans les conditions ordinaires, et inversement empêcher la production du nectar dans des plantes habituellement nectarifères.

**Résumé des fonctions photochlorophylliennes.** — En résumé, les fonctions qui dépendent de la lumière et de la chlorophylle et qui ont leur siège exclusif dans les chloroleucites, en un mot les fonctions photochlorophylliennes, sont au nombre de quatre, savoir : la production même de la chlorophylle, l'absorption élective des radiations lumineuses par la chlorophylle, la décomposition de l'acide carbonique et l'assimilation du carbone à l'aide d'une partie des radiations absorbées, enfin la chlorovaporisation à l'aide d'une autre partie des radiations absorbées et la chlorosudation qui résulte chaque soir de la suppression de la chlorovaporisation.

Quand la plante verte est exposée au soleil dans de l'air chargé d'acide carbonique, ces quatre fonctions s'exercent à la fois. Si l'air est privé d'acide carbonique, il y a chlorovaporisation, sans assimilation du carbone. Si la plante verte est plongée dans de l'eau contenant de l'acide carbonique, il y a au contraire assimilation du carbone, sans chlorovaporisation. Enfin si l'eau ne renferme pas d'acide carbonique, il n'y a ni chlorovaporisation, ni assimilation du carbone. On peut aussi suspendre ces deux dernières fonctions à la fois, pendant l'exposition à l'air chargé d'acide carbonique, par l'action ménagée des vapeurs d'éther ou de chloroforme; les phénomènes physico-chimiques qui ont leur source dans les radiations absorbées par les chloroleucites sont supprimés par ces substances, tandis que les phénomènes physico-chimiques qui ont leur origine dans le protoplasme continuent à se manifester. A diverses reprises dans ce qui précède, on a utilisé ce moyen pour séparer les fonctions protoplasmiques des fonctions photochlorophylliennes.

## CHAPITRE II

### LA RACINE

Nous venons d'étudier la forme extérieure du corps, indépendamment de toute différenciation, et les fonctions externes qui s'y accomplissent, en dehors de toute division du travail. De fait, il existe, nous le savons déjà, une foule de plantes, simples ou ramifiées, chez lesquelles il ne s'opère aucune différenciation dans la forme extérieure, aucune division dans le travail interne, auxquelles par conséquent s'applique purement et simplement, et s'applique seule, l'étude morphologique et physiologique générale que nous venons de tracer. Mais il en est un bien plus grand nombre où le corps se différencie de plus en plus, où le travail se divise en même temps et dans la même mesure. Pour celles-là, nous avons de nouvelles connaissances à acquérir, plus spéciales et plus détaillées.

Lorsque la différenciation primaire atteint son plus haut degré, le corps se partage, comme on sait (p. 5), en trois membres : la racine, la tige et la feuille, dont l'étude fera l'objet de ce chapitre et des deux suivants.

La racine n'existe que chez les plantes vasculaires, c'est-à-dire chez les Cryptogames vasculaires et chez les Phanérogames. L'étude que nous allons en faire n'intéresse donc que deux des quatre grands groupes du règne végétal, mais ce sont les plus perfectionnés. Nous devons la considérer d'abord au point de vue morphologique, dans sa forme et son développement, puis au point de vue physiologique, dans ses fonctions.

#### SECTION I

##### MORPHOLOGIE DE LA RACINE

###### § 1

###### Caractères généraux de la racine.

La racine jeune a ordinairement la forme d'un cylindre étroit, attaché par sa base à une tige ou à une feuille, et terminé en cône au sommet ; cette forme est symétrique par rapport à l'axe. Le plus souvent c'est dans le sol qu'elle se développe, quelquefois dans l'eau, comme chez les Lemnes (*Lemna*) qui flottent à la surface de nos étangs, ou dans l'air, comme chez ces Orchidées et Aroïdées qui vivent posées sur le tronc des arbres et que pour ce motif on qualifie d'*épidendres*. Dans tous les cas, elle se dirige verticalement vers le

centre de la Terre, la pointe en bas, sous l'influence de la pesanteur, comme nous le verrons plus tard.

**Coiffe de la racine** (1). — Examinée de près, cette pointe offre un caractère particulier. Si l'on en suit le contour à partir du sommet, on voit qu'à une faible distance il cesse brusquement tout autour, et il faut descendre pour ainsi dire d'un degré, si l'on veut longer la surface désormais continue du cylindre. C'est comme si la racine avait été dénudée dans toute son étendue,

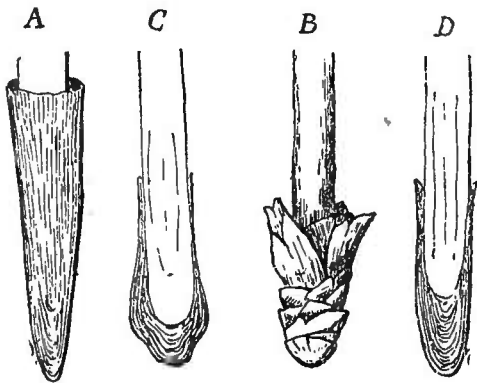


Fig. 56. — Extrémités de racines, montrant la coiffe: A et B, vue de l'extérieur; C et D, en section longitudinale. A, dans une Pontédérie (*Pontederia*); B, dans un Vaquois (*Pandanus*); C, dans un Callé (*Calla*); D, dans un Scindapse (*Scindapsus*).

excepté à son extrémité où la couche enlevée partout ailleurs persiste sous la forme d'un bonnet ou d'un doigt de gant, qu'on appelle la *coiffe* (fig. 56). Nous verrons plus tard que c'est bien ainsi que les choses se passent et que la surface générale de la racine jeune est une surface dénudée.

La coiffe a sa plus grande épaisseur au sommet même, où elle fait corps avec la région interne du membre; elle va s'amincissant à mesure qu'on s'éloigne du sommet, en même temps qu'elle se décolle et s'écarte plus ou moins de la masse sous-jacente (fig. 56, C et D); enfin elle cesse brusquement à une distance du sommet qui n'est souvent que de quelques millimètres, mais qui peut atteindre aussi un à deux centimètres, comme dans les grosses racines des Vaquois (*Pandanus*).

La coiffe est toujours plus ferme et plus résistante que les parties internes qu'elle recouvre, et même que la surface de la région dénudée qui s'en échappe. Son rôle est évident. Elle protège la pointe molle et délicate de la racine, où elle demeure étroitement appliquée, contre la pression et les frottements qu'exercent sur elle les particules solides et anguleuses du sol où d'ordinaire elle se développe. Aussi sa surface s'use-t-elle rapidement en remplissant ce rôle protecteur. Cette usure a lieu de différentes manières. Tantôt les cellules périphériques se désunissent complètement, se gonflent et se détachent une à une au milieu d'une couche visqueuse, comme dans le Blé, l'Orge, le Trèfle, la Guimauve, etc.; tantôt c'est toute l'assise des cellules périphériques, demeurées plus ou moins adhérentes, qui se détache à la fois sous forme de calotte, gluante comme dans le Pavot, le Chou, le Pourpier, etc., ou sèche comme dans la Glycérie, le Vaquois, etc. A mesure qu'elle se désagrège et s'exfolie ainsi au dehors, la coiffe se régénère au dedans, de manière à conserver toujours sa même épaisseur et à protéger toujours aussi efficacement les parties sous-jacentes.

(1) Ohlert : *Häutung der Zaserspitze* (Linnæa, 1837, p. 617). — Trécul : *Recherches sur l'origine des racines* (Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, t. V, p. 340, et t. VI, p. 302, 1846). — Goldman : Bot. Zeitung, 1849, p. 885. — Link : Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, XIV, p. 5, 1850. — Garreau et Brauwers : *Recherches sur les formations cellulaires, l'accroissement et l'exfoliation des extrémités radiculaires* (Ann. des sc. nat., 4<sup>e</sup> série, X, p. 181, 1858).

Dans les racines aquatiques du Lemne, de l'Hydrocharide, de la Pistie, de l'Azolle, etc., c'est contre la sortie des principes solubles et aussi contre les animaux vivants dans l'eau, que la coiffe protège la pointe délicate de la racine. Ne souffrant alors aucune usure, elle ne se désagrège ni ne s'exfolie, et n'a pas à se réparer. Elle est très longue, écartée latéralement de la pointe, à laquelle elle ne tient qu'au sommet. Tantôt elle persiste avec son épaisseur primitive pendant toute la durée de la racine, dont elle enveloppe l'extrémité d'un large doigt de gant à bord très net (Lemne, Pistie, Pontédérie, fig. 55, A). Tantôt, pour une raison que nous verrons tout à l'heure et qui rend à l'avenir sa présence inutile, la coiffe se détache complètement à un moment donné du sommet de la racine, qui se trouve désormais dénudé comme tout le reste de la surface. Dans l'Azolle, la coiffe tombe d'un seul coup (fig. 59, B); dans l'Hydrocharide, elle se partage en quatre ou cinq calottes emboîtées qui tombent l'une après l'autre jusqu'à la dernière.

Dans les racines aériennes (Orchidées, Aroïdées, Clusie, etc.), c'est contre la transpiration, qui ferait perdre à la pointe molle l'eau dont elle est imprégnée et qui lui est nécessaire, que la coiffe exerce son rôle protecteur.

Quel que soit donc le milieu où elle se développe, la racine a besoin de protection à son sommet et ce besoin est partout satisfait par l'existence générale de la coiffe. Celle-ci ne manque que lorsqu'elle est devenue inutile. Ainsi, les racines aquatiques de l'Azolle et de l'Hydrocharide, les racines renflées des Orchidées et de la Ficaire, perdent leur coiffe quand elles ont cessé de croître.

**Poils de la racine (1).** — Examinons maintenant l'état de la surface dénudée dans une racine déjà un peu longue (fig. 57, C). A partir du bord de la coiffe, en remontant vers la base, on rencontre d'abord une région où la surface est parfaitement lisse; puis vient une partie plus ou moins étendue où chaque cellule superficielle s'est prolongée perpendiculairement à la surface en un long tube ordinairement incolore, où la surface est par conséquent tout hérissée d'une sorte de velours de poils serrés côte à côte et sensiblement égaux; enfin une nouvelle région dépourvue de poils, mais où la surface est moins lisse que dans la première et parfois brunâtre, s'étend sans discontinuité jusqu'à la base de la racine.

Fixons un instant notre attention sur la partie moyenne, sur cette région des poils dont l'importance physiologique est considérable, comme nous le verrons un peu plus tard. Du côté de la pointe, elle se termine par des tubes de plus en plus courts. Il est facile de s'assurer que ce sont là des poils jeunes, qui bientôt s'allongent et prennent la taille des premiers, pendant qu'il s'en forme de nouveaux au-dessous d'eux. La partie lisse voisine de l'extrémité

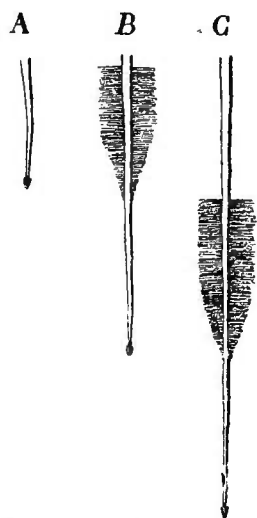


Fig. 57. — Jeune racine de Moutarde (*Sinapis*), à trois états successifs. A, encore dépourvue de poils; B, munie de poils mais n'en ayant pas encore perdu; C, dénudée dans la région basilaire.

(1) Ohlert : *Linnæa*, 1837, p. 611. — Gasparrini : *Ricerche sulla natura dei succiatori*. Naples, 1856. — Sachs : *Physiologie végétale*, ch. VI. — Schwarz : *Die Wurzelhaare der Pflanzen* (Untersuch. aus dem bot. Instit. zu Tübingen, I, p. 135, 1883).

est donc destinée à avoir des poils, mais n'en a pas encore. De l'autre côté, elle se termine brusquement par des tubes qui ont toute leur longueur, et il est aisé de voir que ces poils tombent peu à peu. La partie lisse du côté de la base a donc été, à un certain moment, tout entière couverte de poils, mais elle les a perdus. Les poils n'ont qu'une existence éphémère, ils sont caducs. Gagnant sans cesse de nouveaux éléments vers le sommet, pendant qu'elle en perd tout autant vers la base, la région des poils semble se transporter le long de la racine à mesure que celle-ci s'allonge, de manière à se maintenir toujours à égale distance de la pointe en s'éloignant de plus en plus de l'extrémité opposée.

Les poils radicaux sont presque toujours simples et unicellulaires. Pourtant ils sont quelquefois rameux, comme dans l'Oponce (*Opuntia Ficus-indica*), la Saxifrage (*Saxifraga sarmentosa*), l'Anémone (*Anemone apennina*), le Chou (*Brassica Rapa*), et parfois pluricellulaires, comme dans certaines Broméliacées. Quand la racine se développe dans l'air humide ou dans l'eau, les poils

sont tous de forme cylindrique, dressés, d'une régularité et d'une égalité parfaites. Il n'en est pas de même dans le sol, où leur croissance est à tout instant gênée et modifiée par la pression et les frottements des particules solides (fig. 58). Ils s'appliquent alors étroitement sur ces particules, se moulent à leur surface, les enveloppent de leurs replis et prennent en conséquence des formes très irrégulières, tortueuses, dilatées en certains points, étranglées dans d'autres. Ils portent aussi comme de petits cils extrêmement minces, insérés çà et là sur leur membrane et qui sont de fins prolongements de la couche cellulosique, facilitant encore l'adhérence avec les corps solides (fig. 58, a).

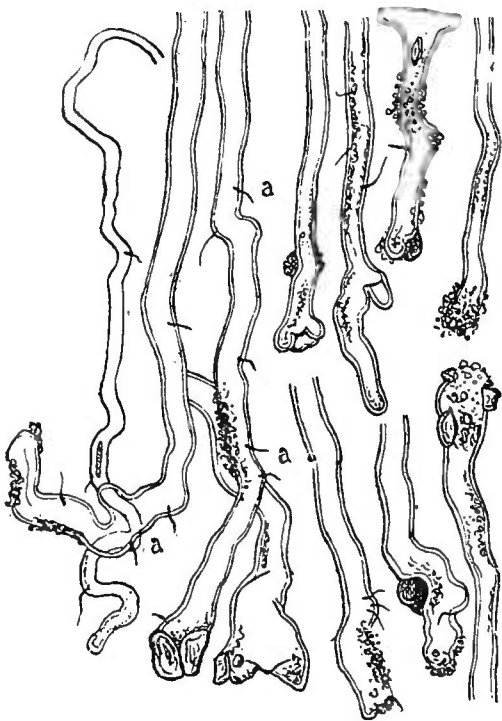


Fig. 58. — Forme contournée et irrégulière des poils radicaux dans le sol. A droite: en haut dans la Sélaginelle, en bas dans le Tréfle; à gauche, dans l'Avoine. Les granules sombres sont des particules de terre intimement soudées à la membrane; a, a, minces prolongements de la membrane (d'après Sachs).

Les premiers poils n'apparaissent, avons-nous dit, qu'à une certaine distance de la pointe. Pourtant, dans l'Azolle, ils se forment déjà très près du sommet, sous la coiffe, dans la région où elle est décollée et écartée du corps de la racine (fig. 59, A). Couchés tout d'abord vers le

bas, ils se redressent plus tard, à mesure que leur permet l'écartement de la coiffe, que leur pression contribue d'ailleurs à augmenter. Après la chute de la coiffe, les cellules du sommet dénudé se prolongent elles-mêmes en tubes et la racine se termine par une touffe de poils (fig. 59, B).

Cette différence entraîne une autre. Quand la région des poils ne commence qu'à une certaine distance de la pointe, toutes les cellules superficielles peuvent se prolonger en tubes et les poils forment un duvet serré. Quand elle



commence très près de la pointe, certaines cellules seulement se prolongent en tubes et les poils sont plus ou moins espacés sur la racine. Les cellules courtes allongées en poils alternent alors assez régulièrement avec des cellules longues et stériles. Parfois, comme dans l'Azolle, les poils sont disposés côte à côte en une seule rangée transversale occupant moins d'une demi-circonférence; ils forment au niveau considéré une sorte de lame isolée; ces lames alternent régulièrement à droite et à gauche en disposition distique, séparées par d'assez grands intervalles (fig. 59).

La formation des poils dépend beaucoup des circonstances extérieures, comme on le verra plus tard. Aussi peuvent-ils manquer dans certaines conditions de milieu. Les racines de Jacinthe, d'Ail ou de Safran, par exemple, en sont dépourvues quand elles se développent dans l'eau. Il ne s'en fait pas non plus d'ordinaire sur les racines aériennes des Orchidées épiphytes, sur les racines terrestres des Conifères, etc.

**Couleur, voile de la racine.** — Le plus souvent la jeune racine est incolore dans toute son étendue. Il n'est pas rare cependant de la voir colorée en brun plus ou moins foncé, parce que les poils brunissent de bonne heure et qu'après leur chute la surface conserve cette couleur (Fougères, Monstérées, etc.). Certaines racines aériennes qui sont dépourvues de poils ont une surface lisse, luisante, blanc d'argent (Orchidées épiphytes, etc.); cela tient à ce que les cellules périphériques meurent de bonne heure, se remplissent d'air et forment une couche opaque et nacréée qu'on appelle souvent le *voile*. La pointe n'a pas ce caractère et conserve sa transparence.

Ordinairement la racine est dépourvue de chlorophylle, mais il n'est pas rare qu'elle en possède. Si les grains de chlorophylle n'existent que dans la profondeur, la couleur verte est masquée par la couche externe brune ou blanche et n'apparaît au dehors que vers la pointe où cette couche externe est transparente, ou que si en un point quelconque on enlève cette couche en grattant la surface (Orchidées épiphytes, etc.). Mais parfois aussi la jeune racine apparaît verte dans toute sa longueur parce que les grains de chlorophylle se développent aussi dans les cellules périphériques et jusque dans les poils (Lemne, Azolle, etc.).

**État de la surface de la racine âgée.** — En vieillissant la racine, dont la surface a déjà subi une dénudation précoce, se dénude de nouveau. Après la chute ou la mort des poils, l'assise pilifère s'exfolie, les cellules sous-jacentes meurent à leur tour et la racine se trouve en définitive revêtue d'une couche brune, élastique, ayant la consistance et les propriétés du liège. Cette couche de liège, souvent fendillée et crevassée à la surface, protège le corps de la racine et y constitue ce qu'on appelle souvent l'*écorce crevassée*. Nous reviendrons plus tard sur ce tégument protecteur.

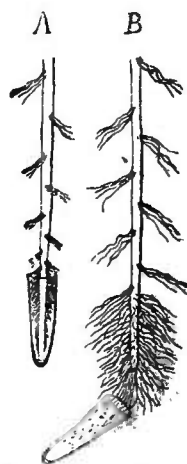


Fig. 59. — Racine d'Azolle (*Azolla caroliniana*). A, en voie d'allongement; de nouveaux poils se forment sous la coiffe; les anciens sont disposés le long de la racine en pinceaux distiques B, l'allongement est terminé, la coiffe tombe et met à nu le sommet tout couvert de poils.

## § 2

## Croissance de la racine.

Douée des caractères extérieurs que nous venons de constater, la jeune racine croît; elle s'allonge dans la direction verticale et parfois aussi s'épaissit. Voyons comment s'opère et se localise sa double croissance.

**Allongement de la racine (1).** — Sur une jeune racine de Haricot ou de Fève croissant dans l'air humide à une température favorable et qui mesure, par exemple, 5 centimètres de longueur, traçons à l'encre de Chine 5 traits distants de 1 centimètre et marquons-les de 1 à 5 à partir du sommet. Subdivisons en outre le premier intervalle en millimètres par des traits au vernis rouge, marqués de 1 à 10 à partir de la pointe. Abandonnons ensuite la racine à elle-même, en mesurant avec soin de jour en jour les cinq grands et les dix petits intervalles.

Seul le grand intervalle qui sépare la pointe du premier trait noir s'agrandit les quatre autres conservent indéfiniment leur longueur primitive de 1 centimètre. D'où cette première conséquence: la racine ne s'allonge que dans une région assez courte comptée à partir du sommet, région qui, dans les racines terrestres, ne dépasse pas 1 centimètre de longueur. C'est ce qui explique pourquoi une racine tronquée à la pointe ne s'accroît plus, observation que les pépiniéristes savent mettre à profit, comme on le verra plus loin.

**Marche de l'allongement.** — Dans cette région de croissance, si l'on mesure au bout de vingt-quatre heures les divers petits intervalles qui avaient 1 millimètre au début, on voit que l'allongement est loin d'y être uniforme.

Voici, par exemple, les allongements mesurés sur une racine de Fève vulgaire (*Faba vulgaris*), à une température de 20°,5 :

| Numéros d'ordre des disques<br>transversaux à partir du sommet. | Allongement<br>en 24 heures. |
|---|------------------------------|
| 10.....   | 0,1 millim.                  |
| 9.....  | 0,2 »                        |
| 8.. ..  | 0,3 »                        |
| 7.....  | 0,5 »                        |
| 6.....  | 1,3 »                        |
| 5.....  | 1,6 »                        |
| 4.....  | 3,5 »                        |
| 3.....  | <b>8,2</b> »                 |
| 2.....  | 5,8 »                        |
| 1.....  | 1,6 »                        |

Les disques transversaux 8 et 9 s'allongent très peu et le dixième presque pas; les disques 1, 6 et 5 s'accroissent notablement; les intervalles 2 et 4 s'allongent davantage, mais c'est le disque 3, situé à 2 millimètres seulement du sommet, qui a la croissance la plus forte.

La courbe (fig. 60) représente la marche de l'allongement. A partir de la

(1) Ohlert : *Einige Bemerkungen über die Wurzelasern* (Linnæa, 1837, p. 516). — J. Sachs: *Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 385, 1873, et p. 584, 1874).

pointe, elle s'élève rapidement pour atteindre bientôt le maximum, puis s'abaisse plus lentement au delà.

La marche générale de l'allongement de la racine demeure la même dans les plantes les plus diverses. Mais pour ce qui est de la longueur de la région de croissance et de la distance au sommet de la tranche où s'opère la croissance maxima, il y a lieu de distinguer entre les racines terrestres et les racines aériennes. Dans les premières, comme on vient de le voir pour la Fève, la région de croissance ne dépasse pas 10 millimètres, et le maximum a lieu à 3 ou 4 millimètres de la pointe. Dans les autres, la région de croissance peut atteindre 7 centimètres avec le maximum à 3 centimètres de la pointe, comme dans certains Monstères (*Monstera deliciosa*), et jusqu'à 10 centimètres de longueur, comme dans certaines Vignes (*Vitis velutina*) (1).

Il est intéressant de se représenter non seulement la marche de l'allongement des diverses parties de la région terminale dans le même temps, mais encore la marche de la croissance de l'une quelconque de ses tranches depuis l'origine jusqu'à la fin. C'est ce qu'on fera en comparant les longueurs mesurées sur la tranche terminale, pendant une série de jours consécutifs. Avec la racine de la Fève, par exemple, se développant dans l'air humide entre 18° et 21°,5, on obtient, pour la tranche terminale d'un millimètre d'épaisseur au début, les nombres suivants :

|                         |                           |
|-------------------------|---------------------------|
| Le 1 <sup>er</sup> jour | 1,8 millim. d'allongement |
| 2 <sup>e</sup>          | 3,7 " "                   |
| 3 <sup>e</sup> "        | 17,5 " "                  |
| " 4 <sup>e</sup> "      | 17,5 " "                  |
| 5 <sup>e</sup> "        | 17,0 " "                  |
| " 6 <sup>e</sup> "      | 14,5 " "                  |
| 7 <sup>e</sup>          | 7,0                       |
| " 8 <sup>e</sup>        | 0,0                       |

C'est du troisième au cinquième jour que la croissance de cette tranche a été la plus forte; elle a pris fin le huitième jour (2). La courbe (fig. 61) donne la marche de l'allongement quotidien.

Que l'on considère la croissance au même moment dans les divers points, ou au même point dans les divers moments, on la voit donc toujours s'épuiser bientôt, à une petite distance du sommet, ou après un petit nombre de jours.

Telle est la marche ordinaire de l'allongement. Les poils radicaux, qui résultent de la croissance des cellules périphériques perpendiculairement à la surface, ne se forment alors qu'à partir du point où la croissance longitudinale a pris fin et toutes les cellules externes peuvent sans inconvénient se prolonger ainsi. Il n'en est pas de même dans quelques autres cas, dont l'Azolle est un exemple (fig. 59). Ici, au voisinage du sommet, dans la région même de la

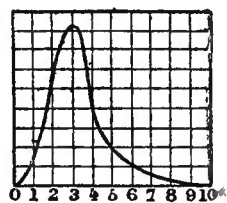


Fig. 60. — Courbe des accroissements simultanés le long de la racine de la Fève (*Faba vulgaris*), partagée en tranches d'un millimètre. Les chiffres sont les numéros d'ordre des tranches, comptées à partir du sommet.

(1) J. Sachs : *loc. cit.*, I, p. 592, 1874.

(2) Sachs : *Traité de botanique*, p. 966.

croissance, certaines cellules disposées côte en côte en rangées transversales semi-circulaires se développent latéralement en poils, ce qui leur interdit de s'allonger désormais. D'autres cellules, formant des rangées transversales alternes avec les premières, ne prennent aucun développement latéral, s'allongent au contraire beaucoup, et c'est sur elles que repose tout l'accroissement

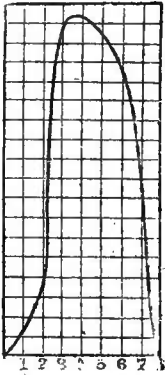


Fig. 61. — Courbe des accroissements successifs d'une zone transversale de 1 mm, prise dans la racine de la Fève (*Faba vulgaris*). — Les nombres indiquent des jours.

de l'organe. Il se fait donc ici un partage ; la région de croissance se divise en disques alternatifs : les uns qui ne s'allongent pas et qui portent les poils, les autres qui s'allongent et qui sont nus. C'est entre ces derniers seulement qu'à un moment donné l'allongement se répartit comme il a été dit plus haut.

**Durée de l'allongement.** — Pourvu que les conditions extérieures soient et demeurent favorables, l'allongement de la racine est souvent indéfini et le membre parvient alors à une longueur considérable. Ainsi la Bette (*Beta*) et le Blé (*Triticum*) peuvent enfoncer en quelques mois leurs racines jusqu'à plus de 4 mètres de profondeur, la Vigne (*Vitis*) et le Câprier (*Capparis*) jusqu'à 13 mètres. Ainsi encore les grands arbres des forêts tropicales font descendre de leurs plus hautes branches des racines qui s'allongent assez pour atteindre le sol et y pénétrer. A mesure que la racine s'allonge, la région des poils, gagnant vers le sommet et perdant vers la base, se transporte de manière à se maintenir toujours à égale distance de la pointe et à s'enfoncer toujours plus profondément dans le sol.

Toute la partie terminale jeune se conserve donc identique à elle-même, mais elle est portée au bout d'une partie âgée et nue de plus en plus longue.

Souvent aussi la croissance est de peu de durée et la racine demeure très courte, comme on le voit, par exemple, dans certaines plantes aquatiques (Lemne, Hydrocharide, Azolle, etc.). Dès que l'allongement a pris fin, la région des poils continuant à s'étendre atteint bientôt la pointe, et, si la coiffe est caduque (Hydrocharide, Azolle), le sommet lui-même se couvre d'une touffe de poils. Puis, les poils continuant à tomber vers la base, la racine se dégarnit peu à peu et enfin devient totalement nue. Elle n'a plus alors que peu de temps à vivre ; bientôt elle se détruit, ou bien se détache à la base et tombe (Azolle).

**Changement de forme produit par une modification de la croissance terminale.** — Pendant que la croissance longitudinale s'opère, les nouvelles parties qui s'ajoutent incessamment aux anciennes vers l'extrémité peuvent avoir exactement la même largeur que les précédentes ; la racine est alors et demeure cylindrique : c'est le cas habituel. Ou bien les nouvelles parties, sous l'influence d'une nutrition plus abondante, sont plus larges que les anciennes et de plus en plus larges ; la racine en s'allongeant se renfle. Ou bien, au contraire, les nouvelles parties, sous l'influence d'une nutrition appauvrie, sont plus étroites que les anciennes et de plus en plus étroites ; la racine en s'allongeant se rétrécit et va s'effilant. Parfois elle se renfle d'abord pour s'effiler ensuite, et prend la forme d'un fuseau ; ou bien encore la dilatation et le rétrécissement se répètent alternativement un certain nombre de fois et la racine devient noueuse, comme dans l'Asphodèle et l'Hémérocalle. Il faut se garder

de confondre ces variations de forme, qui sont primitives et qui tiennent à une modification de la croissance en longueur, avec les variations quelquefois analogues qui sont ultérieures et qui tiennent à une modification de la croissance en épaisseur, dont nous allons parler maintenant.

**Épaississement de la racine.** — En même temps qu'elle s'allonge, la racine s'épaissit assez souvent. Cet épaississement n'a jamais lieu chez les Cryptogames vasculaires. Chez les Monocotylédones, il est très rare et très faible. Chez un assez grand nombre de Dicotylédones, il ne se produit pas davantage (Nymphéacées, Auricule, Renoncule, etc). L'organe conserve alors indéfiniment le diamètre qu'il a pris en se formant à son extrémité. Chez les Conifères et chez la plupart des Dicotylédones, notamment dans les arbres de nos forêts, la racine s'épaissit au contraire à partir d'un certain âge, c'est-à-dire à partir d'une certaine distance de la pointe. Cet épaississement a lieu par l'intérieur ; il se fait dans les profondeurs du corps de nouvelles parties entre les anciennes. Mais ces productions secondaires exigent, pour être comprises, la connaissance de la structure de la racine et, après en avoir signalé ici l'existence, nous les étudierons plus loin. Bornons-nous à constater que, si elles se développent également dans toute l'étendue de l'organe, elles n'en altèrent pas la forme cylindrique ; si elles prédominent à la base en diminuant peu à peu vers le sommet, la racine devient conique, comme dans le Panais cultivé (*Pastinaca sativa*), la Dauce carotte (*Daucus Carota*) et la Bette vulgaire (*Beta vulgaris*), ou même en forme de toupie, comme dans le Chou navet (*Brassica Napus*). Si, à partir de la base, elles augmentent d'abord, pour diminuer de nouveau vers la pointe, la racine se renfle en fuseau, comme dans la Dahlie (*Dahlia*), etc.

**Concrescence des racines.** — Quand plusieurs racines naissent côte à côte en des points très rapprochés, sur la même tige, sur la même feuille ou sur la même racine, il n'est pas rare qu'elles croissent en commun en ne formant qu'une seule masse ; elles sont *concrescentes* (voir p. 74). Des racines terrestres ou aériennes ainsi unies en faisceau, *fasciées* comme on dit aussi quelquefois, dans toute leur longueur, au nombre de 2, 3, 4 ou davantage, se rencontrent çà et là dans la Fève, par exemple, ou dans certaines Aroïdées épiphytes ; leur forme aplatie ou anguleuse et les sillons qui les parcourent en accusent la vraie nature. Les tubercules simples ou digités qui naissent à la base de la tige des Orchides, Ophrydes, etc., les petits tubercules entiers ou palmés qui se forment sur les racines des Légumineuses, des Éléganées, des Cycadées, de l'Aulne, etc., sont de même formés par un plus ou moins grand nombre de racines concrescentes à croissance limitée. On y reviendra plus loin.

**Inégalité de croissance. Circumnutation de la racine (1).** — La croissance en longueur de la racine n'a pas la même intensité suivant toutes les lignes longitudinales qu'on peut tracer à sa surface. A un moment donné, il y a une ligne de plus fort allongement, qui se déplace progressivement dans le même sens tout autour de l'axe de croissance. Il en résulte, comme il a été dit plus haut (p. 36), une nutation révolutive du sommet, une *circumnutation*.

(1) Ch. Darwin : *The power of movement in plants*. Ch. 1, p. 10, et ch. II, p. 69, 1880.

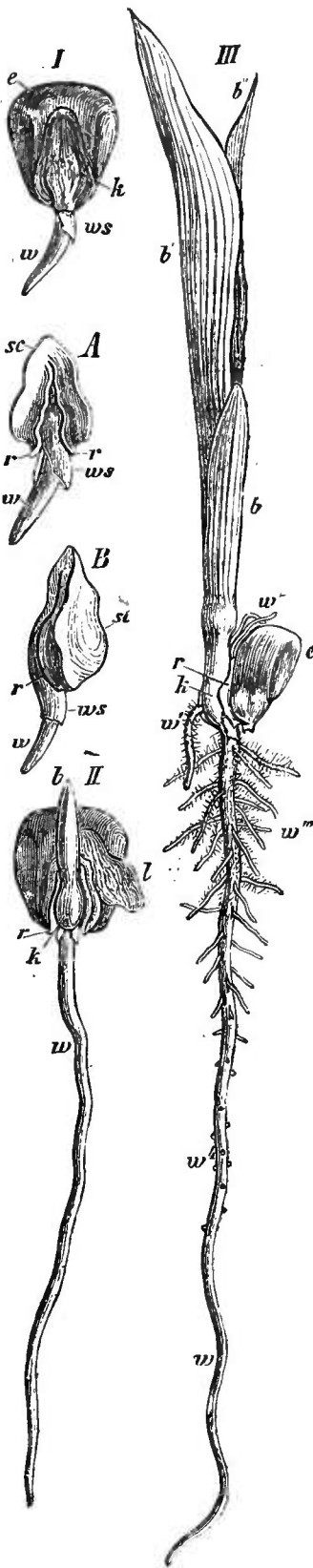


Fig. 62. — Germination du Maïs (*Zea Mays*). I, II, III, états successifs. A, la plantule de I, séparée de l'albumen *e*, vue de face; B, la même, vue de côté — *w*, racine terminale primaire avec sa collerette *ws*; *w'''*, *w''*, racines secondaires; *w'*, *w''*, racines latérales issues de la base de la tige *k*; *sc*, cotylédon; *b*, *b'*, *b''*, feuilles (Sachs).

Cette circumnutation a été constatée et mesurée dans la racine terminale de diverses plantes (Chou, Haricot, Vesce, Courge, Marronnier, Chêne, Maïs). L'amplitude en est assez faible; dans le Haricot, par exemple, elle ne dépasse pas 2 millimètres. En décrivant sa petite courbe circulaire ou elliptique, la pointe s'allonge et c'est en réalité sur une hélice descendante que le sommet se déplace. Ce mouvement de vis favorise évidemment beaucoup la pénétration de la racine dans le sol.

### § 3

#### Ramification de la racine.

Quand la racine a acquis une certaine longueur, souvent elle se ramifie. Ordinairement latérale, la ramification y est quelquefois terminale.

**Ramification latérale de la racine.** — C'est vers la base de la racine, c'est-à-dire vers son point d'attache sur une tige ou sur une feuille, que se montrent les premiers indices de ramification; ils progressent ensuite et se succèdent régulièrement de la base au sommet. C'est d'abord une petite protubérance hémisphérique de la surface; puis la protubérance crève et il s'en échappe un petit cordon blanc, qui s'allonge en se dirigeant perpendiculairement à la racine, c'est-à-dire horizontalement. Il porte une coiffe au sommet, sa surface se couvre de poils depuis sa base jusqu'à une certaine distance de la pointe; plus tard les poils tombent à la base et la région des poils commence son mouvement de translation. En un mot, il se comporte à tous égards comme la racine. C'est une racine de second ordre, née à l'intérieur de la première, entourée souvent à sa base d'une petite manchette ou d'une petite boutonnière provenant de la protubérance qu'elle a percée, dirigée horizontalement et persistant dans cette direction ou du moins s'en écartant à peine parce que la pesanteur a peu ou point d'action sur elle. Toutes ces racines secondaires sont semblables, de plus en plus jeunes seulement et de plus en plus courtes de la base au sommet; les plus jeunes sont longuement dépassées par le prolongement encore simple de la racine principale (fig. 62). L'ensemble forme un cône dont la racine

primitive occupe l'axe, dont elle est, comme on dit souvent, le *pivot*.

Si le pivot croît pendant longtemps, il porte sur ses flancs un grand nombre de racines de second ordre. Si en même temps celles-ci s'accroissent longtemps et également, chacune selon son âge, le cône, s'élargissant à mesure qu'il s'allonge, conserve une ouverture moyenne et constante. C'est le cas normal : l'ensemble forme alors ce qu'on appelle un système *pivotant* ordinaire ; la ramification y a lieu en grappe (p. 48). Si au contraire les racines secondaires s'allongent peu de temps et demeurent courtes, avec leurs pointes et leurs poils à peu de distance des flancs du pivot très développé, le cône est très aigu et forme un système pivotant exagéré, comme dans la Bette, le Panais, la Carotte, etc. ; la ramification s'y produit en épi (p. 48). Quand le pivot cesse bientôt de croître, il ne porte qu'un petit nombre de racines secondaires. Si celles-ci s'allongent beaucoup, projetant au loin, tout autour du pivot rudimentaire, leurs sommets et leurs poils, le cône est très obtus, très surbaissé et forme un système de cordons rayonnants qui rampent horizontalement à peu de distance de la surface du sol ; c'est ce qu'on appelle un système *fasciculé*. La ramification a lieu en une sorte d'ombelle (p. 48).

La forme générale du système formé par la racine primaire et les racines secondaires varie donc suivant le développement relatif des parties qui le composent ; peu importantes au point de vue théorique, ces variations ont une grande valeur au point de vue des applications, comme on le verra plus tard.

A leur tour, les racines secondaires se ramifient souvent. Les choses se passent sur elles absolument comme sur la racine primaire, et il n'y a pas lieu d'y revenir. Par là, chacune d'elles devient un pivot, mais un pivot secondaire, horizontal ou peu incliné, autour duquel se développent, dans toutes les directions par rapport à la verticale, un plus ou moins grand nombre de racines tertiaires. Chacune de celles-ci peut produire et porter une génération de racines de quatrième ordre, et ainsi de suite. Le système conique total va de la sorte se compliquant, se remplissant de plus en plus, tout en conservant sa forme générale.

C'est un pareil système de racines de divers ordres, nées les unes des autres et implantées les unes sur les autres, attaché par la base de son pivot vertical sur une tige ou sur une feuille, qu'on appelle communément une *racine*. Dans cette acception vulgaire, on dit donc une racine pivotante normale, une racine pivotante exagérée, une racine fasciculée, pour les diverses formes qui sont imprimées à ce système par le développement inégal des racines de premier et de second ordre. On a aussi l'habitude de désigner sous le nom commun de *radicelles* toutes les racines des divers ordres autres que le pivot.

**Disposition des radicelles** (1). — Il est facile de s'assurer que, dans un pareil système, les racines d'un ordre quelconque naissent toujours sur la racine d'ordre précédent exactement les unes au-dessous des autres et y sont

(1) Clos : *Ébauche de la rhizotaxie*. Thèse, Paris, 1848. — *Deuxième mémoire sur la rhizotaxie* (Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, XVIII, p. 321, 1852). — Ph. Van Tieghem : *Recherches sur la disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines des Phanérogames* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, V, p. 130, 1887).

insérées par conséquent en un certain nombre de rangées longitudinales. Le nombre de ces rangées est au moins de deux, diamétralement opposées, chez les Cryptogames vasculaires (Fougères, etc.). Il est au moins de trois, espacées à 120 degrés, chez les Phanérogames. Sur le pivot, il peut dépasser vingt, trente, et au delà, cela dépend du diamètre de la racine primaire, lequel à son tour est en relation avec l'âge de la plante. On ne peut donc rien dire de général à cet égard. Le long d'une même racine, ce nombre peut d'ailleurs changer; il diminue par cessation d'une ou plusieurs rangées, si la racine, d'abord assez grosse, va s'effilant tout à coup; il augmente au cas contraire.

Sur les racines secondaires, tertiaires, etc., le nombre des rangées va, comme le diamètre lui-même, en décroissant plus ou moins rapidement. Chez les Cryptogames vasculaires, une fois réduit à trois, il descend à deux et se conserve ensuite indéfiniment à ce minimum. Chez les Phanérogames, une fois réduit à trois, il remonte à quatre et se conserve ensuite indéfiniment à ce chiffre; seulement ces quatre rangées sont souvent rapprochées deux par deux. Si donc le pivot d'une Cryptogame vasculaire ne porte déjà que deux rangées de radicelles, si le pivot d'un Phanérogame n'en porte déjà que quatre, la disposition demeure la même, respectivement binaire ou quaternaire, dans toute l'étendue du système ramifié. Pourtant il ne faudrait pas croire pour cela que la ramification de la racine binaire des Cryptogames vasculaires, des Fougères par exemple, s'opère dans un seul et même plan. Au contraire, à chaque degré le plan des axes des deux séries de racines croise à angle droit celui du degré précédent, et c'est seulement après trois ramifications successives qu'on se retrouve dans un plan parallèle au premier.

Dans chaque série longitudinale, la distance de deux radicelles consécutives est ordinairement indéterminée; elles naissent plus rapprochées, quelquefois jusqu'au contact, ou plus écartées, quelquefois à de grandes distances, selon les circonstances extérieures et notamment suivant l'humidité du sol. Pourtant quelquefois leur situation en hauteur est déterminée. Elles apparaissent alors soit alternes, soit diamétralement opposées, si elles sont en deux rangées; verticillées par quatre ou opposées en croix, s'il y en a quatre séries.

Les racines de second ordre forment un certain angle avec la racine primaire. Pour dégager la question de toute influence géotropique, on dispose la racine, pendant qu'elle s'allonge et se ramifie, dans l'appareil à rotation lente qui égalise, comme il a été dit plus haut (p. 114), l'action de la pesanteur. On voit alors les racines secondaires faire chacune avec le pivot un angle propre. Les premières, celles d'en haut, se dirigent à angle droit (Haricot, Fève, Pois); celles qui naissent plus bas, descendent au contraire obliquement sous un angle aigu.

**Ramification terminale de la racine.** — Dans les Cryptogames vasculaires de la classe des Lycopodiées, la racine ne produit pas de radicelles dans ses flancs et se ramifie suivant le mode terminal, en dichotomie (p. 44). Quand la racine d'un Lycopode, d'un Isoète ou d'une Sélaginelle a acquis une certaine longueur, sa pointe se divise en deux moitiés égales, qui prennent aussitôt chacune une coiffe spéciale sous la coiffe commune. Les deux bras s'allongent ensuite en exfoliant la coiffe commune, divergent à peu près à



angle droit, se divisent de nouveau plus tard en deux moitiés égales, et ainsi de suite un grand nombre de fois. A chaque nouvelle bifurcation, le plan des axes des deux branches est perpendiculaire à celui de la bifurcation précédente. On obtient ainsi une dichotomie égale.

Dans les Lycopodes, il arrive, à partir d'une certaine bifurcation, que chaque fois l'un des bras de la dichotomie est beaucoup plus vigoureux que l'autre, et que ces bras successifs s'établissent dans le prolongement l'un de l'autre, de manière à simuler un pivot sur lequel les autres bras semblent attachés latéralement comme autant de radicelles. On obtient alors une dichotomie sympodique (p. 47). Sur le sympode, les petits bras sont disposés soit isolément, avec une divergence  $\frac{1}{2}$  ou  $\frac{1}{4}$ , soit par paires croisées.

Il faut remarquer encore que la croissance dure plus longtemps et s'étend plus loin à partir des sommets dans ces racines dichotomes que dans les racines ordinaires. Les intervalles des bifurcations s'y s'allongent, en effet, pendant un certain temps.

Si l'on compare maintenant un pareil système dichotome tout entier, à partir de son insertion sur la tige, avec un système à ramification latérale, considéré à partir du même point, on voit qu'il existe entre eux une différence fondamentale. Le second est un ensemble de racines de générations successives, complètes chacune en soi ; une partie quelconque y jouit de toutes les propriétés du tout et peut être prise pour le représenter. Le premier n'est, au contraire, tout entier qu'une seule et même racine partagée ; chacune de ses parties n'est qu'une fraction de racine et ne peut pas être prise, sans autre explication, pour la racine totale.

**Ramification à la fois latérale et terminale.** — Chez les Légumineuses et chez les Cycadées, la racine produit d'abord des radicelles de divers ordres suivant le mode latéral. Puis certaines radicelles se dichotomisent dès la base un certain nombre de fois en des points rapprochés ; en même temps leurs branches successives demeurent plus ou moins unies et cette condescence produit de petits tubercules entiers, palmés ou coralloïdes. La ramification latérale et la ramification terminale coexistent donc ici dans un seul et même système de racines.

#### § 4

### Origine de la racine.

**Lieu d'origine normale. Racine terminale, racines latérales.** — Dans les conditions normales de la végétation, les racines tirent leur origine de la tige.

Dans toutes les plantes vasculaires, l'œuf traverse, sur la plante mère et à ses dépens, les premières phases du développement qui doit l'amener à devenir une nouvelle plante. Dès cette première période, une racine apparaît presque toujours sous l'extrémité inférieure de la tige, occupant toute la largeur de cette extrémité, et se dirigeant dans le prolongement même de la tige : c'est la racine *terminale*. Plus tard les flancs de la tige, jouissant de la même propriété que son extrémité inférieure, produisent à leur tour, progressivement de la base

au sommet, des racines toutes pareilles à la première (fig. 62,  $w'$ ,  $w''$ ), dirigées comme elle verticalement vers le centre de la terre, n'en différant que par leur âge plus jeune, leur situation latérale et leur diamètre d'autant plus grand qu'elles naissent sur une région où la plante est plus âgée et sa tige plus vigoureuse : ce sont toutes des racines *latérales* ; la tige peut en produire jusqu'au voisinage de son extrémité libre (Ptéride aquiline, etc.).

Il y a trois sortes de racines latérales. Les premières naissent sur la tige en des points déterminés à l'avance, ordinairement en relation étroite et fixe avec les feuilles. Ainsi, dans certaines Aroïdées (Monstère, etc.), à chaque feuille se trouve diamétralement opposée une racine, et comme les feuilles sont disposées en deux rangs sur la face supérieure de la tige rampante, les racines forment aussi deux séries sur sa face inférieure. Ailleurs, elles sont situées à droite et à gauche de chaque feuille, comme dans la Valériane (*Valeriana*), l'Ortie (*Urtica*) et la Renoncule d'eau (*Ranunculus aquatilis*), ou bien forment un verticille au-dessus de chaque feuille, comme dans le Calle des marais (*Calla palustris*). Ce sont les racines latérales *régulières*.

Les secondes se forment çà et là le long des entre-nœuds de la tige, à des places indéterminées ; celles-ci méritent seules le nom de racines *adventives*, que l'on donne souvent à tort à l'ensemble des racines latérales.

Enfin les troisièmes naissent de très bonne heure sur les bourgeons de la tige. Tantôt il ne s'en fait qu'une à chaque bourgeon, comme dans la Ficaire, ou comme dans les Prêles où elles sont, ainsi que les bourgeons eux-mêmes, verticillées et alternes avec les feuilles. Tantôt il s'en fait plusieurs à chaque bourgeon, libres comme dans le Cresson (*Nasturtium*), la Cardamine, etc., ou congrescentes en tubercules comme dans les Orchides, etc. Ces racines de bourgeon peuvent être dites *gemmaires*.

Chez certains végétaux, comme dans la plupart des arbres de nos forêts, la racine terminale existe seule et dure autant que la plante : il ne se fait pas de racines latérales. Chez beaucoup d'autres, la racine terminale est bientôt suivie de nombreuses racines latérales, qui tout d'abord concourent avec elle à nourrir le végétal. Puis, la racine terminale disparaît et cette destruction gagne de proche en proche et de bas en haut les racines latérales, pendant qu'il s'en forme incessamment de nouvelles dans la région supérieure de la tige. Les racines, comme sur chacune d'elles les poils, sont alors éphémères et caduques, et leurs fonctions passent sans cesse de l'une à l'autre. Il en est ainsi dans toutes les Cryptogames vasculaires, dans les Monocotylédones et chez un très grand nombre de Dicotylédones. C'est le cas général quand la tige rampe dans la terre (Muguet, Chiendent, Laiche, etc.), dans l'eau (Glycérie, etc.), ou à la surface du sol (Fraisier, Lierre, Gléhome, etc.) ; les racines latérales sont alors perpendiculaires à la tige. Mais une tige dressée peut aussi produire sur ses flancs, et jusqu'à une grande hauteur, de nombreuses racines latérales. Naissent-elles de la tige même, comme dans les Fougères arborescentes et les Palmiers, elles descendent en foule, serrées côte à côte, le long de sa surface, qu'elles couvrent d'un revêtement impénétrable pouvant atteindre plusieurs décimètres d'épaisseur. Partent-elles des branches, elles pendent dans l'air isolément, comme de longues cordes, avant d'arriver à la terre.

Quand plus tard elles y parviennent, s'y enfoncent et s'y ramifient, elles s'épaississent et forment autant de colonnes où les branches s'appuient solidement, en même temps qu'elles en tirent leur nourriture, et qui sont pour elles le point de départ d'une nouvelle croissance. Tel est, par exemple, au Bengale, le Figuier des Banyans (*Ficus religiosa*). Avec ses grandes branches horizontales appliquées çà et là sur de puissantes racines qu'on prendrait pour autant de tiges, un seul de ces arbres acquiert avec le temps l'aspect d'une forêt.

Enfin, il y a des plantes qui ne forment pas de racine terminale et dont toute la nutrition repose, même au début, sur la formation précoce des racines latérales. Telles sont les Orchidées, par exemple.

Le diamètre des racines latérales est très variable dans la même plante, suivant son âge et suivant la grosseur de la tige aux points où elles s'y développent. Par suite, le nombre des séries longitudinales où sur chacune d'elles se disposent les racines de second ordre est aussi très inconstant. Cette inconstance est moindre si l'on considère seulement les racines latérales que la plante produit à l'état moyen et stationnaire de son développement, à l'état adulte.

Le diamètre de la racine terminale, au contraire, par le fait même de l'âge et du lieu où elle se forme, demeure toujours sensiblement la même dans un végétal donné. Aussi le nombre des rangées de racines secondaires y est-il fixe, non seulement dans la même plante, mais encore dans de grandes familles. Il est le plus souvent de quatre; les quatre rangées sont tantôt équidistantes (Malvacées, Euphorbiacées, Convolvulacées, Cucurbitacées, beaucoup de Composées, de Légumineuses, etc.), tantôt rapprochées deux par deux (Urticacées, Chénopodiacées, Caryophyllées, Crucifères, Papavéracées, Ombellifères, Solanées, Scrofularinées, Borraginées, Labiées, etc.). On trouve trois séries de racines secondaires dans le Pois, la Gesse, la Vesce, etc., cinq séries dans la Fève, six dans le Chêne, le Noyer, le Marronnier, etc., huit dans le Hêtre, dix, douze et quatorze dans le Châtaignier, rarement davantage.

**Lieu d'origine accidentelle. Racines adventives; opérations de culture basées sur leur production; marcottes, boutures.** — En *buttant* les tiges de la Garance, en *roulant* celles du Blé, on fait développer sur la partie inférieure de la tige, amenée ainsi au contact de la terre, des racines adventives qui sans cette pratique ne s'y produiraient pas. On augmente par là dans la première plante le rendement en matière colorante, qui est contenue dans les racines, et dans la seconde le rendement en graines en lui permettant de puiser dans le sol une nourriture plus abondante.

Si l'on recourbe vers le bas les branches flexibles de l'Œillet ou de la Vigne et qu'on en couche la région moyenne dans le sol en l'y enfonçant et l'y fixant avec une épingle de bois, ou si l'on entoure d'une petite motte de terre humide retenue par un cornet de plomb ou par un pot fendu une branche élevée du Nérion oléandre, on fait développer en ces points de nombreuses racines adventives, par où les branches se nourrissent directement. Aussi peut-on ensuite couper la branche au-dessous de la région enracinée. La portion ainsi séparée se suffit à elle-même et forme un individu complet, qui reproduit, comme il a été dit p. 27, tous les caractères de la plante dont il est issu : c'est ce qu'on nomme une *marcotte*. Une pareille séparation de branches

après enracinement, un pareil *marcottage* s'observe souvent dans la nature ; le Fraisier en est un exemple bien connu.

Que l'on coupe une branche feuillée de Saule ou de Vigne, et qu'on en plonge la région inférieure dans l'eau ou dans la terre humide, on verra bientôt apparaître des racines adventives qui s'échappent à la fois de la surface latérale de l'organe et des bords de la plaie. La branche devient ainsi un individu complet, ce qu'on appelle une *bouture*. Cette séparation de branches qui s'enracinent après coup, ce *bouturage* s'observe aussi fréquemment dans la nature. Quand il multiplie les plantes par marcottes ou par boutures, l'homme ne fait donc qu'imiter les procédés naturels.

Une feuille de Citronnier (*Citrus*), de Ficoïde (*Mesembrianthemum*), ou de Joubarbe (*Sempervivum*), un jeune fruit d'Oponce (*Opuntia fragilis*) ou de Jussiée (*Jussiaea salicifolia*), détachés de la tige est enterrés à la base, forment aussi des racines adventives tout autour de la plaie. Enfin, il suffit d'enterrer un fragment de tige (Saule, etc.), de racine (Paulonier, Aralie, Daïs) ou de feuille (Gloxinie, Bégonie, Pépéromie, etc., cotylédons de Haricot, de Courge, etc.), pour voir des racines adventives se développer sur les plaies et sur les entailles, qu'on a ainsi intérêt à multiplier.

**Mode de formation endogène ou exogène.** — Les racines latérales, adventives ou régulières, qui naissent normalement des flancs de la tige, ainsi que les racines adventives développées artificiellement comme il vient d'être dit, se produisent d'ordinaire à une profondeur plus ou moins grande au-dessous de la surface. Pour s'échapper elles ont à percer, par conséquent, une couche de cellules plus ou moins épaisse, qui forme parfois comme une manchette ou une boutonnière autour de leur base (fig. 62, *ws*). Elles naissent donc de la tige comme naîtront d'elles plus tard les racines secondaires. En un mot, elles sont *endogènes*.

Il n'en est pas de même pour les racines latérales gemmaires, par exemple pour celles des Crucifères, de la Ficaire (*Ficaria*), etc. Dans ces plantes, notamment dans les Cardamines (*Cardamine pratensis*, etc.) et les Cressons (*Nasturtium officinale*, *silvestre*, etc.) (1), les racines que la tige produit à l'aiselle de ses feuilles en rapport avec les bourgeons se constituent à la surface même et n'ont rien à percer pour se développer. Elles sont *exogènes*.

Cette double manière d'être se retrouve aussi dans la racine terminale, mais les conditions de fréquence sont renversées ; ce qui était la règle devient l'exception, et *vice versa*. En effet, la racine terminale se forme le plus souvent à la surface même de la base de la tige et n'a rien à percer pour se développer ; elle est exogène, comme les racines gemmaires. Pourtant dans les Graminées, les Commélinées, le Balisier (*Canna*), la Capucine (*Tropæolum*), le Nyctage (*Mirabilis*) et quelques autres plantes, la racine terminale prend naissance dans la tige à une certaine profondeur au-dessous de la surface de base et se trouve enveloppée dans une sorte de poche. Pour se produire au dehors, il faudra donc qu'elle traverse plus tard une couche assez épaisse, qui

(1) Hansen : *Ueber Adventivbildungen* (Abhandl. Senk. naturf. Gesellsch, XII, 1880). — Lemaire : *Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, III, p. 164, 1886).

formera gaine autour de sa base (Graminées, Commélinées, Balisier, Capucine). Elle est alors endogène. Si la couche enveloppante est très mince, elle est simplement exfoliée lors du développement de la racine (Nyctage).

**Racines latentes.** — Il n'est pas rare de voir des racines, nées ainsi à l'intérieur d'une tige, y demeurer enfermées pendant un temps plus ou moins long, ou même indéfiniment, sans paraître au dehors. Aussitôt après leur première formation, leur croissance s'est arrêtée et elle ne reprend que lorsque des conditions favorables se trouvent réalisées autour d'elles. Elles percent alors, avec une promptitude qui étonne, la tige qui les recèle et s'allongent dans le milieu extérieur. Le Saule est une des plantes où ces racines *latentes* sont le plus abondamment développées. Nous y reviendrons plus tard, nous bornant ici à en signaler l'existence.

### § 5

#### Différenciation secondaire de la racine.

**Racines ordinaires.** — Tout ce que nous venons de dire ne concerne que la marche ordinaire du développement de la racine. Toutes les fois que le membre suit cette marche et prend ces caractères, c'est une racine proprement dite, une racine ordinaire ou simplement une racine, sans épithète. Il existe un grand nombre de plantes qui n'ont que de pareilles racines, toutes semblables. C'est déjà cependant un premier signe de spécialisation que de former, comme beaucoup de végétaux, des racines ordinaires de deux sortes : les unes à croissance indéfinie, plus vigoureuses et persistantes, les autres à croissance limitée, plus grêles et éphémères.

Cette spécialisation s'accuse davantage dans les plantes où, pendant que certaines racines suivent leur développement normal, d'autres, au début toutes pareilles, s'accroissent autrement, de manière à acquérir une forme et à remplir aussi une fonction toute différente. En un mot, il s'opère alors entre les racines de la plante une différenciation secondaire. En rapportant la différence à la racine proprement dite, prise comme type, on dit souvent que les autres sont des racines modifiées, des racines métamorphosées, expressions qu'il faut définir convenablement pour en éliminer l'erreur qu'elles renferment si on les prend au sens propre, et qu'il vaut mieux d'ailleurs ne pas employer du tout. Pour exprimer dans chaque cas particulier la différence de forme et de fonction que ces racines autrement développées présentent par rapport aux racines proprement dites, on se servira d'un nom tiré de cette forme ou de cette fonction, que l'on joindra au mot racine pour le qualifier comme tel. Citons les principaux exemples.

**Racines-crampons; racines-épines; racines-vrilles; racines-flotteurs.** — Le Lierre forme, comme on sait, le long de sa tige et de ses branches, d'innombrables racines adventives, serrées en groupes compacts. Ces racines demeurent courtes, inactives, et ne servent qu'à fixer solidement la plante aux murs, aux écorces et aux rochers où elle grimpe. On les appelle des *crampons*. Leur différence par rapport au type est très faible et se réduit à un arrêt de

développement. En appliquant la tige sur le sol, comme on fait pour cultiver le Lierre en bordure dans les jardins, on voit en effet les crampons poursuivre leur développement et parvenir à l'état de racines adventives ordinaires.

Chez les Derris, les branches âgées produisent de nombreux racines adventives, qui cessent bientôt de croître en s'amincissant et se terminant en pointes dures, formant ainsi autant d'épines, qui s'enchevêtrent en tous sens et donnent de la fixité à l'ensemble.

La Vanille enroule certaines de ses racines adventives aériennes en spirale autour des supports voisins, pourvu qu'ils soient assez minces, s'y accroche solidement et s'élève ainsi en grimpant à une grande hauteur. D'une façon

générale, on nomme *vrilles* les organes de soutien qui s'enroulent de la sorte en spirale autour des corps voisins. Cette différenciation des racines en vrilles se rencontre aussi chez certains Lycopodes, Philodendres, Dissochètes, etc.

Les Jussières (*Jussiaea*) sont des plantes aquatiques de la famille des Oënothéracées. Pour aider la tige feuillée à se soutenir à la surface de l'eau, certaines des racines latérales s'y développent autrement que les autres. Elles ne se ramifient pas, demeurent courtes et se renflent en autant de corps ovoïdes (fig. 63, *v*). Ce renflement est dû au développement interne de grandes lacunes pleines d'air. Ces racines deviennent ainsi de véritables *flotteurs*.

**Racines-tubercules.** — Dans a Ficaire, chaque petit bourgeon né à l'aisselle des feuilles, soit au bas de la tige, soit dans toute son étendue quand elle s'allonge pour fleurir, forme à sa base une racine adventive. Cette racine très grosse cesse bientôt de s'allonger en per-



Fig. 63. — Jussière rampante (*Jussiaea repens*). *v*, racines-flotteurs; *a*, racines ordinaires non ramifiées; *b*, racines ordinaires couvertes de radicelles (d'après Martins).

dant sa coiffe et constitue une masse ovoïde qu'on appelle un *tubercule*. C'est une réserve d'amidon qui sera utilisée plus tard. Ces tubercules formés, la tige, les feuilles et les racines ordinaires se détruisent et de la plante il ne reste, après peu de mois de végétation, qu'un certain nombre de tubercules épars sur la terre, portant chacun à sa base le petit bourgeon qui l'a produit. Au printemps suivant, le bourgeon émet quelques racines adventives ordinaires, et à leur aide, en utilisant les matériaux emmagasinés dans le tubercule

qui se vide à mesure, il se développe en une tige feuillée qui ne tarde pas à former de nouveaux bourgeons avec de nouveaux tubercules.

Les choses se passent de la même manière, à deux différences près, dans les Orchidées. D'abord il n'y a chaque année qu'un seul bourgeon, situé à la base de la tige, qui produise un tubercule. Ensuite ce bourgeon forme, en des points très rapprochés, un assez grand nombre d'origines de racines latérales. Faute de place, ces racines contiguës prennent une croissance commune et ne constituent toutes ensemble qu'un seul tubercule, tantôt arrondi au sommet, de façon que rien ne trahit au dehors sa complication intérieure (O. mâle, O. bouffon, O. militaire, etc.) (fig. 64), tantôt au contraire divisé au sommet, digité, les racines constitutives se séparant peu à peu en divergeant (O. maculé,

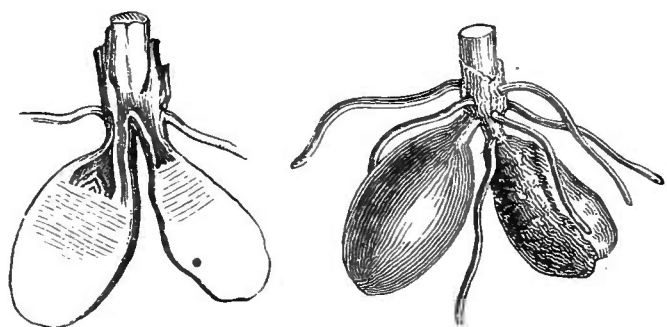


Fig. 64. — Racines-tubercles de l'Orchide mâle (*Orchis mascula*): à droite, vues du dehors; à gauche, coupées en long. Dans chaque moitié de la figure, on voit à droite le tubercule ancien dont le bourgeon a produit la tige feuillée, à gauche le tubercule nouveau dont le bourgeon se développera l'année suivante.

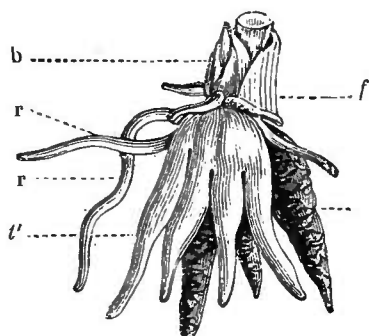


Fig. 65 — Racines-tubercles de la Gymnadénie blanche (*Gymnadenia albida*); *t*, tubercule ancien dont le bourgeon a produit la tige feuillée; *t'*, tubercule nouveau issu du bourgeon *b*; *r, r*, racines ordinaires.

O. latifolié, etc.) (fig. 65). Le tubercule des Orchidées est donc formé de racines multiples et concrecentes. Il en est de même dans les genres voisins, qui forment avec le précédent la tribu des Ophrydées (Gymnadénie, fig. 65, Ophryde, Acérate, etc.)

Toutes les Légumineuses produisent çà et là sur leurs racines de petits tubercules entiers, lobés ou digités, où se mettent en réserve de l'amidon et surtout des matières albuminoïdes. Ces tubercules sont autant de radicules arrêtées dans leur croissance, renflées et dichotomisées en des points rapprochés, avec concrecence plus ou moins complète des branches entre elles et avec le tronc. Il diffère de ceux des Ophrydées d'abord parce qu'ils naissent de la racine et non de la tige, puis et surtout parce qu'ils sont formés de radicules dichotomes, et non d'un faisceau de racines simples. Les Cycadées, les Éléagnées, l'Aulne (*Alnus*), etc., produisent aussi sur leurs racines des tubercules de même origine. Les racines des Podocarpes portent en quatre rangées, rapprochées deux par deux, un grand nombre de petits tubercules arrondis, qui sont autant de radicules arrêtées dans leur croissance et renflées.

Dans tous ces exemples, la tuberculisation de la racine est primitive;

ailleurs elle est secondaire. Le pivot du système terminal de racines dans le Radis cultivé, le Chou navet, la Dauce carotte, le Panais cultivé, la Bette vulgaire, etc., présente d'abord les caractères ordinaires. C'est plus tard seulement, par la production interne de formations secondaires, qu'il s'épaissit peu à peu et prend ses caractères définitifs de réservoir nutritif, tandis que les radicelles de divers ordres insérées sur lui conservent leur forme et leur fonction primitives. Toutes les racines attachées au bas de la tige de la Dahlie (*Dahlia variabilis*) sont aussi d'abord semblables et normales. Plus tard certaines d'entre elles s'épaissent, surtout au milieu, en devenant fusiformes, et se tuberculisent (fig. 66).

**Racines à suçoirs des plantes parasites.** — Les plantes parasites qui attaquent le végétal nourricier par leurs racines, produisent sur ces racines, aux divers points de contact, des organes particuliers qui pénètrent plus ou moins profondément dans le corps de l'hôte pour y puiser la nourriture : ces organes sont désignés sous le nom de *suçoirs*.

Les Scrofulariacées qui appartiennent à la tribu des Rhinanthées (Rhinanthe, Mélampyre, Euphrase, Pédiculaire, etc.), ainsi que les Orobanchées (Orobanche, etc.) et les Santalacées (Santal, Osyris, Thèse, etc.), sont parasites sur les racines des plantes les plus diverses. Tout d'abord leur racine terminale et ses radicelles de divers ordres se développent dans le sol sans offrir rien de particulier ; la plante n'est pas encore parasite. Plus tard, certaines de ces radicelles arrivent à toucher les radicelles des plantes voisines et, aux points de contact, produisent à leur surface de petites excroissances coniques qui s'enfoncent dans la racine de la plante hospitalière et y allongent leurs cellules superficielles en poils absorbants. Les suçoirs ainsi formés se sont pas des radicelles, comme on l'a cru longtemps ; ils sont d'origine exogène, dépourvus de coiffe au sommet et disposés sans ordre sur la racine. Ce sont de simples proéminences massives, de la nature de celles que nous rencontrerons plus tard sur la tige et sur la feuille, et que nous nommerons alors des *émergences* (p. 66) ; nous pouvons dès à présent leur donner ce nom (1).

Le Gui blanc (*Viscum album*) se comporte d'une façon un peu différente. Sa graine germe sur l'arbre où les oiseaux l'ont déposée. La racine terminale, négativement phototropique, s'enfonce dans la branche ; parvenue à la surface du bois, elle cesse de croître, mais produit des racines secondaires, qui rayonnent dans tous les sens et se ramifient parallèlement à la surface de la branche nourricière. Enfin celles-ci produisent, sur leur face interne, des protubérances exogènes de forme conique, dépourvues de coiffe, qui pénètrent dans la masse ligneuse : ce sont les suçoirs, qui ont encore ici la même nature que dans les exemples précédents. Il y a seulement cette différence, que le Gui développe directement dans la plante nourricière tout son système de racines, chargées de suçoirs, tandis que les Rhinanthées, Santalacées, Orobanchées, etc., développent ce système dans le sol et n'enfoncent que les suçoirs dans le corps de leur hôte.

(1) Leclerc du Sablon : *Sur les organes d'absorption des plantes parasites (Rhinanthées et Santalacées)* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VI, p. 90, 1887). — Granel : *Sur l'origine des suçoirs quelques Phanérogames parasites* (Bull. de la soc. bot. XXXIV, p. 313, 1887).



**Plantes vasculaires dépourvues de racines.** — On sait que certaines plantes vasculaires ne forment pas de racine terminale (Orchidées, etc.), tandis que beaucoup d'autres ne produisent pas de racines latérales. Si ces deux incapacités se trouvent réunies, la plante sera totalement dépourvue de racines; c'est un cas très rare. On l'observe, parmi les Phanérogames, chez deux Orchidées humicoles, l'Épipoge de Gmélin et la Corallorhize innée, ainsi que chez certaines plantes submergées, comme l'Utriculaire vulgaire et les Cornifles (*Ceratophyllum*). On le rencontre aussi, parmi les Cryptogames vasculaires, chez les Psilotes et beaucoup de Trichomanes, qui sont humicoles, ainsi que chez les Salvinies, qui nagent sur l'eau.

## SECTION II

## PHYSIOLOGIE DE LA RACINE.

La racine fixe la plante au sol; elle agit ensuite sur les gaz que renferme la terre, sur les liquides qu'elle contient et sur les solides qui la composent. Examinons tour à tour ces quatre points.

## § 6

**Fixation. Action de la pesanteur, de la radiation, de l'humidité et de la pression sur la croissance de la racine.**

**Action de la pesanteur. Géotropisme de la racine (1).** — La racine fixe la plante au sol; c'est la raison d'être du géotropisme toujours positif et toujours énergique des racines terrestres primaires (voir p. 113). Grâce à lui, en effet, une pareille racine en voie de développement, placée sur le sol dans une situation quelconque, horizontalement par exemple, ne tarde pas à se courber à angle droit dans sa région de croissance et à enfoncer sa pointe verticalement dans la terre, si celle-ci est suffisamment meuble (fig. 67). Si elle est fortement tassée, au contraire, la pointe ne pouvant y pénétrer soulève d'abord la région de croissance en forme de crochet et bientôt la racine elle-même dans toute sa longueur.

Toujours localisée dans la région en voie de croissance, la courbure atteint son maximum à peu près vers le milieu de cette région, comme on le voit pour la Fève (fig. 67). Elle provient de ce que, sous l'influence de la pesanteur, la face supérieure de la racine placée horizontalement s'allonge plus et la face inférieure moins que ne s'allonge dans le même temps et au même point la racine placée verticalement. La chose a été prouvée par des mesures directes. Ainsi, pour la Fève (*Faba vulgaris*), si l'allongement de la racine verticale est de 24<sup>mm</sup>, celui de la racine horizontale est dans le même temps: sur le côté convexe de 28<sup>mm</sup>, sur le côté concave de 15<sup>mm</sup>. Pour le Marronnier (*Æsculus Hippocastanum*), si l'allongement de la racine verticale est de 20<sup>mm</sup>, celui de la racine horizontale est: sur la face convexe de 28<sup>mm</sup>, sur la face concave

(1) Sachs: *Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, 1, p. 385, 1873, et p. 584, 1874).

de 9<sup>mm</sup>. On remarquera que l'accroissement de la face supérieure est moins accéléré que celui de l'autre n'est ralenti; l'allongement suivant l'axe est donc lui-même notablement retardé.

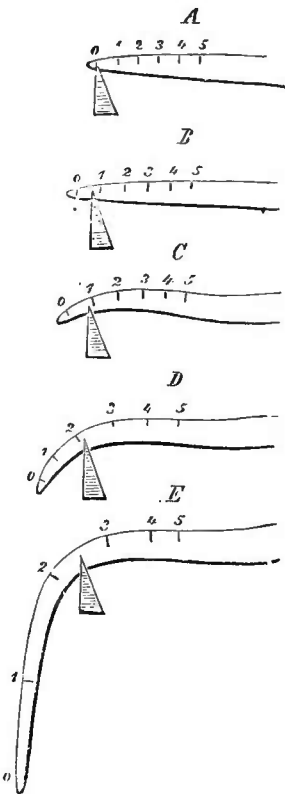


Fig. 67. — Diverses phases de la courbure géotropique d'une racine de Fève, placée horizontalement dans un sol très meuble. En A, la région de croissance est divisée en 5 tranches de 2<sup>mm</sup>; un index de papier permet d'apprécier l'allongement. B, après 1 heure; C, après 2 heures; D, après 7 heures; E, après 23 heures (Sachs).

On peut de diverses manières, comme il a été dit plus haut (p. 117), se rendre compte de l'énergie du géotropisme positif de la racine et même la mesurer. Elle est assez grande, on l'a vu, pour forcer la pointe à s'enfoncer verticalement dans le mercure jusqu'à 2 ou 3 centimètres de profondeur, en surmontant la résistance que celui-ci lui oppose en raison de sa très grande densité (fig. 68).

Si l'on fend en deux la racine dans sa région de croissance, soit qu'on laisse subsister les deux moitiés, soit qu'on enlève l'une ou l'autre tour à tour, ou si on la fend en trois en ne laissant subsister que la tranche moyenne, la pesanteur exerce son action sur chacune des parties tout aussi bien que sur la racine entière.

Qu'il s'agisse de la racine terminale ou de l'une quelconque des racines latérales, régulières, adventives ou gemmaires, le géotropisme de la racine primaire est absolu ou vertical (p. 113), c'est-à-dire que l'égalité de croissance et la direction rectiligne qui en résulte ne s'obtiennent pour elle que suivant la verticale. Tout écart de la verticale, soit accidentel, soit provoqué par la circumnutation, y est donc aussitôt compensé. Les racines secondaires sont-elles aussi de quelque façon géotropiques ?

Remarquons d'abord que si, dans un système radical exposé à la pesanteur dans les conditions ordinaires, on voit les racines secondaires se diriger obliquement vers le bas, il n'est pas

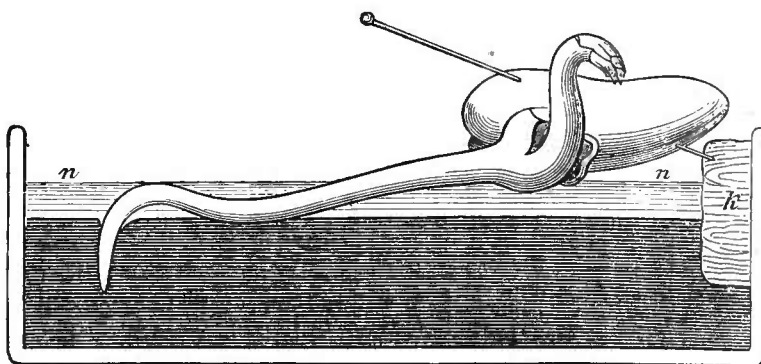


Fig. 68. — Racine de Fève enfonçant sa pointe dans une couche de mercure. Les cotylédons sont fixés par une épingle à une plaque de liège *k*; *n*, *n*, couche d'eau (Sachs).

légitime d'en conclure qu'elles sont géotropiques. Il faut tenir compte, en effet, de l'angle propre des racines secondaires (voir p. 202). On ne peut non plus rien tirer de certain d'une comparaison entre l'angle actuel et l'angle propre, tant ce dernier est variable,

comme on sait, d'une racine secondaire à l'autre le long du même pivot. Mais retournons le pot où le développement des racines s'est opéré. Après un certain temps, nous verrons les racines de second ordre courbées dans la région

de croissance et dirigées obliquement vers le bas en faisant avec la verticale un certain angle. Un nouveau retournement produit une seconde flexion et dirige de nouveau la pointe obliquement vers le bas sous le même angle. Les racines de second ordre sont donc géotropiques, mais autrement que les racines primaires ; c'est dans une direction oblique faisant avec la verticale un certain angle que s'égalise sur elle l'action de la pesanteur (p. 113).

L'angle que fait avec la verticale la direction d'équilibre géotropique est assez variable dans les diverses racines secondaires d'un même pivot. De  $80^\circ$ , par exemple, pour les plus hautes, il s'abaisse à  $65^\circ$  dans les plus basses ; ou encore de  $60^\circ$  pour les premières, il descend à  $40^\circ$  chez les dernières. Si l'angle est de  $45^\circ$ , par exemple, et qu'on place horizontalement la racine primaire chargée de racines de second ordre, on obtient un résultat curieux. Les racines d'en bas ne s'incurvent pas, étant précisément déjà à leur angle d'équilibre ; celles d'en haut, au contraire, se coudent à angle droit pour reformer avec la verticale un angle de  $45^\circ$ .

Il y a pourtant un cas où le géotropisme limité ou oblique de la racine secondaire se transforme dans le géotropisme absolu ou vertical de la racine primaire. C'est quand on coupe celle-ci. Toute la nourriture qui était destinée à la région enlevée se rend alors dans la racine secondaire la plus proche ; en même temps, celle-ci acquiert le géotropisme complet, se courbe et vient se placer verticalement dans le prolongement du pivot. Elle *usurpe*, comme on dit, la direction du pivot, qu'elle répare et remplace en quelque sorte.

Les racines de troisième ordre et les suivantes ne paraissent géotropiques à aucun degré. Elles se dirigent indifféremment dans tous les sens, sans se courber jamais, quelque position que l'on donne au vase de culture. Celles qui se dirigent vers le haut arrivent donc peu à peu à sortir de terre ; elles continuent alors à s'allonger, la pointe en haut, si l'air est suffisamment humide.

Les diverses propriétés que l'on vient d'étudier : le géotropisme positif vertical des racines primaires, joint à leur circumnutation, le géotropisme positif oblique des racines secondaires, l'absence de géotropisme de toutes les radicales à partir du troisième ordre, sont les causes déterminantes de la pénétration et de l'expansion du système radical dans les profondeurs du sol, et par suite de la fixation de la plante.

Dans les divers cas particuliers, l'énergie de la fixation dépend encore du nombre des rangées où se disposent sur le pivot les racines secondaires ; plus ce nombre est grand, plus la fixation est solide. Elle dépend surtout du développement relatif des racines secondaires et du pivot. Une plante à racine pivotante normale comme la Luzerne cultivée (*Medicago sativa*), ou exagérée comme la Betterave vulgaire, le Panais cultivé, la Dauce carotte, etc., est évidemment mieux fixée, toutes choses égales d'ailleurs, qu'une plante à racine fasciculée comme le Blé cultivé ou la Courge maxime ; un Chêne est plus solide qu'un Peuplier.

Enfin la fixation de la plante est encore facilitée par la remarquable propriété que possède la racine de se raccourcir à partir du point où sa croissance a pris fin (1). Ce raccourcissement, qui se poursuit longtemps dans la région

(1) Fittman (1819), Sachs (1873), Irmisch (1874). Voir de Vries, *Bot. Zeitung*, 1879.

âgée, peut atteindre 10 et jusqu'à 25 pour 100 de la longueur primitive. Il est dû à la contraction progressive de la zone moyenne de la racine. La zone externe et la région centrale demeurent passives dans le phénomène; la première se marque de plis transversaux visibles au dehors, tandis que la seconde se replie et devient flexueuse. La partie jeune de la racine étant solidement fixée au sol par ses poils, le raccourcissement de la partie âgée a pour effet d'enterrer de plus en plus la partie inférieure de la tige et par suite de lui faire développer des racines latérales. Les radicelles de divers ordres qui naissent de la racine terminale étant douées de la même propriété, ainsi que les racines latérales issues de la tige, on voit que le corps de la plante est tiré de tous les côtés vers le bas, comme un mât par des cordages de plus en plus fortement tendus : il en résulte une fixation de plus en plus solide dans la direction verticale.

En même temps que la racine fixe la plante au sol, elle fixe le sol à lui-même, et d'autant plus qu'elle s'y ramifie plus abondamment. Pour fixer le sable mouvant des dunes et en arrêter la marche envahissante, il a suffi d'y planter des végétaux capables d'y vivre et d'y développer rapidement des racines fasciculées, tels que la Laiche des sables (*Carex arenaria*), l'Elyme des sables (*Elymus arenarius*), le Genêt, le Pin maritime, etc.

Contrairement à ce qui vient d'être dit des racines terrestres, les racines aériennes des plantes épiphytes : Orchidées (Dendrobe, Stanhopée, Dendrocèle, etc.) et Aroïdées (Philodendre, Monstère, etc.) manifestent des courbures vers le haut qui accusent chez elles un géotropisme négatif plus ou moins marqué (1).

**Influence de la radiation. Phototropisme de la racine** (2). — Pour étudier l'influence que la radiation solaire, prise dans sa totalité ou dans sa partie la plus active et considérée à son optimum d'intensité (voir p. 120 et p. 123), exerce sur la croissance de la racine, on peut employer deux méthodes : 1° mesurer et comparer les accroissements de l'organe dans le même temps à l'obscurité et dans une lumière égale; 2° faire agir sur lui une radiation latérale et constater le sens et la grandeur de la flexion phototropique. La seconde méthode est plus facile et surtout plus sensible que la première. Pour lui donner toute sa sensibilité, il convient, dans les cas douteux, de supprimer au moyen d'un appareil à rotation la résistance du géotropisme positif, ou mieux de faire agir la pesanteur dans le même sens que la radiation en disposant la racine en expérience verticalement, la pointe en haut.

Il y a tout d'abord lieu de distinguer entre les racines aériennes, qui sont constamment exposées à la lumière, et les racines terrestres qui n'y sont soumises que dans les conditions de l'expérience. C'est pour les premières seules que la question offre un réel intérêt.

La plupart des racines aériennes, chez les plantes appartenant aux familles les plus différentes : Lycopodiacées, Orchidées, Aroïdées, Broméliacées, Liliacées (Hartwégie, Chlorophyte), Bignoniacées, Vitées, etc., ont un phototro-

(1) J. Wiesner : *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche*, loc. cit., II Th., p. 76, 1880.

(2) J. Wiesner : *loc. cit.* (Denkschriften der k. Akad. der Wiss. zu Wien, XXXIX, 1878, et t. XLIII, 1880).

pisme négatif très énergique ou du moins très nettement accusé. Quelques-unes ne manifestent que faiblement cette propriété (Cisse, Comméline, Vande). Un très petit nombre sont absolument dépourvues de phototropisme et insensibles à la radiation (Vaquois, Caryote, Coccoçypsèle). Grâce à cette propriété si nettement exprimée, favorisée encore par le géotropisme négatif que nous venons d'y constater, ces racines tendent à se placer toujours dans la direction du rayon incident en s'éloignant de plus en plus de la source. En d'autres termes, la radiation les dispose de manière à ce qu'elles la reçoivent le moins possible en quantité et en intensité. Elle règle ainsi sur elles sa propre action.

Parmi les racines terrestres, il en est aussi un grand nombre qui, soumises dans l'eau à un éclairage unilatéral, se montrent douées de phototropisme négatif, mais à un bien moindre degré. Il est rare ici que l'action de la radiation soit assez énergique pour triompher du géotropisme positif et infléchir la racine dans les conditions normales (Moutarde blanche). Il faut le plus souvent égaliser l'influence de la pesanteur ou faire concourir son action fléchissante avec celle de la lumière, comme il a été dit plus haut, pour mettre le phototropisme négatif en évidence (Hélianthe, Fève, Pois, Trèfle, Nyctage, Radis, Passerage, Maïs, Courge, Haricot, Chanvre, Myosotis, etc.). Quelques-unes se montrent indifférentes à l'action de la lumière (Tulipe, Safran, etc.). Quelques autres enfin, indifférentes dans une lumière d'intensité faible, manifestent dans une lumière intense un phototropisme positif, quelquefois assez énergique pour triompher du géotropisme, comme on le voit dans les Lemnes, dans l'Ail cultivé, et aussi, quoique à un bien moindre degré, dans l'Ail oignon et la Jacinthe d'Orient.

A tout prendre, on voit que dans les conditions normales, où la pesanteur exerce son action, les racines terrestres cultivées dans l'eau se montrent en général indifférentes à l'action de la lumière. C'est seulement dans un petit nombre de cas qu'une radiation intense réussit à les dévier de leur direction verticale, vers la source comme dans l'Ail, ou en sens contraire comme dans la Moutarde (1). Il ne semble pas que, dans les circonstances naturelles, cette faible tendance phototropique puisse être de quelque utilité pour la plante.

**Influence de la température. Thermotropisme de la racine.** — Si l'on mesure à diverses températures l'accroissement en longueur de la racine après des intervalles de temps égaux, on obtient la marche de la vitesse de croissance de cet organe avec la température. Quelle que soit la plante étudiée, à partir d'une certaine limite inférieure, au-dessous de laquelle elle est nulle, cette vitesse va croissant avec la température jusqu'à un certain maximum ; puis elle diminue de nouveau et enfin s'annule à une certaine limite supérieure (voir p. 93).

Avec les températures comme abscisses et les accroissements de la racine comme ordonnées, on a construit les courbes (fig. 69) qui expriment pour quelques plantes communes : Lupin et Pois (courbe *a*), Lin et Moutarde

(1) La radiation équilatérale retarde la croissance des racines, même négativement phototropiques. Ainsi, dans la Moutarde, si l'allongement moyen est 100 à la lumière, il devient 164 à l'obscurité (Fr. Darwin : *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, II, p. 521, 1880).

(courbe *b*), Passerage (courbe *c*), Maïs (courbe *d*), Courge (courbe *e*), la marche de la croissance de la racine en fonction de la température entre 14° et 37°.

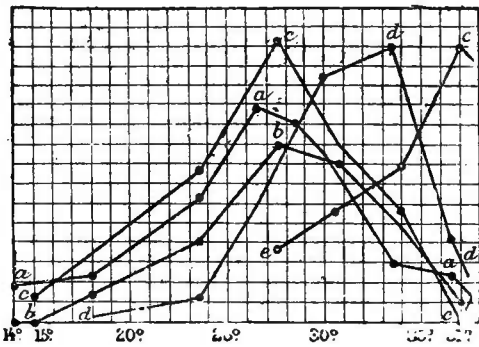


Fig. 69. — Courbes de croissance de la racine en fonction de la température, entre 14° et 37°. *a*, dans le Lupin et le Pois; *b*, dans le Lin et la Moutarde; *c*, dans le Passerage; *d*, dans le Maïs; *e*, dans la Courge.

Pour les cinq premières plantes, l'optimum est d'environ 27°; il s'élève à 33,5 dans le Maïs et atteint 37° dans la Courge (1).

Si donc on dispose une racine verticale en voie de croissance de manière à ce qu'elle reçoive d'un côté la température où sa vitesse de croissance est maximum et de l'autre une température notablement plus basse ou plus élevée, elle deviendra convexe du côté de l'optimum, concave du côté opposé, et s'infléchira en fuyant l'optimum.

Quelques essais ont montré qu'il en est réellement ainsi. La racine est donc *thermotropique* et, dans les conditions précédentes, son thermotropisme est positif. Si les deux températures différentes sont au-dessous ou au-dessus de l'optimum, la courbure a lieu dans le premier cas vers la plus basse, dans le second cas vers la plus haute, toujours vers celle qui est le plus éloignée de l'optimum. Si l'une est inférieure et l'autre supérieure à l'optimum, il en est de même, à moins qu'elles ne soient telles précisément que la vitesse de croissance y ait la même valeur, auquel cas aucune flexion n'a lieu.

Pour dévier une racine primaire, l'action de la chaleur doit vaincre le géotropisme; aussi la rend-on plus évidente quand celui-ci est très énergique, soit avec un appareil à rotation verticale qui égalise l'action de la pesanteur, soit en dressant la racine la pointe en l'air. Ainsi disposée, elle se montre très sensible aux différences de température et pourrait servir de thermomètre différentiel. Les racines secondaires, faiblement géotropiques, et mieux encore celles d'ordre plus élevé, qui sont dépourvues de géotropisme, obéissent de suite, sans précaution spéciale, à l'influence unilatérale de la chaleur.

Pendant qu'elles poursuivent leur croissance dans le sol, les racines se trouvent à chaque instant soumises à des échauffements inéquitéraux; de là des courbures, qui doivent être et sont en effet plus marquées sur les radicales que sur les racines primaires.

**Influence de l'humidité. Hydrotropisme de la racine (2).** — Quand une racine se développe dans un air médiocrement humide, elle se détourne de sa direction toutes les fois qu'elle arrive dans le voisinage d'un corps imbibé d'eau. Cette déviation a lieu, même avec une racine de premier ordre croissant dans la verticale. La cause qui la provoque est donc assez puissante pour triompher du géotropisme. Il se fait alors dans la région de croissance une

(1) Ces courbes sont construites d'après les nombres donnés par MM. Koppen (*a* et *d*) et de Vries (*b*, *c*, *e*) pour des intervalles de temps de 48 heures.

(2) J. Sachs : *Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch feuchte Körper* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 209, 1872).

courbure concave vers la surface humide; cette flexion amène bientôt la pointe au contact de cette surface, où elle s'enfonce ou sur laquelle elle rampe.

Pour mettre ce phénomène en évidence, on prend un tamis que l'on suspend obliquement après l'avoir rempli de sciure de bois humide (fig. 70). Dans cette sciure germent des graines *g, g*, dont les racines croissent d'abord verticalement vers le bas. Une fois que la pointe d'une racine s'est échappée par une maille dans l'air extérieur, qui ne doit pas être trop sec, elle se recourbe aussitôt vers la surface inférieure humide du tamis *h, i, k*. Le géotropisme est vaincu par l'influence prédominante de l'humidité, parce qu'on peut appeler l'*hydrotropisme*. Une fois la pointe rentrée dans la sciure, l'humidité étant la même en tous les points, l'hydrotropisme cesse d'agir, le géotropisme reprend ses droits; une nouvelle flexion ramène la pointe vers le bas et elle s'échappe de nouveau du tamis. Elle se tourne alors une seconde fois vers la surface humide, s'y enfonce et, la même double flexion se reproduisant alternativement un grand nombre de fois, la racine ondule en forme de sinusoïde *mm* à la surface du tamis.

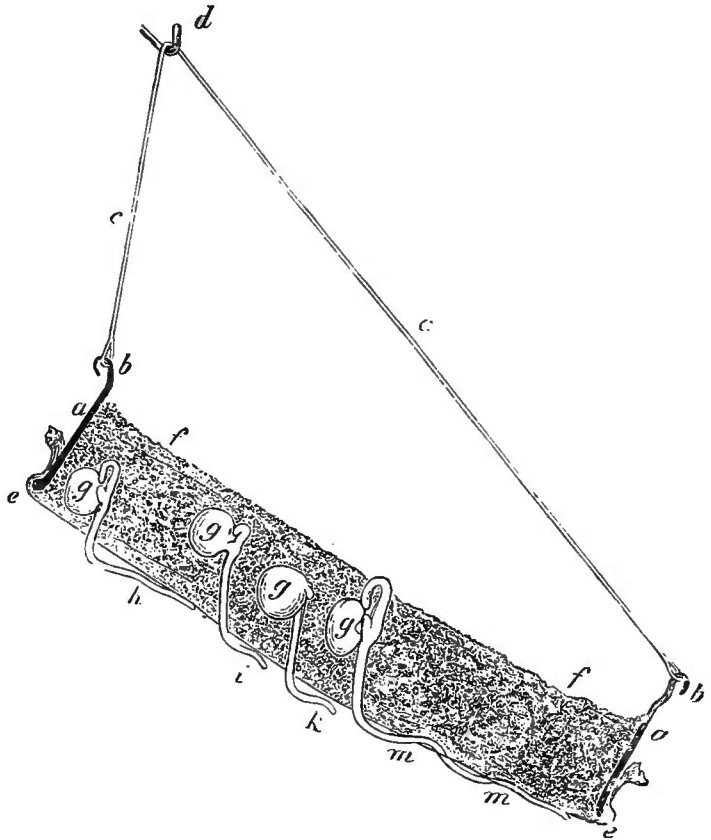


Fig. 70.

Pour expliquer ce résultat, il faut admettre que la face tournée vers le corps humide, et qui transpire moins, a sa croissance ralentie, pendant que la face opposée, qui transpire davantage, a sa croissance accélérée.

**Influence de la pression. Courbures de contact (1).** — Il suffit enfin d'une légère pression, comme celle qui résulte du contact d'un corps solide, pour modifier localement la croissance de la racine et y provoquer une forte courbure. L'effet se produit même sur une racine primaire verticale, malgré la résistance opposée par le géotropisme. La partie de la région de croissance où a lieu le contact devient concave du côté touché, convexe du côté opposé; la racine se courbe par conséquent vers le corps solide. Si celui-ci est long et mince, comme un fil de fer ou un bâtonnet, elle s'enroule autour de lui en anneau ou en spirale. S'il est large et plat, comme une vitre ou un mur, elle

(1) Sachs : *loc. cit.* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 437, 1873.)

rampe à sa surface en s'y appliquant intimement, ainsi qu'on le voit souvent pour les racines aériennes dans les serres. Évidemment la croissance est ici ralentie par la pression.

### § 7

#### Action de la racine sur les gaz du sol. Respiration.

Entre ses particules, le sol renferme une atmosphère confinée, formée d'oxygène, d'azote et d'acide carbonique (1). En outre, le liquide qui le baigne tient en dissolution de l'oxygène, de l'azote et de l'acide carbonique. Sur ces gaz, libres ou dissous, la racine agit et réagit; elle en absorbe et elle en dégage.

**Respiration de la racine** (2). — Incessamment et par tous ses points la racine absorbe de l'oxygène dans le sol et y dégage de l'acide carbonique; en un mot, elle respire (p. 144). Pour mettre ce double fait en évidence, il suffit de disposer une racine dans un récipient plein d'air et d'analyser le gaz après un certain temps. Si la racine a été laissée adhérente à la tige, comme dans les conditions naturelles, la consommation d'oxygène et la production d'acide carbonique sont plus considérables que si elle en a été séparée.

Le volume de l'acide carbonique émis dans un temps donné par la racine est toujours un peu moindre que celui de l'oxygène absorbé dans le même temps; en d'autres termes, le rapport  $\frac{CO^2}{O}$  de ces deux volumes est toujours un peu plus petit que l'unité. Pour l'Epilobe à épi (*Epilobium spicatum*), par exemple, il est de 0,85. Pour une plante donnée et pour des racines de même âge de cette plante, ce rapport est constant, c'est-à-dire indépendant à la fois de la température, de la lumière et de la pression. Il varie, au contraire, avec la nature de la plante et avec l'âge de ses racines.

La respiration est plus active dans les parties jeunes, c'est-à-dire dans la région de croissance et dans la zone des poils, que dans la partie de plus en plus âgée qui s'étend entre la zone des poils et la base. Comme la croissance elle-même, elle est retardée par la lumière. Déjà sensible entre 0° et 5°, elle augmente continuellement avec la température, presque proportionnellement à celle-ci, jusqu'à une certaine limite située au-delà de 40°, où elle cesse tout à coup. Sa marche en fonction de la température est donc très différente de celle de la croissance (p. 215, fig. 69).

La respiration est nécessaire à la vie de la racine et par suite à celle de la plante tout entière. Un végétal dont la racine plonge dans l'azote ou l'hydrogène, même quand sa tige et ses feuilles s'épanouissent dans l'air, périt au bout de quelques jours. Sa racine est asphyxiée, et si elle renferme du glucose, comme c'est l'ordinaire, on y constate la formation d'alcool, en même temps

(1) Boussingault : *Sur la composition de l'air confiné dans la terre végétale* (Agronomie, Chimie agricole et Physiologie, t. II, p. 76, 1861).

(2) Th. de Saussure : *Recherches chimiques*, ch. III, § 6 et 7, 1804. — Déhérain et Vesque : *Recherches sur la respiration des racines* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, t. III, p. 328, 1877). — Bonnier et Mangin : *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, t. XVIII, p. 293, 1884).



qu'un dégagement d'acide carbonique indépendant de la respiration; c'est là sans doute le mécanisme de la mort.

L'acide carbonique émis par la racine reste dans le sol à l'état gazeux, ou bien s'y dissout dans l'eau, ou bien s'y combine avec les carbonates terreux et alcalins pour former des bicarbonates. Les premiers passent ainsi de l'état insoluble à l'état soluble. On sait aussi que les phosphates sont plus solubles dans une eau chargée d'acide carbonique que dans l'eau pure. La respiration de la racine a donc au dehors un effet secondaire utile à la végétation; elle rend solubles certaines substances et leur permet de passer plus tard dans le corps de la plante pour le nourrir.

**Applications à la culture.** — Il résulte de ce qui précède que, pour être et demeurer propre à la croissance des racines et par suite à la végétation, il faut que le sol soit et demeure aéré. Ainsi s'explique l'avantage des terres légères et meubles, bien plus perméables à l'air, sur les terres lourdes et compactes, où l'air pénètre difficilement. Ainsi se comprend la nécessité des labours qui retournent, divisent, ameublissent la terre et lui permettent de reprendre tout l'oxygène qu'elle a perdu par la végétation antérieure, en même temps qu'elle se débarrasse de l'acide carbonique qui s'y est accumulé. C'est aussi l'un des effets les plus utiles du drainage, de produire dans le sol un courant d'air qui entraîne l'acide carbonique formé et y ramène incessamment de l'oxygène.

Il faut encore tenir compte de cette considération lorsqu'on plante des arbres, l'expérience ayant montré que, toutes choses égales d'ailleurs, un arbre végète avec d'autant moins de vigueur qu'il est planté plus profondément. Quand la racine d'un arbre, après avoir traversé en prospérant une couche meuble et perméable à l'air, arrive à pénétrer dans une couche argileuse et impénétrable aux gaz, elle ne tarde pas à périr et l'arbre avec elle. Il en est de même si le sol subit à un moment donné une submersion prolongée; l'air n'arrive plus aux racines, qui sont asphyxiées, et l'arbre meurt. Dans ces conditions, le glucose contenu dans la racine se décompose en alcool, qui reste dans les cellules, et en acide carbonique qui se dégage (1). C'est pour conserver sur une certaine surface cette perméabilité du sol, si nécessaire aux racines, que sur les trottoirs des grandes villes on dispose des grilles à plat tout autour des arbres.

**Assimilation du carbone par la racine.** — Quand la racine renferme de la chlorophylle et qu'elle reçoit la radiation solaire, comme il arrive pour les racines aériennes, pour les racines aquatiques et même pour les racines terrestres qui rampent à la surface du sol, elle décompose de l'acide carbonique et produit de l'oxygène. Ce phénomène pourra être assez intense pour compenser la consommation d'oxygène et la formation d'acide carbonique qui ont lieu en même temps par la respiration. S'il y a excès, la racine absorbera de l'acide carbonique dans le milieu extérieur et y dégagera de l'oxygène. Elle assimilera du carbone, agissant sous ce rapport comme une feuille verte.

(1) Ph. Van Tieghem : *Sur une maladie des Pommiers produite par la fermentation alcoolique de leurs racines* (Bulletin de la Soc. bot., t. XXVI, p. 326, 1879).

## § 8

**Action de la racine sur les liquides et les substances dissoutes. Absorption.**

La racine absorbe l'eau et les matières dissoutes qui viennent à sa portée dans le sol. D'autre part, il y a lieu de rechercher si elle n'émet pas en retour dans le liquide extérieur certaines matières solubles produites dans son sein.

**Absorption de l'eau et des matières dissoutes par la racine.** — L'absorption de l'eau par la racine est un fait d'expérience journalière. Tout le monde sait bien qu'une plante fanée reprend son aspect normal quand on l'arrose. Aussi est-ce presque exclusivement sur des racines qu'on a fait l'étude expérimentale du phénomène général de l'absorption des liquides par le corps de la plante.

**Lieu de l'absorption. Poils absorbants (1).** — Où est tout d'abord sur la racine le siège de l'absorption?

Prenons quatre plantes à racines déjà longues mais non encore ramifiées, et disposons ces racines dans autant de vases cylindriques. Versons de l'eau, dans le premier de manière que la pointe plonge seule, dans le second jusqu'au niveau des premiers poils, dans le troisième jusqu'à la limite supérieure de la région des poils, dans le quatrième enfin de manière que la racine soit tout entière immergée. Garantissons, dans les trois premiers cas, la portion émergée de la racine contre l'accès de la vapeur d'eau, en versant une couche d'huile à la surface du liquide. Après un certain temps, observons les quantités d'eau absorbée et l'état des plantes. Dans le premier vase, l'absorption est nulle et la plante se flétrit. Dans le second, l'absorption est presque nulle et la plante se flétrit aussi. Dans le troisième, l'absorption est considérable et la plante végète avec vigueur. Dans le quatrième enfin, l'absorption n'est pas plus active que dans le précédent et la plante est aussi dans le même état.

D'autre part, si l'on recourbe la racine de manière à faire plonger dans l'eau à la fois la portion supérieure et la portion inférieure aux poils, en laissant hors du liquide la région des poils, l'absorption est sensiblement nulle et la plante se flétrit. Si c'est, au contraire, la région des poils qui plonge, pendant que tout le reste est dehors, l'absorption est considérable et la plante végète vigoureusement.

On conclut de ces expériences, que l'absorption n'a lieu ni par la pointe extrême, ni par la région de croissance, ni par la région âgée où les poils sont tombés, qu'elle est tout entière localisée sur la région des poils. Et ce résultat se comprend bien. Protégée par la coiffe, la pointe extrême ne peut pas absorber. Immédiatement au-dessus de la coiffe, dans la région trop jeune pour avoir déjà des poils, les cellules en voie de croissance longitudinale et de cloisonnement n'absorbent que la quantité d'eau qu'elles consomment directement pour s'allonger. Enfin quand les poils sont tombés, les membranes superficielles ont vieilli en devenant de plus en plus imperméables.

(1) Ohlert : *Einige Bemerkungen über die Wurzelasern* (Linnæa, 1837, p. 620 et suiv.).

Si la racine est dépourvue de poils, le résultat est essentiellement le même. L'absorption est alors localisée dans cette région d'âge moyen, qui s'étend à partir d'une petite distance de la pointe jusqu'à une certaine distance de la base; seulement cette partie absorbante n'est plus définie pour l'œil aussi nettement que lorsque les poils sont bien développés. C'est donc l'âge de la région et l'état de surface qui en résulte, qui y localise l'absorption. Que les cellules périphériques absorbantes se prolongent ou non en poils, c'est chose secondaire, et qui influe seulement sur l'intensité du phénomène. L'absorption étant proportionnelle à la surface et celle-ci étant augmentée dans des proportions énormes par le développement des poils, on comprend l'importance de ceux-ci et combien leur existence presque générale est utile à la plante. Quand la région moyenne présente à la fois des poils et des surfaces lisses (Azolle, fig. 59), l'absorption a lieu aussi dans tous ses points proportionnellement à la surface. C'est dans ce sens seulement, et avec cette réserve, qu'on peut dire que les poils radicaux sont les organes de l'absorption.

**Mécanisme de l'absorption.** — Voyons maintenant comment l'absorption s'opère le long de ces poils? L'eau du sol et chacune des substances qu'elle tient en dissolution pénètrent à travers la membrane continue des poils, d'abord conformément aux lois physiques d'osmose et de diffusion, puis proportionnellement à leur consommation individuelle, comme il a été expliqué d'une façon générale à la page 158. Les seules substances absorbées continuellement dans le sol sont donc celles qui sont consommées continuellement par la plante.

La plus énergiquement consommée de toutes, sans comparaison, puisqu'elle alimente le double phénomène si intense de la transpiration et de la chloro-vaporisation, et par conséquent aussi la plus énergiquement absorbée, c'est l'eau. Aussi, dans les conditions ordinaires de la végétation, dans une plante verte exposée à la lumière et enracinée dans une dissolution saline, l'eau pénètre-t-elle par les racines beaucoup plus vite que toutes les substances dissoutes prises ensemble. La dissolution se concentre donc au dehors. Ainsi, pendant que la Renouée persicaire (*Polygonum Persicaria*) absorbe la moitié du volume de l'eau qui est offerte à ses racines, elle ne prend de chacune des substances dissoutes dans cette eau que la proportion suivante pour 100 :

|                                |       |
|--------------------------------|-------|
| Chlorure de potassium.....     | 14,7  |
| Sulfate de soude.....          | 14,4  |
| Chlorure de sodium.....        | 13    |
| Chlorhydrate d'ammoniaque..... | 12    |
| Nitrate de chaux.....          | 4     |
| Acétate de chaux.....          | 8     |
| Gomme.....                     | 9     |
| Sucre.....                     | 29    |
| Extrait de terreau.....        | 5 (1) |

Ces nombres attestent aussi que les diverses matières dissoutes sont très inégalement absorbées. Chacune d'elles, en effet, pénètre à un moment donné indépendamment dans la racine, dans la proportion même où elle est con-

(1) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, p. 251, 1804.

sommée à ce moment dans le corps de la plante ; son absorption varie par conséquent, dans le même végétal suivant son âge et, à égalité d'âge, suivant la nature particulière du végétal.

Toutes les substances dissoutes ne sont pas d'ailleurs absorbables. Les albuminoïdes se montrent incapables de traverser la membrane des poils et de pénétrer dans la racine ; telles sont notamment l'albumine, la caséine, la plupart des matières colorantes d'origine animale (Cochenille) ou végétale (suc des baies de Phytolaque, etc.) (1).

L'absorption ne suit, bien entendu, son cours normal que si toutes les matières nécessaires à la plante se trouvent réunies dans la dissolution, et si, en conséquence, la végétation est prospère. Il va sans dire que si l'une de ces substances vient à manquer, tout s'en ressent ; la plante souffre, et dès lors la consommation des autres et par suite leur absorption se trouve ralentie, ou même supprimée.

**Marche de l'absorption dans la région des poils.** — Le protoplasme que contient chaque jeune poil étant, comme toutes les matières albuminoïdes qui entrent dans sa composition, doué d'un pouvoir osmotique considérable, le liquide y pénètre jusqu'à ce qu'il ait atteint à l'intérieur une assez forte pression. Comme cette pression est sans cesse diminuée sur la face interne de la cellule périphérique par le passage du liquide dans les couches profondes, de nouveau liquide est sans cesse aspiré du sol dans le poil. Sous l'influence du courant d'eau qui traverse ainsi la cellule, le protoplasme se dissout peu à peu, s'use et disparaît. En même temps, le pouvoir osmotique du contenu cellulaire diminue progressivement et enfin s'annule. Désormais toute nouvelle absorption est impossible en ce point, puisque les conditions nécessaires à l'osmose ont disparu. C'est alors que le poil, devenu inutile, se flétrit et tombe. La fonction use l'organe et le poil absorbant est nécessairement éphémère.

Sur chaque poil absorbant, l'énergie de l'absorption suit donc une marche régulière. Nulle au début sur la cellule périphérique très jeune, elle croît peu à peu à mesure que le poil s'allonge et continue d'augmenter encore quand il a terminé sa croissance. Elle conserve ensuite quelque temps sa valeur maximum, puis va décroissant peu à peu à mesure que le poil se vide, pour s'annuler de nouveau avant sa chute. Si donc l'on parcourt, à un moment donné, la région des poils, en se dirigeant du sommet de la racine vers sa base, on rencontre successivement des poils à tous les degrés de développement et de pouvoir absorbant que nous venons de considérer. En dressant en chaque point une ordonnée proportionnelle à l'énergie absorbante du poil correspondant, on obtient une courbe qui, à partir des poils les plus jeunes s'élève peu à peu, atteint son maximum vers la région moyenne, puis s'abaisse progressivement pour rencontrer de nouveau la racine au delà des poils les plus âgés. Et comme la région des poils se transporte le long de la racine, la courbe d'absorption chemine avec elle dans le même sens.

**Applications à la culture.** — A mesure que la racine se ramifie et s'allonge dans la terre, les lieux d'absorption se multiplient rapidement à sa surface et

(1) Trinchinetti : *Sulla facoltà assorbente delle radici*. Milan, 1843.

s'y déplacent en s'éloignant de la base. A chaque instant, de nouveaux points du sol se trouvent ainsi atteints par elle et amenés dans sa sphère d'action, en même temps qu'elle abandonne les anciens points épuisés. La disposition de la partie du sol qu'un végétal exploite directement dépend donc de la forme de son système de racines, et, par conséquent, cette forme doit être prise en sérieuse considération dans la pratique agricole. Lorsque la plante n'a qu'une racine terminale ou quand, munie en outre de racines adventives nées à la base de sa tige dressée, elle les enfonce aussitôt dans le sol, il faudra distinguer avec soin si la racine se ramifie en un système pivotant ou en un système fasciculé.

Si la racine est pivotante, la plante épuise la terre jusqu'à une grande profondeur, mais seulement jusqu'à une petite distance de chaque côté, surtout si le pivot est exagéré comme dans la Carotte ou la Betterave. C'est donc très près de la base de la tige qu'il faudra accumuler en grande quantité les éléments réparateurs : eau d'arrosage, fumure, etc. Si la racine est fasciculée, le végétal n'épuise le sol que dans sa couche superficielle, mais son action s'étend souvent à une très grande distance tout autour de la tige. C'est alors dans un cercle de grande étendue qu'il faut répandre l'eau d'arrosage et les engrais, surtout au voisinage de la circonférence, où se trouvent les éléments absorbants.

Veut-on cultiver côte à côte deux plantes dans le même champ ? il faudra choisir l'une à racine fasciculée, comme l'Avoine, l'autre à racine pivotante, comme la Luzerne ; la première épuisera la surface, la seconde la profondeur, et chacune ayant son étage, elles ne se nuiront pas. Veut-on déterminer l'ordre de succession des cultures dans un champ, ce qu'on appelle l'*assolement* de ce champ ? après une plante à racine fasciculée, qui a épuisé le sol à la surface, il conviendra de choisir un végétal à racine pivotante, qui ira se nourrir dans les couches profondes ; on fera alterner, par exemple, la Betterave avec le Blé.

Veut-on savoir si un terrain est propice à la culture d'un végétal donné ? il faudra étudier la qualité du sol à une certaine profondeur si la plante a une racine pivotante, au voisinage même de la surface si elle a une racine fasciculée, donner des labours profonds dans le premier cas, superficiels dans le second. Veut-on planter d'arbres le bord d'un chemin ? il faudra choisir de préférence des arbres à racine pivotante, des Ormes par exemple, qui ne nuisent pas aux cultures du champ voisin comme font des arbres à racine fasciculée, des Peupliers par exemple, dont les racines s'y étendent au bout d'un certain temps.

Comme la transplantation est plus facile et la reprise mieux assurée si la racine est fasciculée que si elle est pivotante, on transforme dans les pépinières les racines de la seconde sorte en racines de la première, en tronquant le pivot à une certaine distance au-dessous de la surface. Les racines secondaires attachées au tronçon, ainsi que leurs diverses ramifications, acquièrent alors un développement beaucoup plus considérable, et le système prend tous les caractères d'une racine fasciculée.

Enfin, comme chaque radicule porte une zone de poils absorbants, plus les

radicelles sont nombreuses et serrées, plus l'absorption est énergique. Aussi cherche-t-on à favoriser le plus possible la multiplication des radicelles, et le moyen le plus sûr est de tronquer de temps en temps les extrémités des racines. Il se produit alors tout autour de la plaie un grand nombre de racines adventives, en même temps que les radicelles voisines déjà formées acquièrent plus de vigueur et se ramifient plus abondamment. C'est ce que font les jardiniers quand ils *serfouissent*, ou quand ils *rafraîchissent* les racines des plantes.

Le développement des poils radicaux dépend des conditions de milieu où la plante se trouve actuellement placée. Suivant les circonstances, ils s'allongent donc plus ou moins et peuvent même manquer entièrement. Tout ce qui active la transpiration des feuilles, tout ce qui nécessite par conséquent une absorption d'eau plus énergique par les racines, favorise aussi la production des poils absorbants, et réciproquement. Aussi est-ce chez les végétaux qui transpirent peu, comme les Conifères, etc., que ces poils sont le moins développés. Si, avec une forte transpiration, la quantité d'eau contenue dans le sol vient à diminuer, les poils radicaux se multiplient et s'allongent pour augmenter la surface absorbante. Ainsi telle plante, une Jacinthe, un Ail ou un Lis, par exemple, qui ne forme pas de poils sur ses racines quand elles baignent dans l'eau, en produit abondamment quand elles croissent dans l'air humide. En appliquant ces notions, on peut, sur une plante donnée, provoquer ou empêcher à volonté la formation des poils radicaux.

**Ya-t-il émission de matières solubles par la racine ?** — Lorsqu'elle se développe dans l'air, la racine n'émet de gouttelettes liquides en aucun point de sa surface ; mais quand elle végète dans le sol humide ou dans l'eau, n'y laisse-t-elle pas échapper par voie d'exosmose (voir p. 162) une partie des substances solubles qu'elle renferme ? Si les cellules de la racine, et notamment les poils radicaux, ne contenaient que des matières albuminoïdes, incapables, comme on sait, de traverser les membranes, aucune exosmose ne pourrait se produire ; mais il en est autrement. Elles renferment aussi des substances cristallisables, des sucres, des acides, etc., capables de traverser facilement les membranes ordinaires ; il y a donc matière à exosmose, et il faut décider si l'exosmose a lieu.

Ces expériences sont très délicates. D'abord il faut, bien entendu, ne mettre en expérience que des racines intactes ; il n'y a pas lieu de tenir compte des recherches anciennes où cette précaution indispensable a été négligée. On y arrive facilement en faisant croître depuis l'origine dans de l'eau distillée tout le système de racines d'une jeune plante (Fève, Haricot, Blé, Maïs, etc.). En évaporant cette eau après un certain temps, on trouve toujours un faible résidu de matière solide. Mais cela ne suffit pas à prouver qu'il y a eu exosmose. En effet, d'une part, les coiffes qui revêtent les sommets des racines de diverses ordres se désorganisent peu à peu, comme on l'a vu : elles deviennent gélatineuses et s'émiettent ou s'exfolient suivant les cas. D'autre part les poils se flétrissent et tombent à mesure qu'ils vieillissent. L'eau de culture se charge peu à peu de ces débris, dont une partie s'y dissout. C'est ce qui fait, sinon la totalité, au moins une forte proportion du

résidu solide. Ce résidu étant déjà très faible, si l'exosmose y a une part, il est bien certain que ce phénomène ne joue dans la racine qu'un rôle très peu important.

Étant donné que les racines renferment bien des matières diffusibles dans l'eau, sachant que ces mêmes matières quand elles sont contenues dans d'autres parties du corps, dans les cotylédons, par exemple, s'exosmosent très facilement (p. 163), on trouvera ce résultat des plus remarquables. Il est aussi des plus utiles à la vie de la plante, car ce serait grand dommage pour elle que tant de matières qu'elle a fabriquées pour son usage allassent se perdre ainsi indéfiniment dans le sol. Pour l'expliquer, on ne peut guère invoquer que l'état particulier des membranes des cellules superficielles et notamment des poils, état tel que les substances solubles d'origine végétale, comme les sucres, les acides, etc., ne les traversent que très difficilement ou pas du tout.

Au point de vue pratique, cette solution approchée suffit déjà pour ôter toute valeur à la théorie ancienne, dite des *excrétions de racines*, par laquelle on voulait expliquer la nécessité de la rotation des cultures, les prétendues sympathies et antipathies des plantes, etc.

Ramenée ainsi tout au moins à des proportions très faibles, la question de l'exosmose par la racine n'est pourtant pas complètement résolue. On vient de voir combien elle est difficile, puisqu'il y faut tenir compte de débris dont la quantité et la nature sont inconnues. En prenant des racines dépourvues de poils, comme celles de Lis, d'Ail ou de Jacinthe, on éliminerait l'une des causes d'erreur. Pour se débarrasser de l'influence de la coiffe, il faudrait opérer après sa chute quand elle est caduque, comme dans les racines d'Hydrocharide ou d'Azolle. Il faut remarquer aussi que quand on aurait démontré qu'une substance particulière introduite artificiellement dans la plante, un poison par exemple, s'est échappée en partie dans l'eau qui baigne ses racines par une véritable exosmose, la preuve ne vaudrait que pour cette substance; il ne serait nullement permis d'en conclure que le sucre, par exemple, ou telle autre matière qui fait normalement partie du corps, s'exosmose par les racines. La preuve de l'exosmose doit être faite pour chaque substance en particulier.

Les recherches les plus précises accomplies dans cette voie ont conduit jusqu'ici à un résultat négatif (1). De sorte qu'après avoir reconnu comme certain que l'exosmose ne s'opère par les racines qu'avec une intensité très faible, nous sommes amenés à regarder comme probable qu'elle ne s'y fait pas du tout.

Il est une circonstance pourtant où il semble d'abord que quelque principe soluble s'échappe par cette voie. Une racine qui se développe dans l'air humide sur du papier bleu de tournesol rougit le papier sur son passage et chaque poil y marque sa trace colorée. La membrane est donc mouillée par un liquide acide, produit par la cellule elle-même. Mais cet acide est retenu par la membrane qu'il imbibe, il ne se répand pas au dehors dans l'eau distillée. En effet, si l'on ajoute à l'eau une dissolution de permanganate de potasse, il ne se fait de précipité pulvérulent de manganèse que sur les membranes elles-mêmes et

(1) Notamment celles de Unger (1833), Walser (1838), Braconnot (1839), Trinchinetti (1834) et Boussingault (1873).

non dans le liquide. On ne peut donc pas invoquer cette acidité des membranes comme la preuve d'une exosmose par les racines.

## § 9

### Action de la racine sur les solides. Digestion.

C'est pourtant par cette acidité de la membrane des poils et par les autres propriétés du liquide dont elle est imprégnée, que la racine devient capable d'agir énergiquement sur les particules solides de la terre où elle se développe.

**Soudure des poils avec les particules solides.** — En se développant dans le sol, les poils ont leur croissance à chaque instant gênée par la pression et les frottements des particules solides; ils s'appliquent en conséquence étroitement sur elles, se moulent, se soudent à leur surface et les enveloppent de leurs replis (voir p. 193 et p. 194, fig. 58). Aussi quand on

retire avec précaution une racine développée dans du sable fin, et qu'on la secoue doucement, voit-on une gaine de grains de sable persister autour d'elle dans toute la région des poils, pendant que sur les extrémités jeunes et sur les parties âgées le sable n'adhère pas (fig. 71 et 72). Si l'on agite plus fortement, ou si l'on essuie la surface, les grains se détachent, mais en entraînant avec eux les poils brisés.

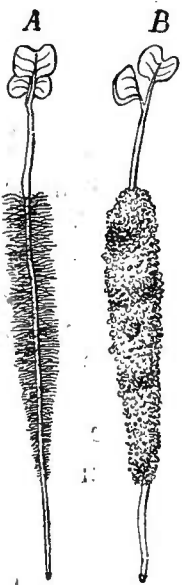


Fig. 71. — Deux plantules de Moutarde blanche (*Sinapis alba*), développées, l'une dans l'eau A, l'autre dans le sable humide B. Dans B, les poils de la racine retiennent les grains de sable, avec lesquels ils sont intimement unis (d'après Sachs).

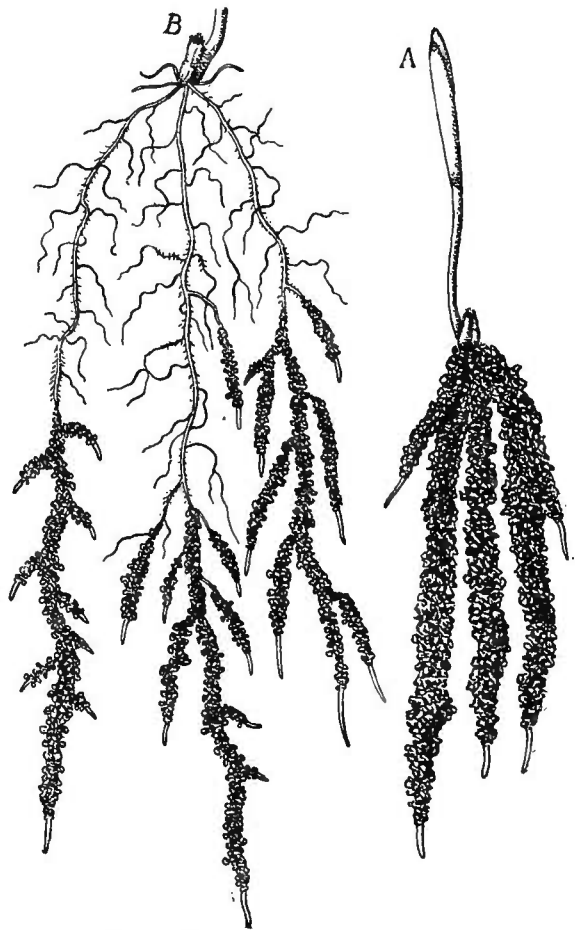


Fig. 72. — Deux plantules de Blé cultivé (*Triticum sativum*), développées dans de la terre et secouées. Dans la plus jeune A, les racines sont entièrement enveloppées d'une gaine terreuse adhérente aux poils, excepté dans la région de croissance. Dans l'autre B, plus âgée d'un mois, les parties anciennes, ou les poils sont morts, ne retiennent plus la terre; les parties jeunes, où les poils sont vivants, sont seules enveloppées de granules (d'après Sachs).

#### Action diges-

**tive de la racine.** — Que se passe-t-il dans ce contact intime des poils avec les particules solides? Le liquide acide qui imbibe la membrane des poils exerce sur ces particules une action corrosive, comme il a été expliqué plus haut (p. 157). Les carbonates de chaux et de magnésie, le phosphate de chaux, etc.,



sont attaqués ainsi, rendus solubles et enfin absorbés comme les matières solubles ordinaires. C'est une véritable digestion au contact, avec absorption consécutive.

C'est de la même manière que les racines des plantes qui vivent dans l'humus et dans les feuilles mortes, comme la Néottie (*Neottia Nidus-avis*), par exemple, attaquent les substances ligneuses, les rendent solubles et ensuite les absorbent, en un mot les digèrent.

On peut donc dire que la racine digère les particules solides du sol ; sa fonction digestive ne s'exerce d'ailleurs que dans la région des poils et au contact direct de leur membrane imprégnée de sucs acides.

**Résumé des fonctions externes de la racine.** — En résumé, la racine fixe la plante au sol et exerce sur le sol une triple action : sur les gaz, en respirant ; sur l'eau et les matières dissoutes, en les absorbant ; sur les solides, en les digérant. Ces trois phénomènes se manifestent à la fois sur chaque racine ou radicelle dans la région des poils ; bien plus, il peuvent s'accomplir tous ensemble le long d'un même poil. Il suffit pour cela que cette radicelle ou ce poil trouve sur son parcours à la fois des particules solides et des interstices occupés, les uns par du gaz, les autres par du liquide.

Des quatre fonctions externes que la racine remplit ainsi quand elle possède sa forme ordinaire, il en est trois qui lui sont spéciales, qui ne se retrouvent pas normalement dans les autres membres de la plante : ce sont la fixation, l'absorption et la digestion. La racine est donc essentiellement l'organe fixateur, absorbant et digestif de la plante. La respiration, au contraire, n'appartient à la racine que comme partie constitutive du corps ; nous verrons en effet que les autres membres la possèdent au même titre qu'elle : c'est une fonction générale.

C'est encore ce triple rôle fixateur, absorbant et digestif que la racine remplit quand elle produit des suçoirs, soit dans toute son étendue, comme dans le Gui, soit seulement sur quelques-unes de ses radicelles, comme dans le Mélampyre et le Rhinanthé, dans le Thèse, dans l'Orobanche, etc.

Les différenciations secondaires de la racine, en tant du moins qu'elles correspondent à des fonctions externes, c'est-à-dire en mettant à part les tubercules, qui sont des réservoirs nutritifs, ont un rôle purement mécanique et servent à soutenir la plante, comme le Lierre avec ses crampons, la Vanille avec ses vrilles, la Jussiée avec ses flotteurs, le Derris avec ses épines (voir p. 207) : ce sont des fonctions accessoires.

## CHAPITRE III

### LA TIGE

La tige existe, on l'a vu (p. 6), chez les Phanérogames, les Cryptogames vasculaires et les Muscinées; c'est à la base de ce troisième groupe qu'elle apparaît, et l'on y peut suivre pas à pas, chez les Hépatiques, la différenciation progressive du corps, depuis le thalle le plus simple, jusqu'à la tige feuillée la mieux caractérisée. Cette même différenciation commence à se manifester aussi çà et là au sommet du groupe des Thallophytes, notamment, parmi les Algues, chez les Characées et certaines Floridées. Nous allons étudier ce membre, comme nous l'avons fait pour la racine, d'abord au point de vue morphologique, puis au point de vue physiologique.

#### SECTION I

##### MORPHOLOGIE DE LA TIGE

L'étude morphologique externe de la tige exige que l'on considère ce membre d'abord dans sa conformation générale, puis dans sa croissance, dans sa ramification, dans son origine, dans sa différenciation secondaire, enfin dans ses divers modes de végétation.

#### § 1

##### Conformation générale de la tige.

**Collet. Nœuds et entre-nœuds.** — La tige jeune a ordinairement la forme d'un cylindre grêle, dressé verticalement sous l'influence de la pesanteur, comme on le verra plus tard, terminé au sommet en un cône obtus et attaché par sa base à la base de la racine terminale, qui le fixe au sol. Sa forme est symétrique par rapport à son axe de croissance, lequel est situé dans le prolongement de l'axe de symétrie de la racine terminale. La ligne circulaire de jonction de la tige avec la racine, située d'ordinaire au niveau de la surface du sol, est le *collet*.

Sur les flancs de la tige sont insérés, de distance en distance, ces membres aplatis qu'on appelle des feuilles. Le disque transversal où s'attache la feuille, souvent un peu renflé, est un *nœud*, et l'intervalle qui sépare deux feuilles consécutives est un *entre-nœud*. Il faut remarquer seulement que l'entre-nœud inférieur s'étend de la base de la tige, du collet, à la première feuille, et l'entre-nœud supérieur, de la dernière feuille au sommet.

**Bourgeon terminal.** — A mesure qu'on approche du sommet, les entrenœuds deviennent de plus en plus courts et les feuilles, toujours étalées, se rapprochent de plus en plus. Au voisinage même du sommet, les feuilles, plus petites et serrées les unes contre les autres, ne sont plus étalées, mais relevées et recourbées autour du sommet de la tige, qu'elles enveloppent en se recouvrant les unes les autres. Cet ensemble conique formé par l'extrémité courte de la tige et par les petites feuilles serrées et recourbées qui l'enveloppent est un *bourgeon*, c'est le *bourgeon terminal*. Il faut l'ouvrir, en écartant les feuilles une à une, depuis les plus grandes et les plus basses qui sont en dehors, jusqu'aux plus petites et aux plus hautes qui sont en dedans, pour mettre à nu le sommet même de la tige. On arrive encore à ce résultat en pra-

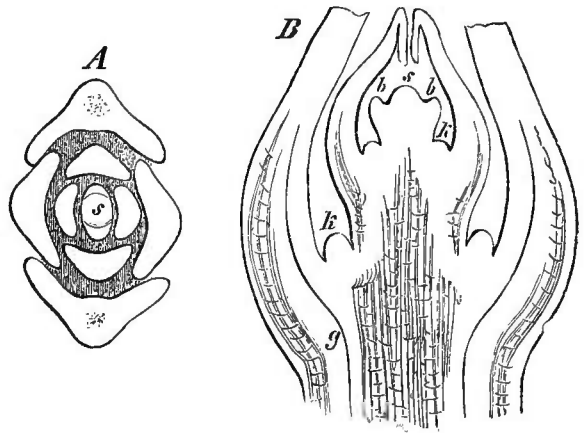


Fig. 73. — Bourgeon terminal de la Coriaire myrtifoliée (*Coriaria myrtifolia*). A, en coupe transversale ; B, en coupe longitudinale ; s, sommet de la tige ; b, b, feuilles disposées en verticilles binaires croisés (Sachs).

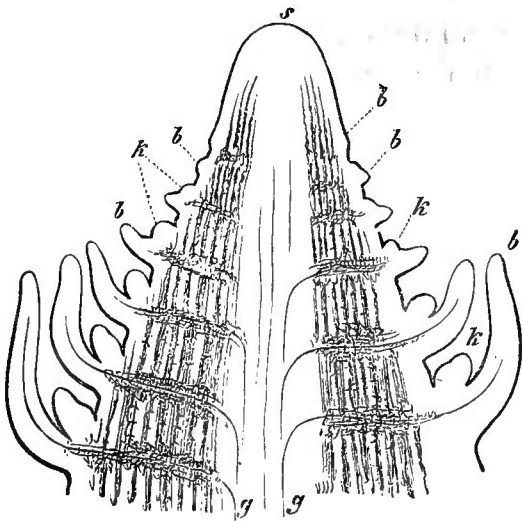


Fig. 74 — Section longitudinale du bourgeon terminal de la Pesse vulgaire (*Hippuris vulgaris*). s, sommet de la tige ; b, b, les feuilles verticillées, de plus en plus jeunes à mesure qu'on s'élève ; k, k, leurs bourgeons axillaires (Sachs).

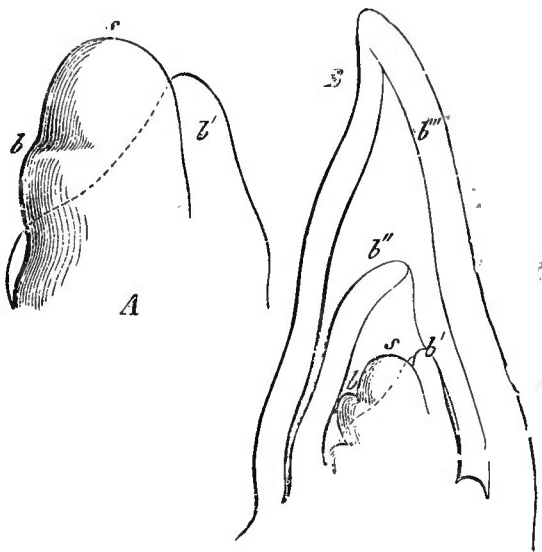


Fig. 75. — Sections longitudinales de deux bourgeons terminaux du Maïs (*Zea Mays*). s, sommet de la tige ; b, b', b'', b''' feuilles de plus en plus âgées ; elles entourent bientôt la tige en forme de cornet (Sachs).

tiquant dans le bourgeon terminal une section longitudinale axile (fig. 73, B) ou au dessus des dernières feuilles une section transversale (fig. 73, A).

A mesure que la tige grandit, les feuilles externes du bourgeon s'accroissent, se séparent des autres en s'incurvant vers le bas et se disposent enfin perpendiculairement : elles *s'épanouissent*, comme on dit. Mais, en même temps, il s'en forme de nouvelles à l'intérieur et plus près du sommet, de sorte que le bourgeon conserve sa constitution première, comme on le voit par exemple, dans la Pesse vulgaire (*Hippuris vulgaris*) (fig. 74) et dans le

Maïs (*Zea Mays*) (fig. 75). Au centre du bourgeon, le sommet de la tige se montre, suivant les plantes, arrondi en hémisphère (fig. 73 et 75), allongé en cône (fig. 74), ou élargi en forme de plateau (fig. 76).

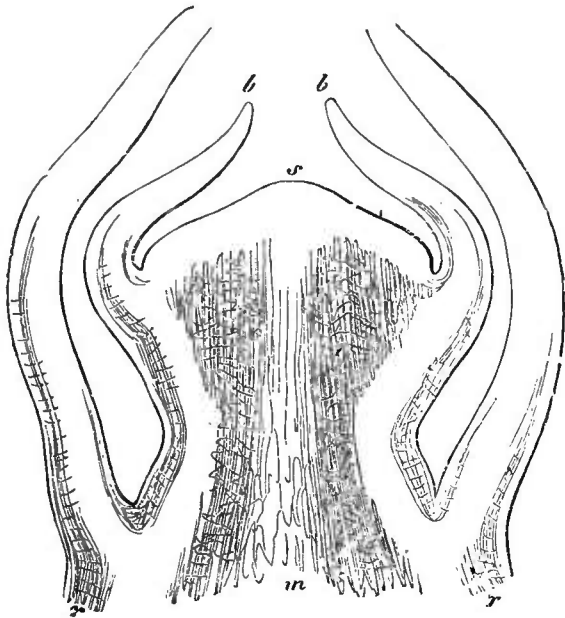


Fig. 76. — Section longitudinale du bourgeon terminal de l'Hélianthe annuel (*Helianthus annuus*), immédiatement avant la floraison. *n*, sommet très élargi de la tige; *b, b*, les plus jeunes feuilles (Sachs).

Parfois cependant, comme dans la Ptéride aquiline (*Pteris aquilina*) (fig. 77), les feuilles les plus jeunes sont notablement écartées les unes des autres, et la dernière se forme à une certaine distance du sommet, qu'elle ne recouvre pas; il n'y a pas alors de bourgeon terminal, et l'extrémité de la tige est constamment à nu.

**État de la surface de la tige. —**

Quoi qu'il en soit, quand on examine de près le sommet, on voit que son contour est la continuation directe de la surface latérale; il n'y a donc rien ici qui ressemble à la coiffe de la racine. Non pas que la tige n'ait, tout autant que la racine, besoin de protéger sa pointe, notamment contre la pluie, le vent, le soleil, les insectes, etc.; mais cette protection, les feuilles recourbées

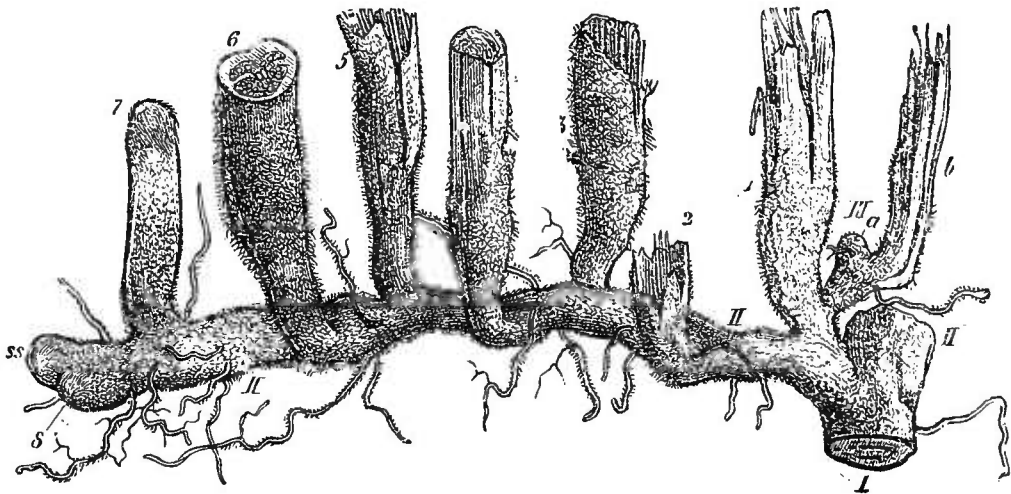


Fig. 77. — Tige souterraine de la Ptéride aquiline (*Pteris aquilina*). *ss*, son sommet nu; 8, début de la plus jeune feuille; 7, feuille suivante, non encore développée; 6 à 1, portions basales des pétioles des feuilles de plus en plus âgées. Les filaments velus sont autant de racines adventives (Sachs).

du bourgeon, qui la recouvrent comme d'un toit, la lui assurent déjà de la manière la plus efficace; une coiffe lui serait inutile. Dans les quelques cas où il ne se constitue pas de bourgeon, l'extrémité de la tige se couvre de poils, dont le feutrage suffit à l'abriter (fig. 77, *ss*). Contrairement à ce qui a lieu dans la racine, la surface de la jeune tige est donc dans toute son étendue une surface primitive. Par le progrès de l'âge, il s'y opère bien aussi des dénu-

dations, comme nous le verrons plus loin; mais ces dénudations ne commencent qu'assez tard et à une assez grande distance du sommet.

Cette surface est d'ailleurs tantôt parfaitement lisse et la tige est *glabre*, tantôt hérissée de poils de forme, de structure et de rôle différents (voir p. 69, fig. 34), et la tige est *velue*. En outre, elle est ordinairement perforée de nombreuses petites ouvertures, pratiquées, en forme de boutonnières, entre deux cellules superficielles de forme spéciale et pourvues de chloroleucites; ces sortes de petites bouches sont des stomates (voir p. 70, fig. 36). La racine n'a jamais de stomates et ne peut pas en avoir, puisque la couche des cellules superficielles, qui est leur lieu de formation, s'y exfolie très près du sommet.

Ordinairement cylindrique, la tige produit quelquefois des émergences aplaties et acérées, qu'on nomme des *aiguillons*, comme dans les Rosiers (*Rosa*) et les Ronces (*Rubus*) (voir p. 69, fig. 34, *d* et *g*); ou bien elle prend un certain nombre d'arêtes longitudinales qui lui donnent une forme prismatique, triangulaire comme dans les Laiches (*Carex*), quadrangulaire comme dans les Labiées et la Scrofulaire, ou à côtes multiples comme dans les Cierges (*Cereus*). Si ces arêtes se prononcent davantage, elles deviennent des ailes et la tige est *ailée*, comme dans les Gesses (*Lathyrus*); s'il n'y a que deux ailes opposées, elle est fortement aplatie en ruban, comme dans les Épiphyllés (*Epiphyllum*).

**Couleur et consistance de la tige.** — La jeune tige est ordinairement colorée en vert par les chloroleucites que ses cellules renferment et qui se voient à travers l'assise périphérique incolore et transparente. Plus tard, cette couleur est masquée par la formation de couches superficielles opaques qui donnent à la tige leur propre couleur, en général brunâtre, quelquefois rougeâtre et cuivrée comme dans le Pin silvestre, ou blanc argenté, à cause de l'air qu'elles renferment, comme dans le Bouleau blanc, le Peuplier tremble, etc.

Si sa consistance est et demeure molle et charnue, la tige est *herbacée* et la plante est une *herbe*; quand elle devient bientôt dure et sèche, la tige est *ligneuse* et la plante est, suivant son mode de ramification, un *arbuste* ou un *arbre*.

## § 2

### Croissance de la tige.

Conformée comme il vient d'être dit, la tige croît dans la direction verticale. Elle s'allonge vers le ciel, et en même temps s'épaissit.

**Allongement terminal de la tige.** — Il s'opère d'abord un premier allongement à l'intérieur du bourgeon. Le cône terminal de la tige s'accroît peu à peu, lentement, et à mesure il forme sur ses flancs de petites feuilles nouvelles au-dessus des anciennes. En d'autres termes, il se fait continuellement, dans le bourgeon et de bas en haut, de nouveaux nœuds et de nouveaux entre-nœuds (fig. 74). En même temps, les feuilles externes s'épanouissent et les entre-nœuds qui les séparent sortent peu à peu du bourgeon. Cette entrée incessante de nouveaux nœuds et entre-nœuds au sommet du bourgeon, et cette sortie simultanée d'autant d'anciens nœuds ou entre-nœuds à sa base,

constitue la croissance terminale de la tige, croissance formatrice et nécessaire, sur laquelle ni la radiation, ni la pesanteur, n'exercent d'effet mécanique.

**Allongement intercalaire de la tige.** — Une fois sortis du bourgeon par le mouvement de glissement qu'on vient de décrire, les nœuds et les entre-nœuds, très courts les uns et les autres, se comportent de diverses manières.

Les nœuds ne s'allongent pas. Souvent les entre-nœuds ne s'accroissent pas non plus, et les feuilles épanouies demeurent aussi serrées sur les flancs de la tige qu'elles l'étaient dans le bourgeon. Elles en masquent alors la surface, qu'on ne voit nulle part à nu. Quand elles sont très petites, très nombreuses et qu'elles se succèdent rapidement, la tige est longue et grêle, comme dans le *Thuia*, le *Cyprés*, certaines *Mousses* (*Thuidium*), etc. Quand elles sont grandes, peu nombreuses à la fois, et qu'elles se succèdent lentement, le corps aérien de la plante a d'abord l'aspect d'une rosette étalée à la surface du sol, comme dans le *Plantain*, le *Pissenlit*, l'*Aloès*, etc. Plus tard, quand elle a une longue durée, la tige forme alors une colonne terminée par une pareille rosette et dont la surface latérale, ou bien est nue et marquée de cicatrices serrées provenant des feuilles tombées, ou bien demeure recouverte par les bases persistantes de ses feuilles, comme dans les *Fougères arborescentes*, les *Cycadées*, beaucoup de *Palmiers*, le *Vaquois* (*Pandanus*), la *Xantorrhée* (*Xantorrhœa*, etc.). Dans ces divers cas, la tige n'a pas d'autre allongement que sa croissance terminale.

Mais le plus souvent, les entre-nœuds s'allongent après leur sortie du bourgeon, et parfois jusqu'à atteindre plusieurs milliers de fois leur dimension première; les feuilles sont alors plus en plus écartées et entre elles la tige se trouve largement mise à nu. Cet allongement entre les feuilles constitue la croissance intercalaire de la tige.

La même tige peut d'ailleurs tour à tour, aux diverses époques de son développement, allonger ou non ses entre-nœuds, ajouter ou non à sa croissance terminale une croissance intercalaire. Les premiers entre-nœuds, par exemple, restent courts et les feuilles demeurent rapprochées en rosette; les suivants s'allongent beaucoup, et du centre de la rosette part une tige élancée; les derniers demeurent courts de nouveau et il se fait une rosette terminale, qui est ordinairement une fleur ou un groupe de fleurs (*Plantain*, *Pissenlit*, *Agave*, etc.).

**Marche de l'allongement intercalaire.** — Après avoir distingué ces deux modes de croissance, cherchons à en mesurer les effets. Quant la croissance terminale agit seule, la tige s'allonge lentement, et son accroissement n'a pas encore été mesuré avec précision. Quand il y a croissance intercalaire, elle s'allonge plus vite, et il devient facile d'en mesurer, soit l'accroissement intercalaire seul, en excluant le bourgeon terminal, soit la somme des deux accroissements, en prenant l'organe dans toute sa longueur.

Considérons d'abord la croissance intercalaire seule. Pour en étudier la marche, il faut s'y prendre à deux fois. En premier lieu, on détermine jour par jour, dans des conditions extérieures aussi constantes que possible, l'allongement total d'un même entre-nœud, depuis sa sortie du bourgeon jusqu'à ce que sa croissance ait pris fin, et l'on cherche comment, à un jour donné, la croissance se localise sur les divers entre-nœuds qui compose la tige. En

second lieu, subdivisant chaque entre-nœud en petites zones transversales, on trace la marche de la croissance d'une des tranches avec le temps, et celle des diverses tranches de l'entre-nœud à un moment donné.

*Marche de l'allongement successif d'un entre-nœud et de l'allongement simultané des divers entre-nœuds le long de la tige.*

— La marche des allongements journaliers d'un même entre-nœud est partout la même. Lente au début, puis de plus en plus rapide jusqu'à un certain maximum, elle se ralentit de nouveau plus tard et finit par s'annuler. De sorte que si, sur les jours pris comme abscisses, on élève des ordonnées proportionnelles aux allongements quotidiens, on obtient une courbe dont la figure 78 fournit un exemple pour la Fritillaire impériale (1). La croissance de l'entre-nœud de la tige de Fritillaire dure vingt jours, comme on voit, et c'est le sixième jour qu'elle atteint son maximum. Ailleurs, dans le Houblon par exemple, elle est plus rapide et plus vite épuisée.

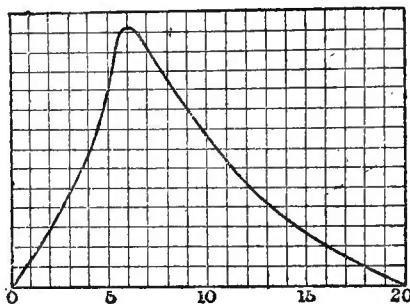


Fig. 78. — Courbe des accroissements intercalaires successifs d'un entre-nœud de la tige de Fritillaire impériale (*Fritillaria imperialis*). Les nombres indiquent des jours. (D'après les données de Sachs.)

Pendant que l'entre-nœud considéré passe par ces diverses phases, d'autres sortent successivement du bourgeon au-dessus de lui, qui le repoussent de plus en plus loin du sommet. Au moment où sa croissance prend fin, la distance qui sépare sa limite supérieure de la base du bourgeon terminal mesure la longueur de tige actuellement en voie de croissance intercalaire. Suivant les plantes, cette longueur est assez variable et ne renferme pas toujours le même nombre d'entre-nœuds. Ainsi, par exemple, dans la Renouée de Sieboldt (*Polygonum Sieboldtii*), elle mesure 15 centimètres avec 5 entre-nœuds; dans l'Asperge âpre (*Asparagus asper*), 20 centimètres avec un grand nombre d'entre-nœuds; dans la Valériane phu (*Valeriana Phu*), 25 centimètres avec 4 entre-nœuds; dans la Céphalaire élevée (*Cephalaria procera*), 35 centimètres avec 3 entre-nœuds; dans la Cardère des foulons (*Dipsacus fullonum*), 40 centimètres avec 4 entre-nœuds. S'il s'agit de la tige florifère, la région de croissance intercalaire peut n'avoir qu'un seul entre-nœud et être cependant très longue; elle atteint 30 centimètres, par exemple, dans l'Ail oignon (*Allium Cepa*), 40 centimètres dans l'Ail poireau (*Allium Porrum*) et jusqu'à 50 centimètres dans l'Ail pourpré (*Allium atropurpureum*).

Quand la région de croissance intercalaire comprend plusieurs entre-nœuds, chacun d'eux se trouve, à un moment donné, dans une phase différente de sa croissance propre et, si l'on en considère, à ce moment, toute la série du sommet à la base, on doit trouver, en passant de l'un à l'autre le long de la tige, la même succession de phases que l'on a constatée en passant d'un jour à l'autre dans l'un quelconque d'entre eux. C'est ce que l'observation directe vérifie pleinement. En mesurant une première fois chacun des entre-nœuds de la région de croissance, puis de nouveau le jour suivant, on voit que l'allon-

(1) Sachs : *Längenwachstum der Internodien* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 159, 1872) et *Traité de botanique*, éd. française, 1874, p. 965.

gement, faible sur ceux d'en haut, augmente rapidement et atteint son maximum quelque part sur un entre-nœud moyen, puis diminue de nouveau et s'annule sur le dernier d'en bas. La courbe des allongements simultanés des divers entre-nœuds, construite sur la tige elle-même, a donc la même forme que celle des allongements successifs d'un même entre-nœud construite sur la ligne des temps (fig. 78). Cette forme varie d'ailleurs suivant les plantes, car la vitesse de croissance a son maximum tour à tour dans le second, le troisième, le quatrième ou le cinquième entre-nœud à partir du bourgeon. A mesure que l'entre-nœud inférieur passe à l'état définitif et sort de la courbe par en bas, un nouvel entre-nœud échappé du bourgeon y entre par en haut, de sorte que la courbe se déplace vers le sommet parallèlement à elle-même avec la région de croissance intercalaire, tant que la tige conserve une croissance terminale.

*Marche de l'allongement successif d'une tranche et de l'allongement simultané des diverses tranches le long d'un même entre-nœud.* — Considérons maintenant la marche de la croissance intercalaire le long d'un même entre-nœud. Divisons-le en un certain nombre de tranches par des traits équidistants. Mesurons de jour en jour, dans des conditions extérieures constantes, la distance des traits et par suite l'allongement de chaque tranche. Cela fait, nous pouvons comparer ou bien la série des allongements journaliers d'une même tranche, ce qui donne la marche de la croissance de cette tranche

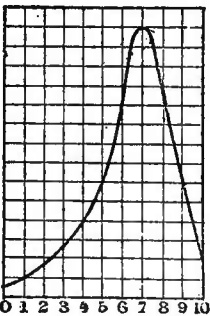


Fig. 79. — Courbe des accroissements successifs d'une tranche de 3<sup>mm</sup>,5, prise dans le second entre-nœud de la tige du Haricot (*Phaseolus multiflorus*). Les nombres indiquent des jours.

avec le temps, ou bien la série des allongements simultanés des diverses tranches, ce qui donne la marche de la croissance à un moment donné le long de l'entre-nœud : deux marches, deux courbes qui se ressemblent parfaitement, car ce qui a été dit plus haut des divers entre-nœuds de la tige peut se redire ici pour les diverses tranches de l'entre-nœud.

Ainsi, par exemple, dans le second entre-nœud de la tige du Haricot multiflore (*Phaseolus multiflorus*), la tranche supérieure, longue de 3<sup>mm</sup>,5 au début, mesurée pendant 10 jours, donne pour la marche de ses accroissements journaliers la courbe (fig. 79). C'est le septième jour que la croissance y a acquis sa vitesse maximum.

Dans la même plante, ce second entre-nœud, long de 42 millimètres et partagé en 12 tranches, donne, après un intervalle de 40 heures, la courbe (fig. 80) pour les allongements simultanés de ses diverses tranches. Le maximum de croissance s'y trouve dans le quatrième intervalle, c'est-à-dire au tiers de la longueur à partir du sommet. C'est aussi en ce point que l'allongement s'éteint en dernier lieu, quand il a déjà cessé dans toute la moitié inférieure. Ici et dans tous les cas analogues, la croissance de l'entre-nœud est basifuge (fig. 81, courbe *a*).

Ailleurs au contraire, et bien plus souvent, c'est dans la partie inférieure de l'entre-nœud que la croissance présente d'abord son maximum et qu'elle persiste ensuite le plus longtemps, après que la région supérieure a déjà atteint son complet développement. Il en est ainsi par exemple dans les



Prêles, les Ombellifères, les Liliacées, les Graminées, et en général quand la base de l'entre-nœud se trouve enveloppée et protégée par la feuille inférieure. La courbe des accroissements simultanés présente alors une forme toute différente, comme on le voit pour le Maïs (fig. 81, courbe *b*). La croissance de l'entre-nœud est basipète.

Des plantes très voisines peuvent différer sous ce rapport. Ainsi, dans l'Ail pourpré (*Allium atropurpureum*), la croissance de l'unique entre-nœud qui forme le pédoncule floral est basifuge, tandis qu'elle est basipète dans l'Ail oignon (*Allium Ceba*) et l'Ail poireau (*Allium Porrum*).

Enfin dans d'autres cas, aussi très nombreux, la croissance intercalaire a son maximum vers le milieu de l'entre-nœud, diminue aussi bien vers le haut que vers le bas et passe insensiblement dans l'entre-nœud supérieur ou inférieur. C'est ce qui arrive dans les tiges à feuilles petites et étroitement insérées. La courbe de croissance prend alors la forme (fig. 81, courbe *c*). La croissance de l'entre-nœud est mixte.

Que l'on imagine maintenant tracée, sur chacun des entres-nœuds qui composent la région de croissance d'une tige, la courbe de croissance propre à cet entre-nœud au moment considéré ; en joignant les sommets des ordonnées maxima de toutes ces courbes, on obtiendra une courbe générale enveloppant toutes les courbes partielles et qui sera précisément la courbe de croissance intercalaire de la tige.

**Marche de l'allongement total de la tige.** — Ceci posé, si au lieu de mesurer à diverses époques un entre-nœud ou une portion d'entre-nœud, on mesure la tige tout entière, on verra comment varie avec le temps la croissance totale de l'organe, c'est-à-dire la somme des allongements terminal et intercalaire. Ainsi, par exemple, une tige de Houblon (*Humulus Lupulus*), composée d'un grand nombre d'entre-nœuds, se trouve avoir atteint à la fin d'août une longueur totale de 7<sup>m</sup>,263 et cet allongement s'est réparti de la manière suivante entre les divers mois : avril 0<sup>m</sup>,492, mai 2<sup>m</sup>,230, juin 2<sup>m</sup>,722, juillet 1<sup>m</sup>,767, août 0<sup>m</sup>,052.

Le maximum de croissance a eu lieu en juin. La croissance totale de la tige suit donc avec l'âge la même marche que celle de chacun des entre-nœuds dont elle se compose et de chaque partie de ces entre-nœuds. D'abord ascendante, elle atteint son maximum à un certain âge, puis décroît lentement jusqu'à s'annuler.

**Capacité de croissance de la tige.** — La même tige, avons-nous dit, peut, suivant son âge, ne pas allonger du tout certains de ses entre-nœuds et développer beaucoup les autres. Comme il a été expliqué d'une façon générale à la page 42, si l'on appelle capacité de croissance d'un entre-nœud la faculté qu'il a d'acquérir en définitive une certaine longueur, on verra que

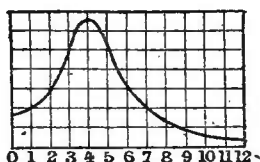


Fig. 80. — Courbe des accroissements simultanés le long du second entre-nœud de la tige du Haricot (*Phaseolus multiflorus*), partagé en douze tranches de 3<sup>mm</sup>,5. Les nombres sont les numéros d'ordre des tranches comptées de haut en bas.

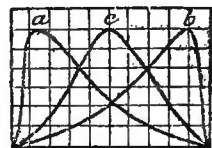


Fig. 81. — Courbes des accroissements simultanés d'un entre-nœud, dans les trois modes: basifuge *a*, basipète *b*, mixte *c*.

cette capacité est très variable le long de la même tige, mais que ses variations se succèdent suivant une certaine loi.

Considérons une tige ayant achevé sa croissance dans tous ses points et mesurons-en tous les entre-nœuds de la base au sommet. Les premiers sont courts et quelquefois nuls, les suivants sont de plus en plus longs et il en est un quelque part dans la région moyenne qui est le plus long de tous ; après quoi, ils deviennent de moins en moins longs et les derniers sont de nouveau courts et parfois nuls. En élevant sur la tige, perpendiculairement au milieu de chaque entre-nœud, une ordonnée proportionnelle à la longueur définitive de cet entre-nœud, on obtient la courbe des capacités de croissance. Le numéro d'ordre du plus long entre-nœud, c'est-à-dire l'âge où la tige acquiert sa plus grande capacité de croissance, varie suivant les plantes, et avec lui la forme particulière de la courbe, qui conserve partout son caractère général.

Dans certaines plantes, les choses sont un peu plus compliquées, parce qu'il y a chez elles deux sortes d'entre-nœuds : des entre-nœuds longs et des entre-nœuds courts entièrement dépourvus de croissance intercalaire. Ils alternent régulièrement : un long, un court, un long, etc., comme dans les *Philodendres* (*Philodendron*) ; ou bien un long, deux courts, un long, etc., comme dans les *Fluteaux* (*Alisma*). Si l'on ne tient aucun compte des entre-nœuds courts, on retrouve encore pour les autres la marche ordinaire de la capacité de croissance.

On peut aussi considérer la capacité de croissance, non plus seulement d'un entre-nœud, mais d'une branche tout entière. On voit alors qu'elle est souvent très inégale dans les diverses branches de la même tige. Les unes s'allongent beaucoup et longtemps, d'autres s'allongent très peu et cessent bientôt de croître. Il en résulte dans la tige une différenciation sur laquelle nous reviendrons plus tard et dont les arbres de nos forêts (Hêtre, Pin, Mélèze, etc.), nous offrent de nombreux exemples.

**Concrescence entre tiges, ou entre la tige et ses branches.** — Quand des tiges adventives se développent en grand nombre en des points très rapprochés, il arrive parfois qu'elles sont frappées par une croissance commune, qui les unit en une seule et même tige apparente. La forme de l'ensemble, les sillons qui le parcourent, en dénotent la complication. Le résultat de cette concrescence est souvent appelé *fasciation*, tige *fasciée*. Le même phénomène peut se produire entre la tige et les branches nées sur elle ; souvent alors la tige fasciée s'étale dans un plan en forme d'éventail. Nous reviendrons plus loin sur ces sortes de concrescences.

**Changement de forme de la tige par modification de la croissance terminale.** — Revenons à la croissance terminale. Quand les nouveaux nœuds ou entre-nœuds qui se forment dans le bourgeon ont exactement la même largeur que les anciens, auxquels ils se superposent, la tige, en s'allongeant comme il vient d'être dit, conserve sa forme cylindrique ou prismatique. C'est ce qui arrive d'ordinaire à l'époque moyenne de son développement. Mais plus tôt et plus tard il n'en est pas ainsi. Les premiers entre-nœuds sont grêles, les suivants de plus en plus larges, jusqu'à un certain diamètre

qui se conserve ensuite plus ou moins longtemps ; après quoi, les entre-nœuds redeviennent de plus en plus grêles. Dans son ensemble la tige prend ainsi la forme d'un fuseau. Sous le rapport de la grosseur, la vigueur des entre-nœuds varie donc avec l'âge le long de la tige, comme sous le rapport de la longueur. De bas en haut, elle va en augmentant d'abord jusqu'à un certain maximum, pour diminuer de nouveau plus loin vers le sommet.

Cette marche générale des choses est souvent très frappante. Ainsi dans les Fougères arborescentes, dans les Palmiers, les Pandanées, beaucoup d'Aroïdées, dans le Maïs, etc., la tige se termine en bas en forme de cône renversé. Parfois aussi le renflement s'exagère et se localise. La tige se dilate tout à coup fortement pour reprendre un peu plus haut et brusquement son diamètre primitif. La portion de tige ainsi renflée est un *tubercule*. La Morelle tubéreuse, vulgairement Pomme de terre, et l'Hélianthe tubéreuse, vulgairement Topinambour, les Safrans (*Crocus*), les Cyclames (*Cyclamen*), divers Palmiers, etc. en sont des exemples bien connus. Chez certaines Cactées, la tige tout entière n'est, de la base au sommet, qu'un vaste tubercule, arrondi, comme dans l'Échinocacte, la Mamillaire, etc., ou aplati, comme dans l'Oponce.

Il faut se garder de confondre ces variations de forme, qui sont primitives, avec les modifications analogues qui résultent d'un épaissement ultérieur.

**Épaissement ultérieur de la tige.** — En même temps qu'elle s'allonge dans sa région jeune, la tige peut en effet s'épaissir. Cet épaissement n'a lieu que très rarement chez les Cryptogames vasculaires ; les Isoètes en sont un exemple. Parmi les Phanérogames, il s'opère dans quelques Monocotylédones, comme le Dragonnier (*Dracæna*), le Yuque (*Yucca*), l'Aloès (*Aloe*), etc. ; il est presque exclusivement localisé chez les Gymnospermes et les Dicotylédones. Encore y a-t-il bon nombre de ces dernières qui ne le présentent pas. Il atteint son maximum dans les arbres de nos forêts. Partout, il est dû à ce que des formations nouvelles se développent à l'intérieur de la tige, à une distance plus ou moins grande de la surface, et s'y intercalent aux parties existantes.

La nature de ces productions secondaires et la manière dont elles apparaissent ne pourront être bien comprises que lorsque nous étudierons la structure de la tige, et nous devons nous borner ici à en signaler l'existence. Remarquons cependant que si elles se produisent également tout autour de l'organe et dans toute sa longueur, la tige en s'épaississant demeure cylindrique ; c'est le cas ordinaire. Si au contraire elles prédominent fortement en certains points de la circonférence, ou si elles se forment exclusivement en ces points, comme dans certaines lianes, la tige prend autant de côtes ou d'ailes latérales de plus en plus saillantes ; il y en a cinq,

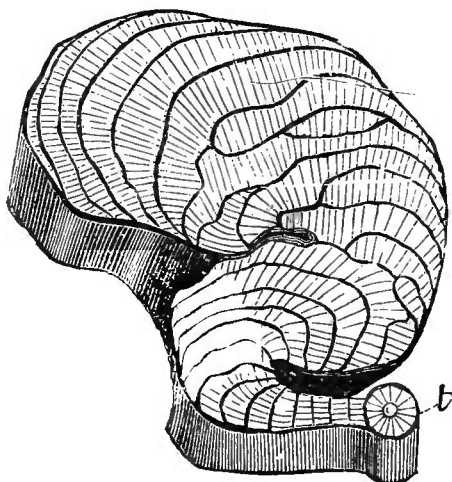


Fig. 82. — Section transversale d'une tige de Ménisperme (*Menispermum*). Primitivement cylindrique *t*, elle s'est épaissie par formation interne de couches successives sur une portion de la circonférence et a pris la forme d'un ruban ondulé.

par exemple, dans la Casse quinquangulaire (*Cassia quinquangularis*). S'il n'y a que deux ailes opposées, ou une seule, la tige, primitivement cylindrique, s'épaissit en un ruban de plus en plus large, comme dans certaines Mémispermées (fig. 82).

**État de la surface de la tige âgée. Lenticelles ; écorce crevassée.** — Quoi qu'il en soit, cet épaississement interne amène bientôt, dans l'état de la surface, des changements qui frappent le regard et dont il faut dire ici quelques mots.

Il arrive quelquefois, mais rarement, que la couche superficielle se distend à mesure sans se déchirer et continue indéfiniment de recouvrir la tige, comme dans le Houx (*Ilex*), le Gui (*Viscum*), les Cactées et les Euphorbiacées charnues. Ordinairement, dès la fin de la première année, elle se fendille et éclate à l'endroit des stomates, où la couche sous-jacente fait hernie comme à travers autant de boutonnières. Ces taches proéminentes sont ce qu'on appelle des *lenticelles*. Plus tard le fendillement se continue, devient confluent et enfin la couche superficielle se détache par lambeaux en mettant à nu une couche plus interne. Celle-ci est brunâtre, dure, résistante, imperméable, excepté aux lenticelles où elle demeure perméable, quelquefois épaisse et élastique comme dans le Chêne liège (*Quercus Suber*), dans la variété subéreuse de l'Orme champêtre (*Ulmus campestris*), dans celle de l'Érable champêtre (*Acer campestre*), etc; elle est blanche quand elle contient de l'air, comme dans le Bouleau blanc (*Betula alba*) ou le Peuplier tremble (*Populus tremula*). Elle enveloppe la tige d'un tégument protecteur.

A mesure que progresse l'épaississement intérieur, ce tégument, devenu à son tour trop étroit, éclate ordinairement et se fendille à la périphérie, en même temps qu'il se régénère élargi vers le centre. Tantôt les couches externes ainsi déchirées se décollent chaque année des internes et se détachent par larges plaques comme dans le Platane (*Platanus*), ou par lambeaux allongés comme dans la Vigne (*Vitis*), par minces feuilletts comme dans le Bouleau (*Betula*), ou par bandes annulaires comme dans le Cerisier (*Cerasus*). Tantôt elles restent adhérentes à la surface, où elles s'accumulent en écailles ou en bandes saillantes, séparées par des sillons de plus en plus profonds, comme dans la plupart de nos arbres âgés : Chêne (*Quercus*), Orme (*Ulmus*), Pin (*Pinus*), Épicéa (*Picea*), etc. ; elles forment alors ce qu'on appelle l'*écorce crevassée*. Ailleurs ces couches mortes ne se crevassent pas et la surface demeure lisse indéfiniment comme dans le Hêtre (*Fagus*) et le Charme (*Carpinus*), ou du moins pendant très longtemps comme dans le Tilleul (*Tilia*), et surtout dans le Sapin (*Abies*) dont l'écorce ne se crevasse que vers la centième année.

**Inégalité de croissance de la tige et ses conséquences.** — Nous avons admis dans ce qui précède que pour chaque entre-nœud de la tige la croissance intercalaire a lieu dans tous ses points également, qu'elle est la même le long de toutes les lignes longitudinales qu'on peut tracer à sa périphérie, la même aussi, le long de ces lignes périphériques et le long de l'axe. Quand il en est ainsi la tige s'accroît en ligne droite, et les côtes de sa surface suivent de la base au sommet la même direction rectiligne.

Mais le plus souvent les choses se passent autrement. Si l'allongement est

inégal aux divers points de la circonférence, la tige se penche en devenant convexe du côté qui actuellement s'accroît le plus; il y a *nutation*. Si l'allongement est plus grand à la circonférence qu'au centre, la tige se tord; il y a *torsion*. Quand ces deux inégalités coexistent et superposent leurs effets, il y a à la fois nutation et torsion (voir p. 36).

**Circumnutation de la tige** (1). — La ligne de plus fort allongement s'y déplaçant progressivement et régulièrement tout autour de l'axe, la tige imprime continuellement à son sommet, à mesure qu'il s'élève, un mouvement circulaire ou elliptique le long d'une hélice ascendante. En un mot, sa nutation est tournante ou révolutive: c'est une *circumnutation*. Avec plus ou moins d'ampleur et de rapidité, la circumnutation se manifeste dans toutes les tiges et à tout âge; c'est un phénomène général. Localisé dans la région de croissance, il est naturellement d'autant plus marqué que la croissance intercalaire est plus forte.

Pour l'observer et le mesurer dans les divers cas particuliers, on colle à l'extrémité de la tige une pointe légère et transparente à sommet noirci, un morceau de fil de verre, par exemple, dont on a trempé le bout dans de la cire à cacheter noire. Au-dessous on dispose un carré de papier portant un point noir, au-dessus une lame de verre. On observe le sommet de la tige par en haut et, plaçant l'œil de manière à ce que les deux points noirs, celui de la tige qui est mobile et celui du papier qui est fixe, se superposent exactement, on fait sur la lame

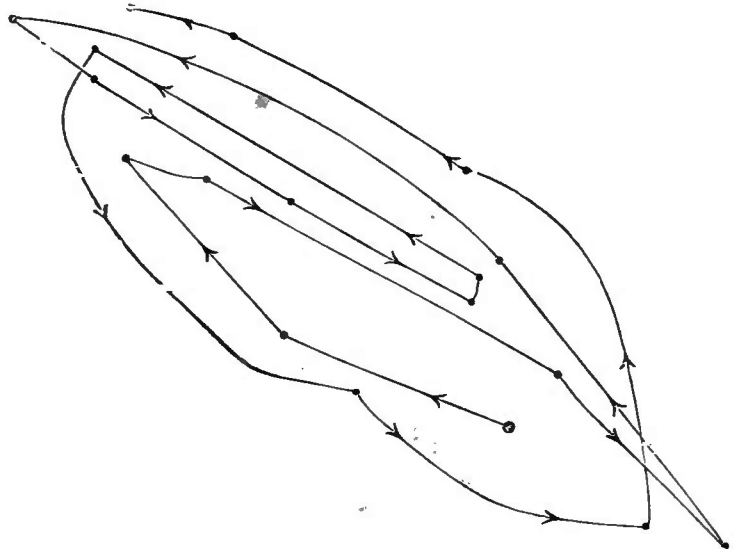


Fig. 83. — Tracé de la circumnutation de la jeune tige du Chou potager (*Brassica oleracea*) pendant 10 heures 45 minutes (Darwin).

de verre une marque à l'encre. En procédant ainsi à des intervalles de temps égaux, en reliant ensuite toutes les marques par un trait continu et en marquant par des flèches le sens de la rotation, on obtient en définitive sur la plaque de verre un tracé agrandi du mouvement révolatif. C'est ainsi qu'a été obtenue la figure 83, qui exprime la marche de la circumnutation dans la jeune tige du Chou potager (*Brassica oleracea*), pendant un intervalle de 10 heures 45 minutes.

D'une façon générale, ces tracés de circumnutation se composent d'une succession de courbes circulaires ou elliptiques plus ou moins irrégulières. Le grand axe des ellipses y est dirigé tour à tour vers les divers points de l'horizon. Le nombre des tours, cercles ou ellipses, ainsi décrits dans un temps donné, varie beaucoup suivant les plantes. Ainsi, en 12 heures, la jeune tige du Chou

(1) Dutrochet: *Des mouvements révolutifs spontanés* (Comptes rendus, XVII, p. 989, 1843). — Darwin: *The power of movement in plants*, p. 10 et 201, 1880.

(*Brassica*) et de la Courge (*Cucurbita*) fait quatre tours, pendant que celle de la Morelle (*Solanum*) et de l'Oponce (*Opuntia*) n'en fait qu'un seul. La tige adulte de l'Ibéride (*Iberis*) et de l'Azalée (*Azalea*) ne décrit en 24 heures qu'une seule large ellipse; celle de la Deutzie (*Deutzia*) trace quatre ou cinq ellipses étroites en 11 heures et demie; celle du Trèfle (*Trifolium*) fait trois tours en 7 heures.

Parfois les ellipses sont extrêmement étroites; la tige, après s'être courbée dans un sens, se redresse alors et se penche en sens contraire, exécutant ainsi une série de flexions alternatives, une série d'oscillations sensiblement dans le même plan. Il en est ainsi, par exemple, dans les longues tiges florifères de l'Ail poireau (*Allium Porrum*), dans lesquelles les deux faces opposées s'allongent alternativement plus vite et plus lentement. La circumnutation s'y réduit à une nutation plane alternative.

Dans les tiges volubiles et grimpantes, au contraire, les ellipses sont très larges et la circumnutation y atteint son plus grand développement. Aussi est-ce dans ces sortes de tiges que le mouvement révolatif a été tout d'abord découvert. Nous y reviendrons plus loin à leur sujet.

**Torsion de la tige.** — Quand la tige est douée d'une croissance intercalaire énergique, elle présente souvent une torsion autour de son axe. Ses lignes superficielles ne sont plus alors parallèles à l'axe de croissance, mais enroulées autour de lui en forme d'hélices plus ou moins raides, absolument comme si, fixant la tige par une extrémité, on la tordait par l'autre bout. On voit une pareille torsion dans les entre-nœuds unicellulaires des Nitelles (*Nitella*) et dans ceux des Charagnes (*Chara*). Elle est très fréquente dans les entre-nœuds massifs des tiges dressées des Dicotylédones, principalement dans les longs entre-nœuds des tiges volubiles.

Puisque les lignes superficielles d'une tige tordue s'enroulent en spirale autour de l'axe de croissance, elles sont plus longues que cet axe. Si donc la torsion est le résultat d'une inégalité de croissance, il faut que l'allongement soit plus fort, ou qu'il dure plus longtemps dans la couche externe des entre-nœuds que dans leur région centrale. Si l'on réfléchit que la torsion n'apparaît d'ordinaire que vers la fin de l'allongement, si l'on remarque que sur les entre-nœuds étiolés, qui à l'état normal ne se tordent pas, il se fait une torsion quand l'allongement est terminé, on regardera comme probable que la torsion est provoquée, non par une plus grande force, mais par une plus longue durée de la croissance dans la couche périphérique, qui s'allonge encore quand la région centrale a fini de croître.

Le sens de la torsion est ordinairement constant pour une espèce donnée et il est le même que le sens du mouvement révolatif. La tige du Liseron des champs (*Convolvulus arvensis*) et du Haricot vulgaire (*Phaseolus vulgaris*), par exemple, qui tourne vers la droite, est tordue vers la droite. La tige du Houblon (*Humulus*) et du Chèvrefeuille (*Lonicera*), qui tourne vers la gauche, se tord aussi vers la gauche.

## § 3

## Ramification de la tige.

A part quelques plantes où elle demeure toujours simple, comme les Isoètes (*Isoetes*) et certaines Fougères, la tige se ramifie à mesure qu'elle s'allonge, et sa ramification s'opère suivant le mode latéral (p. 48).

**Bourgeons axillaires.** — La ramification latérale de la tige a lieu d'ordinaire en rapport avec les feuilles qu'elle porte, et c'est généralement au-dessus du milieu de l'insertion de la feuille que le phénomène se produit. Là, le corps de la tige forme une protubérance arrondie dont la surface est et demeure continue avec la sienne. Cette protubérance s'allonge par son sommet et en même temps forme sur ses flancs, de bas en haut, de petites excroissances qui s'appliquent contre elle en se recouvrant les unes les autres et qui sont autant de jeunes feuilles. Le tout forme, en un mot, un bourgeon, constitué comme le bourgeon terminal de la tige ; c'est un bourgeon latéral. Si l'on appelle *aisselle* de la feuille l'angle qu'elle fait avec la partie supérieure de la tige et où naît le bourgeon, on appellera celui-ci *bourgeon axillaire*.

La formation de ce bourgeon axillaire a lieu quand la feuille est encore très jeune, au sein même du bourgeon terminal (fig. 73 et 74, *k*). Entre le bourgeon latéral le plus jeune et le sommet de la tige, on rencontre cependant un certain nombre de feuilles encore dépourvues de protubérance axillaire. Le plus jeune bourgeon naît donc plus tard que la plus jeune feuille.

Pour chaque bourgeon axillaire, les choses se passent ensuite comme pour le bourgeon terminal. Il s'y forme sans cesse de nouveaux nœuds et de nouveaux entre-nœuds. Les premiers épanouissent progressivement leurs feuilles ; les seconds, une fois sortis du bourgeon, subissent leur croissance intercalaire en passant par toutes les phases expliquées plus haut. Il en résulte bientôt une tige nouvelle, une tige de second ordre, portant sur ses flancs des feuilles épanouies, terminée par le bourgeon qui lui a donné naissance et qui continue à l'accroître, et attachée par sa base sur la tige primaire.

Il se fait ainsi peu à peu sur la tige, à l'aisselle de ses feuilles et de la base au sommet, toute une génération de tiges secondaires, d'autant plus jeunes et d'autant plus courtes qu'on se rapproche de l'extrémité de la tige primaire, laquelle dépasse plus ou moins longuement ses dernières ramifications. Il en résulte un ensemble en forme de cône.

**Développement relatif des tiges secondaires par rapport à la tige primaire.** — Si la tige primaire continue de croître indéfiniment en formant toujours de nouvelles tiges secondaires au-dessus des anciennes et en maintenant toujours sur elles sa prééminence originelle, si en même temps les tiges secondaires poursuivent leur croissance en gardant leur proportion relative, le cône, à mesure qu'il grandit, conserve une ouverture moyenne, comme on le voit dans les Sapins (*Abies*), les Épicéas (*Picea*) et la plupart des arbres jeunes. C'est une ramification en grappe (voir p. 48).

Si la tige primaire continue de croître pendant que les tiges secondaires

cessent bientôt de s'allonger, le cône devient très aigu, comme dans le Genévrier commun (*Juniperus communis*), le Thuia d'Orient (*Thuja orientalis*) et le Peuplier pyramidal (*Populus pyramidalis*), vulgairement Peuplier d'Italie; c'est une ramification en épi. Si au contraire la tige primaire se développe peu, tandis que les tiges secondaires attachées vers sa base s'accroissent beaucoup, le cône devient de plus en plus obtus; c'est une ramification en forme d'ombelle, comme celle qui caractérise en général ce qu'on appelle les arbustes et les buissons.

On voit comment le développement relatif de la tige primaire et des tiges secondaires influe sur la forme générale du système aérien, sur ce qu'on nomme le *port* de la plante. Toutes ces différences d'aspect ont été déjà rencontrées dans la racine, où elles sont dues à la même cause.

**Branches des divers ordres.** — A leur tour, les tiges secondaires produisent à l'aisselle de leurs feuilles et de bas en haut des bourgeons axillaires, qui s'allongent en tiges tertiaires. Ces dernières forment de même des tiges de quatrième ordre, et ainsi de suite indéfiniment. On désigne souvent sous le nom commun de *branches* toutes ces tiges de génération successive implantées obliquement les unes sur les autres et toutes ensemble sur la tige primaire verticale, en réservant pour celle-ci seule le nom de tige. Les branches du dernier ordre reçoivent alors le nom de *rameaux*.

**Sympode. Fausse dichotomie.** — Il n'est pas rare que le bourgeon terminal avorte quand la tige a acquis une certaine longueur. C'est alors la branche

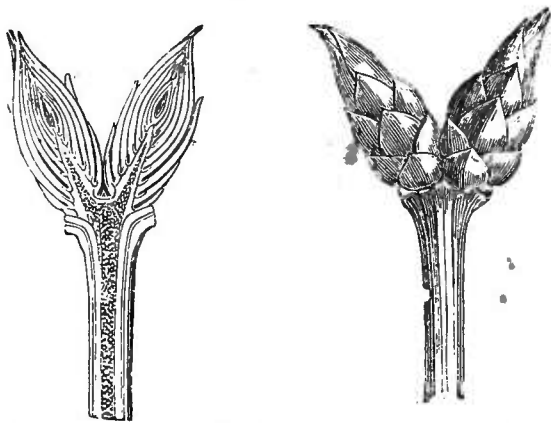


Fig. 84. — Avortement du bourgeon terminal de la tige du Lilas vulgaire (*Syringa vulgaris*) et développement des deux bourgeons latéraux supérieurs en fausse dichotomie. A droite, vue de face; à gauche, section longitudinale.

formée à l'aisselle de la dernière feuille, qui vient se placer dans la direction de la tige pour la continuer. A son tour, cette branche, comme toutes ses congénères, perd bientôt son bourgeon terminal et c'est la branche de second ordre la plus proche qui en continue la direction, et ainsi de suite. Il se forme de la sorte un sympode rameux (voir p. 49). Telle est par exemple la ramification

du Tilleul (*Tilia*), de l'Orme (*Ulmus*), du Charme (*Carpinus*), du Coudrier (*Corylus*), du Saule (*Salix*), du Bouleau (*Betula*), du Prunier (*Prunus*), du Robinier (*Robinia*), du Gainier (*Cercis*), etc. C'est une cyme unipare hélicoïde.

Si la même atrophie du bourgeon terminal se produit avec des feuilles opposées deux par deux, les branches supérieures en se développant forment une fausse dichotomie, comme dans le Gui (*Viscum*), le Lilas (*Syringa*) (fig. 84), etc. C'est une cyme bipare.

**Relations de nombre et de position des bourgeons axillaires et des feuilles.** — Il ne se fait pas toujours un bourgeon à chaque feuille (beaucoup de Mousses, de Conifères, etc.), et tous les bourgeons axillaires ne se développent pas toujours en branches (beaucoup de Palmiers, de Liliacées, de Grami-



nées, etc.). Aussi la ramification est-elle souvent moins compliquée qu'elle ne pourrait l'être.

Dans les Philodendres (*Philodendron*), par exemple, où des feuilles parfaites alternent régulièrement sur la tige avec des feuilles imparfaites, ces dernières seules ont un bourgeon, les premières en sont dépourvues. Au contraire, sur les rameaux du Hêtre et du Chêne, ce sont les feuilles parfaites qui possèdent les bourgeons; les feuilles imparfaites de la base n'en ont pas. Dans les Charagnes (*Chara*) une seule, dans les Nitelles (*Nitella*) deux des feuilles de chaque verticille ont un bourgeon; toutes les autres en sont privées. Dans les Cuphées (*Cuphea*), il n'y a de bourgeon qu'au-dessus de l'une des deux feuilles de chaque paire. Chez beaucoup de Mousses, entre deux branches consécutives, on compte sur la tige un nombre de feuilles parfaitement déterminé. Et il serait facile de multiplier ces exemples.

D'autre part, il existe des tiges, abondamment pourvues de bourgeons latéraux, qui demeurent simples, comme dans la plupart des Palmiers, dans le Papayer (*Papaya*), etc., ou qui se ramifient peu, comme chez beaucoup de Liliacées, de Graminées, etc. Il y a pourtant un moyen de forcer tous ces bourgeons inactifs à s'allonger en branches: c'est de couper la région supérieure de la tige. Non seulement les bourgeons inférieurs se développent alors, mais la branche la plus proche de la section, se plaçant dans le prolongement de la tige, la continue et répare en quelque sorte l'extrémité supprimée, comme cela se produit dans la formation naturelle des sympodes.

Inversement, il naît assez souvent plus d'un bourgeon à l'aisselle de chaque feuille, de sorte que la ramification est plus touffue que d'ordinaire. Tantôt ces bourgeons multiples sont disposés côte à côte en une série parallèle à l'attache de la feuille; ils sont alors *collatéraux*, comme dans le Prunier (*Prunus*), beaucoup de Graminées, certaines Liliacées (fig. 85), etc. Tantôt ils sont placés l'un au-dessus de l'autre, en ligne verticale, sur le milieu de l'attache foliaire; ils sont *superposés*, comme dans l'Aristolochie (*Aristolochia*), le Noyer (*Juglans*), le Charme (*Carpinus*), le Robinier (*Robinia*), le Chèvrefeuille (*Lonicera*), le Fèvier (*Gleditschia*), le Chicot (*Gymnocladus*), etc. Le Noyer possède cinq à huit bourgeons superposés à l'aisselle de ses cotylédons; le Chicot du Canada (*Gymnocladus canadensis*) en a jusqu'à onze.

**Bourgeons extra-axillaires.** — Les bourgeons latéraux ne sont pas toujours disposés exactement à l'aisselle des feuilles. Ils sont parfois situés au-dessus des feuilles, mais de côté, alternativement à droite et à gauche de la feuille. Chez certaines Aroïdées: Monstère (*Monstera*), Hétéropside (*Heteropsis*), Scindapse (*Scindapsus*), etc., par exemple, où les feuilles sont disposées en deux

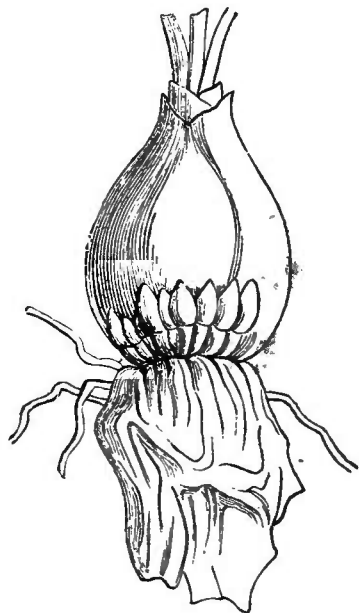


Fig. 85. — Muscari botryoïde (*Muscari botryoides*). Une des feuilles inférieures de la tige, c'est-à-dire une des écailles du bulbe, est rabattue pour montrer les nombreux bourgeons collatéraux qu'elle porte à son aisselle (Sachs).

rangées à  $\frac{2}{3}$  de circonférence, les bourgeons, situés alternativement à droite et à gauche des feuilles, forment deux rangées diamétralement opposées. On observe une disposition analogue chez diverses Cryptogames vasculaires, notamment dans la Marsilie (*Marsilia*) et la Pilulaire (*Pilularia*), dans la Salvinie (*Salvinia*) et l'Azolle (*Azolla*). Dans les Prêles (*Equisetum*), les bourgeons alternent régulièrement avec les feuilles verticillées.

Dans certaines Hépatiques : Frullaine (*Frullania*), Madothèque (*Madotheca*), Jongermanne trichophylle (*Jungermannia trichophylla*), etc., c'est à la place d'une moitié de la feuille, à côté de la moitié qui reste, que se développe la branche. Ailleurs les rameaux naissent au-dessous des feuilles comme dans certaines Hépatiques : Lejeunie (*Lejeunia*), Radula (*Radula*), etc., et probablement dans toutes les Mousses. Dans les Fontinales (*Fontinalis*), par exemple, c'est exactement au-dessous du milieu de la feuille; dans les Sphaignes (*Sphagnum*), c'est de côté, au-dessous d'une des moitiés de la feuille.

Enfin les bourgeons se développent quelquefois sur la tige sans aucun rapport avec les feuilles, quoique avec une parfaite régularité. C'est ce qu'on observe notamment, parmi les Cryptogames vasculaires, chez les Lycopodiées. Dans les Sélaginelles (*Selaginella*), par exemple, il se forme de temps en temps, sous le sommet de la tige et sans relation avec les feuilles, un bourgeon situé alternativement à droite ou à gauche mais toujours dans le même plan. Ce bourgeon se développe en une branche quelquefois aussi vigoureuse que la portion supérieure de la tige qu'elle rejette latéralement, de manière à simuler une dichotomie. Il en est de même dans les Lycopodes (*Lycopodium*); mais ici il se fait parfois deux bourgeons diamétralement opposés au-dessous du sommet, qui cesse de s'allonger. En se développant en branches, ces deux bourgeons forment alors une fausse dichotomie, comme celles dont il a été question plus haut pour les bourgeons axillaires. Dans les Psilotes (*Psilotum*), ces fausses dichotomies sont la règle et se répètent dans des plans alternativement rectangulaires.

**Ramification axillaire et extra-axillaire dans la même tige.** — Pour se ramifier, la tige emploie quelquefois tour à tour les deux modes que nous venons d'étudier séparément, c'est-à-dire produit à la fois des bourgeons axillaires et des bourgeons extra-axillaires. Les Vignes (*Vitis*), les Cisses (*Cissus*) et les Ampélopses (*Ampelopsis*), notamment l'Ampélopse hedéracé (*A. hederacea*), vulgairement Vigne-vierge, nous en offrent un exemple remarquable.

Sur une branche de Vigne vinifère (*Vitis vinifera*), les feuilles sont distiques et chaque feuille a, comme d'ordinaire, son bourgeon axillaire. Au niveau de la cinquième ou de la sixième feuille à partir de la base, il se fait, sous le sommet de la tige, un bourgeon extra-axillaire diamétralement opposé à cette feuille; ce bourgeon se développe en une grappe florale ou en une vrille. Au nœud suivant, il se fait un bourgeon semblable, situé du côté opposé. Puis vient un nœud sans bourgeon surnuméraire, puis de nouveau deux nœuds à bourgeons extra-axillaires, et ainsi de suite, régulièrement. Ici la ramification axillaire produit les branches végétatives, la ramification extra-axillaire les branches affectées au soutien et à la reproduction.

**Disposition des branches sur la tige.** — Dans la plupart des cas que nous

venons d'étudier, les bourgeons, et par conséquent les branches qu'ils produisent par leur développement, sont en rapport immédiat avec les feuilles. La disposition des branches sur la tige, et notamment la distance horizontale qui les sépare, c'est-à-dire leur divergence, obéit donc aux lois générales exposées plus haut (p. 52), de la même manière que l'arrangement des feuilles. Seulement, si entre deux feuilles portant branches, il s'en trouve un nombre déterminé qui n'en forment pas, la divergence des branches se trouve être un multiple de celle des feuilles. Pour éviter une répétition inutile, c'est donc à l'étude des feuilles que nous traiterons ce sujet.

Quant à l'inclinaison des branches sur la tige, elle est très variable d'une plante à l'autre. Parfois elle est très faible, comme dans le Peuplier pyramidal (*Populus pyramidalis*); parfois à angle droit, comme dans les Épicéas (*Picea*); parfois à angle obtus, et les branches sont penchées vers la terre, comme dans les arbres dits *pleureurs*. Elle est déterminée, ou du moins fortement influencée par le géotropisme, et nous aurons l'occasion d'y revenir plus loin.

**Ordre de développement des branches.** — Les feuilles naissent sur la tige de bas en haut et c'est aussi de bas en haut que les bourgeons naissent à l'aisselle des feuilles; mais leur développement ultérieur en branches peut s'opérer de trois manières différentes.

Souvent ils s'allongent dans l'ordre même où ils sont nés, et les branches sont à tous égards d'autant plus jeunes qu'elles sont plus rapprochées du sommet; vu de côté, le développement est ascendant; vu d'un haut, sur les flancs de la tige supposée conique, il est centripète. C'est le cas le plus ordinaire; il en est toujours ainsi quand l'extrémité de la tige continue de croître et de produire de nouveaux bourgeons. Mais il n'est pas rare de voir, sur une tige qui a cessé de s'allonger pour une cause quelconque, les bourgeons axillaires se développer en branches du sommet à la base; les branches sont alors, comme telles, d'autant plus jeunes qu'elles sont plus près de la base. Vu de côté, ce développement est descendant; vu d'en haut, sur les flancs de la tige supposée conique, il est centrifuge. Enfin il y a des cas intermédiaires. Les bourgeons s'y allongent d'abord en branches dans la région moyenne de la tige; à partir de ce point, leur développement marche ensuite aussi bien vers le sommet que vers la base: il est mixte.

#### § 4

#### Origine de la tige.

**Tige normale.** — Ordinairement la tige tire son origine des premiers développements de l'œuf. Dès que l'œuf est devenu un massif de cellules, la tige se caractérise, se différencie dans ce massif et ne tarde pas à former, autour de son sommet libre, une ou plusieurs premières feuilles, c'est-à-dire son bourgeon terminal. L'autre extrémité est occupée par la racine, quand il s'en fait une. Plus tard cette tige, qu'on peut appeler *normale* pour la distinguer de celles qui ont une autre origine, s'allonge et se ramifie comme il vient d'être dit.

Certaines plantes, d'ailleurs pourvues de tiges, n'ont jamais de pareille tige

normale, soit parce que l'œuf en se développant n'en produit pas, comme dans les Mousses et les Orchidées, soit parce que la tige issue de l'œuf s'atrophie aussitôt avec son bourgeon terminal, comme chez quelques Phanérogames, notamment le *Streptocarpus* (*Streptocarpus*), etc. Il faut bien alors que la tige prenne son origine ailleurs. Mais même chez les plantes pourvues d'une tige normale, il arrive qu'il se produit, dans certaines circonstances, des tiges de cette seconde sorte, qui s'ajoutent à la première.

**Bourgeons adventifs, tiges adventives.** — La tige peut naître, soit sur un *thalle*, c'est-à-dire sur une expansion en forme de filament rameux ou de lame, soit sur une feuille jeune ou âgée, soit sur une racine jeune ou âgée, soit enfin sur une tige préexistante. Elle y commence toujours par la formation d'un bourgeon, qui s'allonge ensuite et se ramifie à la manière ordinaire. Comme ces bourgeons viennent sur ces diverses parties en des points quelconques et sans régularité, on les dit *adventifs*. On les distingue par là des bourgeons normaux qui se forment sur la tige en des places fixes, en rapport avec les feuilles, qui produisent la ramification de la tige et par conséquent l'architecture de la plante. Toute tige issue d'un pareil bourgeon est dite de même *adventive*.

**Tiges adventives sur un thalle.** — Chez les Mousses, les spores, et parfois aussi les poils ou d'autres cellules périphériques d'une partie quelconque du

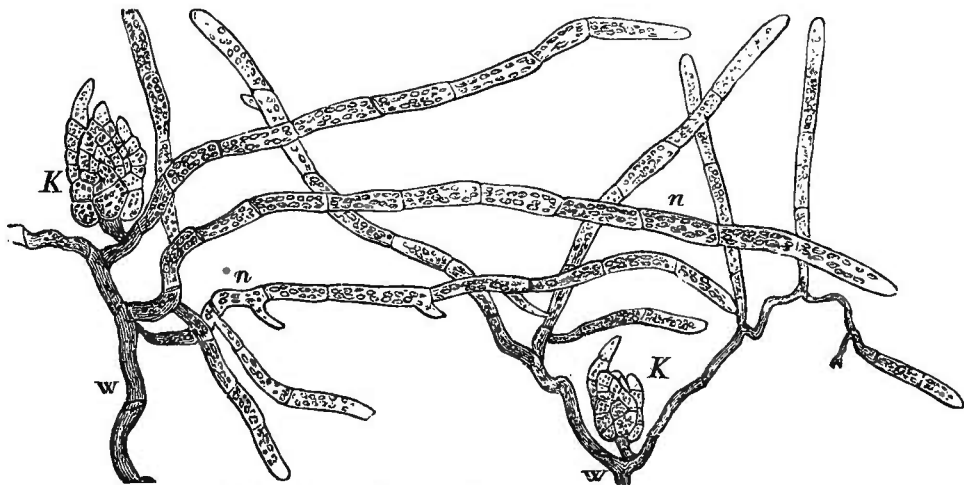


Fig. 86. — *Mnie annuelle* (*Mnium hornum*). *w*, poils absorbants d'une tige âgée, qui se sont ramifiés en thalle dans l'air humide et ont produit, sur leurs branches *n*, des bourgeons adventifs *k* (Sachs).

corps, s'allongent en filaments rameux et articulés, qui se nourrissent pour leur compte et mènent une existence indépendante. Tôt ou tard ils produisent de courts rameaux latéraux qui se renflent, se cloisonnent dans les trois directions, deviennent massifs, forment de petites feuilles à leur surface et constituent enfin autant de bourgeons adventifs, bientôt allongés verticalement en autant de tiges de Mousse (fig. 86). La tige des Mousses n'a même pas d'autre origine : elle est toujours adventive.

Chez les Orchidées, le corps massif issu de l'œuf se développe en une lame sur laquelle apparaissent plus tard, à la face inférieure, des racines qui sont adventives, à la face supérieure, des bourgeons bientôt allongés en tiges qui sont également adventives.

**Tiges adventives sur une feuille.** — Dans les Fougères, on voit souvent naître des tiges adventives sur les feuilles, surtout quand la tige normale se ramifie peu ou point. Les bourgeons naissent sur le limbe, tantôt à l'insertion des divers segments sur le pétiole général, comme dans la Doradille décussée (*Asplenium decussatum*) (fig. 87), la Cératoptéride thalictroïde (*Ceratopteris thalictroides*), etc., tantôt sur leur surface même, comme dans la Doradille fourchue (*Asplenium furcatum*), etc. Ces tiges adventives s'enracinent déjà quand elles tiennent encore à la feuille; elles s'en séparent ensuite tôt ou tard.



Fig. 87. — Doradille décussée (*Asplenium decussatum*). Partie médiane d'une feuille développée; à la base d'un des segments *l*, s'est produit un bourgeon adventif *k*, déjà pourvu d'une racine adventive (Sachs).

Les Phanérogames développent aussi, quoique plus rarement, des tiges sur leurs jeunes feuilles. Les plus connues sont celles qui naissent aux échancrures marginales des feuilles du Bryophylle (*Bryophyllum calycinum*), et dont les bourgeons sont déjà formés bien avant l'épanouissement complet

de la feuille. Il s'en produit aussi sur les feuilles de la Cardamine des prés (*Cardamine pratensis*), de l'Athérure terné (*Atherurus ternatus*), de la Jacinthe de Pouzols (*Hyacinthus Pouzolsii*), du Malaxide des marais (*Malaxis paludosa*), etc. Dans le Streptocarpe polyanthe (*Streptocarpus polyanthus*), la tige issue de l'œuf avorte immédiatement avec l'un de ses deux cotylédons, sans avoir produit ni racine, ni bourgeon; l'autre cotylédon se développe en une feuille qui devient très longue et très large. Sur son pétiole il se fait d'abord des racines adventives, et plus tard des tiges adventives dont les unes portent des fleurs et les autres des feuilles vertes (1).

Dans certaines circonstances particulières, notamment sous l'influence de l'humidité et de l'obscurité, on voit naître des bourgeons adventifs sur des feuilles âgées, détachées de la tige, et même sur de petits fragments de pareilles feuilles, comme dans les Bégonies (*Begonia*), Gloxinies (*Gloxinia*), Maclures (*Maclura*), Pépéromies (*Peperomia*), Achimènes (*Archimenes*), Maratties (*Marattia*), etc. Il se fait d'abord à la face inférieure, par voie endogène, des racines adventives, plus tard à la face supérieure, par voie exogène, des tiges adventives, et chaque fragment de feuille devient ainsi l'origine d'une plante complète.

**Tiges adventives sur une racine** (2). — Certaines plantes produisent,

(1) Hielscher : *Biologie des Streptocarpus* (Cohn: Beiträge zur Biologie der Pflanzen, III, p. 1, 1879).

(2) Irmisch : *Botanische Zeitung*, 1857, p. 433 — Warming : *Botanisk Tidskrift*, II, 1877, p. 56. — Wittrock : *Botanisches Centralblatt*, XVII, 1884 — Beijerinck : *Natuurk. Verhandl.*,

d'une façon constante et régulière, des bourgeons sur leurs racines jeunes; ces bourgeons se développent en autant de tiges adventives, qui surgissent et se dressent à la surface du sol, parfois à une assez grande distance de la tige normale; on les nomme habituellement des *drageons* et les plantes sont dites *drageonnantes*.

C'est quelquefois au sommet même de la racine que naît la tige et qu'elle

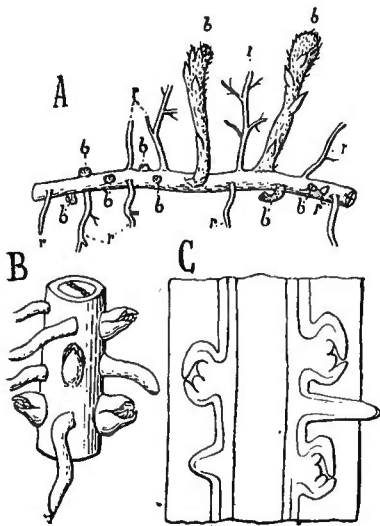


Fig. 88. — Formation de bourgeons sur la racine. *A*, dans la Ronce d'Ida (*Rubus idæus*), vulgairement Framboisier; les bourgeons *b*, à divers degrés de développement, sont disposés en quatre séries équidistantes, entremêlés aux radicelles *r*. *B*, dans l'Alliaire officinale (*Alliaria officinalis*); les bourgeons et les radicelles sont en quatre rangées rapprochées deux par deux. *C*, coupe longitudinale axiale de la racine d'Alliaire, montrant les bourgeons et les radicelles encore renfermés dans la racine et *y* naissant à la même profondeur.

appuie sa base. Attachée d'un côté à la tige ancienne, la racine paraît alors se continuer directement de l'autre côté en une tige nouvelle, comme dans la Néottie nid-d'oiseau (*Neottia Nidus-avis*) et l'Ophioglosse vulgaire (*Ophioglossum vulgatum*).

Le plus souvent c'est sur les flancs de la racine que naissent les bourgeons. Ils sont alors endogènes comme les radicelles et se disposent sur la racine mère dans les mêmes rangées longitudinales que les radicelles, auxquelles ils sont diversement entremêlés (fig. 88). On en voit de beaux exemples, parmi les Dicotylédones, dans le Cresson silvestre (*Nasturtium silvestre*), l'Alliaire officinale (*Alliaria officinalis*) et le Chou potager (*Brassica oleracea*), dans le Liseron des champs (*Convolvulus arvensis*) et la Calystégie des haies (*Calystegia sepium*), dans l'Anémone silvestre (*Anemone silvestris*) et l'A. de Pensylvanie (*A. pensylvanica*), dans le Laiteron des champs (*Sonchus arvensis*) et le Cirse des champs (*Cirsium arvense*), dans le Géraïne sanguin (*Geranium sanguineum*), l'Épilobe angustifolié (*Epilobium angustifolium*), l'Euphorbe ésole (*Euphorbia Esula*),

le Rumice petite-oseille (*Rumex Acetosella*), etc., et parmi les Monocotylédones, où ils sont beaucoup plus rares, dans la Céphalanthère rouge (*Cephalanthera rubra*), etc. C'est seulement dans les Linaires (Linaire vulgaire. *L. triphylla*, etc.), qu'ils sont exogènes; aussi ne s'y développent-ils qu'à la base des radicelles des divers ordres, sur le court manchon qui n'est pas intéressé par la formation de la coiffe.

Sur les racines âgées, il se fait aussi des bourgeons adventifs qui, bien que nés longtemps après les radicelles, se disposent cependant dans les mêmes rangées qu'elles ou se développent tout autour de leur base. Ce phénomène s'observe principalement chez les Dicotylédones ligneuses, comme les Peupliers et surtout le Peuplier tremble (*Populus tremula*), le Coudrier aveline (*Corylus Avellana*), l'Aulne glutineux (*Alnus glutinosa*), le Mûrier noir (*Morus nigra*), l'Orme champêtre (*Ulmus campestris*), l'Ailante glanduleux (*Ailantus*

*glandulosa*), les Pruniers (*Prunus*), Poiriers (*Pirus*), Pommiers (*Malus*), Coignassiers (*Cydonia*), Ronces (*Rubus*) et Rosiers (*Rosa*), les Cytises (*Cytisus*) et Robiniers (*Robinia*), la Morelle douce-amère (*Solanum Dulcamara*), etc.

Enfin sur des fragments de racine âgée, détachés de la plante et enterrés, il se fait aussi très souvent des bourgeons adventifs. Ainsi un tronçon de racine de Paulonier (*Paulownia*) ou d'Aralie (*Aralia*), placé dans la terre humide, produit d'abord des racines, puis des tiges adventives et devient ainsi l'origine d'une nouvelle plante.

C'est par cette double production, de racines adventives sur les branches enterrées et de tiges adventives sur les racines déterrées, que s'explique l'expérience bien connue du retournement d'un arbre. Les Saules en particulier s'y prêtent facilement.

**Tiges adventives sur une tige.** — Enfin la tige peut produire, outre ses bourgeons normaux, encore un grand nombre de bourgeons adventifs. Les plantes citées plus haut qui forment des bourgeons sur leurs racines jeunes, en développent aussi sur la partie inférieure de leur tige jeune et de bas en haut à partir du collet (fig. 88). Ils sont aussi endogènes, excepté dans les Linaires (*Linaria*) où ils sont exogènes.

Un phénomène analogue s'observe sur une tige ligneuse âgée, par exemple quand on la blesse ou qu'on la coupe. Il se forme sur la plaie un bourrelet qui se couvre de bourgeons adventifs, comme on le voit notamment dans les Saules cultivés en têtards.

Pourtant il faut bien se garder de croire que les branches qui tardivement s'échappent du flanc des arbres soient des tiges adventives. Elles proviennent au contraire, presque toujours de bourgeons normaux qui se sont constitués à l'aisselle des feuilles quand la tige était très jeune. Demeurés inactifs, ces bourgeons *dormants*, comme on les nomme, se sont trouvés, pendant l'épaississement de la tige, recouverts par la couche périphérique qui s'est rejointe en dehors d'eux. Ainsi refoulés à l'intérieur, ils attendent que quelque circonstance favorable, comme la section de la tige au-dessus d'eux par exemple, leur permette de se développer. C'est ce qu'on observe notamment dans le Fèvier (*Gleditschia*), dans la Symphorine (*Symphoricarpus*), etc.

**Opérations de culture fondées sur le développement des tiges adventives.** — Cette production adventive plus ou moins facile de racines et de bourgeons, c'est-à-dire de tiges enracinées, sur des parties très diverses, encore attachées au corps de la plante et qu'on peut en séparer aisément sans lui nuire, ou qu'on en a détachées à l'avance, la culture l'utilise très fréquemment pour multiplier les végétaux utiles. Un morceau de feuille suffit ainsi à refaire une Bégonie, un morceau de racine un Paulonier, un morceau de tige un Saule nouveau.

C'est la facile formation, sur les plaies, de nombreux bourgeons adventifs, bientôt développés en branches, que l'on met à profit, quand on *recépe* les arbres, c'est-à-dire quand on en sectionne la tige soit au ras du sol pour en faire un *taillis*, soit à une certaine hauteur pour en faire des *têtards*, ou quand on les *émonde*, c'est-à-dire quand on en coupe toutes les branches latérales. Ces deux pratiques, le *recépage* et l'*émondage*, ont pour objet d'ob-

tenir de l'arbre en peu d'années un grand nombre de branches toutes de même âge et de même force.

Dans la nature, une piqûre d'insecte ou l'érosion produite par le développement d'un Champignon parasite suffit pour provoquer sur le Bouleau, le Charme, le Robinier, le Pin et le Sapin, la production d'un grand nombre de rameaux adventifs nés côte à côte en des points très voisins et formant un petit buisson serré, qu'on appelle *balai de sorcière* ou *buisson de tonnerre*. Sur le Saule, des touffes adventives analogues, mais plus petites, portent le nom de *roses de Saule*.

**Mode de formation de la tige, exogène ou endogène.** — Les bourgeons normaux, ceux des Prêles comme les autres, naissent de la périphérie même de la tige; ils sont exogènes. Seulement, chez les Prêles, la gaine foliaire se soude à l'entre-nœud tout autour du bourgeon et l'enveloppe bientôt dans une poche qu'il devra percer plus tard pour s'allonger en branche au dehors, de manière à paraître endogène, comme en effet on l'a cru longtemps (1). De même les bourgeons *dormants* des arbres sont exogènes, quoique refoulés à l'intérieur de manière à sembler endogènes.

Les bourgeons adventifs sont tantôt exogènes, tantôt endogènes. Sur le thalle des Mousses, sur les jeunes feuilles des Fougères, du Bryophylle, de la Cardamine, de l'Athérure, sur l'unique cotylédon du Streptocarpe, sur les feuilles âgées des Péperomie, Bégonie, Achimène, etc., ils sont exogènes. Dans les Bégonies, ils naissent même d'une seule cellule de l'assise périphérique (2). Sur les racines, au contraire, même jeunes, sur l'entre-nœud inférieur de la jeune tige et sur les tiges âgées, ils sont endogènes, excepté dans les Linaires. Ils le sont aussi parfois dans toute l'étendue des tiges jeunes, comme on le voit parmi les Hépatiques dans un certain nombre de Jongermanniées et chez les Phanérogames pour les tiges florifères des Balanophorées et des Orobanchées.

**Définition de la tige par rapport à la racine.** — L'étude de sa conformation générale, jointe à celle de sa croissance et de sa ramification, nous permet maintenant de définir la tige par rapport à la racine.

La racine a une coiffe, c'est-à-dire qu'à partir d'une petite distance du sommet sa surface a subi une dénudation précoce, par l'arrachement de la couche périphérique qui ne subsiste qu'autour de la pointe. Il en résulte pour elle l'impossibilité d'avoir des feuilles, des stomates, des ramifications exogènes : trois choses qui exigent la présence de la couche superficielle.

La tige n'a pas de coiffe, c'est-à-dire que sa surface est continue et primitive, au moins jusqu'à une grande distance de sa pointe. Elle produit des feuilles; elle peut avoir et a souvent des stomates, et ses ramifications normales sont exogènes.

(1) Janczewski: *Sur le développement des bourgeons dans les Prêles* (Mémoires de la Société des Sciences naturelles de Cherbourg, XX, p. 69, 1876). — Famintzin: *Ueber Knospbildung bei Equiseten* (Bulletin de l'Académie des sciences de Saint-Pétersbourg, XXII, p. 194, 1876).

(2) Hansen: *Ueber Adventivbildungen bei den Pflanzen* (Abhandlungen der Senk. naturf. Gessellsch., XII, p. 147, 1880).



Dans la pratique, la présence des feuilles et des bourgeons axillaires, toujours facile à constater, caractérise la tige, leur absence, la racine.

Le mode de croissance vient quelquefois ajouter un trait de plus à ce caractère fondamental. La croissance terminale se fait de la même manière dans la racine et dans la tige. Lorsqu'elle demeure très courte, la tige comme la racine ne prend aucune croissance intercalaire. Mais quand un allongement intercalaire a lieu, il s'opère d'une manière différente dans la tige et dans la racine. Dans la racine il est faible, rapide et bientôt épuisé. Son maximum se trouve à quelques millimètres de la pointe et le plus souvent il s'annule déjà à la distance d'un centimètre. Dans la tige il est plus considérable, souvent même très grand, plus lent et il dure beaucoup plus longtemps. Son maximum est à plusieurs centimètres de la pointe et il se manifeste parfois encore à plus de cinquante centimètres du bourgeon terminal.

### § 5

#### Différenciation secondaire de la tige.

Il arrive parfois que toutes les parties du système ramifié qui forme la tige sont et demeurent de tout point semblables, ou du moins ne présentent entre elles que des différences d'âge et de position. C'est alors dans toutes ses parties une tige proprement dite, une tige ordinaire. Mais le plus souvent on voit s'établir çà et là, sur certaines branches ou sur les diverses portions de la même branche, des différences de grandeur, de forme et de constitution qui font remarquer immédiatement ces parties parmi les branches ordinaires. Cette différenciation est due tantôt au passage d'un milieu dans un autre, tantôt dans le même milieu à une adaptation à des fonctions spéciales.

**Différenciation avec le changement de milieu. Rhizomes.** — Si la tige étend ses ramifications dans deux milieux différents, dans la terre et dans l'air, par exemple, il y a dans ce fait seul une source de caractères différentiels. Les branches souterraines, par leur aspect, leur forme, leur dimension, leur durée, l'absence de stomates à leur surface, souvent aussi par leur structure comme nous le verrons plus tard, diffèrent notablement des branches aériennes de la même tige. C'est cet ensemble de caractères propres qu'on traduit par un nom spécial en les appelant des *rhizomes*. Ces différences atteignent leur maximum quand, en l'absence de racines, c'est le rhizome qui doit absorber les liquides du sol pour lui et pour la tige aérienne, comme dans le Psilote (*Psilotum*), le Trichomane (*Trichomanes*), la Corallorhize (*Corallorhiza*), l'Epipoge (*Epipogon*), etc.; il se couvre alors de poils absorbants analogues aux poils radicaux et ses feuilles avortent en ne laissant que de faibles traces de leur présence.

De même les branches submergées, également privées de stomates, ont des caractères propres et souvent une structure spéciale, qu'on ne retrouve pas dans les branches aériennes de la même tige, comme on le voit par exemple dans l'Utriculaire vulgaire (*Utricularia vulgaris*), l'Hottonie des marais (*Hottonia palustris*), etc.

**Différenciation dans chaque milieu en rapport avec des fonctions spéciales.** — Si maintenant l'on considère l'ensemble des branches qui s'étendent dans le même milieu, ensemble qui peut embrasser la tige tout entière si ce milieu est l'air, on y remarque des différences, qui se produisent dans diverses directions et qui correspondent à une adaptation pour autant de fonctions spéciales. Bornons-nous à signaler les principales, en insistant surtout sur celles que présente le système aérien.

**Branches bilatérales.** — C'est déjà une différenciation, quand certaines branches de la tige, se développant de manière à n'avoir qu'un seul plan de symétrie, deviennent bilatérales ou dorsiventrals (voir p. 35). Les Conifères, les arbres dicotylédons, les tiges rampantes ou grimpantes comme celles du Monstère (*Monstera*), du Lierre (*Hedera*), de la Courge (*Cucurbita*), etc., en offrent de nombreux exemples. Sur ces branches bilatérales, on observe souvent une inégalité de croissance entre les deux faces différentes, d'où résulte une courbure de nutation. Tantôt c'est la face supérieure qui s'accroît le plus et la flexion a lieu vers le bas : la branche est épinastique, comme dans le Tilleul (*Tilia*), le Poirier (*Pirus*), le Fraisier (*Fragaria*), la Lysimaque nummulaire (*Lysimachia Nummularia*), etc. Tantôt, au contraire, la croissance prédomine sur la face inférieure, la flexion s'opère vers le haut : la branche est hyponastique, comme dans le Prunier (*Prunus*), l'Orme (*Ulmus*), le Coudrier (*Corylus*), l'Épicéa (*Picea*), etc. (voir p. 36).

**Rameaux courts.** — C'est encore une différenciation, quand dans beaucoup de nos arbres, le Hêtre (*Fagus*), le Bouleau (*Betula*), le Mélèze (*Larix*), le Cèdre (*Cedrus*), etc., certaines branches, tout en continuant de croître chaque année, n'allongent pas leurs entre-nœuds et ne se ramifient pas, pendant que la branche ordinaire qui les porte allonge beaucoup les siens et se ramifie abondamment. Cette disposition, en permettant aux arbres d'avoir longtemps leurs longues branches garnies de feuilles, influe beaucoup sur leur aspect général, sur leur port.

La différence est plus grande si, comme dans certaines plantes à tige rampante, le Fraisier (*Fragaria*), l'Égopode (*Ægopodium*), etc., les branches à longs entre-nœuds qui courent à la surface du sol ne forment que des feuilles rudimentaires, laissant les rameaux courts et dressés porter seuls les feuilles parfaites. Dans le langage vulgaire on appelle les premiers *coulants* ou *stolons*. Elle est encore plus marquée dans le Taxode distique (*Taxodium distichum*), vulgairement Cyprés-chauve, où les rameaux courts tombent à chaque automne avec les feuilles qu'ils portent, et dans les Pins, où les rameaux courts cessent promptement de croître et portent seuls des feuilles parfaites, tandis que les branches longues ont une croissance indéfinie et ne produisent que des feuilles rudimentaires. Enfin la différence atteint son plus haut degré dans les Fragons (*Ruscus*), où les branches longues ne portent aussi que des feuilles avortées, mais où les rameaux courts ne produisent qu'une seule feuille, qui est parfaite, et avortent aussitôt au-dessus d'elle.

**Rameaux foliacés.** — Dans les Asperges (*Asparagus*), toutes les feuilles portées par les longues branches sont encore imparfaites, comme dans les Pins et les Fragons ; mais les rameaux courts n'en portent pas du tout. Ils ne

forment, en effet, que leur premier entre-nœud et cessent aussitôt de s'allonger, en prenant la forme d'aiguilles. A l'aisselle de chaque feuille rudimentaire, il naît un bouquet de ces rameaux sans feuilles. Riches en chlorophylle et abondamment pourvus de stomates, ils jouent le rôle des feuilles absentes. Aussi les appelle-t-on souvent rameaux *foliacés*. C'est un phénomène de substitution.

**Rameaux-vrilles.** — Quand la tige, trop frêle pour se soutenir seule, s'attache à des corps étrangers, quand elle est *grimpante*, comme on dit, elle s'accroche le plus souvent aux supports par des filaments simples ou rameux, enroulés en spirale, qu'on appelle des *vrilles*. Ces vrilles sont parfois empruntées à la tige, dont elles sont des branches plus ou moins différenciées.

Quelquefois c'est une branche végétative non modifiée qui saisit le support et fait office de vrille, comme dans la Sécuridace (*Securidaca*), ou bien c'est l'extrémité d'une pareille branche, comme dans l'Hélin (*Helinus*). Ailleurs c'est toute une branche modifiée, mais pouvant encore, si elle ne trouve pas à se fixer, reprendre le caractère des branches végétatives (certaines Papilionacées). Ailleurs enfin la différenciation est définitive, et la branche sert exclusivement à grimper, comme dans le Strychne (*Strychnos*) et le Caulotret (*Caulotretus*). Dans la Passiflore (*Passiflora*), par exemple, c'est un rameau axillaire dépourvu de feuilles et non ramifié qui constitue la vrille; il en est de même dans d'autres Passiflorées, comme la Modèce (*Modecca*), la Dédamie (*Deidamia*), etc. Il en est de même dans les Sapindacées, comme le Cardiosperme (*Cardiospermum*), la Serjanie (*Serjania*), la Paullinie (*Paullinia*), etc., ainsi que dans certaines Polygonacées, comme la Brunnichie (*Brunnichia*), l'Antigone (*Antigonum*), etc. Dans la Vigne (*Vitis*), le Cisse (*Cissus*) et l'Ampélopse (*Ampelopsis*), c'est la branche surnuméraire oppositifoliée (p. 244) qui forme une vrille; cette branche porte de petites feuilles rudimentaires, à l'aisselle desquelles elle se ramifie. On expliquera plus loin le mode d'enroulement de ces diverses vrilles et comment elles attachent solidement la tige à son support.

**Rameaux-épines.** — Dans le Prunier épineux (*Prunus spinosa*), vulgairement Prunellier, et dans l'Aubépine aiguë (*Crataegus oxyacantha*), certaines branches feuillées, cessant tout à coup de s'allonger, se terminent par une pointe dure et ligneuse, qu'on appelle une *épine*; ou bien encore certains rameaux courts, sans produire de feuilles, deviennent tout entiers des épines situées à l'aisselle des feuilles. Ailleurs, c'est tout un système de branches qui se transforme en une épine rameuse, comme dans les Fèviers (*Gleditschia*). Tantôt l'épine principale y porte de vraies feuilles, au moins à sa base, comme dans le Fèvier triépineux (*Gl. triacanthos*); tantôt elle ne forme dans toute sa longueur que des feuilles rudimentaires, comme dans le Fèvier de Chine (*Gl. sinensis*).

La culture diminue le nombre des épines en les développant, par une nourriture plus abondante, en branches feuillées ordinaires.

**Rameaux-tubercules.** — Aussi bien sur les parties souterraines ou submergées de la tige que sur ses parties aériennes, on voit souvent certaines branches se renfler en tubercules, et cela de diverses manières.

Tantôt c'est un rameau souterrain grêle qui, à un moment donné, renfle

son extrémité sur l'espace de plusieurs entre-nœuds, comme on le voit sur les branches souterraines de la Morelle tubéreuse, vulgairement Pomme de terre de l'Hélianthe tubéreux, vulgairement Topinambour, de l'Oxalide crénelée (*Oxalis crenata*), sur les branches submergées de la Sagittaire (*Sagittaria*) où le renflement comprend les deux derniers entre-nœuds, etc. Outre son bourgeon terminal, le tubercule porte alors plusieurs bourgeons latéraux.

Tantôt c'est un simple entre-nœud qui renfle sa portion supérieure, comme sur les branches souterraines de l'Ape tubéreuse (*Apios tuberosa*). Chaque tubercule ne porte alors qu'un seul bourgeon vers son sommet, le bourgeon axillaire de la feuille au-dessous de laquelle il s'est développé. Dix à quinze de ces tubercules peuvent se succéder le long de la même branche, séparés par des portions restées grêles; ils augmentent de grosseur de la base jusque vers le milieu, puis diminuent de nouveau et la branche se termine par une portion grêle.

Dans la Dauce carotte (*Daucus Carota*), le Panais cultivé (*Pastinaca sativa*), la Bette vulgaire variété rave (*Beta vulgaris* var. *rapacea*), le Radis cultivé (*Raphanus sativus*), le Choux navet (*Brassica Napus*), etc., l'entre-nœud inférieur de la tige primaire se tuberculise dans toute sa longueur. Ce renflement continue directement celui de la racine terminale, qui chez ces plantes se tuberculise aussi, comme on sait (p. 209), dans sa région basilaire. Le tubercule a donc ici une double origine morphologique; il est formé par les bases renflées et confondues de la tige et de la racine primaires. Dans les Cyclames (*Cyclamen*), l'entre-nœud inférieur de la tige se renfle seul et produit un tubercule aplati en forme de gâteau; dans les diverses Bégonies tubéreuses, c'est seulement la portion supérieure de cet entre-nœud qui forme le tubercule.

Ailleurs, c'est la base de chaque branche qui se renfle sur un certain nombre d'entre-nœuds, comme on le voit dans l'air pour certaines Orchidées épidendres comme les Maxillaires (*Maxillaria*), etc., dans la terre pour le Colchique (*Colchicum*), le Safran (*Crocus*) et le Glaïeul (*Gladiolus*). Ou bien c'est une branche du rhizome qui se tuberculise dans toute son étendue, comme chez les Gouets (*Arum*), les Colocases (*Colocasia*), les Nymphées (*Nymphaea*), etc. Dans les Dioscorées (*Dioscorea*), la branche du rhizome qui se tuberculise en prenant la forme d'une massue, ne produit que son entre-nœud basilaire, et avorte au-dessus; il en résulte que le tubercule est dépourvu d'écaillés et de bourgeons.

Ailleurs encore c'est un bourgeon axillaire qui, sans s'allonger en branche pour le moment, se renfle tout entier en un petit tubercule arrondi, comme on le voit sur les branches souterraines du Saxifrage granuleux (*Saxifraga granulata*), sur la base souterraine, elle-même déjà renflée en tubercule, de la tige du Safran (*Crocus*) et du Glaïeul (*Gladiolus*), et sur la tige aérienne de diverses Dioscorées, notamment de la *D. bulbifera* (*Dioscorea bulbifera*).

La plupart de ces tubercules se détachent, à un moment donné, du corps de la plante. Plus tard, en formant des racines adventives et en allongeant leurs bourgeons normaux, ils régénèrent autant d'individus nouveaux. Ils conservent donc et multiplient le végétal.

**Rameaux reproducteurs.** — Les rameaux qui portent les organes reproducteurs, soit directement à leur sommet comme dans les Mousses, soit sur leurs

feuilles comme dans les plantes vasculaires, prennent souvent des caractères spéciaux qui les différencient plus ou moins profondément par rapport aux rameaux ordinaires. Logiquement, ce serait donc ici le lieu d'expliquer, par exemple, comment les rameaux floraux des Phanérogames diffèrent des rameaux végétatifs, par leur forme, leur croissance, leur mode de ramification, etc. Mais comme leur différenciation est étroitement liée à celle des feuilles, qui la provoque, c'est plus loin seulement qu'il sera utile de l'étudier. Il suffit que nous en ayons ici marqué la place dans le plan de la Morphologie externe.

§ 6

Divers modes de végétation de la tige.

Sachant comment la tige croît, comment elle se ramifie, d'où elle tire son origine et comment elle se différencie, appliquons ces notions générales à l'étude des diverses allures qu'elle prend, des divers modes de végétation qu'elle affecte dans le milieu extérieur où elle se développe.

**Direction et situation diverses.** — Considérons d'abord le cas où le système ramifié de la tige, enraciné au sol par sa base, se développe tout entier dans l'air. Il arrive souvent que la tige primaire, normale ou adventive, peu importe, est et demeure verticale, trouvant en elle-même la force nécessaire pour supporter le poids de ses branches et de ses feuilles. Elle est *dressée*, comme dans les arbres de nos forêts. Ailleurs la tige est trop faible pour se soutenir elle-même. Alors, ou bien elle s'élève en s'accrochant à quelque support étranger, soit par des racines-crampons, comme dans le Lierre (*Hedera*), soit avec des aiguillons crochus, comme dans la Ronce (*Rubus*) et le Rosier (*Rosa*), soit avec l'extrémité de ses rameaux recourbée en crochet, comme dans l'Ancistroclade (*Ancistrocladus*), soit à l'aide de filaments enroulés en hélice qu'on nomme des vrilles, comme dans la Vigne (*Vitis*) et la Courge (*Cucurbita*); elle est *grimpeuse*. Ou bien elle s'enroule tout entière, elle et ses branches de divers ordres, autour d'un support ou d'une autre tige, comme dans le Liseron (*Convolvulus*), la Cuscute (*Cuscuta*) et le Houblon (*Humulus*); elle est *volubile*. La tige des Cuscutes se nourrit aux dépens des plantes autour desquelles elles s'enroule; elle est non-seulement volubile, mais encore *parasite*, comme on le verra plus loin. Ou bien enfin ne pouvant ni s'accrocher ni s'enrouler, elle retombe sur le sol, à la surface duquel elle développe ses ramifications, en y enfonçant de nombreuses racines adventives; elle est *rampante*, comme dans le Fraisier (*Fragaria*) ou la Véronique (*Veronica*).

Souvent la tige étend et développe ses ramifications mi-partie dans la terre où elles rampent horizontalement, mi-partie dans l'air où elles se dressent. Toute la partie souterraine, et c'est souvent la plus grande, constitue le *rhizome*, comme dans la Prêle (*Equisetum*), le Muguet (*Convallaria*), le Chien-dient (*Cynodon*), la Morelle tubéreuse (*Solanum tuberosum*), etc. Quand la tige dressée est renflée en un tubercule à sa base, ce tubercule est ordinairement souterrain, et les branches qui en émanent conservent aussi leur base

sous la terre, comme dans le Safran (*Crocus*), le Glaïeul (*Gladiolus*), le Cyclame (*Cyclamen*), etc.

Ailleurs, la tige étend ses branches mi-partie dans l'eau, mi-partie dans l'air. Parfois même elle vit tout entière dans l'eau, comme dans les Charagnes (*Chara*), ou n'envoie dans l'air que de petits rameaux florifères, comme dans les Potamots (*Potamogeton*). Enfin la tige se développe quelquefois dans trois milieux différents. Son rhizome s'étend horizontalement dans le sol d'un étang; ses branches dressées se ramifient dans l'eau, et enfin envoient dans l'air quelques-uns de leurs rameaux supérieurs. Il en est ainsi dans le Nénuphar (*Nuphar*), la Sagittaire (*Sagittaria*) et autres plantes aquatiques.

**Végétation des tiges dressées.** — Quand la tige dressée a une croissance illimitée, une consistance ligneuse et une longue durée, comme celle des arbres de nos forêts, à mesure qu'elle élève son sommet, elle se modifie à sa base et sa forme change. C'est d'abord un cône appuyé sur le sol, que touchent presque les longues branches inférieures horizontales, comme dans le Sapin (*Abies*). Mais plus tard ces branches meurent, tombent, et le dépérissement envahissant peu à peu les branches les plus âgées, de la base au sommet, la tige se trouve dégarnie dans une longueur de plus en plus grande. Cette portion dégarnie c'est le *tronc*, et l'ensemble des branches qu'elle porte au sommet c'est la *cime* de l'arbre.

La proportion relative du tronc et de la cime, et surtout la forme de celle-ci, varient suivant les arbres. C'est un des éléments les plus caractéristiques de leur port. Les uns ont la cime arrondie comme le Chêne (*Quercus*) et le Hêtre (*Fagus*); d'autres l'ont étroite et élancée comme le Peuplier pyramidal, ou triangulaire comme les Épicéas (*Picea*) et la plupart des Pins (*Pinus*), ou aplatie en parasol comme le Pin pignon (*Pinus Pinea*). Cet aplatissement atteint son maximum dans certaines Bombacées de l'Amérique du Sud, comme l'Ériodendre (*Eriodendron*) et le Chorise (*Chorisia*), dont le tronc, énorme en hauteur et épaisseur, supporte une cime très large et très surbaissée en forme de toit, réduite souvent à un seul étage de branches. Les arbres dits *pleureurs* font retomber vers le sol les branches de leur cime, et cela de deux manières différentes. Le Saule de Babylone (*Salix babylonica*) laisse pendre ses longs rameaux flexibles; le Frêne pleureur, le Sophore pleureur courbent vers le bas leurs branches rigides.

Ce ne sont pas seulement leurs branches les plus âgées que les arbres perdent peu à peu. Il s'en sépare aussi chaque année de jeunes rameaux à la périphérie de la cime. Ce sont d'abord tous les rameaux florifères, dont les derniers meurent après la maturation des fruits. Ce sont aussi, dans certains cas, des rameaux feuillés qui se détachent avec leurs feuilles, soit à la fin de leur première année comme dans le Taxode distique (*Taxodium distichum*), soit après plusieurs années comme dans les Pins (*Pinus*).

**Végétation des tiges volubiles (1).** — Il y a des tiges volubiles de consis-

(1) L. Palm: *Ueber das Winden der Pflanzen*. Stuttgart, 1827. — H. v. Mohl: *Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen*. Tübingen, 1827. — Dutrochet: *Recherches sur la volubilité des tiges* (Comptes rendus, XIX, p. 295, 1844). — Ch. Darwin: *Les*

\* tance herbacée et qui périclent chaque année, tout entières, comme dans les Ipomées (*Ipomœa*), ou seulement dans toute leur région aérienne, comme dans la Boussingaultie (*Boussingaultia*). D'autres sont ligneuses et persistantes, comme celles de l'Aristolochie siphon (*Aristolochia Siphon*), des Ménispermés (*Menispermum*), etc. ; c'est à ces dernières que s'applique le nom de *lianes*.

Composées de longs entre-nœuds, ces tiges ont la faculté de s'enrouler en hélice autour des supports dressés qu'on leur présente, pourvu qu'ils soient suffisamment minces. Cet enroulement est une conséquence directe de la circumnutation dont ces tiges sont douées au plus haut degré (p. 239), et cette nutation résulte à son tour, comme on l'a vu (p. 36), d'un allongement inéquilatéral.

**Sens de l'enroulement.** — Le sens de l'enroulement est en général constant dans la même espèce. La plupart des tiges volubiles s'enroulent à droite, c'est-à-dire de gauche à droite en montant quand on a le support devant soi ; tels sont le Liseron des champs (*Convolvulus arvensis*) et la Calystégie des haies (*Calystegia sepium*), l'Ipomée pourpre (*Ipomœa purpurea*), vulgairement Volubilis, le Haricot vulgaire (*Phaseolus vulgaris*), l'Aristolochie siphon (*Aristolochia Siphon*), la Thunbergie odorante (*Thunbergia fragrans*), le Jasmin grêle (*Jasminum gracile*), l'Asclépiade charnue (*Asclepias carnosa*), le Ménisperme du Canada (*Menispermum canadense*), etc. Un petit nombre seulement s'enroulent à gauche, comme le Houblon (*Humulus Lupulus*), le Chèvrefeuille (*Lonicera Caprifolium*), le Tamier (*Tamus communis*), la Testudinaire (*Testudinaria elephantipes*), la Renouée liseron (*Polygonum Convolvulus*) et la R. grimpante (*P. scandens*), etc.

Les divers espèces d'un même genre enroulent ordinairement leur tige dans le même sens. Cependant la Dioscorée batate (*Dioscorea Batatas*) est volubile à gauche, tandis que la Dioscorée cultivée (*D. sativa*), la D. villeuse (*D. villosa*), la D. discoloré (*D. discolor*), etc., sont volubiles à droite.

Il arrive aussi, comme dans la Morelle douce-amère (*Solanum Dulcamara*), que le sens de l'enroulement, constant d'ailleurs dans toute l'étendue de la tige, varie d'une plante à l'autre dans la même espèce. Bien plus, la même tige peut quelquefois s'enrouler d'abord dans un sens, puis dans le sens opposé, comme dans le Loase orangé (*Loasa aurantiaca*), l'Hibbertie dentée (*Hibbertia dentata*), le Scyphanthe élégant (*Scyphanthus elegans*), etc.

**L'enroulement est précédé d'une circumnutation et accompagné d'une torsion dans le même sens.** — Les premiers entre-nœuds d'une tige volubile, qu'ils soient issus d'une graine comme dans le Haricot (*Phaseolus*), d'un rhizome comme dans le Liseron (*Convolvulus*) ou d'une tige ligneuse aérienne comme dans l'Aristolochie (*Aristolochia*), ne s'enroulent pas ; ils croissent en ligne droite et sans support. Les entre-nœuds suivants s'enroulent, au contraire. Ils s'allongent d'abord beaucoup, se penchent latéralement par leur propre poids et c'est dans cette position inclinée que la circumnutation commence à s'y opérer énergiquement.

*mouvements et les habitudes des plantes grimpantes*, 1865. Trad. française, p. 3, 1877. — De Vries: *Zur Mechanik der Bewegungen der Schlingpflanzen* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 317, 1873).

Ordinairement deux ou trois des plus jeunes entre-nœuds se trouvent à la fois en mouvement révolutif, et comme ils sont à divers états de croissance, la flexion du plus âgé ne coïncide pas le plus souvent avec celle du plus jeune. La courbure de la région mobile tout entière n'est donc ordinairement pas un arc simple, mais une sorte d'S très allongé, dont les diverses parties ne sont pas dans le même plan. A mesure que de nouveaux entre-nœuds sortent du bourgeon et s'allongent, ils commencent leur nutation ; en même temps le troisième ou quatrième entre-nœud, à partir du bourgeon, cesse de tourner et se redresse. C'est alors que se manifeste en lui une autre inégalité, à la suite de laquelle il se tord, jusqu'à ce qu'enfin sa croissance s'éteigne complètement. La torsion est donc consécutive de la nutation. Dans toutes les tiges volubiles, le sens de la circumnutation et de la torsion est le même que le sens de l'enroulement autour du support.

Le mouvement révolutif conserve souvent, dans la même plante et à égalité de conditions extérieures, une grande uniformité. Pour ce qui est du temps nécessaire à l'accomplissement d'une révolution dans des conditions favorables, on s'en fera une idée par les nombres suivants : Scyphanthe (*Scyphanthus elegans*), 1<sup>h</sup>, 17 ; Akébie (*Akebia quinata*), 1<sup>h</sup>, 30 ; Calystégie (*Calystegia sepium*), 1<sup>h</sup>, 42 ; Haricot (*Phaseolus vulgaris*), 1<sup>h</sup>, 57 ; Adhatode (*Adhatoda cydoniæfolia*), 48<sup>h</sup>.

**Mécanisme de l'enroulement.** — Supposons que la circumnutation, par laquelle la tige tâte pour ainsi dire dans tous les sens l'espace environnant, amène sa région terminale à toucher par quelque point de sa face interne un support dressé. Empêchée désormais de se mouvoir, la partie libre s'accroît par la suite en une hélice ascendante. Si le support n'est pas trop gros, c'est lui qui forme l'axe de cette hélice, c'est autour de lui que la tige s'enroule. Mais la fixation qui met obstacle au mouvement révolutif et le transforme en une hélice ascendante peut s'obtenir artificiellement, et la présence d'un support interne n'est nullement nécessaire. On peut, par exemple, poser un support contre la face externe de la région mobile et l'y fixer en un point par de la gomme, pour que la tige ne s'en écarte pas. L'enroulement spiralé se produit alors absolument comme dans le cas ordinaire ; seulement le support est situé en dehors de l'hélice, qui est vide. Il n'est pas rare d'ailleurs d'observer dans la nature un pareil enroulement libre, n'embrassant aucun support ; il en est ainsi, par exemple, quand une tige volubile enroulée autour d'un tuteur vient à en dépasser le sommet.

Les premiers tours d'une tige enroulée autour d'un support, surtout s'il est mince, ne le touchent ordinairement pas ; ils sont lâches et surbaissés. Les tours plus âgés, au contraire, s'appliquent étroitement contre le support ; ils sont étroits et élancés. L'étroit embrassement du support par la tige volubile n'est donc qu'un résultat ultérieur et provient de ce que les tours, d'abord lâches, se resserrent plus tard. Ce fait, fondamental pour l'intelligence du mécanisme de l'enroulement, est mis hors de doute par l'étude des tiges enroulées sans support interne. Là aussi les tours sont d'abord lâches et surbaissés ; par les progrès de l'âge, ils deviennent plus étroits et plus élancés, jusqu'à ce qu'enfin la portion de tige considérée se prolonge en ligne droite.



Il ne reste alors, de chaque tour de spire, qu'un tour de torsion. Il n'est pas impossible que ce redressement des tours, d'abord surbaissés et presque horizontaux, soit provoqué par le géotropisme.

S'il y a un support au centre de l'hélice, c'est ce redressement continu et progressif qui, fixant toujours solidement contre lui la base de la région terminale, empêchera constamment cette région d'accomplir sa circumnutation normale. Le sommet continuera donc toujours de s'accroître en hélice et de s'enrouler en montant autour du support. Si l'on retire tout à coup le support après qu'il s'est formé autour de lui quelques tours lâches et surbaissés, la tige conserve quelque temps sa forme spiralée, mais ensuite elle se redresse et recommence de nouveau son mouvement révolutif.

On voit aussi qu'à chaque tour d'hélice de la tige autour du support, correspond un tour de torsion de l'entre-nœud autour de son axe.

**Épaisseur maxima du support.** — On peut admettre qu'il y a, pour chaque espèce, un maximum d'épaisseur du support, pour lequel l'enroulement est encore possible. Le support ne devra pas être beaucoup plus gros que la largeur des tours que la tige est capable de former en l'absence de tout support. S'il en est autrement, le sommet s'enroulera d'abord en dehors et à côté du support trop large, puis peu à peu cet enroulement s'effacera, comme on l'a vu.

**La volubilité est indépendante de la radiation.** — Le mouvement révolutif des tiges volubiles, et par conséquent l'enroulement qui résulte de son empêchement, sont des résultats immédiats d'une croissance inégale. Ils s'opèrent par suite avec d'autant plus d'énergie que les conditions extérieures sont plus favorables à la croissance et que celle-ci est plus active, en d'autres termes, que la nutrition est plus abondante et la température plus voisine de son optimum. La nutrition des plantes vertes étant influencée par la radiation, on comprend que certaines d'entre elles perdent leur volubilité en s'étiolant par un séjour prolongé à l'obscurité. Il en est ainsi, par exemple, dans la Dioscorée batate (*Dioscorea Batatas*) (1).

La radiation est pourtant sans action directe sur la volubilité, comme elle est sans influence directe sur la circumnutation. A l'obscurité, l'Ipomée pourpre et le Haricot vulgaire, par exemple, s'enroulent autour des supports, tout aussi bien qu'à la lumière. La Dioscorée batate elle-même, placée à l'obscurité, y continue tout d'abord à s'enrouler. C'est plus tard seulement, et comme une conséquence de son étiolement, qu'elle perd sa nutation tournante.

**Végétation des tiges grimpantes** (2). — Chez quelques plantes, la tige grimpe à l'aide de crochets, qui çà et là hérissent sa surface. Dans le Gaillet gratteron (*Galium Aparine*), les crochets sont de simples poils rigides et arqués; dans les Ronces (*Rubus*), les Rosiers (*Rosa*) et, parmi les Palmiers, dans les Calames (*Calamus*), les crochets sont des émergences acérées et recourbées vers

(1) Duchartre: Comptes rendus, LXI, p. 1142, 1865. — De Vries: *loc. cit.*, p. 238, 1873.

(2) Darwin: *Les mouvements et les habitudes des plantes grimpantes*, 1865. Trad. française, p. 105, 1877. — De Vries: *Längenwachstum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 302, 1874) — Leclerc du Sablon: *Recherches sur l'enroulement des vrilles* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, V, p. 5, 1887).

le bas. Dans les Ancistrocladés (*Ancistrocladus*), ce sont les extrémités mêmes des branches, ramifiées en sympode.

Chez d'autres, la tige grimpe avec des racines adventives, modifiées en crampons. Le Lierre grimpant (*Hedera Helix*) en est l'exemple le plus connu; mais la Margravie à ombelle (*Marcgravia umbellata*) et le Figuier rampant (*Ficus repens*) se comportent comme lui. A l'endroit où la racine de ces plantes presse le support, une lame de verre par exemple, elle sécrète un liquide visqueux, qui en se desséchant lentement y détermine une adhérence intime. La racine est alors comme cimentée au support.

Bien plus souvent, la tige grimpe en s'accrochant par des filaments enroulés en spirale, par des vrilles. Ce sont parfois (on l'a vu p. 253) des portions de tige ou des branches différenciées, comme dans la Vigne (*Vitis*) et la Passiflore (*Passiflora*), plus fréquemment des feuilles ou parties de feuilles différenciées, comme dans la Courge (*Cucurbita*) et la Gesse (*Lathyrus*). Dans la Capucine (*Tropæolum*) et la Clématite (*Clematis*), c'est le pétiole même d'une feuille ordinaire, dans la Fumeterre (*Fumaria*), c'est la feuille normale tout entière, qui fait fonction de vrille. Quelle que soit cette origine, sur laquelle nous aurons à revenir plus loin à propos des feuilles, les vrilles se comportent toujours de la même manière dans la végétation des plantes grimpantes, et nous avons à étudier ici ce mode d'action.

**Sensibilité des vrilles à la pression.** — Quand la vrille, complètement sortie du bourgeon, a acquis environ les trois quarts de sa dimension définitive, elle est encore étendue le plus souvent en ligne droite. A ce moment l'extrémité de la branche qui la porte accomplit d'ordinaire une circumnutation active et la vrille elle-même est douée de mouvements révolutifs, sans torsion toutefois. En même temps elle croît rapidement. Il suffit d'une légère pression pour modifier cette croissance, la diminuer sur la face touchée, l'augmenter au contraire du côté opposé, et pour déterminer en conséquence dans la vrille, au point de contact, une courbure concave, qui se propage ensuite vers le haut et vers le bas. En un mot, la vrille est sensible à la pression.

Le degré de sensibilité de la vrille varie suivant les plantes. Dans la Passiflore grêle (*Passiflora gracilis*), il suffit d'une pression d'un milligramme pendant 23 secondes pour provoquer la courbure; dans le Sice (*Sicyos*), il faut une pression de 3 à 4 milligrammes pendant 30 secondes; le Dicentre (*Dicentra thalictrifolia*) exige une demi-heure, le Smilace (*Smilax*) plus d'une heure, l'Ampélopse (*Ampelopsis*) plus longtemps encore.

D'autre part, en traçant des divisions équidistantes sur la vrille encore droite et les mesurant de nouveau après la courbure, on s'est assuré que l'allongement est plus petit sur la face pressée, plus grand sur la face opposée, que dans les régions de la même vrille situées au-dessous et au-dessus, et demeurées droites. Ainsi, par exemple, dans une vrille de Courge pépon (*Cucurbita Pepo*), l'accroissement, pour chaque intervalle primitif de 1 millimètre, a été : sur la face convexe de 1<sup>mm</sup>,4, sur la face concave de 0<sup>mm</sup>,1; l'accroissement moyen de la région demeurée droite était dans le même temps de 0<sup>mm</sup>,2.

**Mécanisme de l'enroulement des vrilles.** — Ceci posé, il est facile de com-

prendre le mécanisme de l'enroulement d'une vrille quelconque, celle de la Bryone dioïque (*Bryonia dioica*), par exemple (fig. 89).

Il faut d'abord qu'elle soit amenée par quelque point de sa surface en contact direct avec un support. Ce résultat est atteint par le double mouvement révolutif de la branche et de la vrille elle-même ; grâce à cette ample et active circumnutation, la vrille se trouve promenée tour à tour dans toutes les directions de l'espace et, s'il existe un support quelque part à sa portée, elle vient le toucher infailliblement. Ce contact établi, sous l'influence de la légère pression développée, la vrille se courbe et s'applique autour du support, pourvu qu'il ne soit pas trop mince. Par là de nouveaux points sont incessamment soumis à la pression, et, l'effet se propageant, l'extrémité libre de la vrille s'enroule tout entière et solidement autour du support, en y formant un nombre de tours d'autant plus grand que le premier point de contact se trouve plus rapproché de la base de la vrille. Dès lors la tige grimpante est solidement attachée. Mais ce n'est pas tout.

La région de la vrille située entre sa base et le point d'attache s'enroule en tire-bouchon. Ce second effet s'accomplit 12 à 24 heures après la fixation ; il a pour résultat de tirer en haut la tige grimpante, de la soulever et de la tendre sur son support. Il complète ainsi utilement le premier. Cette contraction en hélice de la portion libre de la vrille fixée a lieu d'abord dans un sens, puis en sens contraire ; si la vrille est longue avec des tours serrés, on y trouve jusqu'à cinq ou six points de rebroussement. C'est là tout simplement une nécessité méca-

nique, résultant de ce que le cordon est fixé aux deux bouts. Il faut bien que son enroulement ait lieu alternativement dans un sens et dans l'autre, pour que les torsions correspondantes puissent se neutraliser.

Un grand nombre de vrilles, très tendres au moment de l'enroulement, deviennent plus tard solides et ligneuses. Certaines s'épaississent même notablement.

L'enroulement des vrilles est donc la conséquence directe d'une modification amenée dans la croissance par une pression superficielle. Tout ce qui favorise la croissance, une température assez élevée, une humidité conve-

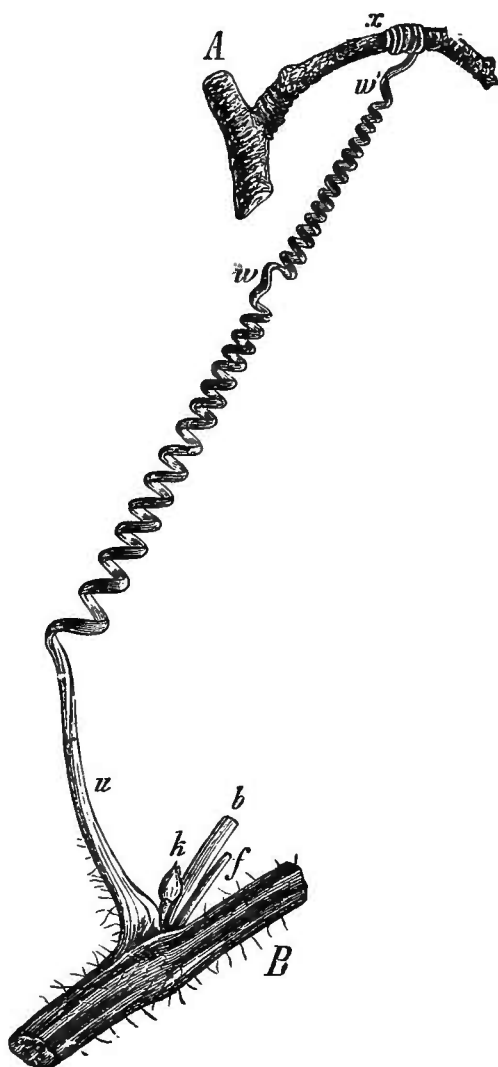


Fig. 89. — Bryone dioïque (*Bryonia dioica*). B, un fragment de tige d'où s'échappe, à côté du pétiole *b* et du bourgeon *k*, une vrille, dont la partie basilaire *u* est rigide et dont la portion supérieure *x* s'est enroulée autour d'une branche A. La longue région moyenne de la vrille, comprise entre la base *u* et l'attache *x*, s'est contractée en hélice en soulevant la tige B; *w*, *w'*, les points de rebroussement (Sachs).

nable, une nutrition abondante, en augmente l'énergie. Si toutes ces conditions sont remplies, la vrille se comporte à l'obscurité comme en pleine lumière. Elle y accomplit sa circumnutation, rencontre son support, enroule d'abord autour de lui son extrémité supérieure, puis contracte en tire-bouchon sa région inférieure.

Que deviennent les vrilles qui n'ont pas rencontré de support ? Après quelques jours, ayant atteint leur dimension définitive, elles perdent à la fois leur nutation révolutive et leur sensibilité à la pression. Dans certaines plantes elles demeurent alors droites, s'atrophient et tombent, comme dans la Vigne (*Vitis*), l'Ampélopse (*Ampelopsis*), le Bignone (*Bignonia*), etc. Plus souvent, elles s'enroulent lentement en hélice du sommet à la base, et dans cet état se lignifient ou se dessèchent, comme dans les Cucurbitacées et la Passiflore (*Passiflora*). Cet enroulement spontané des vrilles libres est dû simplement à ce que la face supérieure s'y allonge encore pendant quelque temps après que la face inférieure a déjà terminé sa croissance. Il est de la même nature que l'enroulement en hélice de la région inférieure des vrilles fixées.

Une vrille ne s'enroule pas autour d'un support trop mince. On comprend, en effet, que la différence de longueur due à l'inégal accroissement des deux côtés de la vrille doit avoir une limite. Cette limite atteinte, si la courbure n'embrasse pas le support trop mince, la pression ne s'exerce pas sur de nouveaux points, l'effet ne se propage pas et bientôt la première flexion s'efface. Les vrilles très minces de la Passiflore grêle (*Passiflora gracilis*) s'enroulent autour d'un fil de soie ; il faut pour enrouler celles de la Vigne, qui ont environ 3 millimètres de largeur, un support de 3<sup>mm</sup>,5. D'une façon générale, il faut que le support ait au moins le diamètre de la vrille ; les accroissements des deux faces opposées sont alors dans le rapport de 1 à 3.

On voit, en résumé, que le mécanisme de l'enroulement des vrilles est tout à fait différent de celui de l'enroulement des tiges volubiles.

**Vrilles adhésives.** — Certaines vrilles et au plus haut degré celles de l'Ampélopse hédéracé (*Ampelopsis hederacea*) et du Bignone grimpant (*Bignonia capreolata*) ont une propriété singulière. Tout d'abord, elles sont douées d'un fort phototropisme négatif qui les dirige vers le mur ombragé par le feuillage ou, dans l'état sauvage, vers quelque paroi de rocher ou quelque tronc d'arbre. En même temps, grâce à leur active circumnutation, elles se livrent à des mouvements en divers sens, à des tâtonnements, pour ainsi dire. Une fois que les extrémités courbées de la vrille rameuse sont venues ainsi se poser et se presser contre l'obstacle, elles se gonflent, deviennent d'un rouge brillant et produisent chacune un disque aplati qui se soude intimement avec le support (fig. 90). Deux à trois jours suffisent pour opérer ce gonflement et cette fixation. Il est probable que la pelote adhère d'abord par une mince couche de suc gommeux ou résineux sécrété à la surface ; mais l'adhérence doit principalement sa force à ce que le coussinet pénètre dans tous les creux du support et se moule sur toutes ses saillies.

Une fois la fixation opérée, toute la vrille s'épaissit ; en même temps, elle se contracte en spirale, ce qui attire vers le mur ou le rocher la portion de tige où elle est insérée ; enfin elle se lignifie. L'hiver suivant, elle meurt :

mais elle n'en continue pas moins à tenir solidement, d'une part à la tige et de l'autre au support. Elle demeure ensuite dans cet état, quoique soumise à toutes les intempéries, pendant plus de 15 ans. Sa solidité et la force d'adhérence de ses disques est considérable.

Une vrille pourvue de cinq disques peut, après dix ans, supporter un poids de 5 kilogrammes sans se briser ni se séparer du mur. Comme chaque branche forme un grand nombre de ces vrilles, elle se trouve fixée au mur avec une force très grande, capable de soutenir le poids toujours croissant de la tige, qui chaque année s'épaissit et se lignifie davantage. C'est ainsi que la Vigne-vierge grimpe sur les murs, sur les toits et qu'elle s'y élève à plus de quarante mètres de hauteur.

Toute vrille qui n'arrive pas à toucher un support, non seulement ne fait pas de pelotes adhésives, mais encore se dessèche, se réduit à un filament grêle, meurt et enfin se détache de la plante.

**Végétation des tiges rampantes.**

— Dans le Fraisier comestible (*Fragaria vesca*), la Lysimachie nummulaire (*Lysimachia Nummularia*), le Gléchome hédéracé (*Glechoma hederacea*), vulgairement Lierre-terrestre, la Véronique officinale (*Veronica officinalis*), et autres plantes semblables, la jeune tige s'élève d'abord verticalement un peu au-dessus du sol où elle enfonce sa racine terminale. Puis, trop faible pour se soutenir, elle se couche sur la terre, soit à sa base seulement en gardant son sommet relevé, soit dans toute son étendue. Sur sa face inférieure et surtout aux nœuds, elle produit, de la base au sommet, des racines adventives qui la nourrissent directement. Aussi voit-on, et le plus souvent dès la troisième année, la racine terminale périr et avec elle la base de la tige, qui n'est plus nourrie désormais que par ses racines adventives. La tige continue ensuite à mourir graduellement en arrière avec les racines qu'elle porte, pendant qu'elle s'allonge sans cesse et produit de nouvelles racines en avant. La plante végète de la sorte indéfiniment, quoique la partie vivante de sa tige n'ait jamais plus de trois à quatre années d'âge. En même temps, elle marche en quelque sorte à la surface du sol, en s'éloignant de plus en plus de son point de départ.

Pendant qu'elle s'allonge ainsi, la tige rampante se ramifie d'ordinaire, et ses branches de divers ordres se comportent comme elle. A mesure qu'elle se détruit en arrière, les branches qu'elle portait se trouvent mises en liberté; la destruction progresse ensuite sur chaque branche, dont elle isole les rameaux,

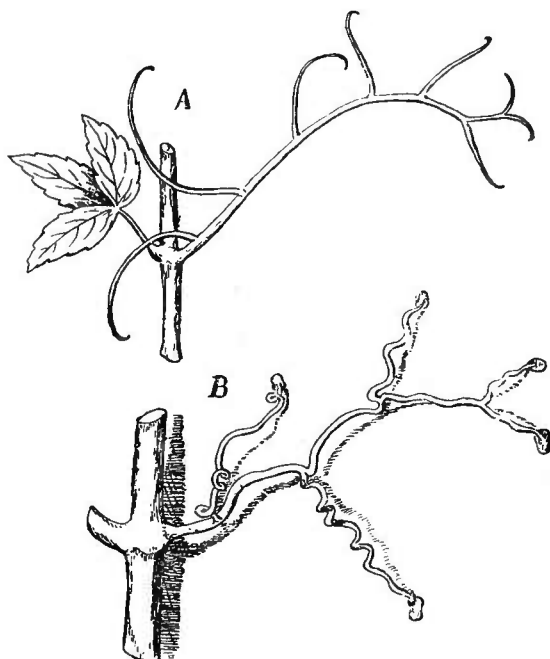


Fig. 90. — Ampélope hédéracé (*Ampelopsis hederacea*). A, vrille rameuse encore libre, mais complètement développée, avec une jeune feuille du côté opposé de la tige. B, vrille plus âgée, plusieurs semaines après sa fixation à un mur, avec ses ramifications épaissies et contractées en spirale, et ses extrémités renflées en disques adhésifs. Les ramifications libres se sont flétries et détachées (d'après Darwin).

et ainsi de suite. En rampant, la tige se fragmente donc peu à peu, se dissocie; à un moment donné, elle n'est représentée que par ses multiples sommets, épars à la surface du sol. Chaque fragment, véritable marcotte naturelle, se suffit à lui-même et forme un individu complet. La plante se multiplie, par conséquent, en ne faisant pourtant pas autre chose, après tout, que se ramifier (p. 81).

**Végétation des rhizomes (1).** — La plupart des rhizomes s'étendent horizontalement dans la terre et végètent dans sa profondeur comme on vient de voir que font les tiges rampantes à sa surface. Ils s'allongent et se ramifient par un bout, où ils se couvrent de racines adventives. Ils se détruisent en même temps par l'extrémité opposée, en dissociant leurs branches et leurs rameaux. Ils progressent, par conséquent, dans le sol, en s'éloignant constamment de leur point de départ et, en marchant, ils se dissocient et se multiplient. Il en est quelques-uns qui se dirigent obliquement dans la terre, comme dans l'Adoxe (*Adoxa*), etc. Ceux des Prêles (*Equisetum*) projettent même verticalement de haut en bas des branches qui s'enfoncent jusqu'à une profondeur considérable, pour s'étendre ensuite horizontalement.

Les rhizomes envoient verticalement dans l'air des tiges feuillées et florifères qui meurent chaque année. Ces tiges naissent de deux manières différentes et il en résulte pour le rhizome deux modes d'allongement.

Tantôt, comme dans le Blé rampant (*Triticum repens*) et le Butome à ombelle (*Butomus umbellatus*), la Primevère officinale (*Primula officinalis*) et l'Adoxe moschatelline (*Adoxa Moschatellina*), le rhizome s'allonge indéfiniment sans jamais sortir de terre. Les tiges dressées qui viennent à l'air y épanouir les feuilles et les fleurs sont des branches axillaires, nées sur les flancs du rhizome, qui en produit chaque année de nouvelles.

Tantôt, et bien plus souvent, c'est le sommet même du rhizome qui tout à coup se relève verticalement et vient étaler à l'air ses feuilles et ses fleurs. Cette portion verticale périt à la fin de l'année et le rhizome se trouve tronqué. Mais le bourgeon axillaire le plus proche de la cicatrice s'est développé en une branche horizontale qui prolonge la tige et, au printemps suivant, redresse dans l'air son extrémité. A l'automne cette extrémité périt à son tour en laissant une nouvelle cicatrice; le bourgeon le plus proche s'allonge de même en une branche qui prolonge le rhizome, et ainsi de suite. En un mot, il se forme un sympode, non pas, comme nous l'avons vu dans le Tilleul par exemple, parce que le bourgeon terminal avorte, mais parce que toute la partie supérieure de la tige se détruit chaque année. Si les cicatrices sont bien apparentes, on pourra sur un pareil rhizome compter le nombre d'années qu'il a vécu avant de se détruire par sa base. La chose est des plus faciles avec les Polygonates (*Polygonatum vulgare*, *P. multiflorum*), qui doivent à leurs cicatrices ou empreintes très nettes leur nom vulgaire de Sceau-de-Salomon. Leur rhizome est représenté fig. 91. Les feuilles y sont distiques et c'est toujours à l'aisselle de la neuvième, située alternativement à droite et à gauche, que

(1) Irmisch : *Morphologie der Knollen-und Zwiebelgewächse*, Berlin, 1850. *Beiträge zur Morphologie der Pflanzen*, Halle, 1854-1856. Divers mémoires dans le *Botanische Zeitung* et le *Flora*.

se développe le bourgeon de prolongement. La ramification est donc une cyme unipare hélicoïde. Le rhizome des Laïches (*Carex*) est également sympodique, mais ici l'extrémité dressée ne fleurit que la seconde année et ne meurt qu'au second automne.

**Végétation des tiges tuberculeuses.**—

Le tubercule du Safran (*Crocus*), du Glaïeul (*Gladiolus*), du

Colchique (*Colchicum*), végète en sympode comme le rhizome du Polygonate. Au printemps il produit, à l'aisselle d'une de ses tuniques membraneuses, une branche aérienne, feuillée et florifère (fig. 92). Cette branche se renfle à sa base et forme un tubercule nouveau, qui se superpose au tubercule épuisé qui l'a produite; elle meurt plus tard jusqu'au niveau du renflement. Celui-ci se comporte, au printemps prochain, comme le précédent. Les tubercules se succèdent donc en sympode, et la seule différence avec le Polygonate est que le tubercule formé une année se détruit l'année suivante. Le sympode ne comprend donc jamais que deux articles à la fois.

Outre ce tubercule de remplacement, il se fait en même temps à sa base, à l'aisselle de ses feuilles inférieures, un certain nombre de petits tubercules, qui n'arriveront à fleurir qu'après deux ou trois ans. Par eux s'opère la ramification idéale du sympode et, comme ils se séparent chaque année, la multiplication de la plante.

Dans nos Orchidées indigènes, où le tubercule est formé de racines concre-

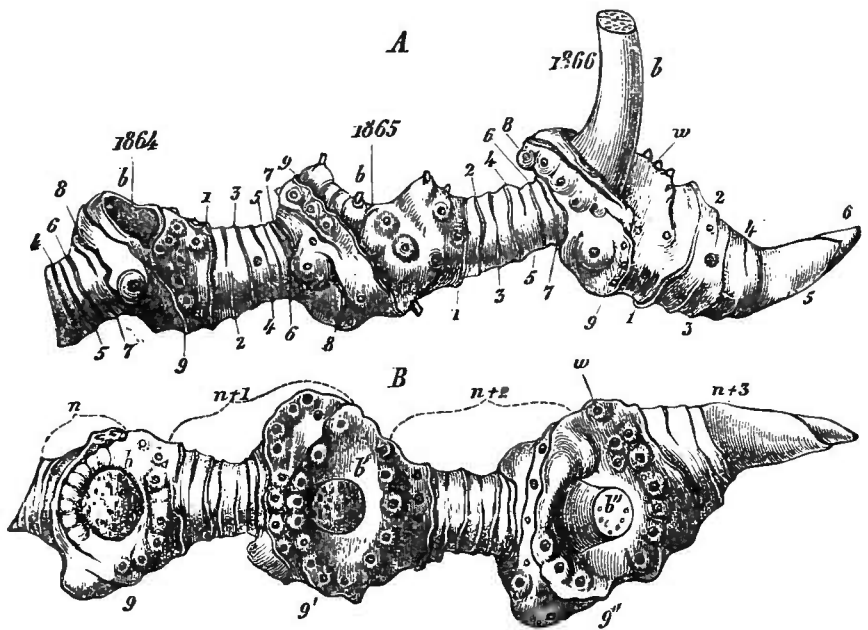


Fig. 91. — Polygonate multiflore (*Polygonatum multiflorum*). Portion antérieure, comprenant quatre années, d'un rhizome beaucoup plus long; A, de profil; B, de face. Les racines adventives sont coupées et leur place se reconnaît aux petites marques arrondies. 1864, 1865, 1866 sont les années où les articles du sympode se sont développés; b, b', b'', sont les cicatrices correspondantes.

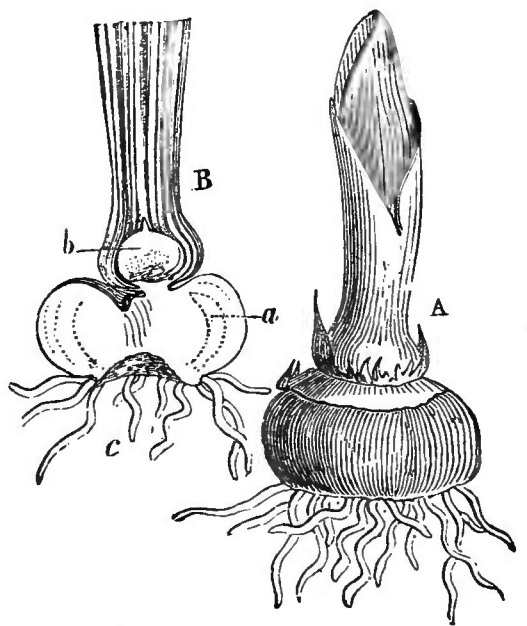


Fig. 92. — Safran cultivé (*Crocus sativus*). A, tubercule portant son bourgeon axillaire en voie de développement. B, le même coupé en long; a, tubercule ancien; b, tubercule de remplacement; c, racines adventives.

centes (p. 209, fig. 64 et 65), les choses se passent de même, à une différence près. A la fin de chaque période végétative, après que le bourgeon destiné à l'année suivante a constitué un vigoureux tubercule, la branche de l'année meurt tout entière, y compris sa portion basilaire, et se trouve détruite par la putréfaction. Il ne se forme plus de sympode, ou plutôt le sympode ne comprend jamais qu'un seul article à la fois. Il n'en est pas moins vrai que le développement des bourgeons souterrains est sympodique. En outre, le sympode idéal serait ici une cyme unipare scorpioïde.

**Végétation des tiges parasites.** — Les Cuscutes (*Cuscuta*), parasites redoutés des agriculteurs, germent sur la terre et y enfoncent leur racine terminale, pendant que leur tige filiforme, décrivant une courbe circulaire, vient toucher la tige d'une plante voisine. Si cette plante est capable de nourrir le parasite, si c'est un Thym, un Trèfle, une Luzerne ou une Bruyère pour la Cuscute du Thym, une Ortie, un Houblon ou une Vesce pour la Cuscute majeure, un Lin pour la Cuscute densiflore, la tige s'enroule autour d'elle, l'enlace d'une spire serrée et développe aux points de contact de petits corps oblongs qui s'enfoncent dans la tige hospitalière et y pénètrent parfois jusqu'au centre. Leur fonction étant d'aspirer, de sucer les liquides de la plante nourricière, on les nomme, ici comme dans la racine (p. 210), des *suçoirs*. En même temps la racine terminale de la Cuscute se détruit, ainsi que la partie inférieure de sa tige.

Les suçoirs se forment à la suite de la pression locale exercée par le contact de la tige étrangère, qui agit comme un corps solide quelconque ; une baguette de bois, un tube de verre produit le même effet. Sous cette influence, le suçoir prend naissance dans la tige au-dessous de l'assise des cellules périphériques, qu'il perce pour sortir. C'est une émergence, comme l'aiguillon d'un Rosier ou d'une Ronce, mais une émergence que l'assise périphérique ne recouvre pas. Une fois que cette émergence a pénétré dans le corps de la plante nourricière en en digérant la substance, ses cellules externes s'y allongent en autant de poils qui vont au loin puiser la nourriture (1).

De pareils suçoirs se forment jusque sur les fleurs dans certaines Cuscutes exotiques (*Cuscuta strobilacea*, *C. Sidarum*). La tige peut alors se dessécher et mourir entièrement ; les fleurs, restées seules, se nourrissent directement et produisent des fruits et des graines.

Les Cassythes (*Cassytha*) ont aussi leur tige volubile munie de suçoirs et végètent dans les pays chauds comme les Cuscutes dans les climats tempérés.

**Durée de la tige.** — Chez un grand nombre de plantes, la tige meurt tout entière à la fin de sa première année d'existence ; ces plantes sont *annuelles*, comme le Blé cultivé (*Triticum sativum*) et les autres céréales, les Pavots (*Papaver*), l'Hélianthe annuel (*Helianthus annuus*), vulgairement Grand-Soleil, le Ricin commun (*Ricinus communis*), etc. Chez d'autres, la tige vit deux ans ; elle ne fructifie alors que la seconde année, puis meurt complètement ; ce sont des plantes *bisannuelles*, comme la Dauce carotte (*Daucus Carota*), le Chou

(1) Uloth : *Beiträge zur Physiologie des Cuscuteen* (Flora, 1860, p. 257). — Koch : *Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuten* (Hansteins, Botanische Abhandlungen, 1874, II, Heft 3) — Koch : *Die Klee- und Flachseide*, Heidelberg 1880.



navet (*Brassica Napus*), la Bette vulgaire (*Beta vulgaris*), etc. Chez d'autres encore, la tige végète un certain nombre d'années, au bout desquelles elle fructifie pour la première fois et meurt aussitôt après; tels sont l'Agave (*Agave*) et le Bambou (*Bambusa*). Toutes ces plantes peuvent être désignées ensemble comme *monocarpiques*, ne fructifiant qu'une seule fois.

Toutes celles qui, au contraire, ne périssent pas après leur première fructification, sont *vivaces* ou *polycarpiques*. La durée de la tige y est indéfinie. Elle se détruit, il est vrai, continuellement, mais aussi elle se répare sans cesse. Pourtant il y a une différence. Si, comme dans les arbres, la tige vivace est dressée, les jeunes branches et les jeunes racines, c'est-à-dire les parties où se concentre la vie actuelle et où se prépare la végétation à venir, vont sans cesse s'éloignant de la surface du sol, les premières vers le haut, les autres vers le bas. Leur communication, indispensable à la vie, devient donc de plus en plus difficile; à une certaine limite, leur croissance languit, puis s'éteint peu à peu. Aussi les arbres ont-ils une vie, souvent très longue il est vrai, mais dont le terme est fatal. Il n'en est pas de même pour les plantes rampantes ou à rhizome. Ici les rapports entre les branches et les racines demeurent indéfiniment ce qu'ils étaient au début; d'autre part le sol ne saurait être épuisé par elles, puisqu'elles y progressent toujours. Il n'y a ici, semble-t-il, aucune raison de croire que la vie de la tige ait un terme quelconque.

**Dimension de la tige.** — Haute à peine de quelques millimètres dans certaines Mousses, comme les Phasques (*Phascum*), la tige acquiert plus de 120 mètres de hauteur dans les Eucalyptes (*Eucalyptus*) d'Australie et dans le Séquoier géant (*Sequoia gigantea*) de Californie, plus de 300 mètres de longueur dans certaines lianes des contrées tropicales, dans le Calome rotang (*Calamus Rotang*), par exemple. Son diamètre varie depuis moins d'un millimètre dans certaines Mousses ou dans la Cuscute (*Cuscuta*), jusqu'à 10 et 12 mètres dans l'Adansonier digité (*Adansonia digitata*) ou Baobab de la Sénégambie et dans le Taxode distique (*Taxodium distichum*) ou Cyprès-chauve du Mexique.

## SECTION II

### PHYSIOLOGIE DE LA TIGE

La fonction essentielle de la tige est de produire et de porter, d'une part les racines, d'autre part les feuilles. Elle est la source et demeure le lien de ces deux sortes de membres; c'est en elle qu'ils puisent d'abord les matériaux de leur édification, et c'est par elle qu'ils échangent plus tard les produits de leur activité. Si, comme dans les Mousses et quelques autres plantes, la tige ne forme pas de racines, elle porte du moins à sa base des poils absorbants et c'est entre ces poils et les feuilles qu'elle sert de lien.

Pour remplir cette triple fonction de nourrice, de soutien et de transport, la tige prend une structure que nous aurons à étudier plus tard, et c'est alors

seulement que nous pourrions bien comprendre les fonctions essentielles de ce membre, qui sont tout intérieures. Nous devons nous borner ici à chercher : 1° comment les forces extérieures, notamment la pesanteur et la radiation, influent sur la croissance de la tige en la dirigeant de manière qu'elle soit disposée à remplir le mieux possible ses fonctions essentielles ; 2° comment la tige agit sur les gaz, les liquides et les solides du milieu extérieur ; 3° enfin à quel rôle accessoire spécial sont adaptées les parties de la tige qui ont subi la différenciation secondaire étudiée tout à l'heure.

## § 7

### Direction de la tige. Action de la pesanteur, de la radiation et de l'humidité sur sa croissance.

**Influence de la pesanteur. Géotropisme de la tige.** — La tige normale primaire et les tiges adventives primaires de quelque origine qu'elles procèdent, sont fortement douées de géotropisme négatif (voir p. 113). Placée horizontalement, une pareille tige se courbe donc vers le haut dans sa région terminale en voie de croissance, jusqu'à placer sa pointe dans la verticale du lieu. Elle continue ensuite de s'allonger dans la direction verticale, et si une cause quelconque vient à l'en écarter un instant, le géotropisme l'y ramène aussitôt par une courbure nouvelle. Comme la région de croissance intercalaire est beaucoup plus longue, la courbure géotropique est aussi beaucoup plus ouverte dans la tige que dans la racine. Elle n'est pourtant pas un arc de cercle, puisque le rayon de courbure est différent aux divers points ; il atteint son minimum au maximum de croissance, et de là va en augmentant vers le haut et vers le bas.

Sur deux tiges pareilles, marquons dans la région de croissance un même intervalle ; disposons-les dans les mêmes conditions, l'une verticalement, l'autre horizontalement, en les piquant toutes deux par exemple dans du sable très humide et mesurons, après un certain temps, la nouvelle distance des repères sur la tige verticale et sur les deux faces supérieure et inférieure de la tige horizontale. Nous verrons toujours que, sur la face inférieure de la tige horizontale, l'allongement est plus grand que dans la tige verticale, tandis que sur la face supérieure, il est plus petit (1). Ainsi, par exemple, dans l'Épilobe hirsute (*Epilobium hirsutum*), l'accroissement étant de 4<sup>mm</sup> sur la tige verticale, il est de 1<sup>mm</sup> sur la face supérieure et de 11<sup>mm</sup> sur la face inférieure de la tige horizontale ; dans l'Ailante glanduleux (*Ailantus glandulosa*), étant de 10<sup>mm</sup> sur la tige verticale, il est de 5<sup>mm</sup> sur la surface supérieure et de 19<sup>mm</sup> sur la face inférieure de la tige horizontale ; dans la Clématite dressée (*Clematis recta*), étant de 4<sup>mm</sup> sur la tige verticale, il est de 1<sup>mm</sup>, 5 sur la face supérieure et de 5<sup>mm</sup>, 7 sur la face inférieure de la tige horizontale. Partout, la pesanteur accélère la croissance intercalaire de la tige horizontale sur la face inférieure et la ralentit sur la face supérieure, ce qui explique la courbure vers le haut.

(1) Sachs : *Längenwachsthum der Ober-und Unterseite horizontalgelegter sich aufwärts krümmender Sprosse* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 193, 1872).

Elle modifie la croissance de la tige primaire, comme elle modifie l'allongement de la racine primaire, mais en sens inverse.

Quand la tige a été exposée quelque temps dans la position horizontale, si on la redresse au moment où elle commence seulement à donner les premiers signes de courbure, ou encore si on place horizontalement le plan de cette courbure commençante, on voit la flexion se continuer dans le sens primitif. Cette continuation du phénomène peut se poursuivre trois heures durant. Il n'en est pas de même dans la racine. On n'y remarque aucun effet ultérieur de ce genre, sans doute à cause de l'étroite localisation de la croissance dans ce membre. Nous avons déjà traité, d'une façon générale, de ces courbures induites par une action antérieure de la pesanteur (p. 116); il est inutile d'y insister de nouveau.

Les tiges secondaires, insérées sur les flancs de la tige primaire, ne sont pas sans être aussi négativement géotropiques. Mais c'est, comme pour les racines secondaires, un géotropisme oblique. Elles se redressent jusqu'à faire avec la tige primaire un certain angle; puis, cessant d'être influencées inégalement par la pesanteur, elles continuent de s'allonger en ligne droite. La valeur de l'angle sous lequel la pesanteur égalise son action sur la branche varie suivant les plantes, et c'est un des éléments qui interviennent pour donner aux branches de premier ordre l'inclinaison, également variable d'un végétal à l'autre, qu'elles prennent sur la tige principale. Les branches de second, de troisième ordre, etc., paraissent souvent dépourvues de géotropisme.

Ici, comme on l'a vu déjà pour la racine, il y a pourtant une circonstance où une tige secondaire prend un géotropisme vertical, où une tige de troisième, de quatrième ordre, etc., peut acquérir un géotropisme d'abord oblique, puis vertical. C'est quand la tige primaire se continue indéfiniment en un sympode dressé, comme dans le Tilleul (*Tilia*), par exemple. De même, une branche d'ordre quelconque séparée de la tige, soit après sa formation comme dans les greffes en fente, les boutures et marcottes, soit à l'état de bourgeon comme dans les tubercules ou les grêffes en écusson, une fois qu'elle est enracinée et directement nourrie, se montre douée d'un géotropisme négatif vertical, tout aussi bien qu'une tige primaire. Le géotropisme négatif vertical peut aussi apparaître tout à coup sur certaines branches d'un système ramifié, quand les branches plus âgées qui les portent en sont totalement privées; c'est ce qui a lieu quand, sur une tige rampante ou sur un rhizome à allongement continu, certaines branches se dressent tout entières verticalement dans l'air, comme dans les Joncs (*Juncus*), etc. Bien plus, il peut se manifester brusquement, à partir d'une certaine phase de l'allongement, dans une tige qui en était jusque-là dépourvue; c'est ce qu'on voit dans les tiges rampantes, comme celles de la Véronique officinale, et dans les rhizomes sympodiques, dont la région terminale se relève tout à coup dans l'atmosphère, comme ceux des Laiches (*Carex*) et des Polygonates (*Polygonatum*) (p. 265, fig. 91). Dans toutes ces circonstances, une nutrition plus abondante, en provoquant une croissance plus énergique, fait naître et développer de plus en plus le géotropisme.

L'énergie du géotropisme de la tige primaire est d'ailleurs très variable d'une plante à l'autre. Les tiges volubiles sont fortement géotropiques. Aussi s'en-

roulent-elles très bien si le support est vertical, beaucoup moins bien s'il est incliné à 45 degrés, pas du tout s'il est horizontal. Place-t-on horizontalement le tuteur autour duquel s'enroule une Cuscuta (*Cuscuta*), par exemple, la tige se déroule et se dirige verticalement en abandonnant son support.

Certaines parties de la tige se montrent douées parfois de géotropisme positif, vertical ou oblique, et en conséquence se dirigent vers le bas. Telles sont les branches qui s'enfoncent obliquement en terre pour produire des rhizomes ou former de nouveaux tubercules dans la Tulipe (*Tulipa*), le Coqueret (*Physalis*), la Renouée (*Polygonum*), la Circée (*Circæa*), l'Épiaire (*Stachys*), la Menthe (*Mentha*), etc.; telles sont aussi les branches verticalement descendantes du rhizome des Prêles (*Equisetum*).

Quand elle jouit du géotropisme vertical, négatif ou positif, la tige est orthotrope. Lorsqu'elle ne possède que le géotropisme oblique, négatif ou positif, on peut la dire clinotrope. Mais il arrive aussi que l'action exercée sur elle par la pesanteur ne s'égalise que dans la situation horizontale. Placée verticalement, la pointe en haut ou en bas, une pareille tige se courbe à angle droit dans sa région de croissance, jusqu'à redevenir horizontale; elle est plagiotrope (voir p. 133). Si la branché considérée est multilatérale, comme dans les rhizomes, ceux du Scirpe (*Scirpus*) ou du Rubanier (*Sparganium*), par exemple, la courbure s'opère sans aucune torsion; si elle est bilatérale, comme dans les tiges rampantes ou certaines branches aériennes (*Atrope belladone*, etc., arbres dicotylédonés), elle se tord s'il y a lieu, de manière à ramener toujours sa face dorsale en haut, sa face ventrale en bas (1).

En résumé, on voit que la pesanteur fait sentir son action dirigeante d'une manière bien différente sur les diverses ramifications de la tige. En d'autres termes, une tige ramifiée présente vis à vis de la pesanteur une différenciation physiologique, une anisotropie plus ou moins profonde et qui est de la plus haute importance pour le bon accomplissement de ses fonctions (p. 133).

**Influence de la radiation. Photauxisme de la tige.** — Une radiation totale d'intensité moyenne exerce ordinairement sur la croissance de la tige et de ses ramifications de divers ordres une influence retardatrice très marquée; en un mot, le photauxisme de la tige est retardateur. Il en résulte, si l'irradiation est unilatérale, une flexion vers la source, limitée à la région de croissance, c'est-à-dire un phototropisme positif. Considérons d'abord le cas où la radiation est équilatérale et ne produit aucune flexion.

**Photauxisme égal de la tige.** — Quand on mesure la quantité dont s'allongent dans le même temps deux tiges de même espèce et de même âge, placées dans les mêmes conditions de température et d'humidité, l'une à l'obscurité, l'autre en pleine lumière, on trouve que la première a une croissance plus rapide et forme des entre-nœuds plus longs que la seconde. Dans un entre-nœud de Fritillaire impériale (*Fritillaria imperialis*), par exemple, l'allongement maximum en 24 heures a été de 18<sup>mm</sup>,2 dans la chambre obscure à une température de 10°,7, pendant qu'à l'alternance du jour et de la nuit il était seulement de 13<sup>mm</sup>,4 à une température de 13°,9. La différence eût été plus forte si l'on n'avait tenu compte que des 12 heures du jour, et si la température avait été

(1) Sachs : *Arbeiten*, II, p. 264, 1879. — Elfving : *ibid.*, II, p. 489, 1880.

tout à fait la même des deux côtés. L'entre-nœud inférieur d'une tige de Passerage cultivé (*Lepidium sativum*), développé à l'obscurité, mesure 61<sup>mm</sup>,5; exposé, pendant le même temps et à la même température, alternativement à l'obscurité et à la lumière diffuse du jour, il mesure 41<sup>mm</sup>,8. Une tige de Fève vulgaire (*Faba vulgaris*) s'est accrue en 24 heures de 32 millimètres à l'obscurité; éclairée par une flamme de gaz placée à 35 centimètres de distance, elle ne s'est allongée pendant le même temps que de 16 millimètres (1). Il suffit donc de la radiation d'une simple flamme de gaz pour réduire de moitié la croissance d'une tige.

Nous avons vu plus haut comment cette action modificatrice de la croissance varie avec la longueur d'onde des radiations incidentes (p. 120) et avec leur intensité (p. 121). Nous savons aussi que l'influence de la radiation sur la croissance de la tige est un phénomène d'induction (p. 130). Nous n'y reviendrons pas.

Ceci rappelé, considérons une tige exposée aux variations périodiques d'intensité de la lumière naturelle, c'est-à-dire à une intensité qui augmente chaque jour de l'aurore à midi, pour diminuer de midi jusqu'au soir et devenir nulle pendant la nuit. Disposons les choses de manière que l'intensité ne varie qu'au-dessous de l'optimum, que la température et l'humidité demeurent constantes, et mesurons d'heure en heure les accroissements (2). Nous verrons que les accroissements horaires vont en augmentant régulièrement du soir jusqu'au matin, pour diminuer brusquement après le lever du soleil et décroître ensuite lentement jusqu'au soir. Dans ces conditions, l'alternance de la lumière du jour et de l'obscurité de la nuit détermine donc un abaissement et une élévation périodique de la courbe des allongements, et cela, de telle sorte, que cette courbe présente un maximum le matin avant l'aurore et un minimum le soir avant le coucher du soleil.

Ainsi, une fois la lumière supprimée, la croissance ne reprend pas de suite l'énergie propre qui lui appartient. Au contraire, comme l'atteste la lente et continuelle ascension de la courbe jusqu'au matin, c'est peu à peu et plusieurs heures durant que la vitesse de croissance, ralentie pendant le jour, tend à reprendre sa valeur normale. Celle-ci n'est pas encore atteinte, que la lumière de l'aurore vient de nouveau la diminuer et la vitesse de croissance décroît à son tour d'heure en heure jusqu'au soir, où elle acquiert son minimum. En d'autres termes, cela signifie que les deux états intérieurs de la tige qui correspondent d'une part à l'obscurité complète, d'autre part à la pleine lumière du jour, empiètent l'un sur l'autre et ne font que se transformer incessamment et progressivement l'un dans l'autre. Il faudrait que la lumière du jour agit plus longtemps pour arriver à supprimer l'état nocturne de la croissance; il faudrait également que la nuit fût plus longue pour en annuler l'état diurne. S'il en était autrement, la courbe de croissance devrait le soir, ou par un brusque obscurcissement de la chambre, se relever aussitôt verticalement,

(1) Wiesner: *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche* (Loc. cit., II, Th., p 11, 1880).

(2) Sachs: *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, p. 168, 1872. — Les plantes soumises à l'expérience sont les *Fritillaria imperialis*, *Humulus Lupulus*, *Dahlia variabilis*, *Polemonium reptans*, *Richardia africana*.

puis se maintenir à la même hauteur toute la nuit, pour s'abaisser aussitôt le matin ou au retour de la lumière et se maintenir à la même hauteur jusqu'au soir. Or c'est ce qui n'a lieu en aucune façon.

On obtient ainsi, par voie indirecte, une nouvelle preuve que l'action de la radiation sur la croissance de la tige est bien un phénomène d'induction.

**Phototropisme positif de la tige.** — Nous avons supposé jusqu'ici que la radiation agissait à la fois et de la même manière sur tous les côtés de la tige. Si elle ne frappe la tige que d'un côté, ce côté sera seul retardé dans sa croissance et deviendra concave ; il y aura flexion vers la source, courbure phototropique positive.

La courbure est toujours limitée à la région ou aux régions en voie de croissance intercalaire, mais le lieu de plus grande flexion ne se trouve pas toujours et nécessairement placé dans la zone du maximum de croissance. Cette coïncidence existe, en effet, dans les tiges moyennement sensibles à l'action de la radiation, comme celles de la Fève vulgaire (*Faba vulgaris*) et de l'Hélianthe annuel (*Helianthus annuus*). Dans les tiges plus sensibles, la plus grande flexion a lieu tantôt un peu au-dessus, tantôt un peu au-dessous du maximum de croissance. Elle s'opère au-dessus dans le Haricot multiflore (*Phaseolus multiflorus*), au-dessous dans le Passerage cultivé (*Lepidium sativum*) ; dans la Vesce cultivée (*Vicia sativa*), elle se manifeste au-dessus quand la tige est très jeune, au-dessous quand elle est plus âgée.

Ce n'est pas toujours quand la tige a été étiolée par un long séjour à l'obscurité qu'elle est le plus sensible à la radiation et qu'elle se courbe le plus rapidement. Il en est ainsi, il est vrai, dans les tiges peu sensibles, comme celles de la Fève et du Soje (*Soja hispida*). Mais il en est autrement quand la tige est plus sensible. Ainsi, par exemple, dans le Passerage (*Lepidium*), le Radis (*Raphanus*), la Giroflée (*Cheiranthus*), la Vesce (*Vicia*), la tige, si on l'expose d'abord dans l'appareil à rotation pendant 6 heures à une faible lumière diffuse, ou pendant 12 heures à la lampe à gaz, se courbe ensuite sous l'influence de l'éclairage unilatéral 1 heure ou même 1 heure et demie plus tôt que quand elle sort de l'obscurité.

Considérons une tige de moyenne sensibilité, placée dans les conditions naturelles, isolée et frappée directement de tous côtés par la lumière du jour, un Hélianthe par exemple, vers la fin de juillet, et voyons comment elle se comporte. Dressée verticalement pendant la nuit, l'extrémité de la tige s'incline vers l'orient aussitôt après le lever du soleil. Elle suit le soleil jusqu'à 10 heures ou 10 heures et demie du matin, puis s'arrête jusque vers 4 heures ou 4 heures et demie du soir ; elle reprend alors son mouvement, se dirige vers l'occident et suit de nouveau le soleil jusqu'à son coucher, puis se redresse et demeure ainsi toute la nuit. Ainsi, entre 10 heures du matin et 4 heures du soir, tout phototropisme et en même temps tout géotropisme est suspendu, sans doute parce que toute croissance est arrêtée. Et toute croissance est arrêtée parce que l'intensité lumineuse est trop grande.

Beaucoup de plantes se comportent ainsi et se montrent héliotropes dans les conditions naturelles. Mais il en est un grand nombre où une semblable flexion ne s'observe pas dans ces conditions, où la tige garde son extrémité dressée à

toute heure du jour. Est-ce à dire qu'elles ne jouissent pas du phototropisme positif ? En aucune façon. Seulement, dans les conditions ordinaires de leur végétation, leur phototropisme est trop faible pour vaincre leur géotropisme. Il en est ainsi par exemple dans la Chicorée sauvage (*Cichorium Intybus*), la Verveine officinale (*Verbena officinalis*), l'Achillée millefeuille (*Achillea Millefolium*), les Cardères (*Dipsacus*), la Prêle des champs (*Equisetum arvense*), etc., quand elles croissent, comme d'habitude, en plein soleil. Mais si ces plantes sont cultivées dans des lieux ombragés, et éclairées d'un seul côté, le phototropisme, favorisé par cette faible intensité, devient capable de triompher du géotropisme négatif, et la tige s'infléchit vers la source.

Dans les tiges volubiles aussi, le phototropisme positif existe, quoique très faiblement marqué, comme on le constate dans le Houblon (*Humulus*), le Liseron (*Convolvulus*), l'Ipomée (*Ipomœa*), la Calystégie (*Calystegia*), etc. Fortement développé, il ne ferait ici que gêner la circumnutation par laquelle la tige cherche son support. Si l'éclairage est unilatéral, si la tige volubile est placée devant une fenêtre par exemple, la radiation manifeste cependant très nettement son action sur la croissance. Elle accélère le mouvement révolutif pendant que la tige se rapproche de la fenêtre, et le ralentit au contraire pendant qu'elle s'en éloigne. Ainsi, pour le Houblon (*Humulus*), la durée de la demi-révolution qui éloigne la tige de la fenêtre étant de 1 heure 33 minutes, celle de la demi-révolution qui l'en rapproche est de 1 heure 13 minutes : différence 20 minutes. Pour une Ipomée (*Ipomœa jucunda*), la demi-révolution en s'éloignant de la fenêtre étant de 4 heures 30 minutes, la demi-révolution en s'en rapprochant est de 1 heure : différence 3 heures 30 minutes.

Le phototropisme positif est donc une propriété très généralement répandue dans la tige, mais qui s'y manifeste à des degrés très différents. Seules parmi les plantes étudiées jusqu'ici, la tige des Molènes (*Verbascum*) et celle des Cuscutes (*Cuscuta*) refusent de s'infléchir vers la source, même dans une lumière unilatérale de faible intensité. La tige des Molènes est, comme on sait, revêtue d'un feutrage épais de poils, qui la protège sans doute contre l'influence de la radiation.

S'il y a des tiges plus phototropiques qu'elles ne le paraissent, il en existe en retour qui le sont beaucoup moins qu'elles n'en ont l'air. Ainsi, lorsque la croissance intercalaire offre son maximum et persiste le plus longtemps à la base de chaque entre-nœud, comme dans les Graminées, le Gaillet (*Galium*), l'Aspérule (*Asperula*), l'OEillet (*Dianthus*), etc., c'est aussi en ce point, au voisinage du nœud inférieur, que se trouve localisée la flexion phototropique, à laquelle tout le reste de l'entre-nœud demeure étranger. La phototropisme positif y est d'ailleurs très faible. Mais il suffit qu'il soit très faible pour donner lieu à une très forte inclinaison de la tige vers la lumière. En effet, dès qu'elle s'est inclinée tant soit peu, le poids de l'entre-nœud et des feuilles qu'il porte détermine dans la zone inférieure encore molle une forte courbure passive dans la direction de la lumière, d'autant plus grande que ce poids est plus considérable.

Quelle est maintenant l'utilité pour la plante de ce phototropisme positif de sa tige ? C'est d'abord évidemment de diriger la tige et les feuilles qu'elle porte

vers la radiation. C'est ensuite de placer la tige par rapport à la radiation incidente dans la position où elle en reçoit le moins possible, et par conséquent où l'allongement de ses entre-nœuds est le moins possible empêché par elle, en un mot, de favoriser sa croissance. Enfin les feuilles, étant insérées perpendiculairement sur la tige, se trouvent ainsi amenées à présenter leur face supérieure perpendiculairement à la radiation incidente, c'est-à-dire dans la position où elles en reçoivent le plus possible.

**Phototropisme négatif de la tige (1).** — Lorsque la tige est irradiée de tous les côtés mais inégalement, si la radiation incidente la plus forte est très intense, de beaucoup supérieure à l'optimum, il arrive assez souvent que c'est le côté opposé qui est le plus retardé ; la tige se courbe alors en sens inverse de la radiation incidente, son phototropisme est négatif (p. 124). Le premier entre-nœud de la tige du Gui (*Viscum*) à toute époque, la tige tout entière du Lierre (*Hedera*) et de la Capucine (*Tropæolum*) à partir d'un certain âge, en sont les exemples les plus connus. Mais il y a un grand nombre de tiges, rampantes ou dressées, herbacées ou ligneuses, qui se comportent comme le Lierre et la Capucine. Elles commencent par rechercher la lumière, et plus tard elles la fuient, pourvu qu'elle soit assez intense. De sorte que, le long de la même tige, on voit les entre-nœuds inférieurs de la région de croissance fuir la lumière, entraînant avec eux les entre-nœuds supérieurs qui se courbent vers elle. Citons, parmi les tiges rampantes, le Fraisier comestible (*Fragaria vesca*), le Gléchome hédéracé (*Glechoma hederacea*), la Lysimaque nummulaire (*Lysimachia Nummularia*), etc. ; parmi les herbes à tige dressée, l'Ortie (*Urtica dioica*), le Gaillet (*Gallium Mollugo*, *G. verum*), la Chicorée (*Cichorium Intybus*), etc. ; parmi les arbres, le Cornouiller (*Cornus mas*, *C. sanguinea*), le Chêne (*Quercus Cerris*), l'Érable (*Acer campestre*), le Prunier (*Prunus spinosa*), l'Épicéa (*Picea excelsa*), etc. C'est par ce phototropisme négatif que s'explique la flexion vers le nord du sommet de la tige de la Chicorée et de l'Épicéa, que l'on observe les jours d'été en plein soleil. Citons encore les branches différenciées en vrilles de la Vigne et de l'Ampélopse ou Vigne-vierge. Ces vrilles s'infléchissent d'abord vers la source dans la lumière diffuse. Plus tard, si la lumière est intense, elles se dirigent en sens contraire et se montrent douées de phototropisme négatif, comme il a été dit plus haut (p. 262, fig. 90).

Chez d'autres plantes, où ce changement de sens du phototropisme ne se manifeste pas dans les conditions naturelles, on réussit à le mettre en évidence par l'expérience. Ainsi, dans le Haricot multiflore (*Phaseolus multiflorus*), si l'on éclaire nuit et jour du même côté un entre-nœud qui se trouve dans la phase descendante de sa croissance, on le voit, après quelques jours, incliné en sens contraire de la source.

L'utilité pour la plante de ce phototropisme négatif est diverse suivant les cas. Dans les plantes dressées, par lui la tige s'éloigne de la radiation quand celle-ci devient trop intense, en entraînant avec elle les parties plus jeunes. Dans les plantes rampantes ou grimpantes, comme le Lierre (*Hedera*), par lui la tige s'applique fortement contre le support, le sol, les murs, les arbres, et

(1) Wiesner: *loc. cit.*, II Th., p. 34, 1880.



sur la ligne de contact se développent de nombreuses racines adventives. Dans les plantes grimpantes, par lui les vrilles se dirigent vers le support où elles s'accrochent.

Enfin on rencontre des branches, comme les rameaux-vrilles de la Passiflore (*Passiflora*), qui se montrent indifférentes à la lumière, également dépourvues de phototropisme positif et négatif.

**Action de la lumière sur les tiges bilatérales** (1). — Non seulement la radiation retarde la croissance de la tige et y provoque des courbures phototropiques, mais encore elle exerce une influence décisive sur la bilatéralité de certaines branches dorsiventrales. Ainsi, dans la Sélaginelle (*Selaginella*), le Lierre (*Hedera*), la Capucine (*Tropæolum*), c'est toujours la face la plus éclairée qui devient dorsale, la face la moins éclairée qui devient ventrale. Tantôt la dorsiventralité une fois établie est irrévocable et ne peut plus être modifiée par le renversement de la cause qui l'a produite (Sélaginelle, Hépatiques); tantôt, au contraire, on peut la renverser sur chaque branche en faisant agir la lumière en sens inverse sur l'extrémité en voie de croissance (Lierre, Capucine).

**Influence de la température. Thermotropisme de la tige.** — La croissance de la tige, et notamment son allongement intercalaire, est directement influencée par la température. Toutes choses égales d'ailleurs, la vitesse de croissance atteint son maximum pour une certaine température, au delà et en deçà de laquelle elle diminue progressivement. Ainsi, par exemple, une tige de Passerage (*Lepidium*), de Moutarde (*Sinapis*) ou de Lin (*Linum*) s'allonge beaucoup plus dans le même temps à 27°, qu'à 17° ou à 37°; une tige de Haricot (*Phaseolus*), de Chanvre (*Cannabis*) ou d'Hélianthe (*Helianthus*), beaucoup plus à 31°, qu'à 21° ou à 41°; une tige de Courge (*Cucurbita*), beaucoup plus à 37°, qu'à 27° ou à 47°.

Lorsque les variations de température n'ont lieu, comme c'est le cas habituel dans la nature, qu'en se maintenant au-dessous de l'optimum, toute élévation de température détermine une accélération, tout abaissement de température un ralentissement dans la croissance de la tige. Si l'on trace à la fois la courbe des températures et la courbe des accroissements correspondants, on voit que les deux courbes ont les mêmes inflexions et que leurs accidents se correspondent dans le même sens. Il n'y a cependant pas et il ne peut y avoir, d'après ce qui vient d'être dit, de proportionnalité entre les températures et les accroissements; les deux courbes ne courent pas parallèlement l'une à l'autre.

Il résulte de ce qui précède que si l'échauffement est unilatéral, la tige s'infléchira vers le côté où la température est le plus éloignée de l'optimum; il y aura thermotropisme (p. 94). Divisons une chambre obscure en deux compartiments par une cloison verticale peu conductrice et réglons la température de manière qu'elle se maintienne, dans l'un par exemple à 27°, dans l'autre à 47°. Dans trois fentes verticales ménagées dans la cloison, encadrons trois jeunes tiges : une de Courge, une de Haricot et une de Lin. Après un

(1) Sachs : *Aeusserer Ursachen der Dorsiventralität* (Arbeiten, II, p. 278, 1879).

certain temps, nous verrons la Courge s'infléchir et entrer dans la chambre froide, le Lin se courber et passer dans la chambre chaude, et le Haricot, parce qu'il est exposé des deux côtés à une température également éloignée de l'optimum, continuer sa croissance verticale.

Le thermotropisme est donc assez énergique pour triompher du géotropisme. Dès que la tige, passée dans une chambre ou dans l'autre, se trouve échauffée également de tous côtés, le géotropisme reprend ses droits et la ramène dans la direction verticale. L'effet de l'échauffement inégal serait plus marqué si l'on soustrayait pendant ce temps la tige à l'action fléchissante de la pesanteur dans l'appareil à rotation lente, ou si on la disposait verticalement la pointe en bas.

**Influence de l'humidité. Hydrotropisme de la tige.** — L'humidité du milieu où la tige se développe exerce sur sa croissance intercalaire une influence marquée. Cette influence est ordinairement accélératrice. Toutes choses égales d'ailleurs, une tige s'allonge davantage dans l'air saturé de vapeur d'eau que dans l'air sec. Il en résulte que si elle est exposée sur ses divers côtés à une humidité inégale, elle s'infléchira vers le côté le plus sec; elle fuira l'humidité, son hydrotropisme sera négatif.

Que l'on approche de la région de croissance d'une tige verticale placée à l'obscurité un corps imbibé d'eau, on verra cette région devenir convexe du côté de ce corps et le sommet s'en éloigner. La courbure est plus nette et plus facile à observer si l'on supprime d'abord l'action antagoniste du géotropisme; la tige s'infléchit alors jusqu'à devenir perpendiculaire à la surface humide qu'on lui a présentée; cela fait, comme l'humidité lui parvient désormais également de tous les côtés, elle s'allonge en ligne droite.

La gravitation, la radiation (lumière et chaleur) et l'humidité ne sont pas les seules causes qui agissent sur la croissance et sur la direction de la tige, mais ce sont les seules qui aient été jusqu'ici étudiées avec quelque soin.

**Effet combiné de ces diverses causes.** — Dans la nature, toutes ces causes modificatrices de la croissance, que nous venons d'isoler par l'expérience: pesanteur, lumière, chaleur, humidité, agissent ensemble sur la tige et superposent ou combinent leurs effets. La première seule est constante; les trois autres varient sans cesse en grandeur et en direction.

Sur la direction d'une tige dressée et isolée, ces quatre causes fléchissantes agissent de concert, chacune avec son intensité propre, pour la rendre, la maintenir ou la ramener verticale; les composantes utiles se retranchent ou s'ajoutent. Sur une tige dressée verticalement, la pesanteur et la radiation se contrarient; sur une tige renversée, elles s'ajoutent pour la relever: c'est le contraire, on l'a vu, pour une racine. Si la tige est plantée près d'un mur, à la lisière d'un bois, au penchant d'une colline, la pesanteur seule continue d'agir sensiblement dans le même sens; la lumière, la chaleur, l'humidité, frappent inégalement les divers côtés. Ces effets différents se combinent et la tige se dirige plus ou moins obliquement, suivant leur résultante. Cette résultante est variable, puisque la lumière, la chaleur et l'humidité varient tout le long du jour. La direction de l'organe varie avec elle. Aussi voit-on des tiges, fortement inclinées le soir par leur phototropisme positif, combiné avec leur géotropisme

négalif, se trouver verticalement redressées le matin, parce que la pesanteur a agi seule pendant la nuit.

Il faut naturellement tenir grand compte de ces remarques quand on étudie ce genre de phénomènes. Il est nécessaire de ne considérer jamais qu'une seule cause dirigeante à la fois, en supprimant ou en égalisant les trois autres, comme nous l'avons fait.

Si l'on voulait se convaincre encore mieux de la nécessité de cette analyse, il suffirait de se poser la question de savoir si la tige d'une plante, exposée à ciel libre s'accroît plus la nuit que le jour. Jour et nuit signifiant pour la plante des combinaisons très différentes de trois des conditions qui modifient sa croissance : lumière, chaleur, humidité, on comprend de suite qu'une pareille question comporte toutes les solutions possibles. Si la journée est sombre, mais chaude et humide, l'action retardatrice de la lumière sera faible, tandis que l'action accélératrice de la chaleur et de l'humidité s'exercera avec énergie ; l'accroissement diurne pourra donc, dans ces conditions, être plus considérable que dans la nuit suivante, où la profonde obscurité favorisera, il est vrai, la croissance, mais où la température plus faible la retardera. Si, au contraire, le jour est clair, avec une température et une humidité à peine supérieures à celles de la nuit qui précède et qui suit, la lumière retardera la croissance plus fortement que la petite différence de température ne l'accélérera et l'accroissement diurne sera plus faible que l'accroissement nocturne.

D'une façon générale, on peut imaginer ici les combinaisons les plus diverses de causes et d'effets, et comme rien n'est plus variable que les conditions météorologiques, la tige s'accroîtra dans le même nombre d'heures, tantôt plus fortement pendant le jour, tantôt plus fortement pendant la nuit. Dans les circonstances naturelles, la croissance de la tige n'est donc pas et ne saurait être soumise à une périodicité rigoureuse. C'est ce qui explique que les nombreuses recherches entreprises dans cette voie n'aient pas conduit à une loi générale (1).

**Pour un long espace de temps, l'allongement moyen de la tige, dans les circonstances naturelles, est plus grand le jour que la nuit.** — Cependant il résulte tout au moins de ces observations que, surtout si l'on embrasse de longs espaces de temps, par exemple des semaines et des mois entiers, c'est l'action des variations de température qui l'emporte sur toutes les autres conditions modificatrices de la croissance, de telle sorte que la vitesse de croissance augmente en général quand la température s'élève et diminue quand elle s'abaisse. Ainsi l'on a conclu de mesures nombreuses, faites des mois durant par les conditions météorologiques les plus différentes, que dans les douze heures de jour l'allongement moyen est plus grand que pendant les douze heures de nuit.

Voici quelques nombres, exprimés en centièmes de l'accroissement total (2) :

(1) Sachs : *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, I, p. 170, 1872.

(2) Rauwenhoff : *Waarnemingen over den groei van den plantenstengel by dag en by nacht* (Verlagen en Mededeelingen der k. Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, 1867).

| Plantes.                         | Accroissement diurne. | Accroissement nocturne. |
|----------------------------------|-----------------------|-------------------------|
| Bryone ( <i>Bryonia</i> ).....   | 59, 0 p. 100          | 41, 0 p. 100            |
| Glycine ( <i>Wistaria</i> )..... | 57, 8 —               | 42, 2 —                 |
| Courge ( <i>Cucurbita</i> )..... | 57, 2 —               | 42, 8 —                 |
| Vigne ( <i>Vitis</i> ).....      | 55, 1 —               | 44, 9 —                 |

De la comparaison de moyennes de ce genre, il résulte donc que l'action accélératrice de la chaleur diurne prédomine sur l'influence retardatrice de la lumière du jour. En concordance avec ce résultat, les mesures montrent encore que, pendant les 6 heures avant midi, l'accroissement moyen est plus faible que durant les 6 heures après midi; l'éclairement moyen étant sensiblement le même, la température de l'après-midi est, comme on sait, plus élevée que celle de la matinée. Si l'on désigne par 100 l'accroissement de l'après-midi (de midi à 6 heures du soir), on a pour l'allongement de la tige pendant la matinée (de 6 heures du matin à midi) :

|                                 |           |                               |           |
|---------------------------------|-----------|-------------------------------|-----------|
| Bryone ( <i>Bryonia</i> ).....  | 86 p. 100 | Courge ( <i>Cucurbita</i> ).. | 81 p. 100 |
| Glycine ( <i>Wistaria</i> ).... | 71 —      | Vigne ( <i>Vitis</i> ).....   | 67 —      |

Mais si au lieu de comparer les résultats des mesures pour tout le jour et toute la nuit, ou pour la matinée et l'après-midi, on considère les valeurs de l'accroissement pour des intervalles plus courts où les variations météorologiques ne s'égalisent plus dans la moyenne, on trouve que l'accroissement nocturne dépasse quelquefois l'accroissement diurne et que l'influence favorable de l'après-midi est très inégale.

## § 8

### Action de la tige sur les gaz.

La tige agit sur l'atmosphère qui l'entoure en y absorbant certains gaz, et en y dégagant certains autres gaz. Elle absorbe toujours de l'oxygène, et dégage toujours de l'acide carbonique; en un mot, elle respire. Elle dégage aussi constamment de la vapeur d'eau; en un mot, elle transpire. En outre, dans certaines conditions, elle assimile du carbone et chlorovaporise.

**Respiration de la tige.** — La respiration de la tige est facile à constater en tout temps, à la lumière aussi bien qu'à l'obscurité, dans les tiges qui sont dépourvues de chlorophylle, comme les rhizomes ou comme les tiges aériennes de la Cuscuta (*Cuscuta*), de l'Orobanche (*Orobanche*), du Monotrope (*Monotropia*), de la Néottie (*Neottia*), etc. (1). Dans les tiges vertes, il est aisé de la mettre en évidence à l'obscurité ou à une faible lumière diffuse. En plein soleil, elle est masquée dans ces tiges par la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la chlorophylle; mais on la manifeste en paralysant l'action de la chlorophylle par l'éther ou le chloroforme.

Le volume de l'acide carbonique émis dans un temps donné par la tige est

(1) Lory: *Observations sur la respiration et la structure des Orobanches* (Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, VII, 1847, p. 158) — Bonnier et Mangin: *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XVIII, p. 293, 1884).

moindre que celui de l'oxygène absorbé dans le même temps; en d'autres termes, le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  de ces deux volumes est plus petit que l'unité. Pour la tige incolore de l'Orobanche (*Orobanche*) ou de la Néottie (*Neottia*), il est de 0,94; pour celle du Monotrope (*Monotropa*), de 0,72; dans le rhizome du Solidage (*Solidago*), il s'abaisse à 0,45. La respiration est plus active dans la région de croissance que dans les entre-nœuds âgés. Elle est retardée par la lumière. Une tige de Néottie, par exemple qui dégage 1,65 d'acide carbonique à l'obscurité, n'en dégage que 0,93 dans le même temps au soleil. Sa marche en fonction de la température a été indiquée p. 146.

La respiration est nécessaire à la vie de la tige. Dans une atmosphère d'hydrogène ou d'azote, elle meurt bientôt asphyxiée. Et il ne suffit pas qu'une partie de sa surface ait le contact de l'oxygène; il faut qu'elle soit en rapport avec ce gaz dans toute son étendue. Les branches souterraines, c'est-à-dire les rhizomes, doivent donc trouver directement dans le sol l'oxygène qui leur est nécessaire et les branches submergées doivent le puiser directement à l'état de dissolution dans l'eau.

**Transpiration de la tige.** — Les tiges aériennes émettent sans cesse de la vapeur d'eau, c'est-à-dire transpirent. Cette transpiration est considérable dans les plantes très rameuses. Dans les végétaux dépourvus de feuilles parfaites, comme les Cactées, les Euphorbes cactiformes, les Asperges (*Asparagus*), les Casuarines (*Casuarina*), les Prêles (*Equisetum*), les Orobanches (*Orobanche*), les Monotropes (*Monotropa*), les Cuscutes (*Cuscuta*), etc., c'est par la surface de la tige que s'exécute toute la transpiration de la plante.

Si la tige est incolore, on peut étudier sa transpiration par les méthodes indiquées p. 152, aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité. On constate alors que la lumière accélère la transpiration (p. 153). Si elle est verte, il faut la placer à l'obscurité ou à une lumière diffuse très faible. On peut aussi opérer alors en pleine lumière pourvu qu'on paralyse par l'éther ou le chloroforme l'action vaporisante de la chlorophylle. C'est principalement par les pores superficiels, par les stomates, que s'exhale la vapeur d'eau, accumulée au préalable dans les espaces intercellulaires de la tige.

Quand la tige devient ligneuse, à mesure que sa surface durcit et perd sa perméabilité, la transpiration y diminue; elle est très faible dans les branches âgées.

**Assimilation du carbone et chlorovaporisation de la tige.** — Quand la tige est verte et qu'elle est exposée dans les conditions normales à une radiation totale d'une certaine intensité, elle absorbe l'acide carbonique de l'atmosphère, le décompose, en fixe le carbone et en exhale l'oxygène. La quantité de carbone ainsi assimilée est considérable si les jeunes branches vertes sont très nombreuses et forment ensemble une grande surface, comme dans la cime des arbres. C'est même uniquement par cette voie que l'assimilation du carbone a lieu, quand la tige ne porte pas de feuilles parfaites, qu'elle soit charnue comme dans les Cactées et les Euphorbes cactiformes, ou grêle et rameuse comme dans les Prêles (*Equisetum*), les Psilotes (*Psilotum*) et les Casuarines

(*Casuarina*), ou encore pourvue de rameaux foliacés comme dans les Asperges (*Asparagus*).

Dans ces mêmes conditions d'éclairage, la tige verte dégage de la vapeur d'eau, provenant de la vaporisation directe de l'eau par la chlorophylle (p. 185). Cette vapeur d'eau exhalée par la chlorovaporisation s'ajoute à celle qui est émise en même temps par la transpiration.

## § 9

### Action de la tige sur les liquides, les matières dissoutes et les corps solides.

Dans de certaines conditions et en de certains points, la tige absorbe les liquides qui la touchent, avec les matières dissoutes qu'ils renferment. Dans certaines circonstances aussi et en certaines places, elle émet au dehors des liquides et des matières dissoutes.

**Absorption des liquides et des matières dissoutes par la tige.** — Les tiges submergées, les rhizomes et même les tiges rampantes peuvent, indépendamment des racines qu'elles portent, absorber directement par leur surface l'eau et les matières dissoutes qui les entourent. Dépouillée de ses racines, une jeune tige de cette sorte continue, en effet, de se développer, en augmentant peu à peu la quantité d'eau qu'elle renferme.

D'ailleurs il est un certain nombre de ces tiges qui, toujours dépourvues de racines, sont nécessairement le siège exclusif de l'absorption nutritive de la plante. Il en est ainsi dans le Psilote (*Psilotum*), le Trichomane (*Trichomanes*), le Corallorhize (*Corallorhiza*), l'Épipoge (*Epipogon*), etc. Les rhizomes de ces plantes produisent d'innombrables poils qui augmentent la surface absorbante et jouent le même rôle que les poils radicaux. Il en est de même dans toutes les Mousses. A sa base, la tige de ces végétaux produit de nombreux poils, analogues par leur forme et leurs propriétés aux poils radicaux. C'est encore ici la tige qui seule est chargée de l'absorption nutritive de la plante.

**Émission de liquides et de matières dissoutes par la tige.** — On a vu qu'au printemps la Vigne et quelques autres plantes absorbent déjà énergiquement l'eau du sol par leurs racines sans pouvoir encore la transpirer et la chlorovaporiser par leurs feuilles. Le liquide atteint alors dans la tige une forte pression, sous l'influence de laquelle il s'écoule par toutes les fissures accidentelles. C'est le phénomène bien connu des *pleurs* (p. 156).

Les rameaux floraux, sur leur partie terminale comprise dans la fleur même, laissent aussi quelquefois suinter des gouttelettes liquides. En gagnant la surface pour s'échapper, ce liquide traverse des réserves sucrées et se charge de sucres : c'est du nectar. On en voit des exemples dans l'Anémone des bois (*Anemone nemorosa*), dans le Populage des marais (*Caltha palustris*), etc.

**Action de la tige sur les corps solides.** — Tout ce que nous avons dit de l'action dissolvante et digestive que les poils de la racine exercent normale-

ment sur les particules solides, minérales ou organiques, du sol où ils se développent (p. 226), pourrait se répéter pour les poils absorbants portés par les rhizomes des plantes vasculaires citées plus haut, et par la tige des Mousses. Par l'action corrosive que leur tige exerce ainsi sur les roches, sur les écorces, sur les fragments de matière ligneuse, ces plantes peuvent digérer, absorber et enfin s'assimiler peu à peu ces matières insolubles, dont elles se nourrissent en les détruisant. C'est encore la tige qui, dans l'embryon dépourvu de cotylédons de la Cuscute, de la Ficaire, etc., digère et absorbe à la germination l'albumen de la graine.

La tige se montre donc douée, dans certains cas, de la faculté digestive que la racine possède presque toujours à un si haut degré.

**Résumé des fonctions de la tige. Fonction principale, fonctions accessoires.** — Dirigée par l'influence combinée de la pesanteur, de la radiation, et de l'humidité, entretenue en bon état par l'action qu'elle exerce sur les gaz, liquides et solides du milieu extérieur, la tige a pour fonction principale de conduire des feuilles aux racines et des racines aux feuilles les aliments dont elles ont besoin. Cette fonction de transport, tout intérieure, sera étudiée plus tard.

En outre, quand elle est différenciée et dans la mesure même où elle l'est, la tige accomplit encore quelques autres fonctions tout extérieures, qui sont des fonctions accessoires et spéciales. Passons-en la revue rapide.

La fonction des branches différenciées en vrilles, en crochets, en épines, comme aussi celle des émergences en aiguillons et des poils recourbés que la tige porte quelquefois à sa surface, est évidemment d'accrocher la plante à des corps étrangers, de manière à leur faire supporter son poids. Nous avons vu avec quelle perfection ce rôle est rempli par les vrilles adhésives de la Vigne-vierge (p. 262).

La fonction des rameaux foliacés est de jouer le rôle majeur dévolu ordinairement aux feuilles dans l'assimilation du carbone; ce sont des rameaux assimilateurs.

La fonction des rameaux renflés en tubercules est d'emmagasiner des matériaux nutritifs : amidon, inuline, sucres, etc., et de constituer des réserves pour les développements ultérieurs. Quelquefois c'est simplement une provision d'eau que la plante y accumule pour résister à la dessiccation. C'est ce qu'on voit dans certaines Utriculaires (*Utricularia montana*, etc.), qui vivent sur les rochers ou sur le tronc des arbres dans les forêts tropicales d'Amérique et dont le rhizome se renfle çà et là en tubercules aquifères.

En même temps, s'ils se détachent de la plante, les tubercules la conservent et la multiplient avec tous ses caractères.

Enfin la fonction des rameaux reproducteurs est de produire et de porter soit directement les corps reproducteurs, comme dans les Mousses, soit des feuilles qui à leur tour forment de pareils corps, comme dans les plantes vasculaires. Chez les Phanérogames, c'est en outre de conduire au fruit les matériaux nutritifs nécessaires à son développement.

## CHAPITRE V

### LA FEUILLE

Toutes les plantes qui ont une tige ont aussi sur cette tige des feuilles plus ou moins développées. Cette correspondance résulte de la nature même des choses. La tige et la feuille sont, en effet, deux membres du corps rameux de la plante, différenciés l'un par rapport à l'autre, et les noms qu'on leur donne n'indiquent pas autre chose que cette différenciation. L'étude de la feuille s'applique donc, comme celle de la tige, d'abord à certaines Algues, notamment aux Characées et à diverses Floridées, à beaucoup d'Hépatiques, à la totalité des Mousses, enfin et surtout à toutes les plantes vasculaires.

Nous allons, comme pour la racine et la tige, considérer ce membre d'abord au point de vue morphologique, puis au point de vue physiologique.

#### SECTION I

##### MORPHOLOGIE DE LA FEUILLE

##### § 1

##### Caractères généraux de la feuille.

La feuille est un membre porté par la tige au nœud et ordinairement aplati perpendiculairement à l'axe de la tige. Elle n'est divisible en deux moitiés symétriques ou du moins similaires, que par un seul plan passant par l'axe de la tige; elle est *bilatérale*. Son côté inférieur, externe ou dorsal, diffère plus ou moins de sa face supérieure, interne ou ventrale; elle est donc aussi *dorsi-ventrale*.

**Parties constitutives de la feuille.** — Une feuille complète comprend trois parties : la *gaine*, base dilatée par où elle s'attache au pourtour du nœud, en enveloppant plus ou moins la tige à la façon d'un étui; le *pétiole*, prolongement grêle plus ou moins long; et le *limbe*, lame verte aplatie qui est la partie essentielle de la feuille. Une telle feuille est dite *pétiolée engainante*. On en voit des exemples dans le Gouet (*Arum*), le Balisier (*Canna*), la Ficaire (*Ficaria*), les Ombellifères, etc.

Souvent la feuille est plus simple. Tantôt la gaine manque et c'est le pétiole qui s'attache directement à la tige par une insertion étroite; la feuille est simplement *pétiolée*, comme dans le Hêtre (*Fagus*), le Chêne (*Quercus*), la Courge (*Cucurbita*), etc. Tantôt le pétiole manque et de la gaine on passe directement au limbe; la feuille est simplement *engainante*, comme dans les



Graminées, etc. Tantôt enfin la gaine et le pétiole manquent à la fois et le limbe s'attache directement à la tige ; la feuille est dite alors *sessile*, comme dans le Lis (*Lilium*), etc. C'est à cet état, le plus simple de tous, qu'on la rencontre toujours chez les Hépatiques feuillées, les Mousses, les Prêles, les Lycopodiées et chez un grand nombre de Phanérogames.

**Simplification de la feuille par avortement ; phyllode.** — Le limbe avorte quelquefois sur certaines feuilles, qui se réduisent alors, suivant leur nature, à un pétiole avec sa gaine, à un pétiole seul, ou à une gaine seule. Le pétiole au sommet duquel le limbe avorte conserve quelquefois sa forme ordinaire, comme dans la Strélitzie joncifoliée (*Streptitzia juncifolia*), mais le plus souvent il s'a-

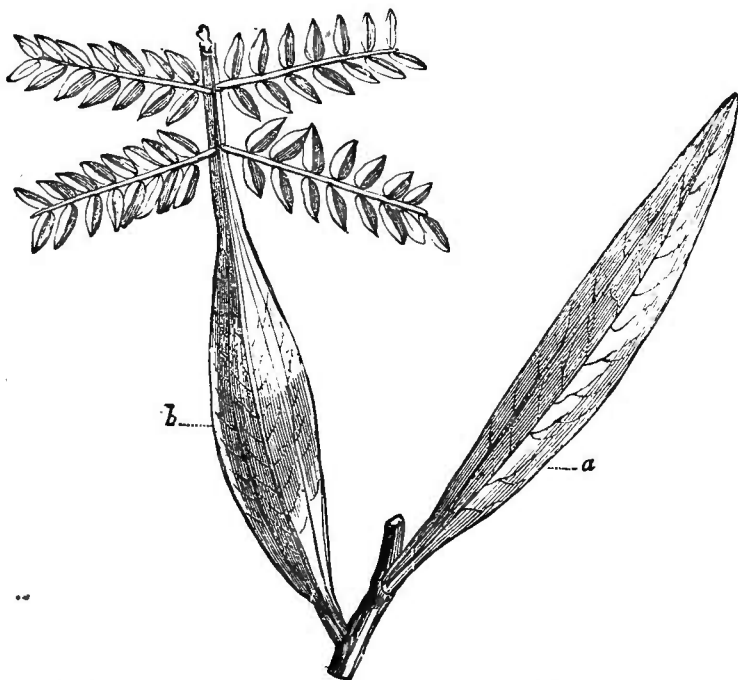


Fig. 93 — Branche d'Acacier longifolié (*Acacia longifolia*), portant en *a* un phyllode, en *b* un pétiole élargi passant au phyllode.

platit dans le plan médian de la feuille et forme une lame, comme dans certains Acaciers d'Australie (*Acacia heterophylla*, etc.), diverses Oxalides (*Oxalis bupleurifolia*, etc.), certaines plantes aquatiques comme la Sagittaire (*Sagittaria*), le Potamot (*Potamogeton*), etc.. Un pareil pétiole élargi et sans limbe est un *phyllode* (fig. 93).

La feuille des Irides (*Iris*), aplatie dans le plan médian, est aussi une sorte de phyllode. De bonne heure le limbe y avorte au sommet de la gaine. En même temps, celle-ci forme sur son dos une crête, qui se développe de plus en plus et la prolonge en lame d'épée. Ici c'est donc la gaine, non le pétiole, qui produit le phyllode.

**État de la surface de la feuille.** — La surface de la feuille, comme celle de la jeune tige, est primitive et continue avec elle-même dans toute l'étendue de l'organe. Elle est aussi en continuité directe avec la périphérie de la tige. Parfois lisse et revêtue seulement d'un dépôt cireux (voir p. 72, fig. 37 et 38), elle est souvent hérissée de poils de formes extrêmement variées et dont la même feuille peut porter de plusieurs sortes à la fois (voir p. 69, fig. 34). Elle est quelquefois armée d'aiguillons crochus, qui sont des émergences, comme dans les Rosiers (*Rosa*), les Ronces (*Rubus*), certaines Morelles (*Solanum*), etc.

Quand la feuille se développe dans l'air, sa surface est perforée d'ouvertures qui sont des stomates (voir p. 71, fig. 36).

Il y a des stomates sur les diverses parties de la feuille, mais ils s'accumu-

lent surtout sur le limbe, où ils se localisent de diverses manières, comme on le verra plus loin.

**Gaine.** — La gaine, attache la feuille à la tige. Aussi est-elle d'autant plus large et plus haute que le pétiole et le limbe seul, s'il n'y a pas de pétiole, atteignent une plus grande dimension. Elle est très développée et embrasse toute la tige dans les grandes feuilles pétiolées d'Angélique (*Angelica*), de Férule (*Ferula*), de Rhubarbe (*Rheum*), dans les longues feuilles sans pétiole des Graminées, etc. ; elle est faible et n'entoure qu'une partie de la tige dans le Lierre (*Hedera*), etc.

**Pétiole.** — Le pétiole porte le limbe et l'écarte de la tige d'autant plus qu'il est plus allongé. Aussi sa grosseur et sa fermeté sont-elles en rapport avec la grandeur et le poids du limbe qu'il doit soutenir. Il est toujours arrondi sur la face inférieure, ordinairement plan ou excavé, creusé en gouttière, sur la face supérieure ; d'où l'on voit immédiatement qu'il n'a, comme le limbe, qu'un seul plan de symétrie. Quelquefois pourtant il est arrondi aussi sur la face supérieure et sensiblement cylindrique, comme dans le Lierre (*Hedera*), la Pivoine (*Pæonia*), etc. Ailleurs, il est aplati ou prolongé en aile dans le plan du limbe, comme dans le Citronnier oranger (*Citrus Aurantium*), ou bien au contraire comprimé latéralement, comme dans le Peuplier tremble (*Populus tremula*) et d'autres Peupliers, circonstance qui explique l'agitation des feuilles de ces arbres au moindre souffle de l'air. Cet aplatissement latéral atteint son maximum, comme on l'a vu, dans les phyllodes. Enfin il se gonfle quelquefois à sa base en une masse ovoïde, renfermant de grandes cavités pleines d'air ; c'est ce qu'on observe dans les feuilles aériennes de certaines plantes aquatiques, comme la Mâcre nageante (*Trapa natans*) et la Pontédérie crassipède (*Pontederia crassipes*). Il sert alors de flotteur.

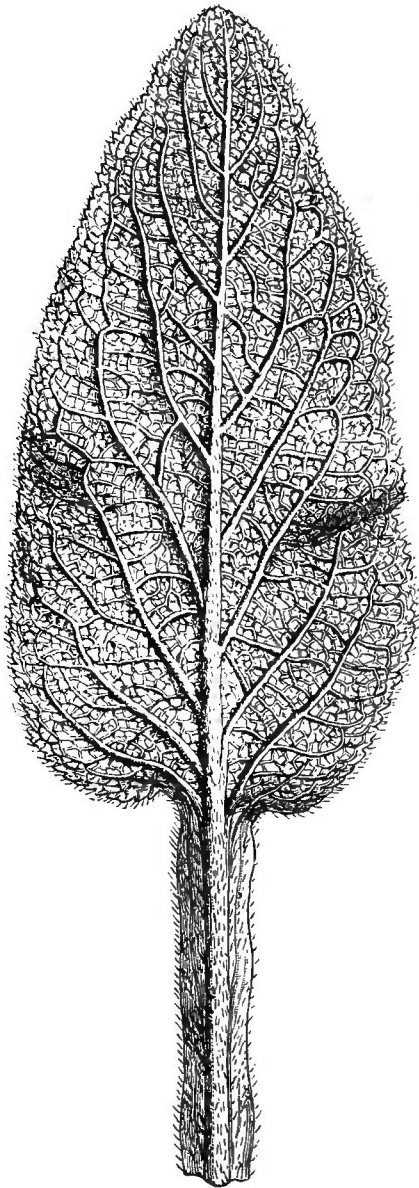


Fig. 94. — Feuille de Digitale (*Digitalis*), vue par sa face inférieure.

**Limbe** — Le limbe est ordinairement aplati, et le plan d'aplatissement est perpendiculaire à l'axe de la tige.

Dans ce limbe aplati, on distingue des côtes résistantes faisant saillie surtout à la face inférieure, diversement ramifiées, partant toutes du pétiole dont elles sont comme l'épanouissement et dont l'une d'elles prolonge la direction. Ce sont les *nervures* (fig. 94). Les dernières et les plus fines de ces nervures ne font plus saillie à la surface, elles demeurent tout entières immergées dans l'épais-

seur de la lame, où les unes s'anastomosent en un réseau délicat, tandis que d'autres se terminent librement au milieu des mailles du réseau; mais il suffit pour les voir de placer le limbe entre l'œil et la lumière. Une couche plus molle et plus verte recouvre toutes les nervures, remplit toutes les mailles du réseau et les relie en un tout continu; c'est le *parenchyme*. Si l'on fait disparaître le parenchyme, on isole et prépare, comme une fine dentelle, ce système de nervures, qui est pour ainsi dire le squelette de la feuille. On y arrive facilement soit en battant avec une brosse le limbe préalablement desséché, soit en soumettant la feuille à une macération dans l'eau. Dans ce dernier cas, le Bacille amylobacter, Bactériacée qui pullule dans le liquide, dissout peu à peu les membranes cellulaires du parenchyme sans attaquer celles des nervures, qui demeurent inaltérées. On observe souvent dans la nature des préparations de nervures ainsi réalisées.

**Divers modes de nervation.** — La disposition des nervures dans le limbe, sa *nervation*, est très variable, mais se rattache à quatre types principaux.

Le cas le plus simple est celui d'une nervure unique, médiane, qui ne se ramifie pas : la feuille est *uninerve*. Il en est ainsi dans les Mousses, les Prêles, les Lycopodes, dans la plupart des Conifères et çà et là dans les autres Phanérogames, comme les Bruyères (*Erica*), les Tamaris (*Tamarix*), etc. Le limbe est alors étroit et souvent en forme d'aiguille.

Ailleurs la nervure médiane, encore unique, se ramifie. Elle forme de

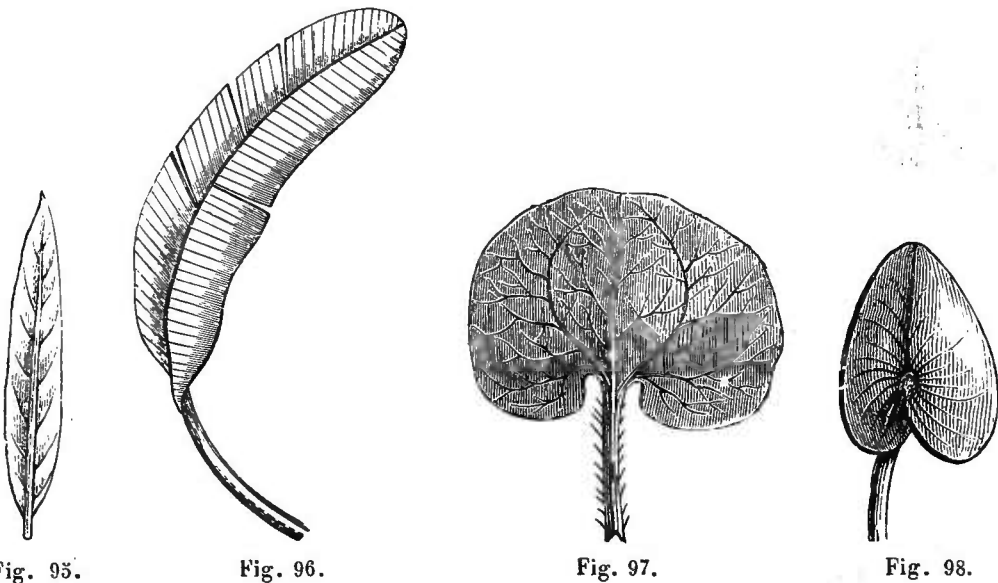


Fig. 95.

Fig. 96.

Fig. 97.

Fig. 98.

chaque côté, en s'amincissant à mesure, des nervures secondaires, qui sont insérées sur elle comme les barbes sur le tuyau d'une plume; la nervation est *pennée*, la feuille est *penninerve* (fig. 95), comme dans le Hêtre (*Fagus*), le Coudrier (*Corylus*), le Bananier (*Musa*) (fig. 96), etc. Le limbe est alors de forme ovale plus ou moins allongée.

Si le pétiole, au point où il s'attache au limbe, s'épanouit en un certain nombre impair de nervures divergentes, dont l'une est médiane et dont les autres vont décroissant de grandeur de chaque côté comme les doigts de la main, la nervation est *palmée*, la feuille est *palminerve* (fig. 97), comme dans

la Vigne (*Vitis*), la Mauve (*Malva*), le Lierre (*Hedera*), etc. Le limbe est alors de forme plus ou moins circulaire. Lorsque les nervures palmées sont assez nombreuses pour que les plus petites reviennent en avant du pétiole, le limbe forme deux sortes d'oreillettes, arrondies (fig. 98) ou allongées en pointe de flèche (fig. 99), comme dans la Sagittaire (*Sagittaria*), le Liseron (*Convolvulus*), la Nymphée (*Nymphæa*), le Gouet (*Arum*), etc. Si ces deux oreillettes s'unissent en avant, le limbe circulaire se trouve inséré perpendiculairement sur le pétiole par un point excentrique, autour duquel rayonnent les nervures inégales, la feuille est dite *peltée* (fig. 100), comme dans la Capucine (*Tropæolum*), le Nélombe (*Nelumbo*), etc. Ce n'est pas là toutefois un type distinct, mais une simple modification de la nervation palmée.

Enfin, si, au sortir de la tige ou de la gaine, un certain nombre de nervures,

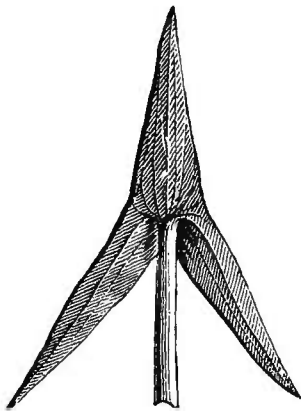


Fig. 99.

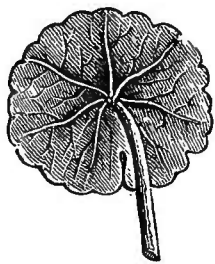


Fig. 100.

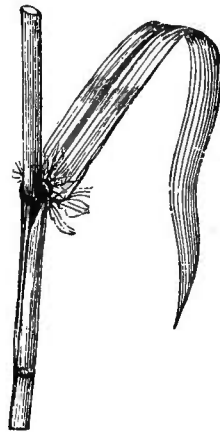


Fig. 101.

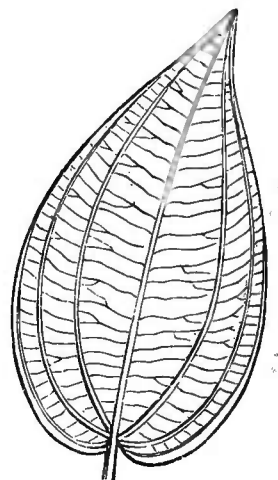


Fig. 102.

dont une un peu plus forte est médiane, cheminent parallèlement de la base du limbe au sommet, la nervation est *parallèle*, la feuille est *rectinerve*, comme dans les Graminées (fig. 101), la Jacinthe (*Hyacinthus*), le Narcisse (*Narcissus*), etc. Le limbe s'allonge alors en forme de ruban. La feuille est *curvinerve* quand les nervures sont arquées en dedans et se réunissent au sommet, comme dans la plupart des Mélastomacées (fig. 102).

On voit que le mode de nervation, c'est-à-dire la manière dont les nervures principales se répandent dans le limbe, détermine la forme générale de la feuille. Dans chacun des trois derniers types, les nervures principales se ramifient à leur tour un plus ou moins grand nombre de fois, ordinairement suivant le mode penné; enfin les derniers ramuscules s'anastomosent pour fermer les mailles du réseau, ou bien ils se terminent librement dans le parenchyme.

**Diverses manières d'être du parenchyme.**— Le parenchyme du limbe a souvent le même aspect et la même couleur sur ses deux faces; il possède alors de part et d'autre de nombreux stomates. Il en est ainsi dans les feuilles molles de la plupart des plantes herbacées. Si le cours des nervures est rectiligne, comme dans les feuilles uninerves et rectinerves, les stomates sont également disposés en séries longitudinales, qui y dessinent des lignes mates et blanchâtres, et s'aperçoivent facilement, comme dans le Pin (*Pinus*), l'Épicéa

(*Picea*), les Graminées, etc. Dans les feuilles coriaces des plantes ligneuses, au contraire, les deux faces du limbe diffèrent plus ou moins profondément. La face supérieure est plus dure, plus luisante, d'un vert plus foncé et entièrement dépourvue de stomates. La face inférieure est plus molle, plus terne, d'un vert plus pâle, quelquefois blanche, et abondamment munie de stomates. Ceux-ci sont parfois ramassés en groupes plus ou moins espacés, comme dans les Bégonies (*Begonia*), etc., ou localisés, au fond de cryptes creusées dans le parenchyme de cette face inférieure, comme dans le Nérion oléandre (*Nerium Oleander*) (voir p. 70, fig. 35).

Les stomates du limbe sont de deux sortes. Les uns, et c'est le plus grand nombre, donnent accès dans des cavités interstitielles pleines d'air, servent au passage des gaz : ce sont des stomates aërifères. Les autres, plus grands, moins nombreux, disposés souvent au sommet du limbe, comme dans la Richardie (*Richardia*), la Colocase (*Colocasia*), etc., le long du bord à l'extrémité des grandes nervures, comme dans le Chou (*Brassica*), ou çà et là sur la surface, comme dans l'Alchimille (*Alchemilla*), la Morelle (*Solanum*), etc., servent à l'émission des liquides : ce sont des stomates aquifères.

Le parenchyme est quelquefois assez mince pour se réduire, partout ailleurs que sur la nervure médiane, à une seule épaisseur de cellules. Il ne saurait alors y avoir de stomates (la plupart des Hyménophyllées, Hépatiques feuillées; Mousses, etc.). Ailleurs, au contraire, il est assez épais pour noyer complètement dans son épaisseur et masquer toutes les nervures, même les plus puissantes. Le limbe est alors massif, rebondi et dénué de côtes saillantes ; la feuille est dite *grasse*, comme dans la Crassule (*Crassula*), la Ficoïde (*Mesembrianthemum*), l'Agave (*Agave*), etc. Elle prend parfois une forme conique, comme dans les Joncs (*Juncus*). Ces feuilles grasses n'ont de chlorophylle que dans leur région périphérique ; la portion centrale, inaccessible à la radiation, demeure blanche.

Quand la feuille se développe tout entière dans l'eau, ses deux surfaces sont semblables et également dépourvues de stomates, comme dans l'Élodée (*Elodea*), la Vallisnérie (*Vallisneria*), etc. Si le limbe flotte sur l'eau, ses deux faces sont très différentes d'aspect et la supérieure seule, en contact avec l'air, possède des stomates, comme dans la Nymphée (*Nymphæa*), le Potamot nageant (*Potamogeton natans*), la Renouée amphibie (*Polygonum amphibium*), etc.

**Parenchyme discontinu.** — En général le parenchyme est continu ; le limbe est plein. Dans certaines plantes, au contraire, il est discontinu, soit dès l'origine, soit parce qu'il s'y fait à un certain âge des trous et des déchirures, dont les bords se cicatrisent aussitôt et qui ne nuisent en rien au bon état de l'organe. Ainsi, dans les feuilles submergées de l'Ouvirandre (*Ouvirandra*), le parenchyme ne se développe pas dans les mailles rectangulaires du réseau de nervures et le limbe a l'aspect d'une dentelle régulière. Dans certaines Aroidées, comme la Tornélie odorante (*Tornelia fragrans*), le Scindapse perforé (*Scindapsus pertusus*), etc., le limbe, d'abord continu, se troue par endroits, quand la feuille est encore jeune, et si la perforation est voisine du bord, elle dégénère bientôt en une entaille. Ces trous et ces déchirures vont grandissant ensuite avec la feuille. Enfin dans les Palmiers, le limbe, qu'il

soit palminerve comme dans le Chaméropé (*Chamerops*) et le Latanier (*Latania*), ou penninerve comme dans le Phénix (*Phœnix*) et le Cocotier (*Cocos*), est d'abord continu; puis il se déchire peu à peu de la périphérie au centre, dans l'intervalle des nervures, à mesure qu'il se développe. Il se trouve enfin formé d'une série de lanières à bords cicatrisés. Il en est de même dans les feuilles âgées du Bananier (*Musa*) (fig. 96).

**Couleur des feuilles.** — La feuille est habituellement verte, ses cellules renfermant un grand nombre de grains de chlorophylle. Cette couleur verte passe au glauque quand le revêtement cireux de la surface (voir p. 71) est suffisamment épais, comme dans l'Œillet (*Dianthus*), le Chou (*Brassica*), l'Avoine (*Avena*), etc. Certaines portions du limbe sont parfois exemptes de chlorophylle dans toute leur épaisseur; elles forment alors autant de taches incolores; la feuille est marbrée, panachée, rayée de blanc, comme dans certaines variétés d'Aucube du Japon (*Aucuba japonica*), de Fusain du Japon (*Evonymus japonicus*), de Négonde (*Negundo*), de Roseau (*Arundo*), d'Agave (*Agave*), d'Aspidistre (*Aspidistra*), etc.

Ailleurs il se forme dans les cellules, à côté des grains de chlorophylle, une matière colorante rouge ou jaune dissoute dans le suc cellulaire, qui masque entièrement la couleur verte. La feuille paraît alors rouge ou jaune, ou marbrée de rouge et de jaune. Il en est ainsi dans certaines variétés de Hêtre (*Fagus*), de Coudrier (*Corylus*), d'Arroche (*Atriplex*), de Colée (*Coleus*), d'Achyranthe (*Achyranthes*), etc. Pour la même cause, certaines feuilles sont rouges dans leur jeunesse, et perdent plus tard cette couleur en devenant vertes, comme on le voit dans le Chêne (*Quercus*), le Poirier (*Pirus*), etc.

**Durée, changement de coloration et chute des feuilles.** — Les feuilles, nées au printemps, meurent ordinairement à l'automne; elles sont caduques. Pourtant certaines plantes, dites pour cela *toujours vertes*, les conservent en bon état pendant un ou plusieurs hivers; leurs feuilles sont persistantes. Avant de mourir, les feuilles caduques perdent leur couleur verte parce que les grains de chlorophylle s'y détruisent; elles jaunissent d'abord, puis brunissent. Parfois elles deviennent d'un beau rouge vif, comme dans l'Ampélopse (*Ampelopsis*) et le Sumac (*Rhus*), parce qu'il s'y forme, à côté de la matière jaune, un principe rouge dissous dans le suc cellulaire.

Aux approches de l'hiver et sous l'influence des premiers froids, les feuilles persistantes modifient aussi leur couleur, pour la reprendre au printemps suivant. Souvent c'est un simple changement de nuance dans le vert, provoqué par le déplacement des grains de chlorophylle, qui se ramassent en pelotes au centre des cellules du parenchyme. A ce premier phénomène il est fréquent de voir s'ajouter la production dans le suc cellulaire d'un principe colorant rouge, soluble dans l'eau; la feuille rougit alors, comme on le voit par exemple dans le Gléchome (*Glechoma*), la Joubarbe des toits (*Sempervivum tectorum*), le Fraisier (*Fragaria*), et en général dans la végétation des hautes montagnes. Ailleurs il ne se fait pas de matière colorante nouvelle, mais c'est la chlorophylle elle-même qui se modifie et devient brunâtre; la feuille prend alors une couleur brun foncé, comme dans les Conifères et le Buis (*Buxus*).

Quand la feuille est morte, soit après quelques mois, soit après quelques années, elle se dessèche parfois sur place et se détruit petit à petit, comme on peut le voir sur les Chênes; le plus souvent elle tombe. La chute a lieu de deux manières. Tantôt la feuille se détache nettement au ras de la tige, laissant à sa place une cicatrice, et tombe tout entière, comme dans nos arbres et arbustes. Tantôt elle laisse adhérente à la tige la partie inférieure de son pétiole, comme dans les Palmiers et les Fougères arborescentes. Plus tard, ces bases de feuilles vont se détruisant peu à peu et, quand elle est suffisamment âgée, la tige en est dégarnie dans sa région inférieure.

## § 2

## Ramification de la feuille.

Quand la feuille se compose d'un limbe, d'un pétiole et d'une gaine, on peut dire qu'elle a déjà subi une première ramification, suivie d'une différenciation assez profonde entre les trois parties ainsi séparées. Aussi une pareille feuille est-elle plus parfaite au point de vue morphologique qu'une feuille formée seulement d'un limbe et d'un pétiole, ou d'un limbe et d'une gaine, et surtout qu'une feuille sessile.

A leur tour la gaine, mais surtout le pétiole et le limbe peuvent se ramifier de diverses manières. Cette ramification est presque toujours latérale, parfois cependant terminale.

**Ramification latérale du limbe.** — La ramification latérale du limbe peut avoir lieu dans son plan ou perpendiculairement à sa surface.

1° **Dans son plan.** — La ramification du limbe dans son plan se manifeste, une fois qu'il est complètement développé, par des découpures plus ou moins profondes du parenchyme entre les nervures. Il arrive souvent que le limbe ne se ramifie pas. Son bord est alors convexe en tous les points, dépourvu d'angles rentrants; il est *entier* (fig. 95 à 102). C'est ce qui a lieu nécessairement dans les feuilles rectinerves et uninerves, et fréquemment aussi dans les deux autres modes de nervation, comme on le voit dans le Buis (*Buxus*), le Lilas (*Syringa*), la Pervenche (*Vinca*), le Nénuphar (*Nuphar*), etc.

Considérons maintenant une feuille à nervation pennée. Si le contour ne rentre que faiblement entre les nervures principales, en découpant autour de leurs sommets autant de festons arrondis ou de dents aiguës, le limbe est *crénelé* dans le premier cas, comme dans le Gléchome (*Glechoma*), *denté* dans le second (fig. 103), comme dans le Hêtre (*Fagus*), le Coudrier (*Corylus*), etc. S'il rentre jusque vers le milieu de la distance entre le bord et la nervure médiane, les dents profondes et plus ou moins larges ainsi séparées sont des *lobes* (fig. 104 et 105) et le limbe est *lobé*, comme dans le Chêne (*Quercus*), l'Artichaut (*Cynara*), etc. S'il rentre jusqu'au voisinage de la nervure médiane, le lobe devient une *partition* et le limbe est *partit*, comme dans le Pavot (*Papaver*). Enfin s'il atteint la nervure médiane, chaque lobe devient un *segment* et le limbe est *séqué*, comme dans le Cresson (*Nasturtium*), l'Aigremoine (*Agrimonia*), etc. Entre ces divers degrés, qu'on adopte comme points de repère, il y a naturellement tous les intermédiaires.

Pour exprimer d'un seul mot le mode de nervation du limbe, d'où résulte sa forme générale, et son mode de ramification, d'où dépend sa conformation particulière, on dira que, dans les divers cas qui précèdent, la feuille est *pennidentée*, *pennilobée*, *pennipartite*, *penniséquée*.

Avec la nervation palmée, les mêmes degrés de ramification donneront lieu respectivement à une feuille *palmidentée* (fig. 106), *palmilobée* (fig. 107),

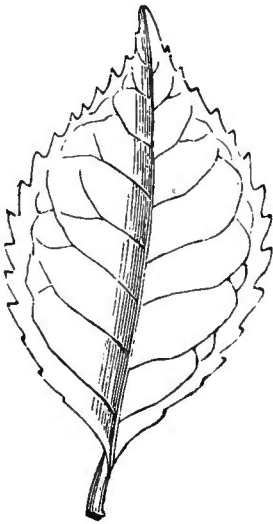


Fig. 103.

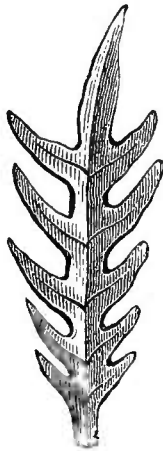


Fig. 104.



Fig. 105.

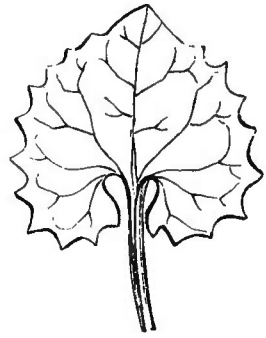


Fig. 106.

comme dans le Ricin (*Ricinus*), l'Érable (*Acer*), la Vigne (*Vitis*), le Lierre (*Hedera*), etc.; *palmipartite*, comme dans l'Aconit (*Aconitum*), etc.; *palmiséquée*, comme dans la Potentille rampante (*Potentilla reptans*), etc.

Plusieurs de ces découpures peuvent se superposer sur le même limbe; ainsi les lobes peuvent être crénelés ou dentés, les segments peuvent être lobés, etc.

**2° Perpendiculairement à sa surface.** — Ordinairement le limbe ne se ramifie que dans son plan. Mais parfois, dans les Rossolis (*Drosera*), par exemple, il produit sur sa face supérieure des prolongements grêles, renflés en massue, et qui reçoivent chacun une petite nervure perpendiculaire au plan de la nervation générale. Ce sont autant de segments. Dans la variété du Houx aquifolié (*Ilex Aquifolium*) appelée vulgairement Houx-hérisson, ces segments dressés sur la face supérieure de la feuille sont pointus comme les dents du bord. Les pointes qui hérissent les nervures de l'énorme limbe pelté de la Victoire (*Victoria*) sont aussi des segments.

Ailleurs, comme chez les Graminées, le limbe forme à sa base une lame relevée en manchette perpendiculairement à sa direction; on la nomme *ligule* (fig. 101). Quand elle est très développée, la ligule reçoit des nervures du limbe un certain nombre de branches qui la parcourent parallèlement. Elle n'est donc pas autre chose qu'une ramification du limbe à sa base, perpendiculairement à son plan.

**Ramification latérale du pétiole.** — Le pétiole produit souvent de chaque côté une série de pétioles secondaires terminés chacun par un limbe pareil au sien. Chacun de ces limbes secondaires avec son pétiole est une *foliole*, et la



feuille tout entière est dite *composée* (fig. 108). A son tour, chaque pétiole secondaire peut se ramifier et produire des pétioles avec des limbes tertiaires (fig. 109), ceux-ci des pétioles avec des limbes de quatrième ordre (fig. 110), et ainsi de suite. La feuille est alors composée à deux degrés, à trois degrés, etc., les limbes partiels étant d'autant plus petits que le nombre en est plus grand. Si la ramification est très abondante, ils peuvent se réduire à un très léger aplatissement au bout des



Fig. 107.



Fig. 108

la feuille n'est alors tout entière, pour ainsi dire, qu'un pétiole un grand nombre de fois ramifié. C'est ce qu'on voit dans certaines Ombellifères, comme la Férule (*Ferula*), le Fenouil (*Foeniculum*), etc.

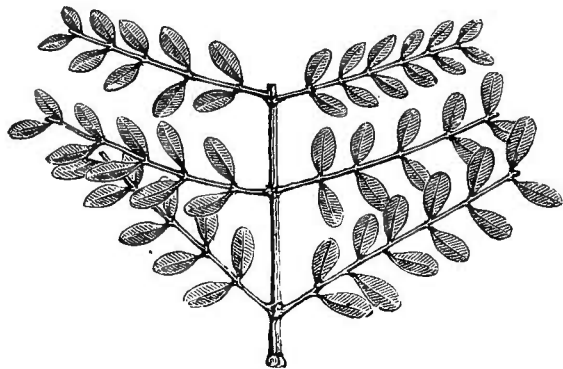


Fig. 109.

Si les pétioles secondaires s'échelonnent en deux rangées le long du pétiole primaire, la ramification est pennée et la feuille *composée pennée* (fig. 108), *bipennée* (fig. 109), *tripennée* (fig. 110). Les folioles sont alors le plus souvent opposées deux à deux par paires, comme dans le Robinier (*Robinia*), le Frêne (*Fraxinus*), l'Ailante (*Ailantus*), quelquefois alternes comme dans le Cycade (*Cycas*) et certaines Fougères. Il peut n'y avoir qu'une seule paire de folioles latérales (fig. 111), comme dans le Haricot (*Phaseolus*), le Mélilot (*Melilotus*), etc.

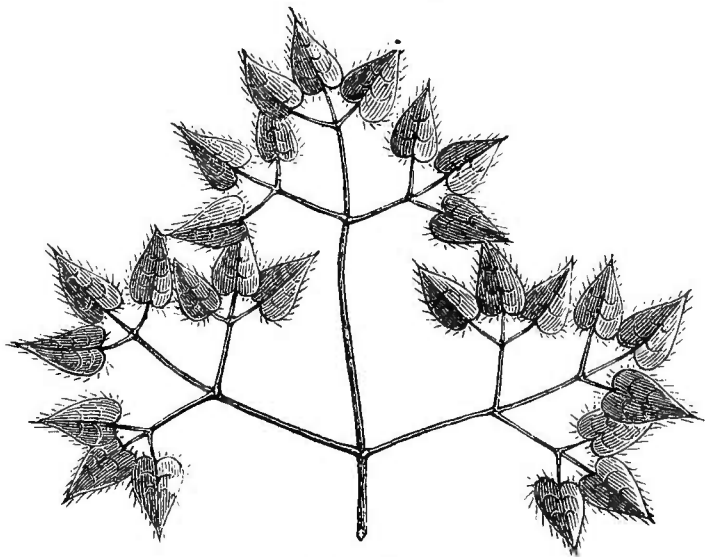


Fig. 110.

Si les pétioles secondaires, insérés tous au même point, divergent en décroissant de taille à droite et à gauche à partir du pro-

longement du pétiole primaire, la ramification est palmée et la feuille *composée palmée* (fig. 112), comme dans le Lupin (*Lupinus*), le Marronnier (*Æsculus*), etc. Elle peut aussi n'avoir que trois folioles, comme dans le Trèfle (*Trifo-*

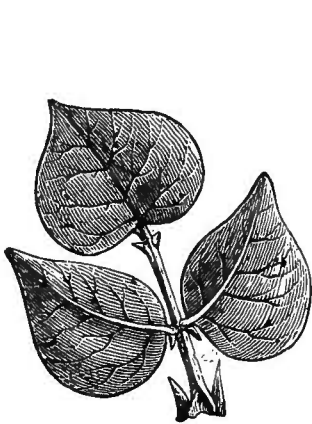


Fig. 111.



Fig. 112

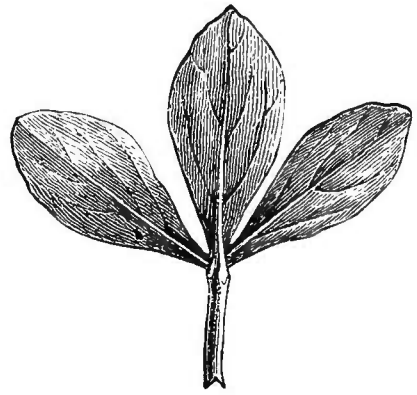


Fig. 113.

*lium* (fig. 113). Quand les folioles plus nombreuses se disposent tout autour du sommet du pétiole dans un plan perpendiculaire à sa direction, la feuille est *omposée peltée*, comme dans la Sterculie (*Sterculia*), la Paratropie (*Paratropia*), etc.

Le pétiole primaire ne se termine pas toujours par un limbe. Comme s'il était épuisé par la production des pétioles secondaires, il finit quelquefois dessus de la dernière paire de folioles par une petite pointe. La feuille est alors composée sans impaire (fig. 108 et 109), comme dans la Fève (*Faba*), le Pois (*Pisum*), le Févier (*Gleditschia*), l'Acacier (*Acacia*); elle peut n'avoir que deux folioles, comme dans certaines Gesses (*Lathyrus*).

**Stipules.** — A droite et à gauche du point où s'insère sur la tige une feuille pétiolée ou sessile, on trouve souvent deux lames plus ou moins développées, appelées *stipules*. Leur forme est dissymétrique, de sorte que chaque stipule est comme l'image de l'autre dans un miroir. Elles sont ordinairement petites, mais dans la Violette (*Viola*), le Pois (*Pisum*), le Liriodendre tulipier (*Liriodendron tulipiferum*), etc., elles atteignent d'assez grandes dimensions. D'habitude elles diffèrent profondément de la feuille; mais dans nos Rubiacées indigènes: Gaïlet (*Galium*), Aspérule (*Asperula*), Garance (*Rubia*), etc., elles lui ressemblent entièrement de forme et de grandeur et l'on dirait trois feuilles indépendantes insérées côte à côte. Souvent les stipules se dessèchent de bonne heure et se détachent quand la feuille se développe. La plupart des arbres de nos forêts (Chêne, Charme, Châtaignier, etc.) ont de ces stipules *caduques*. Dans le Hêtre, elles se dessèchent aussi, mais demeurent longtemps appendues à droite et à gauche du pétiole.

Les stipules doivent être considérées comme le résultat d'une ramification très précoce du pétiole ou du limbe à sa base et dans son plan. C'est à proprement parler une première paire de folioles, différenciées le plus souvent par rapport au limbe primaire et par rapport aux autres folioles s'il s'en produit, et adaptées à une fonction spéciale. Toute feuille pourvue de stipules est donc en réalité une feuille composée. Il suffit, pour s'en convaincre, de

remarquer que les nervures des stipules vont toujours s'attacher, à peu de distance au-dessous de la surface de la tige, aux nervures du pétiole ou du limbe primaire dont elles ne sont que des ramifications.

Les stipules peuvent elles-mêmes se ramifier dans leur plan, prendre des dents, des lobes, et même se diviser en deux ou plusieurs segments semblables placés côte à côte. Ainsi, dans nos Rubiacées indigènes, il n'est pas rare de voir le limbe avoir de chaque côté deux stipules semblables entre elles et à lui. La feuille est alors une feuille composée palmée à cinq folioles sessiles et les deux feuilles opposées de chaque nœud simulent un verticille de dix feuilles.

Les stipules contractent parfois soit avec le pétiole qu'elles touchent, soit entre elles, une union due à une croissance intercalaire commune, une concrescence. Dans le Rosier (*Rosa*) et le Trèfle (*Trifolium*), elles sont ainsi unies avec la base du pétiole, en forme de gaine, et ne s'en détachent que dans leur portion terminale. Ailleurs elles s'unissent entre elles bord à bord, soit du côté du pétiole en passant dans l'aisselle entre lui et la tige, comme dans le Mélianthé majeur (*Melanthus major*), l'Houttuynie cordée (*Houttuynia cordata*), etc., soit du côté opposé en formant une lame à deux nervures et souvent bilobée, diamétralement opposée à la feuille, comme dans l'Astragale (*Astragalus*), l'Ornithope (*Ornithopus*), etc., soit enfin des deux côtés à la fois en formant un étui qui persiste autour de la base de l'entre-nœud, comme dans la Renouée (*Polygonum*), le Rumex (*Rumex*), etc., ou une coiffe qui recouvre toute la partie supérieure de la tige et qui tombe quand la feuille suivante s'épanouit, comme dans le Figuier (*Ficus*), le Magnolier (*Magnolia*), etc. Il est évident qu'entre une double stipule axillaire comme celle du Mélianthé et une ligule comme celle des Graminées, il n'y a qu'une différence de hauteur d'insertion; cette stipule est une sorte de ligule basilaire, cette ligule est une sorte de double stipule exhaussée. Aussi quand la gaine manque aux feuilles des Graminées, la ligule, qui se développe alors davantage, devient-elle une stipule axillaire engageante semblable à celle des Polygonées. C'est ce qui a lieu dans ces plantes pour la première feuille de la tige normale, c'est-à-dire le cotylédon, et pour certaines feuilles modifiées qui avoisinent les fleurs.

Quand deux feuilles stipulées sont insérées en face l'une de l'autre au même nœud, les stipules voisines s'unissent parfois en une lame bilobée, comme dans le Houblon (*Humulus*). Si les stipules des deux feuilles opposées ont même grandeur et même forme que le limbe, comme dans nos Rubiacées indigènes, de deux choses l'une : elles demeurent libres et il semble qu'on ait affaire à un verticille de six feuilles indépendantes, ou bien elles se soudent deux à deux en un limbe de même forme et de même grandeur que celui de la feuille et il semble qu'on ait sous les yeux un verticille de quatre feuilles autonomes, comme dans le Gaillet croisette (*Galium Cruciatum*). Mais dans tous les cas les deux limbes primaires se distinguent facilement aux bourgeons ou aux branches que la tige porte à leur aisselle et dont les limbes stipulaires sont toujours dépourvus.

**Stipelles.** — Les feuilles composées pennées portent quelquefois sur le pétiole primaire, à l'insertion des folioles, de petites languettes qui paraissent être à chaque foliole ce que les stipules sont à la feuille totale; ce sont des *stipelles*.

On en voit des exemples dans le Robinier (*Robinia*), le Haricot (*Phaseolus*) (fig. 111), etc.

**Divers types de ramification latérale de la feuille.** — Que la feuille soit simple ou composée, la ramification qui s'opère dans son plan se rattache aux types généraux que nous avons distingués p. 48 et que nous avons retrouvés successivement dans la racine et dans la tige. Si c'est le mode penné, elle s'opère en grappe, ou quand les folioles sont sessiles, en épi. Si c'est le mode palmé, elle a lieu en ombelle, ou, quand les folioles sont sessiles, en capitule.

Mais elle peut aussi se développer en cyme. C'est ce qui arrive quand il

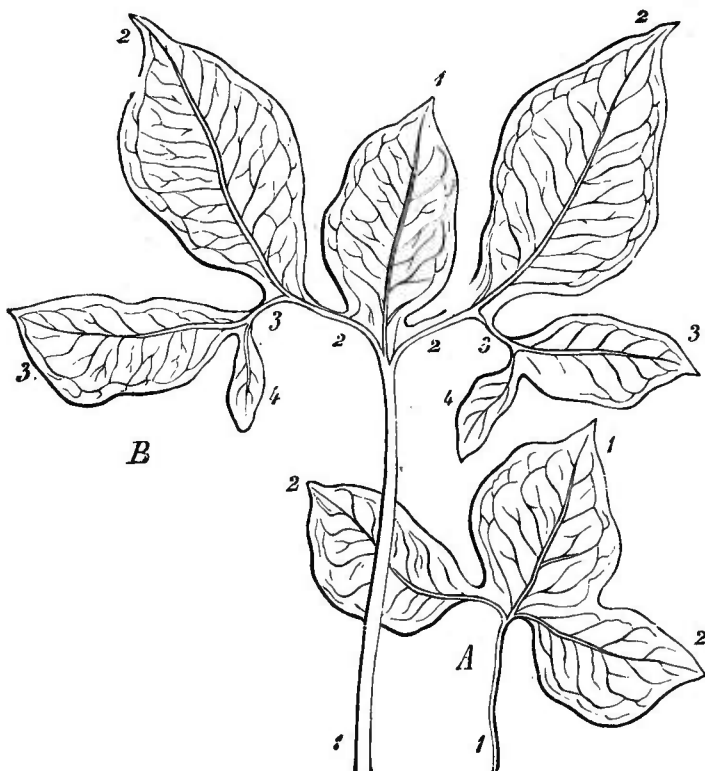


Fig. 114. — Amorphophalle bulbeux (*Amorphophallus bulbosus*).  
A, une feuille avec un limbe une seule fois ramifié; B, une feuille plus grande avec un limbe plusieurs fois ramifié (d'après Sachs).

ne se fait, à droite et à gauche du segment latéral, qu'un seul segment latéral lui-même ramifié; c'est le début d'une cyme bipare. Mais ordinairement chaque segment latéral se ramifie en sympode et forme une cyme unipare le plus souvent scorpioïde comme dans Hellébore (*Helleborus*). Certaines Aroïdées: Serpentaire (*Dracunculus*), Sauromate (*Sauromatum*), Amorphophalle (*Amorphophallus*), etc., en offrent de beaux exemples. La fig. 114 montre en A une petite feuille d'Amorphophalle, qui n'a formé qu'un seul segment de chaque côté. Si la feuille est plus vigoureuse, comme en B, chaque segment latéral (2,2)

forme sur son bord externe un segment de troisième ordre (3,3), qui à son tour produit du même côté un segment de quatrième ordre (4,4), et ainsi de suite. La cyme bipare commençante (1,2) se continue donc de chaque côté en une cyme unipare scorpioïde (2,3,4). Une pareille feuille est dite *pédalée*.

**Ramification terminale de la feuille. Dichotomie foliaire.** — Les feuilles de certaines Fougères se ramifient par dichotomie terminale répétée dans leur plan. Cette dichotomie se développe souvent en un sympode scorpioïde ou hélicoïde.

La feuille du Platycère alcorné (*Platycerium alcorné*), par exemple, présente une série de bifurcations successives. Le pétiole de la Capillaire pédiataire (*Adiantum pedatum*) se divise en deux branches égales, dont chacune produit par dichotomies successives, toujours plus fortes en dehors qu'en dedans, un sympode scorpioïde. Les branches les plus faibles, par une

série de dichotomies alternativement plus fortes à droite et à gauche, forment ensuite un sympode hélicoïde et constituent ainsi une sorte de pétiole continu portant latéralement des folioles pennées alternes.

## § 3

## Origine et croissance de la feuille.

**Origine de la feuille.** — C'est dans le bourgeon que s'opèrent la naissance et les premiers développements de la feuille, et c'est là qu'il faut aller les étudier. On y voit poindre d'abord un petit mamelon arrondi, formé par une excroissance de la couche périphérique de la tige, non loin du sommet (fig. 73, 74 et 75). Ce mamelon s'élargit bientôt transversalement et en même temps s'allonge plus vite sur sa face externe que sur sa face interne (fig. 115, A, b). La jeune feuille se courbe par conséquent de manière à recouvrir bientôt la terminaison de la tige et les mamelons plus jeunes qui s'y sont formés au-dessus d'elle. Quand elle se ramifie, elle forme ensuite à droite et à gauche une série de protubérances (fig. 115, A et B), qui croissent d'abord par leur sommet, puis produisent à leur tour des mamelons de troisième ordre (fig. 115, C), et ainsi de suite.

C'est précisément, comme on sait, l'ensemble de toutes ces jeunes feuilles rapprochées, de plus en plus développées et se recouvrant de plus en plus du sommet à la base, qui constitue à un moment donné le bourgeon terminal d'une tige ou d'une branche. Si la feuille naît isolée à une assez grande distance du sommet de la tige, comme dans la Ptéride aquilina (*Pteris aquilina*), il ne se constitue pas de bourgeon terminal (p. 230, fig. 77).

L'origine de la feuille est donc toujours exogène.

**Croissance terminale de la feuille.** — Comme la racine et la tige, la feuille, une fois née, croît d'abord par son sommet où de nouvelles cellules s'ajoutent aux anciennes. Quelquefois cette croissance terminale se poursuit longtemps, comme on le voit dans les Fougères et les Ophioglossées. Les grandes feuilles de la Ptéride aquilina (*Pteris aquilina*) et de l'Aspide fougère-mâle (*Aspidium Filix-mas*), par exemple, commencent à se former deux ans avant de s'épanouir, et la troisième année leur croissance terminale dure plusieurs mois. Dans la Gleichénie (*Gleichenia*), la Mertensie (*Mertensia*), l'Hyménophylle (*Hyme-*

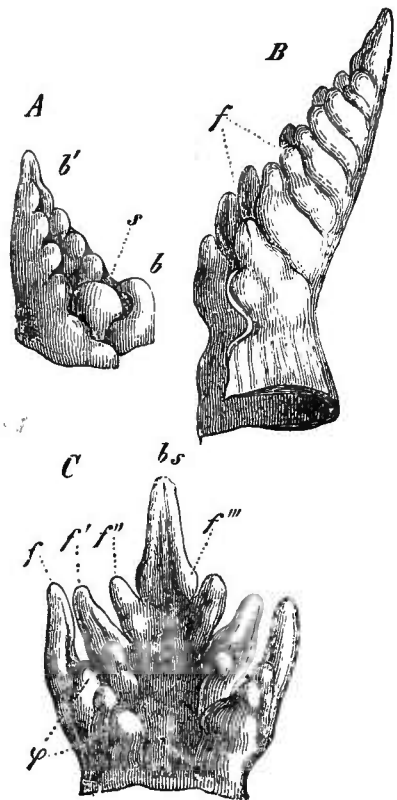


Fig. 115. — Développement d'une feuille composée pennée d'Ombellifère. A et B, dans le Panais cultivé (*Pastinaca sativa*): s, sommet de la tige; b, la dernière feuille; b', l'avant-dernière, commençant à former ses folioles, qui sont plus développées en f. — C, dans la Livèche officinale (*Levisticum officinale*): bs, extrémité de la feuille; f, f', f'', les folioles de premier ordre; f''', celles de second ordre (Sachs).

*nophyllum*), etc., la croissance de la feuille épanouie s'interrompt à la fin de la période végétative, pour reprendre au printemps suivant, et se prolonger ainsi pendant un certain nombre d'années. La nervure médiane de la feuille des *Lygodes* (*Lygodium*) s'allonge de la sorte indéfiniment et s'enroule autour des supports à la façon d'une tige volubile.

Mais presque toujours cette croissance terminale est de très courte durée, et c'est par un puissant allongement intercalaire que la feuille poursuit son développement dans le bourgeon, s'épanouit, et acquiert sa dimension définitive.

**Croissance intercalaire** (1). — Quand sa courte croissance terminale a pris fin, la petite feuille primordiale, encore homogène, ne tarde pas à se différencier en deux parties. Sa région inférieure demeure souvent tout à fait stationnaire, mais fréquemment aussi elle s'accroît plus tard, soit sur chaque bord pour produire les stipules, soit dans toute son étendue pour produire la gaine, soit même à la fois de ces deux manières en donnant naissance à une gaine surmontée de deux stipules (Rosier, Potentille, etc.). La région supérieure se développe au contraire tout de suite pour produire d'abord le limbe et plus tard le pétiole, s'il s'en fait un. La formation du pétiole est donc toujours postérieure tout au moins à la première apparition du limbe, qu'il soulève en s'intercalant entre lui et la région basilaire de la feuille.

Comme celle d'un entre-nœud, la croissance intercalaire du limbe et la formation de ses diverses parties latérales de premier ordre : nervures, dents, lobes, folioles, etc., peut s'accomplir de manières très différentes, qui se laissent rattacher à quatre types.

Tantôt elle s'opère également dans tous les points ; toutes les parties nouvelles sont de même âge. On peut la dire *simultanée*. Tantôt au contraire elle se localise dans une certaine zone, où elle continue d'agir pendant qu'elle a cessé partout ailleurs. Les parties nouvelles sont alors d'âge différent, d'autant plus jeunes qu'elles sont plus rapprochées de cette zone ; la croissance est *successive*. Suivant les cas, elle l'est de trois manières diverses. Si la zone de croissance intercalaire est à la base du limbe, les parties se succèdent par rang d'âge décroissant du sommet à la base ; la croissance est *basipète*. Si elle est située vers le sommet, c'est l'inverse ; la croissance est *basifuge*. Enfin si elle occupe le milieu de la feuille, les parties se succèdent par rang d'âge décroissant du sommet à la base dans la moitié supérieure et de la base au sommet dans la moitié inférieure ; la croissance est *mixte*.

C'est la croissance successive qui est le plus répandue et c'est suivant le mode basipète qu'elle paraît s'opérer le plus souvent. Alors les dents ou les lobes, si la feuille est simple, les folioles, si elle est composée, naissent, et plus tard vont d'ordinaire en décroissant de taille, du sommet à la base. Il en est ainsi, par exemple, dans les feuilles rectinerves de toutes les Monocotylédones (Graminées, Cypéracées, Liliacées, etc.), dans les feuilles simples pennées de la plupart de nos arbres : Bouleau (*Betula*), Aulne (*Alnus*), Saule (*Salix*), Chêne (*Quer-*

(1) Trécul : *Mémoire sur la formation des feuilles* (Ann. des sc. nat., 4<sup>e</sup> série, XX, p. 235, 1853). — Eichler : *Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes*. Marburg, 1861.

*cus*), etc., dans les feuilles simples palmées de l'Érable (*Acer*), de la Vigne (*Vitis*), du Géraïne (*Geranium*), etc., dans les feuilles composées pennées du Rosier (*Rosa*), de la Pimprenelle (*Poterium*), etc., dans les feuilles composées palmées du Marronnier (*Aesculus*), du Lupin (*Lupinus*), etc.

Le mode basifuge est aussi très fréquent. Les dents ou lobes de la feuille simple, les folioles de la feuille composée, apparaissent alors et plus tard vont d'ordinaire décroissant de taille de la base au sommet. Il en est ainsi dans les feuilles simples pennées du Tilleul (*Tilia*) et de la Bégonie (*Begonia*), dans les feuilles composées pennées de beaucoup de Légumineuses : Robinier (*Robinia*), Galège (*Galega*), Vesce (*Vicia*), etc., et d'Ombellifères, de l'Ailante (*Ailantus*), du Sumac (*Rhus*), de la Mahonie (*Mahonia*), etc.

Le type mixte est plus rare ; on l'observe chez beaucoup de Composées : Centaurée (*Centaurea*), Achillée (*Achillea*), Anthémide (*Anthemis*), Pissenlit (*Taraxacum*), etc. La croissance simultanée, enfin, se rencontre surtout dans les feuilles pennées ou palmées des Palmiers : Chaméropé (*Chamærops*), Chamédore (*Chamædorea*), etc.

Quand les parties latérales, les folioles par exemple, se réduisent à deux (fig. 111 et 113), il est impossible de dire auquel des quatre modes précédents la croissance se rattache, sans que cependant on soit fondé à établir pour ce cas particulier un type distinct. C'est ce qui arrive dans le Trèfle (*Trifolium*), le Cytise (*Cytisus*), le Fraisier (*Fragaria*), l'Ancolie (*Aquilegia*), etc.

Si le limbe se ramifie à plusieurs degrés, c'est ordinairement après que toutes les ramifications de premier ordre se sont constituées comme il vient d'être dit, que celles du second ordre naissent sur elles, et plus tard celles du troisième ordre sur celles du second. Quand la croissance est basifuge au premier degré, elle se maintient telle à tous les degrés suivants. Quand elle est basipète, au contraire, elle devient assez souvent basifuge à partir du second degré, et le même limbe présente, suivant ses parties, deux modes de croissance différents. Ainsi, par exemple, dans l'Érable (*Acer*), les lobes de la feuille se forment de haut en bas, tandis que chacun d'eux produit ses dents de bas en haut.

L'époque, toujours tardive, de l'apparition du pétiole est assez variable. Dans les feuilles palminerves ou composées palmées, il ne se forme qu'après les diverses parties constitutives du limbe, et il en est de même dans beaucoup de feuilles penninerves. Pourtant, chez certaines de celles-ci, il apparaît avant la formation des parties latérales du limbe, comme dans le Liriodendron (*Liriodendron*), le Rosier (*Rosa*), etc.

La formation des stipules offre les mêmes variations. Elles apparaissent avant la première née des folioles de premier ordre : Vesce (*Vicia*), Gesse (*Lathyrus*), etc., ou pendant leur formation : Dauce (*Daucus*), Ciculaire (*Cicuta*), Pimprenelle (*Poterium*), etc., ou au plus tard immédiatement après la dernière d'entre elles : Panicaut (*Eryngium*), Rosier (*Rosa*), Mélianthé (*Melanthus*), etc. Leur croissance est ordinairement rapide. Aussi ont-elles dans le premier âge de la feuille une dimension relative très considérable et un rôle important. Dans le bourgeon, elles chevauchent par leur bord interne sur la face dorsale de la jeune feuille pour la recouvrir en tout ou en partie.

comme dans le Tilleul (*Tilia*), l'Orme (*Ulmus*), le Chêne (*Quercus*); ou bien, au contraire, elles se glissent entre la feuille et la tige de façon à envelopper le reste du bourgeon, comme chez certains Figuiers (*Ficus*), le Liriodendron (*Liriodendron*), etc. De l'une ou de l'autre façon, les stipules forment souvent des sortes de chambres protectrices, où les jeunes feuilles se développent et qu'elles quittent lors de leur allongement et de leur épanouissement.

Enfin la gaine, quand elle existe, se développe vers la même époque que les stipules; chez les Ombellifères, par exemple, c'est ordinairement après la formation de la dernière née des folioles de premier ordre.

**Concrescence des feuilles entre elles.** — Nous avons vu (p. 293) que d'une stipule à l'autre, en arrière ou en avant, il peut s'établir une union intime résultant d'une croissance intercalaire commune. De même les deux bords de la gaine d'une feuille engainante peuvent s'unir en un étui fermé enveloppant l'entre-nœud supérieur, comme dans les Cypéracées; ou bien les deux oreillettes d'une feuille sessile peuvent s'unir du côté opposé de la tige, qui a l'air de traverser la feuille, comme dans l'Uvulaire grandiflore (*Uvularia grandiflora*) et le Buplèvre rotundifolié (*Bupleurum rotundifolium*) (fig. 116). Dans tous ces cas, il y a concrescence entre les diverses parties d'une même feuille.

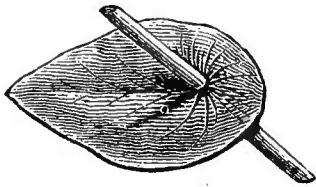


Fig. 116.

Le même phénomène peut se produire entre feuilles différentes. C'en est déjà un exemple quand on voit dans le Houblon (*Humulus*), et mieux encore dans le Gaillet croisette (*Galium Cruciatum*), les stipules voisines de deux feuilles

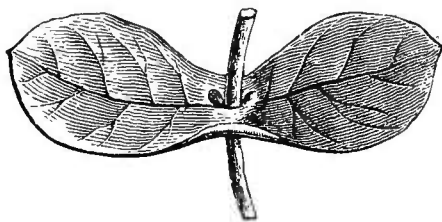


Fig. 117.

opposées s'unir et se confondre dans une croissance commune. Cette union peut se produire aussi directement entre les limbes. Quand deux feuilles sessiles opposées s'attachent à la tige par une large insertion, elles se touchent, se pressent et peuvent subir plus tard une croissance intercalaire commune. Elles forment alors une lame unique traversée au centre par la tige, comme dans la Crassule perfoliée (*Crassula perfoliata*), le Chèvrefeuille (*Lonicera*) (fig. 117), la Cardère (*Dipsacus*), etc. Si elles sont pétiolées engainantes, leurs gaines s'unissent parfois en un étui qui entoure la base de l'entre-nœud supérieur, comme dans la Saponaire (*Saponaria*) ou dans les cotylédons du Radis (*Raphanus*).

Cette concrescence est très fréquente dans les feuilles modifiées qui composent la fleur des Phanérogames et nous y reviendrons plus tard. Il était nécessaire de montrer ici qu'elle existe tout aussi bien dans les feuilles ordinaires.

**Concrescence de la feuille avec la tige qui la porte ou avec la branche née à son aisselle. Déplacement.** — Un phénomène du même ordre peut se produire aussi soit entre la feuille et la tige qui la porte, soit entre la feuille et la branche qui naît à son aisselle. Si la feuille et l'entre-nœud qui la surmonte croissent tous les deux par leur base, il peut arriver que les deux zones s'unissent et qu'une croissance commune soulève ensemble les deux



membres, qui ne se séparent que plus haut, à une distance plus ou moins grande du nœud. La feuille semble alors insérée sur la tige au-dessus de son insertion vraie, et la distance entre l'insertion apparente et l'insertion réelle mesure précisément la durée de la croissance commune. Le Cyprès (*Cupressus*), le Thuia (*Thuja*), l'Épiphyllé (*Epiphyllum*), etc., en offrent des exemples.

De même, si la feuille et le premier entre-nœud du rameau né à son aisselle croissent en même temps par leur base, leurs deux zones d'accroissement peuvent se confondre, et les deux organes, entraînés par une croissance commune, ne se séparent que plus haut. Le rameau axillaire semble alors inséré quelque part sur la nervure médiane de la feuille qui paraît dépourvue de rameau à son aisselle, comme on le voit dans l'inflorescence du Tilleul (*Tilia*) et de l'Helwingie rusciflore (*Helwingia rusciflora*). Ou bien c'est la feuille qui semble insérée plus ou moins haut sur son rameau axillaire, tandis que celui-ci n'a sur la tige aucune feuille au-dessus de lui, comme dans la région florifère des Orpins (*Sedum*), de plusieurs Solanées, etc. Dans ce dernier cas, si la ramification de la tige se développe en sympode, la chose est un peu plus difficile à démêler, et mérite de fixer un instant l'attention. La figure 118 représente une pareille disposition.

Soit 1,1, la première branche avec ses deux feuilles 1<sup>a</sup> et 1<sup>b</sup>; à l'aisselle de la feuille 1<sup>b</sup> se développe la branche 2, 2 avec ses deux feuilles 2<sup>a</sup> et 2<sup>b</sup>; à l'aisselle de la feuille 2<sup>b</sup> se forme une branche 3,3 avec ses deux feuilles 3<sup>a</sup> et 3<sup>b</sup>, etc. Les portions inférieures des branches successives 1, 2, 3, 4, forment un sympode vertical, avec cette circonstance particulière que chaque fois la feuille mère à l'aisselle de laquelle se développe le rameau suivant s'unit à ce rameau par une croissance commune et se trouve reportée sur lui à une certaine hauteur. Supposons que les extrémités arrondies 1, 2, 3, 4, soient autant de fleurs, la figure représentera l'inflorescence de certaines Solanées. Retirons les feuilles 1<sup>a</sup>, 2<sup>a</sup>, 3<sup>a</sup>, 4<sup>a</sup>, ce sera l'inflorescence de l'Orpin (*Sedum*). Admettons au contraire que les feuilles 1<sup>a</sup>, 2<sup>a</sup>, 3<sup>a</sup>, 4<sup>a</sup>, produisent aussi des branches avec un pareil déplacement des feuilles mères, ce sera le mode de ramification et la disposition des feuilles dans le Dature (*Datura*).

Il faut naturellement tenir grand compte de ces divers modes de déplacement, quand on étudie la disposition des feuilles sur la tige.

**Concrescence simultanée des branches axillaires avec la tige et avec les feuilles. Cladodes.** — La croissance commune qui peut unir, d'une part, comme on l'a vu p. 236, une branche avec la tige qui la porte, d'autre part, comme on vient de le voir, une feuille avec sa branche axillaire, peut aussi

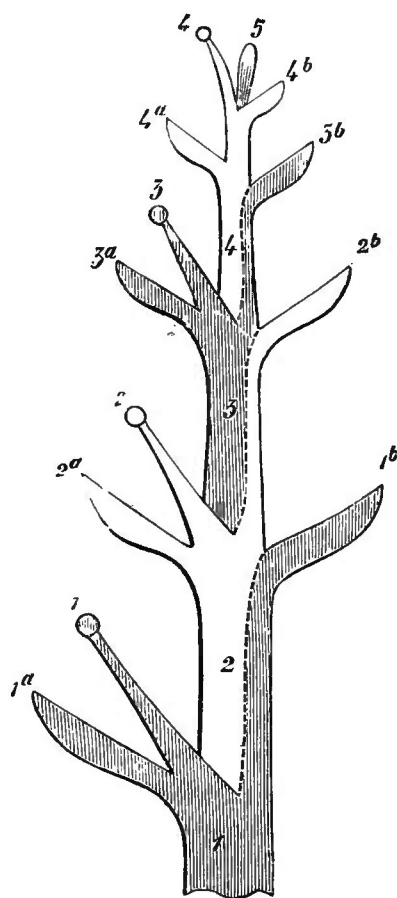


Fig. 118. — Figure théorique représentant l'union des feuilles avec leurs rameaux axillaires dans une ramification sympodique (d'après Nägeli et Schwendener).

frapper ces trois parties à la fois et les unir en un seul tout. Les organes aplatis des Euphorbiacées du genre *Xylophylla* (*Xylophylla*) et des Conifères du genre *Phyllocladus* (*Phyllocladus*), ont précisément cette origine. Ils sont composés d'une branche portant deux séries de feuilles et à leur aisselle deux séries de rameaux, le tout uni par une croissance commune. Chaque feuille ne dépasse que très peu son insertion apparente, en formant une dent au bord de l'organe aplati. Chaque rameau ne dépasse également ce bord que par son bourgeon terminal, situé à l'aisselle de chaque petite dent. Ces sortes de pousses ramifiées, concrescentes dans toutes leurs parties, ont reçu le nom de *cladodes*.

**Arrêt de croissance, avortement des feuilles.** — La feuille peut ne pas avoir du tout d'allongement intercalaire. Une fois sa croissance terminale épuisée, ce qui a lieu presque toujours de très bonne heure dans le bourgeon, elle cesse alors de grandir, elle avorte. L'Asperge (*Asparagus*), beaucoup de Cactées, les Euphorbes cactiformes, le Psilote (*Psilotum*), n'ont jamais que de pareilles feuilles imparfaites. Mais même chez les plantes qui ont les feuilles les plus développées, il arrive souvent qu'un grand nombre d'entre elles sont ainsi atrophiées par arrêt de croissance, comme dans le Cycade (*Cycas*), le Pin (*Pinus*), le Fragon (*Ruscus*), le Fraisier (*Fragaria*), etc.

Quelquefois l'arrêt de croissance de la feuille est plus précoce encore et, sur la tige développée, il devient difficile d'en retrouver la trace au-dessous des bourgeons axillaires qui en marquent la position. Il en est ainsi par exemple pour les feuilles de l'axe général d'inflorescence des Graminées et de certaines Légumineuses, comme l'Amorphe buissonnant (*Amorpha fruticosa*).

Enfin il est des cas où la première origine même de la feuille fait défaut, comme sur l'axe d'inflorescence de la plupart des Crucifères. C'est seulement à partir de la formation des rameaux qu'on peut alors fixer par analogie la position virtuelle des feuilles absentes. C'est aussi seulement par analogie qu'on peut les dire avortées.

Dans ce qui précède, l'arrêt de croissance s'étend à la totalité de la feuille, mais il peut aussi n'en intéresser qu'une partie. Si la région inférieure de la feuille primordiale ne prend aucun accroissement, la feuille est dépourvue à la fois de stipules et de gaine, sans qu'il soit exact de dire que l'une ou l'autre de ces parties y ait avorté ; elles ne se sont pas formées. De même si la région supérieure cesse de croître après avoir formé le limbe, la feuille est dépourvue de pétiole, sans qu'on puisse dire que le pétiole y ait avorté. Parfois cependant les stipules se forment et ensuite avortent, quelquefois au point de ne laisser que des traces peu visibles, comme dans les Crucifères. Ailleurs, c'est au contraire le limbe qui avorte, pendant que les stipules, comme dans la Gesse aphaca (*Lathyrus aphaca*), ou la gaine, comme dans les Irides (*Iris*), prennent un grand développement. Dans les feuilles composées pennées sans impaire, le limbe terminal a de même avorté ; il était présent dans le bourgeon où il dépassait même en grandeur les folioles latérales. Enfin, dans les plantes à phyllodes, le limbe avorte aussi au sommet du pétiole élargi.

**Inégalité de croissance des feuilles. Hyponastie et épinaustie. Circumnutation. Torsion.** — Ordinairement la face externe ou dorsale de la feuille

croît d'abord plus rapidement que sa face interne ou ventrale ; l'organe se courbe donc en tournant sa concavité vers la tige ; il est hyponastique. Plus tard la face interne commence à son tour à croître plus fortement, de sorte que la feuille se redresse perpendiculairement à la tige, ou même s'infléchit en sens contraire, sa face dorsale devenant concave. C'est ainsi qu'elle sort du bourgeon, qu'elle s'épanouit ; elle est alors épïnastique. Toutes les feuilles ordinaires puissamment développées se comportent de la sorte, et particulièrement celles des Fougères, qui sont d'abord enroulées en crosse vers la tige, puis se déroulent en s'infléchissant souvent en arrière, et enfin deviennent droites. Dû à une inégalité de croissance, ce mouvement d'hyponastie et d'épïnastie est déjà une nutation qui s'opère dans le plan médian de la feuille.

Une fois les feuilles épanouies, et tant qu'elles s'allongent, leur croissance change d'intensité successivement tout autour de l'organe, d'où résulte un mouvement révolutif, une circumnutation dont le siège est en général dans le pétiole, parfois dans le limbe et quelquefois en même temps dans ces deux parties (1). Les ellipses décrites sont ordinairement très étroites, de sorte que le mouvement s'accomplit presque dans un plan vertical. Pourtant dans le Camélier (*Camellia*) et l'Eucalypte (*Eucalyptus*), le petit axe égale au moins la moitié du grand, et dans le Cisse (*Cissus*) l'ellipse devient presque un cercle. Pour inscrire ces mouvements, on procède comme il a été dit pour la tige à la page 239.

Enfin quelques feuilles, s'accroissant davantage ou plus longtemps dans leur couche périphérique que dans leur région profonde, tordent plus ou moins leur limbe. Il en est ainsi dans certaines Graminées, dans les Alstrémères (*Alstrœmeria*), dans l'Ail des ours (*Allium ursinum*), etc.

#### § 4

#### Mouvements périodiques spontanés des feuilles développées.

Les divers mouvements de nutation des feuilles ont une existence générale, et comme ils sont directement provoqués par la croissance, ils prennent fin avec elle. La plupart des feuilles entièrement développées restent donc désormais immobiles dans la direction qu'elles ont acquise sous l'influence des diverses forces internes et externes qui ont agi sur leur croissance ; direction sur laquelle nous aurons à revenir plus loin.

Il en est pourtant quelques-unes qui, leur croissance achevée, commencent à se mouvoir périodiquement sous l'influence de causes internes encore mal connues. Ces mouvements périodiques spontanés n'appartiennent qu'aux feuilles ; on ne les a rencontrés jusqu'ici ni dans les tiges, ni dans les racines. Si la cause interne qui les provoque était connue avec certitude, leur étude serait plutôt du ressort de la physiologie interne ; en attendant, on peut les considérer ici comme intéressant la morphologie externe de la feuille.

**Nature de ces mouvements.** — Ils consistent essentiellement en un abais-

(1) Darwin : *The power of movement in plants*, p. 226, 1880.

sement et un relèvement alternatif de la feuille entière et de chacune de ses folioles si elle est composée. A cet effet, la base du pétiole primaire, la base des pétioles secondaires ou des folioles présente un renflement plus ou moins développé. C'est ce renflement qui est le siège exclusif de la courbure ; la feuille ou la foliole est entraînée passivement par lui ; aussi l'appelle-t-on souvent renflement moteur. On observe ces mouvements spontanés dans les feuilles d'un certain nombre de Légumineuses, d'Oxalidées, de Marantées, dans les Marsilies (*Marsilia*), etc.

Parfois l'oscillation ne dure que quelques minutes et se produit constamment, le jour comme la nuit, pourvu que la température soit suffisamment élevée. C'est alors que la spontanéité du mouvement et son indépendance vis-à-vis des causes extérieures apparaît dans toute sa netteté.

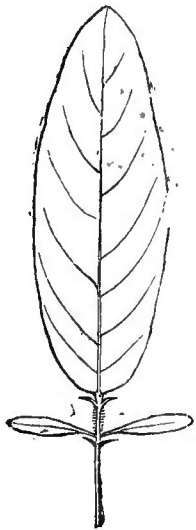


Fig. 119.

Malheureusement ces cas sont peu nombreux. Il en est ainsi dans les petites folioles latérales de la feuille trifoliolée du Desmode oscillant (*Desmodium gyrans*), Papilionacée de l'Inde, et dans le grand pétale du Mégacline en faux (*Megaclinium falcatum*), Orchidée d'Afrique.

Les folioles latérales du Desmode oscillant (fig. 119) s'insèrent sur le pétiole général par de petits pétioles secondaires grêles et longs de 4 à 5 millimètres. C'est par la courbure de ces pétioles secondaires que les folioles sont promenées circulairement, en décrivant à peu près une surface conique. Suivant la température, qui doit être d'au moins 22°, il leur faut 2 à 5 minutes environ pour faire un tour. Le mouvement, plus lent dans la montée que dans la descente, est souvent irrégulier, s'interrompant, puis reprenant brusquement, et

l'on a compté parfois soixante de ces saccades par minute.

Le grand pétale du Mégacline en faux est porté par une portion basilaire étroite, et ce sont les courbures alternatives de cette région inférieure qui lui impriment une lente oscillation dans le sens vertical.

Dans les autres feuilles mobiles, le mouvement périodique spontané coexiste avec un autre mouvement, dû aux variations d'intensité de la radiation solaire, et qui, plus énergique, le masque complètement dans les conditions naturelles. Pour l'observer, il faut donc le dégager en annulant l'action de la lumière, ce qui peut se faire en exposant la plante soit à l'obscurité, soit à une lumière artificielle d'intensité constante. Il en est ainsi dans les feuilles composées de certaines Légumineuses : Mimose (*Mimosa*), Acacier (*Acacia*), Trèfle (*Trifolium*), Haricot (*Phaseolus*), de beaucoup d'Oxalides (*Oxalis*) et des Marsilies (*Marsilia*). Le mouvement de ces feuilles est d'ordinaire une simple flexion alternative vers le haut et vers le bas, comme dans le Haricot, le Trèfle, l'Oxalide. Dans le Mimose, il est un peu plus compliqué ; le pétiole primaire oscille encore verticalement, mais les folioles se meuvent d'arrière et d'en bas en avant et en haut.

On peut encore, par d'autres moyens, dégager le mouvement périodique de celui que les causes extérieures provoquent dans la même feuille. Si l'on abaisse progressivement la température, par exemple, le mouvement pro-

voqué s'éteint d'abord, le mouvement spontané subsiste seul, pour disparaître à son tour si la température continue à diminuer. De même les vapeurs d'éther ou de chloroforme, convenablement ménagées, annulent le mouvement provoqué et laissent subsister le mouvement spontané.

Une température trop basse ou trop élevée, un séjour trop long à l'obscurité, ou même à l'ombre si la plante est très avide de lumière, le manque d'eau, le manque d'oxygène, l'action prolongée des vapeurs d'éther ou de chloroforme, annulent dans la plante la faculté de mouvoir spontanément ses feuilles et la mettent en état de rigidité; mais si le végétal n'a pas souffert, il reprend plus tard sa mobilité.

**Mécanisme des mouvements spontanés.** — Quel est maintenant le mécanisme de ces mouvements? Il réside tout entier, nous l'avons vu, dans le renflement basilaire du pétiole. La courbure alternative de ce renflement est due à ce que tantôt sa région inférieure, tantôt sa région supérieure augmente de volume, ce qui porte la feuille tantôt vers le haut, tantôt vers le bas. Cette augmentation de volume n'a pas lieu par une croissance, qui serait désormais acquise et irrévocable. D'ailleurs la croissance de la feuille est totalement achevée quand le mouvement s'y manifeste. Elle ne peut donc être que le résultat d'un gonflement et d'un dégonflement alternatif des cellules. Ce gonflement a sa cause dans une plus grande absorption d'eau, ce dégonflement dans l'expulsion d'une partie de l'eau précédemment absorbée. Il s'agit de trouver la raison de cette entrée et de cette sortie du liquide.

Pour cela il suffit peut-être de considérer que le renflement est une sorte de tubercule renfermant dans ses cellules une réserve nutritive pour la feuille (1). La matière mise en réserve est principalement du sucre, substance qui jouit d'un pouvoir osmotique considérable. Supposons maintenant que ce sucre soit produit ou s'accumule dans les cellules du renflement, non pas d'une manière continue et égale en tous les points, mais par saccades et alternativement en bas et en haut. Il est très abondant, par exemple, dans la face inférieure; l'eau aspirée par lui dans la tige gonflé les cellules, la région inférieure se dilate, la feuille se relève. Une fois les cellules au maximum de tension, elles cèdent peu à peu leur liquide sucré au limbe où il s'évapore: elles se relâchent et, comme pendant ce temps les cellules de la région supérieure se gonflent, le renflement s'incurve vers le bas et la feuille s'abaisse.

Il y aurait ainsi, au point de vue des sucres et des substances analogues, quelque chose comme ce que nous avons appelé nutation pour la croissance même des cellules. Le mouvement spontané serait une nutation non par inégalité de croissance, mais par inégalité de condensation des réserves. Ce serait toujours, en somme, le résultat d'une inégalité alternative dans les phénomènes nutritifs.

(1) En appliquant ici une idée émise par P. Bert pour expliquer une autre catégorie de mouvements (Comptes rendus, t. LXXXVII, p. 421, 1878).

## § 5

**Disposition des feuilles sur la tige.**

Les feuilles sont disposées avec régularité sur la tige qui les produit et le porte. Cette disposition régulière entraîne celle des branches normales, qui naissent ordinairement en superposition avec les feuilles et qui, en tout cas, ont avec elles une relation déterminée. Il y a donc un double intérêt à l'étudier.

En réalité, à chaque nœud de la tige, le corps de la plante se ramifie et cette ramification suit certaines lois de position. Considérée en elle-même, la production latérale ainsi formée peut être simple ou multiple. Si elle est simple, composée d'un seul membre, de deux choses l'une : ou bien elle se différencie et forme une feuille, comme dans toutes les feuilles dépourvues de bourgeon axillaire ; ou bien elle est semblable à la tige et forme une branche, comme dans l'inflorescence des Crucifères. Si elle est multiple, les divers membres qui la composent se développent de bas en haut et le membre inférieur seul se différencie toujours en une feuille ; l'autre, ou les autres, sont semblables à la tige et deviennent des branches.

C'est du produit total de cette ramification, le plus souvent hétérogène, que l'on se propose de déterminer l'arrangement, si important pour l'architecture de la plante, quand on étudie la disposition des feuilles.

Les bases de cette étude ont été posées au § 4 du chapitre 1<sup>er</sup> (p. 54). La ramification du corps d'une plante feuillée ne se fait pas, en effet, suivant d'autres lois que celle d'un thalle quelconque. On y trouve seulement plus de variété dans les manifestations, des exemples plus nombreux et surtout plus faciles à étudier. Aussi est-ce par l'examen de la disposition des feuilles qu'on a commencé à saisir et à caractériser les règles de position qui président à la ramification générale du corps de la plante, comme c'est par l'étude de l'inflorescence qu'on a distingué d'abord et nommé les types provenant du développement relatif des divers membres. Aujourd'hui on ne doit plus considérer la disposition des feuilles que comme un cas particulier, plus instructif et plus favorable que tous les autres à l'intelligence des règles générales, et par lequel le commençant fera bien d'en aborder l'étude (1).

En nous plaçant à ce point de vue, nous n'avons donc qu'à nous reporter aux notions générales et aux modes de représentation exposés au § 4 du chapitre 1<sup>er</sup>, en nous bornant à indiquer pour chaque type de disposition foliaire quelques exemples particuliers.

**Distance longitudinale des feuilles.** — Les feuilles sont disposées tantôt une seule à chaque nœud, *isolées*, comme dans le Hêtre (*Fagus*) et le Chêne

(1) C. Schimper : *Beschreibung des Symphytum Zeyheri* (Geiger's Magazin für Pharmacie 1830). — A. Braun : *Ueber die Anordnung der Schuppen an den Tannenzapfen* (Nova acta, XV p. 195, 1831) et *Flora*, 1835, p. 145 et p. 737. — L. et A. Bravais : *Essai sur la disposition des feuilles* (Ann. des sc. nat., 2<sup>e</sup> série, t. VII, p. 42, 1837, et t. XII, p. 5, 1839). — Naumann *Ueber den Quincunx*, Leipzig, 1845. — Hofmeister : *Allgemeine Morphologie*, p. 440, 1868. — Schwendener : les divers mémoires cités en note à la page 67. — C. de Candolle : *Arch. de Genève*, p. 260, 1881.

(*Quercus*), tantôt plusieurs à chaque nœud, formant un verticille, *verticillées*, comme dans le Lilas (*Syringa*), le Nérion (*Nerium*) et la Pesse (*Hippuris*).

La distance longitudinale qui sépare deux feuilles isolées ou deux verticilles consécutifs, c'est-à-dire la longueur de l'entre-nœud, est sujette, on l'a vu, à trop de variations dépendant, les unes de l'âge de la tige au moment où elle a produit ses feuilles, les autres des circonstances extérieures, pour qu'on puisse y constater quelque chose de constant. Il suffira de rappeler, car cette différence influe sur la distance transversale, que les entre-nœuds sont tantôt très courts avec des feuilles rapprochées en rosette, tantôt très longs avec des feuilles très espacées, tantôt enfin successivement ou alternativement très courts et très longs.

**Distance transversale des feuilles. Divergence.** — 1° **Feuilles isolées.** — La divergence des feuilles isolées se maintient souvent constante, au moins dans une assez grande étendue de la tige. Elle est rarement nulle, c'est-à-dire qu'on trouve rarement une feuille directement superposée à celle qui la précède, comme dans la Riccie (*Riccia*), parmi les Hépatiques; il en est de même pour la première et la deuxième feuille de la branche dans le Calle (*Calla*) et le Trocart (*Triglochin*). Sa valeur est toujours une fraction  $\frac{p}{n}$  de la circonférence. A partir d'une certaine feuille prise comme point de départ, on en trouve donc toujours une, la  $n + 1^e$ , qui est exactement superposée à la première, c'est-à-dire dont le plan médian coïncide avec celui de la première, et pour atteindre cette feuille superposée, on fait  $p$  fois le tour de la tige. En d'autres termes, toutes les feuilles sont disposées sur  $n$  génératrices de la tige considérée comme un cylindre. L'ensemble formé par ces  $n$  feuilles, qui va ensuite se répétant indéfiniment sur la tige tant que la divergence conserve sa valeur primitive s'appelle un *cycle* de feuilles.

Parmi toutes les valeurs particulières que peut prendre la divergence  $\frac{p}{n}$ , c'est la série ( $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{1}{3}$ ), que nous avons appelée normale, celle des plus petites parmi les plus grandes divergences :

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

qui est le plus fréquemment réalisée dans les feuilles. On trouve  $\frac{1}{2}$  dans toute les Graminées, dans le Hêtre (*Fagus*), l'Orme (*Ulmus*), le Tilleul (*Tilia*), la Vigne (*Vitis*), les Viciées (*Vicia*, *Lathyrus*, etc.), l'Aristolochie (*Aristolochia*), etc.;  $\frac{1}{3}$  dans la plupart des Jongermanniées, dans les Cypéracées (*Carex*, *Scirpus*, etc.), l'Aulne (*Alnus*), le Bouleau (*Betula*), etc.;  $\frac{2}{5}$  dans la plupart des Dicotylédones, par exemple dans le Saule (*Salix*), le Chêne (*Quercus*), le Poirier (*Pirus*) et la plupart des Rosacées, les Borriginées, le Groseillier (*Ribes*), etc.;  $\frac{3}{8}$ , fréquent aussi, dans le Chou (*Brassica*), le Radis (*Raphanus*), le Plantain (*Plantago*), la Pariétaire (*Parietaria*), le Lin (*Linum*), beaucoup de Mousses, etc.;  $\frac{5}{13}$  dans la Molène (*Verbascum*), le Sumac (*Rhus*), l'Arbousier (*Arbutus*), un assez grand nombre de Mousses, les feuilles et les écailles du cône de plusieurs Pins (*Pinus canadensis*, *P. Strobus*), etc.;  $\frac{8}{21}$  dans le Pastel (*Isatis*), le Dragonnier (*Dracæna*), dans les feuilles des branches grêles et les écailles de la plupart des cônes de Sapin (*Abies*) et d'Épicéa (*Picea*), etc. ;

$\frac{3}{4}$  dans les feuilles des grosses branches de Sapin et d'Épicéa, dans les feuilles rudimentaires de la tige de la plupart des Pins, dans les écailles du cône du Pin Laricio (*Pinus Laricio*), etc. ;  $\frac{21}{55}$  dans les feuilles de la tige dressée du Sapin et de l'Épicéa, dans les écailles du cône du Pin pignon (*Pinus Pinea*), etc. ;  $\frac{34}{89}$  dans les bractées du capitule de l'Aster de Chine (*Aster sinensis*) ;  $\frac{55}{144}$  dans les bractées du capitule de l'Hélianthe annuel (*Helianthus annuus*), de la Carlina acaule (*Carlina acaulis*), etc.

Les divergences à petit dénominateur se montrent avec de longs entre-nœuds, celles à grand dénominateur avec de courts entre-nœuds, c'est-à-dire dans les feuilles en rosette. On voit donc que la distance longitudinale influe sur la distance transversale. Toutes ces divergences dérivent les unes des autres comme il a été dit à la page 55. Elles sont alternativement plus petites et plus grandes, et vont se rapprochant de plus en plus.

Les autres séries ont aussi certaines de leurs divergences réalisées par les feuilles. Ainsi, pour la série ( $\frac{1}{3}, \frac{1}{2}$ ), complémentaire de la précédente, on trouve  $\frac{3}{7}$  dans le Bananier (*Musa*),  $\frac{5}{12}$  dans l'Aloès spirale (*Aloe spiralis*) et le Spathiphyllé (*Spathiphyllum*),  $\frac{8}{19}$  dans l'Ananas (*Ananassa*),  $\frac{13}{34}$  dans l'épi du Plantain (*Plantago*),  $\frac{21}{50}$  dans le capitule de la Cardère (*Dipsacus*), etc.

Pour la série ( $\frac{1}{3}, \frac{1}{4}$ ), on trouve  $\frac{1}{4}$  dans les bractées du Reste aigu (*Restio acutus*) ;  $\frac{2}{7}$  dans les feuilles de l'Euphorbe heptagone (*Euphorbia heptagona*), du Mélaleuce éricifolié (*Malaleuca ericifolia*), etc. ;  $\frac{3}{11}$  et  $\frac{5}{18}$  dans l'Orpin réfléchi (*Sedum reflexum*) et dans les feuilles avortées de l'Oponce (*Opuntia*).

Pour la série ( $\frac{1}{4}, \frac{1}{5}$ ), on trouve  $\frac{1}{5}$  dans le Coste (*Costus*),  $\frac{2}{9}$  dans le Lycopode sélage (*Lycopodium Selago*), etc.

**2° Feuilles verticillées.** — La divergence d'un verticille à l'autre n'est jamais nulle dans les feuilles ordinaires, c'est-à-dire que deux verticilles foliaires successifs n'y sont jamais superposés. Dans les feuilles florales, au contraire, comme on le verra plus loin, on trouve bien des exemples de cette superposition.

Le cas le plus ordinaire est celui où il n'y a que deux feuilles à chaque verticille. Les feuilles sont dites alors *opposées*. Et parmi les feuilles opposées, le cas le plus général est celui où la divergence d'un verticille à l'autre est de  $\frac{1}{4}$  c'est-à-dire où les verticilles se croisent (Labiées, etc.) ; les feuilles sont *opposées décussées*.

Quand il y a plus de deux feuilles au verticille, ce qui est le cas des feuilles verticillées proprement dites, il arrive aussi ordinairement que la divergence d'un verticille à l'autre est  $\frac{1}{2m}$  avec  $m$  feuilles. Alors les verticilles alternent, comme on dit, de l'un à l'autre, et se superposent en apparence de deux en deux, en réalité seulement de  $2m$  en  $2m$  (voir p. 48). Il en est ainsi, par exemple, avec 3 feuilles dans le Nérion (*Nerium*), l'Élodée (*Elodea*), etc. ; avec 4 feuilles dans la Lysimaque quadrifoliée (*Lysimachia quadrifolia*), la Parisette quadrifoliée (*Paris quadrifolia*), le Myriophylle à épi (*Myriophyllum spicatum*), etc. ; avec un plus grand nombre de feuilles dans la Prêle (*Equisetum*), la Pesse (*Hippuris*), la Casuarine (*Casuarina*), etc.

Mais il arrive aussi que la divergence  $\frac{2}{n}$  des verticilles ne soit pas égale à  $\frac{1}{2m}$  ; alors ils ne se superposent que de  $n$  en  $n$ . Ainsi les verticilles binaires se superposent de 3 en 3 dans la Mercuriale vivace (*Mercurialis perennis*), de 5 en 5



dans la Globulée (*Globulea obvallata*), de 8 en 8 dans le Solidage du Canada (*Solidago canadensis*), etc. Il en est de même çà et là pour des verticilles ternaires, quaternaires, etc.

**Variation de la disposition des feuilles dans la même plante.** — La disposition des feuilles se maintient habituellement constante sur une plus ou moins grande étendue du système ramifié qui les porte ; mais si l'on considère le corps de la plante dans sa totalité, on la voit subir des changements profonds tant le long de la même tige ou de la même branche, qu'en passant d'une branche à l'autre. Verticillées vers la base, par exemple, les feuilles s'isolent plus haut, pour redevenir verticillées vers l'extrémité. Là où elles sont verticillées, le nombre des feuilles peut changer d'un verticille à l'autre, de binaire devenir quaternaire par exemple, comme dans le Génévrier (*Juniperus*), le Cyprès (*Cupressus*), la Bruyère (*Erica*), etc. Là où elles sont isolées, la divergence se modifie progressivement ou brusquement, comme dans les Cactées. En passant de la tige aux branches, la divergence change quelquefois, de  $\frac{2}{3}$  par exemple s'élevant à  $\frac{1}{2}$ , comme dans le Chêne (*Quercus*) et le Châtaignier (*Castanea*). Dans ce passage d'une branche à l'autre, la divergence conserve souvent entre la feuille mère et la première feuille du rameau sa valeur normale ; avec  $\frac{1}{2}$ , par exemple, cette dernière est diamétralement opposée à la première dans l'Aristolochie (*Aristolochia*), le Lierre (*Hedera*), etc., et le système distique est dit longitudinal. Mais souvent aussi elle y prend une valeur différente, pour redevenir ensuite ce qu'elle était ; il y a une divergence de passage. Avec  $\frac{1}{2}$ , par exemple, cette divergence de passage est ordinairement de  $\frac{1}{4}$ , comme dans le Tilleul (*Tilia*), le Coudrier (*Corylus*), etc., et le distique est dit transversal.

Enfin à ce passage, tantôt les divergences des feuilles se comptent sur le rameau dans le même sens que sur la branche, les feuilles sont homodromes ; tantôt elles se comptent en sens contraire, il y a changement de sens à chaque passage, les feuilles sont antidromes, comme dans le Liseron (*Convolvulus*).

Au lieu de se maintenir assez longtemps constante, la divergence des feuilles subit quelquefois d'un nœud à l'autre une brusque et périodique variation. Sur celle de divers Aloès (*Aloe*), par exemple, les feuilles se succèdent ainsi :  $\frac{1}{4}$ ,  $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{1}{4}$ ,  $\frac{1}{2}$ , etc. Sur celle de divers Monstères (*Monstera*), la succession des divergences foliaires est :  $\frac{2}{3}$ ,  $\frac{3}{5}$ ,  $\frac{2}{3}$ , etc.

**Modes de représentation de la disposition des feuilles.** — Pour représenter la disposition isolée ou verticillée des feuilles sur la tige, on applique les diverses constructions expliquées et figurées à la page 60, soit la projection verticale, soit le diagramme. Seulement on marque la place de la feuille, non par un point, mais par arc de cercle rappelant la forme de la section transversale du limbe. C'est ainsi que la figure 120 donne le diagramme de la disposition  $\frac{2}{3}$ , et la figure 121 celui de la disposition  $\frac{3}{5}$ . C'est ainsi que la figure 28, p. 61, nous a montré le mode de succession des feuilles dans un plant complet d'Euphorbe réveille-matin (*Euphorbia helioscopia*).

On appliquera aussi aux feuilles, isolées ou verticillées, la construction spirale expliquée et figurée à la page 62, toutes les fois qu'elle sera possible et utile. Si les entre-nœuds très courts ne laissent pas apercevoir la spirale générale, on aura recours aux deux systèmes de spirales secondaires les plus rele-

vées, comme il a été dit à la page 63, pour donner à chaque feuille le numéro d'ordre qui lui revient sur la spirale générale. C'est ainsi que dans la figure 122

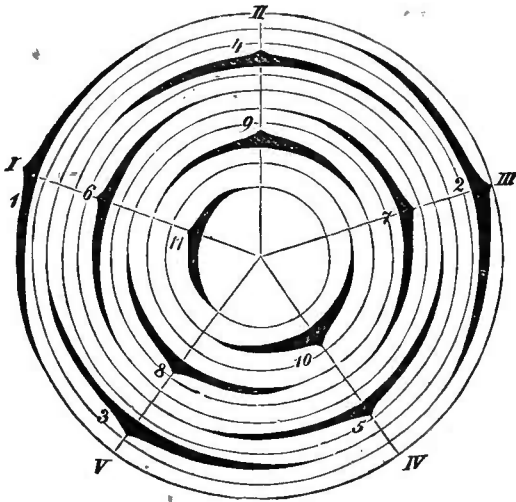


Fig. 120. — Diagramme d'une branche à feuilles isolées, disposées suivant  $\frac{2}{5}$  (Sachs).

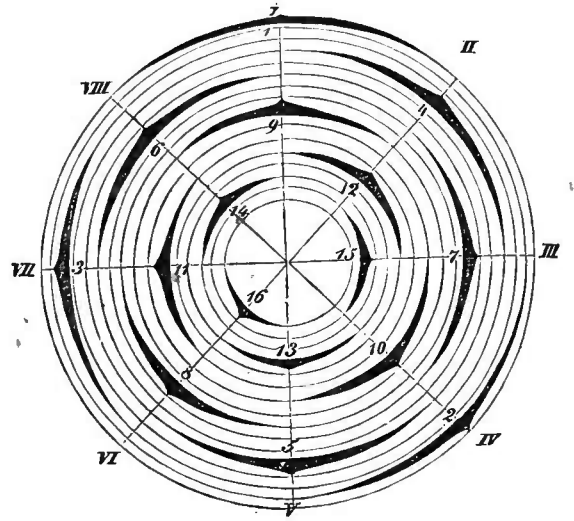


Fig. 121. — Diagramme d'une branche à feuilles isolées, disposées suivant  $\frac{3}{8}$  (Sachs).

on a numéroté les écailles d'un cône de Pin silvestre (*Pinus silvestris*), disposées suivant  $\frac{8}{21}$ .

**Causes qui déterminent la disposition des feuilles et utilité de cette disposition.** — La disposition définitive des feuilles sur la tige est amenée, suivant

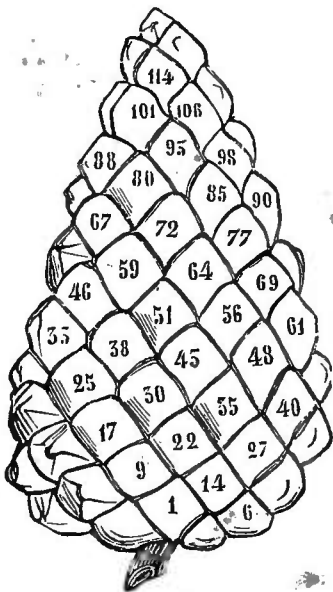


Fig. 122.

les cas, par les causes morphologiques les plus diverses (voir p. 63 et suiv). Tantôt elle est déterminée par la manière même dont s'opère la croissance terminale de la tige, comme on le voit parmi les Mousses chez le Fissident (*Fissidens*), la Fontinale (*Fontinalis*), etc. Tantôt elle est provoquée par l'influence des feuilles déjà formées dans le bourgeon sur celles qui se forment; la nouvelle feuille naît toujours alors au-dessus du plus large intervalle laissé libre par les feuilles anciennes les plus récemment formées. Tel est le cas pour les feuilles des Phanérogames. Ailleurs la disposition primitive, déterminée par l'une des deux causes précédentes, subit bientôt une altération qui la transforme en une disposition définitive différente. Cette altération est due soit à la croissance intercalaire de la tige, comme dans les Crassulacées, les Aloès, etc.,

soit à une torsion de la tige comme dans les Vaquois (*Pandanus*), soit enfin à ce que les feuilles nées au voisinage du sommet arrivent en grandissant à se toucher et à exercer les unes sur les autres une pression qui se transmet obliquement le long des lignes de contact et qui les déplace en leur assignant leur position définitive. Il faut remarquer encore que, suivant les plantes, la même disposition des feuilles pourra être amenée par les causes les plus différentes, tandis que les dispositions foliaires les plus diverses pourront être provoquées par la même cause.

Dans tous les cas, les feuilles se disposent sur la tige de manière à se recouvrir le moins possible les unes les autres, afin d'étaler le plus possible leurs surfaces à l'air et à la lumière, c'est-à-dire, comme on le verra plus tard, de façon à remplir le mieux possible les diverses fonctions qui leur sont dévolues.

**Différences entre la disposition des feuilles et celle des branches.** — En général la disposition des branches suit exactement celle des feuilles, parce qu'il se fait et peut se développer un ou plusieurs bourgeons au-dessus de chaque feuille. Elle est ordinairement moins complète, parce que dans certaines régions les bourgeons ne se développent pas en branches.

Quelquefois cependant les feuilles qui produisent des branches ont, par rapport à celles qui n'en produisent pas, une situation régulière, de façon que les branches ont une disposition différente de celle des feuilles. Ainsi, par exemple, dans le Charagne (*Chara*) les feuilles verticillées par  $m$  sont disposées sur la tige suivant  $m$  hélices parallèles avec divergence  $\frac{1}{2m}$ . Les branches, au contraire, dont il ne se fait jamais qu'une à chaque nœud, sont sur une seule de ces hélices, sur celle qui comprend les feuilles les plus âgées. De même dans certaines Silénées, dans la Cuphée (*Cuphea*), etc., où les feuilles opposées sont sur deux spirales  $\frac{1}{2}$ , les branches, dont il ne se fait qu'une à chaque nœud, sont sur une seule spirale  $\frac{1}{2}$ . Dans ces divers exemples, la disposition des branches est plus simple que celle des feuilles.

**Préfoliation.** — A mesure qu'elles grandissent dans le bourgeon, les feuilles s'y reploient et s'y recouvrent de diverses manières, afin d'y occuper le moins de place possible (fig. 123). L'arrangement particulier qu'elles affectent ainsi est ce qu'on appelle la *préfoliation* de la plante. Les forestiers en tirent de bons caractères pour reconnaître les arbres en hiver.

Considérons d'abord la manière dont se dispose chaque feuille en particulier. La préfoliation est *plane*, si la feuille ne se reploie d'aucune manière, comme dans le Lilas (*Syringa*), le Frêne (*Fraxinus*); *conduplicquée*, quand elle se plie dans sa longueur de façon que l'une des moitiés s'applique exactement sur l'autre (fig. 123), comme dans le Chêne (*Quercus*), le Hêtre (*Fagus*), le Charme (*Carpinus*), l'Amandier (*Amygdalus*); *réclinée*, quand elle se plie transversalement de manière que sa partie supérieure soit appliquée sur sa partie inférieure, comme dans l'Aconit (*Aconitum*), le Liriodendron tulipier (*Liriodendron tulipiferum*), etc.; *plissée*, quand elle se plisse un certain nombre de fois en forme d'éventail, comme dans le Bouleau (*Betula*), l'Érable (*Acer*), l'Alisier (*Aria*), la Vigne (*Vitis*), le Groseillier (*Ribes*), les Palmiers, etc.; *involutée*, quand elle roule ses deux moitiés en dedans, c'est-à-dire sur sa face supérieure, comme on le voit dans le Peuplier (*Populus*), le Poirier (*Pirus*), le Sureau

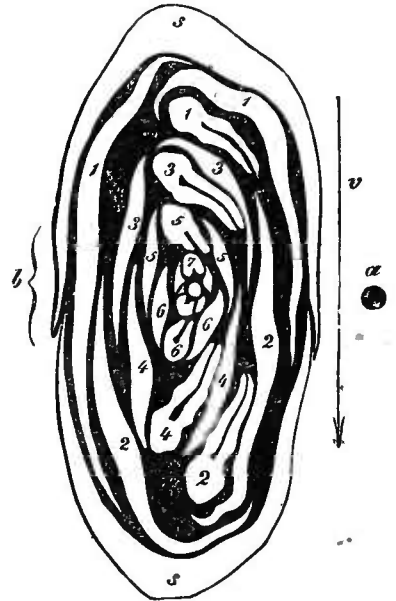


Fig. 123 — Section transversale d'un bourgeon de Gaijnier du Canada (*Cercis canadensis*). 1-7, les feuilles conduplicquées successives avec leurs stipules; elles sont toutes pliées du côté de la branche mère  $a$ ;  $s$ ,  $s$ , les deux écailles internes du bourgeon, toutes les autres sont enlevées;  $b$ , place de la feuille mère;  $v$ , direction de la pesanteur (Sachs).

(*Sambucus*), le Chèvrefeuille (*Lonicera*), etc. ; *révolutée*, quand elle roule ses deux moitiés en dehors, c'est-à-dire sur sa face inférieure, comme dans le Nérion (*Nerium*), le Rumèce (*Rumex*), la Renouée (*Polygonum*), etc. ; *convolutée*, quand elle s'enroule sur elle-même à la façon d'un cornet, comme dans le Prunier (*Prunus*), le Berbéride (*Berberis*), le Gouet (*Arum*) ; *circinée*, enfin, quand elle s'enroule du sommet à la base en forme de crosse, comme dans les Fougères et les Cycadées.

Considérons maintenant la manière dont les feuilles se recouvrent les unes les autres dans le bourgeon. La préfoliation est *valvaire* quand les feuilles se touchent seulement par leurs bords sans se recouvrir ; *imbriquée* quand les feuilles étant planes, les plus extérieures recouvrent les plus intérieures, comme dans le Frêne (*Fraxinus*), le Lilas (*Syringa*), le Laurier (*Laurus*) ; *équitante*, quand chaque feuille, d'abord condupliquée, embrasse entre ses deux moitiés toutes les feuilles plus intérieures comme dans l'Iride (*Iris*), l'Hémérocalles (*Hemerocallis*) ; *semi-équitante*, quand chaque feuille, d'abord condupliquée, reçoit dans son pli la moitié d'une autre feuille pliée de la même manière, comme dans l'Œillet (*Dianthus*), la Scabieuse (*Scabiosa*), la Sauge (*Salvia*), etc.

## § 6

### Différenciation secondaire des feuilles.

En croissant, en se ramifiant, en se disposant sur la tige comme nous venons de le voir, les innombrables feuilles que porte le corps de la plante prennent les unes par rapport aux autres des différences nombreuses et variées. Cette différenciation est parfois en rapport avec un changement de milieu, qui la provoque ; mais souvent aussi elle se produit entre feuilles vivant dans le même milieu, en rapport avec les divers besoins qu'elles doivent satisfaire.

**Différenciation en rapport avec un changement de milieu.** — Quand la tige s'étend mi-partie dans la terre et dans l'air, ou mi-partie dans l'eau et dans l'air, ses feuilles souterraines ou submergées ont souvent une forme très différente de ses feuilles aériennes.

Ainsi la tige du Polygonate (*Polygonatum*) ou du Chiendent (*Cynodon*), porte dans l'air des feuilles vertes bien conformées et dans la terre, sur le rhizome, de petites écailles incolores. Ces écailles des rhizomes sont toujours dépourvues de pétiole, la croissance de la feuille s'étant arrêtée avant son apparition. Elles proviennent tantôt du limbe, la gaine ne s'étant pas formée (Labiées, Scrophularinées, Œnothéracées) ; tantôt au contraire de la gaine, au-dessus de laquelle le limbe a avorté, comme dans la Dentaire (*Dentaria*), la Saxifrage (*Saxifraga*), l'Adoxe (*Adoxa*), l'Anémone (*Anemone*), etc.

Dans l'air, la tige de la Renoncule d'eau (*Ranunculus aquatilis*) porte des feuilles simples à limbe plein ; dans l'eau, les feuilles sont formées d'un filet médian duquel se détachent de chaque côté de nombreux filets plus grêles. En un mot, elles se réduisent à leurs nervures entre lesquelles le parenchyme ne s'est pas développé.

La différenciation est plus profonde encore dans la Salvinie nageante (*Salvinia natans*), plante dépourvue de racines dont la tige flotte sur l'eau. Les feuilles y sont disposées par verticilles de trois ; à chaque nœud, deux sont dans l'air, la troisième dans l'eau. Les deux premières ont un limbe entier, la troisième est au contraire divisée en un pinceau de filaments rameux. Par ses deux rangées de feuilles submergées, la tige supplée à l'absence de racines et puise dans l'eau les aliments qui lui sont nécessaires. Ce sont des feuilles absorbantes. Les feuilles submergées de la Renoncule d'eau jouent sans doute aussi le même rôle et ajoutent leur action à celle des racines.

**Différenciation dans le même milieu.** — Quant la tige s'étend tout entière dans le même milieu, dans l'air par exemple, elle n'en produit pas moins sur ses flancs les formes de feuilles les plus différentes ; nous devons en distinguer brièvement les principales catégories, entre lesquelles il y a naturellement tous les intermédiaires.

**Feuilles proprement dites.** — Les feuilles proprement dites, c'est-à-dire les feuilles vertes bien développées, forment un premier ensemble. Suivant l'âge de la tige qui les porte, ces feuilles ont souvent elles-mêmes des formes différentes. Ainsi les feuilles qui occupent le bas de la tige dans beaucoup de plantes herbacées ont une forme différente de celles qui en occupent le milieu, comme on le voit par exemple dans certaines Campanules (*Campanula rotundifolia*), etc. ; ou bien encore les feuilles portées par les tiges stériles diffèrent de celles que portent les branches qui plus tard fleuriront, comme dans le Lierre (*Hedera*). De même les plantes à feuilles composées commencent par n'avoir à la base de la tige que des feuilles simples, comme dans le Haricot (*Phaseolus*), l'Ajonc (*Ulex*), le Lupin (*Lupinus*), etc., et plus tard reviennent à des feuilles simples le long de leurs rameaux.

Ailleurs le même rameau porte à la fois des feuilles simples et d'autres profondément lobées, avec tous les intermédiaires, comme on le voit dans la Symphorine à grappe (*Symphoricarpus racemosus*) et dans la Broussonétie à papier (*Broussonetia papyrifera*).

**Feuilles protectrices. Écailles.** — Il arrive souvent que toutes les jeunes feuilles formées dans le bourgeon ne se développent pas en feuilles proprement dites, mais qu'un certain nombre d'entre elles, arrêtant de bonne heure leur croissance, demeurent à l'état d'écailles et ne servent qu'à recouvrir et à protéger dans le bourgeon celles qui se développent complètement. Une fois épanouies, ces écailles attachées au flanc de la tige, si elles ne forment pas de bourgeon axillaire, n'ont plus aucun rôle à remplir et se détachent souvent ; s'il s'y forme un bourgeon, elles persistent pour le protéger. On peut en désigner l'ensemble sous le nom de feuilles protectrices ou d'écailles (fig. 124).

Il est des plantes qui ne produisent toutes les ramifications de la tige que des feuilles rudimentaires de ce genre, comme l'Asperge (*Asparagus*), beaucoup de Cactées, etc. ; d'autres qui n'en forment que de telles sur certaines de leurs branches, comme le Pin (*Pinus*), le Fragon (*Ruscus*), le Fraisier (*Fragaria*), etc. ; d'autres chez qui, après un grand nombre d'écailles, vient une feuille proprement dite, puis de nouveau un grand nombre d'écailles, comme le Cycade (*Cycas*), etc. ; d'autres où les feuilles proprement dites et les écailles

alternent régulièrement une à une, comme le Philodendron (*Philodendron*), quelquefois la première feuille seulement de chaque branche est une écaille, toutes les autres sont des feuilles ordinaires; cette première feuille écaillée,

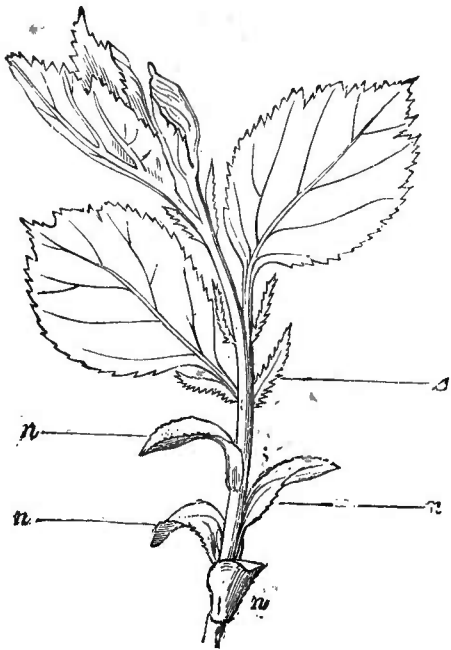


Fig. 124. — Rameau d'Aubépine ponctuée (*Crataegus punctata*) en voie de croissance; en bas, les écailles protectrices du bourgeon *n*; en haut, les feuilles proprement dites avec leurs stipules *s* (Reinke).

qu'on trouve souvent chez les Monocotylédones insérée sur la branche à l'opposé de la feuille mère, est nommée la *pré-feuille*.

A de très rares exceptions près, comme le Nerprun (*Rhamnus*) et la Viorne (*Viburnum*), les plantes ligneuses et à feuilles caduques de nos climats, dont la végétation est interrompue à l'automne, ont leurs bourgeons terminaux ou axillaires recouverts d'un certain nombre d'écailles dures, souvent soudées ensemble par une matière résineuse (Conifères) ou gommeuse (Peuplier); ces écailles se détachent à chaque printemps en laissant à la base de la branche ou de la portion de tige qui continue la précédente une série de cicatrices en forme d'anneau. Au nombre de ces anneaux on peut donc savoir le nombre d'années que la branche a vécu.

Ici encore, il y a une alternance régulière

entre les feuilles ordinaires et les feuilles protectrices (fig. 124).

En observant avec soin les transitions entre les écailles internes et les feuilles externes du bourgeon, on peut décider souvent quelle est la partie de la feuille qui forme l'écaille, le reste ayant avorté (1). D'abord, le pétiole ne se forme jamais dans les écailles, la feuille cessant de croître avant son apparition. Ensuite, l'origine des écailles est très diverse et se rattache à trois types. Elles résultent en effet : tantôt du développement du limbe, la gaine et les stipules ne se formant pas, comme dans le Lilas (*Syringa*), le Troène (*Ligustrum*), le Chèvrefeuille (*Lonicera*), le Daphné (*Daphne*), etc.; tantôt du développement de la gaine, au sommet de laquelle le limbe avorte, comme dans le Frêne (*Fraxinus*), l'Érable (*Acer*), le Marronnier (*Æsculus*), le Sureau (*Sambucus*), le Cytise (*Cytisus*), le Prunier (*Prunus*), le Rosier (*Rosa*), etc.; tantôt enfin du seul développement des stipules, la gaine ne se formant pas à la base et le limbe avortant entre les stipules, comme dans la plupart des arbres de nos forêts : Chêne, Hêtre, Charme, etc.

**Feuilles nourricières. Bulbes et bulbilles.** — La feuille renfle souvent son parenchyme, où s'amassent en abondance et s'emmagasinent des substances destinées à pourvoir aux développements ultérieurs; elle devient ainsi un réservoir nutritif.

Chez certaines plantes ce sont les feuilles proprement dites qui se chargent

(1) Gæbel : *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes* (Botanische Zeitung, p. 753, 1880).

le ce soin ; elles deviennent massives, grasses, la chlorophylle ne s'y développe que dans la région périphérique, toute la masse centrale incolore forme le réservoir nutritif. Il en est ainsi dans la Crassule (*Crassula*), la Ficoïde (*Mesembrianthemum*), l'Aloès (*Aloe*), l'Agave (*Agave*), etc., dans les cotylédons épais de l'Hélianthe (*Helianthus*), du Lupin (*Lupinus*), de la Courge (*Cucurbita*), etc. Mais ordinairement il s'opère une différenciation. Elle a lieu à deux degrés. Tantôt ce sont certaines portions de la feuille qui se renflent seules ; il en est ainsi par exemple à la base des pétioles primaires et secondaires de beaucoup de feuilles composées pennées, où s'accumulent diverses matières nutritives, et notamment des sucres, comme dans le Mimose (*Mimosa*), le Haricot (*Phaseolus*), etc. Tantôt les feuilles proprement dites demeurent minces dans toutes leurs parties et ce sont d'autres feuilles, dépourvues de chlorophylle, qui s'épaississent et mettent en réserve les substances nutritives ; en même temps elles prennent une forme différente. Il en est ainsi par exemple dans les cotylédons épais du Chêne (*Quercus*), du Noyer (*Juglans*), du Marronnier (*Æsculus*), de la Fève (*Faba*), etc., qui restent sous terre sans prendre de chlorophylle, et s'y épuisent peu à peu.

Les renflements que l'on remarque au bas de la tige chez beaucoup de Liliacées et d'Amaryllidées et qu'on appelle des *bulbes*, sont formés d'un grand nombre d'écailles épaissies ; ces écailles s'enveloppent complètement comme autant de tuniques (fig. 125) et le bulbe est dit *tunique*, comme dans la Tulipe (*Tulipa*), l'Ail (*Allium*), la Jacinthe (*Hyacinthus*), le Scille (*Scilla*), etc. ; ou bien elles s'imbriquent à la façon des tuiles d'un toit, et le bulbe est dit *écailleux*, comme dans le Lis (*Lilium*), etc. Les tuniques ou écailles de ces bulbes ne sont pas autre chose que les régions inférieures d'autant de feuilles plus ou moins engainantes, arrêtées de bonne heure dans leur croissance et où le limbe a avorté. Pendant que la partie interne du bourgeon s'allonge en développant ses feuilles vertes, elles s'épuisent, s'amincissent et se réduisent à autant de lamelles sèches et brunes. Mais en même temps à l'aisselle de la plus jeune écaille, il se fait un bourgeon qui devient plus tard un bulbe de remplacement pour l'année suivante (fig. 125, 2). La végéta-

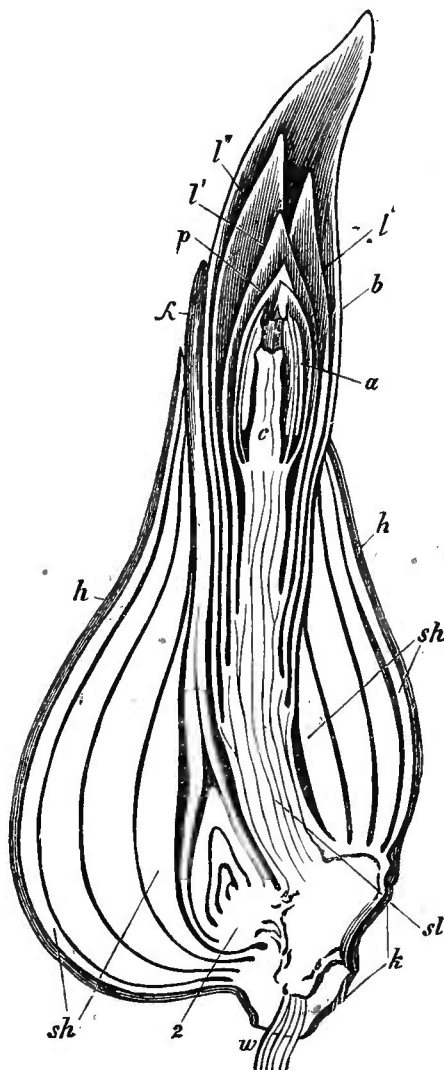


Fig. 125. — Section longitudinale d'un bulbe de Tulipe (*Tulipa præcox*), au début de sa végétation. *h*, membrane brune recouvrant le bulbe ; *k*, le plateau du bulbe, c'est-à-dire la portion de la tige renflée qui porte les écailles *sh*, *sh* ; *st*, la portion allongée de la tige portant les feuilles vertes *l*, *l'*, *l''* et se terminant par une fleur : *p*, périanthe ; *a*, anthères ; *c*, pistil. 2, bourgeon axillaire de la plus jeune écaille ; il se développe plus tard en bulbe pour la végétation de l'année prochaine ; c'est le bulbe de remplacement. *w*, racines (Sachs).

tion des tiges bulbeuses se poursuit donc comme il a été dit à la page 265 pour les tiges tuberculeuses.

Les bourgeons qui naissent çà et là à l'aisselle de ces écailles (voir p. 243, fig. 85), forment aussi, avec leurs premières feuilles épaissies, de petits bulbes qu'on appelle des *caïeux*; ils multiplient la plante.

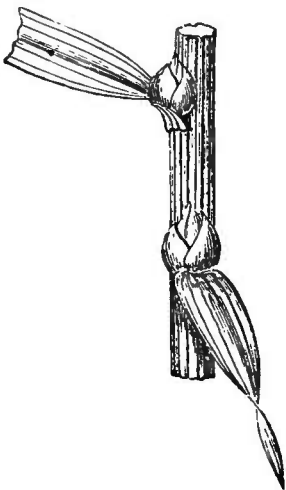


Fig. — 126. Bulbilles du Lis bulbifère.

Enfin à l'aisselle des feuilles ordinaires, les bourgeons épaississent parfois beaucoup leurs écailles externes, s'arondissent et forment un *bulbille*, qui se détache souvent et plus tard s'enracine en multipliant la plante (Lis bulbifère, fig. 126, Lis tigré, Dentaire bulbifère, etc.).

**Feuilles-épines.** — Les feuilles proprement dites prolongent parfois leur nervure médiane ou leurs nervures latérales en épines (Houx, Chardon, Agave, beaucoup de Vaquois et de Broméliacées, etc.).

Ailleurs, c'est une feuille simple tout entière ou une partie d'une feuille composée qui se développe en épine. Ainsi dans certains Astragales (*Astragalus tragacantha*, *A. aristata*), le pétiole des feuilles composées sans impaire se termine en pointe; il durcit peu à peu et, après la chute des folioles, il persiste en formant une longue épine. L'arête ou *barbe* des Graminées, bien connue dans le Blé barbu et dans l'Avoine, est, au contraire, le limbe de la feuille

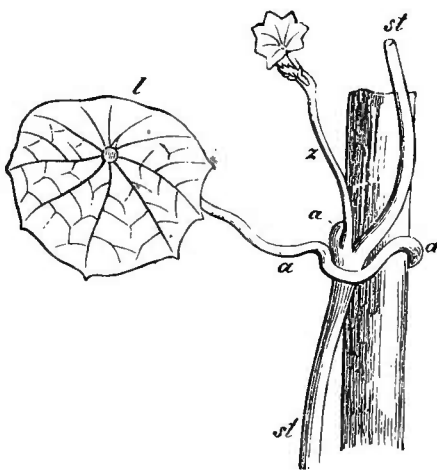


Fig. 127. — Capucine mineure (*Tropæolum minus*). Le long pétiole *a a a* de la feuille *l*, sensible à un contact prolongé, s'est enroulé autour d'un support et de sa propre tige *st*, de manière à attacher solidement cette tige à ce support: *z*, rameau axillaire de cette feuille (Sachs).

développé en épine. Enfin dans le Berbéride (*Berberis vulgaris*), le Câprier (*Capparis spinosa*), le Robinier (*Robinia pseudacacia*), les Acacias gommifères, le Paliure (*Paliurus*), etc., ce sont les stipules qui se développent en épines, à droite et à gauche du limbe. Le limbe lui-même peut aussi d'ailleurs y former une épine, et la feuille totale est représentée alors par trois épines divergentes.

**Feuilles-vrilles.** — Quelques feuilles ordinaires ont déjà, dans certaines de leurs parties, la faculté de s'enrouler autour des supports (fig. 127); il en est ainsi, par exemple, dans le pétiole de la Capucine (*Tropæolum majus*, *T. minus*, etc.), de la Fumeterre grimpante (*Fumaria capreolata*), de diverses Clématites (*Clematis glandulosa*, *montana*, *calycina*, etc.), de quelques Scrofulariacées comme la Maurandie (*Maurandia*), le Rhodochite (*Rhodochiton*), le Lophosperme (*Lophospermum*), etc., de certaines Morelles (*Solanum jasminoides*, etc.) et de l'Ophioglosse du Japon (*Ophioglossum japonicum*). Dans la Fumeterre officinale (*Fumaria officinalis*) et le Corydalle claviculé (*Corydallis claviculata*), la feuille très divisée est même tout entière sensible au toucher et capable d'enrouler ses diverses parties autour de corps suffisamment minces.



Ailleurs la différenciation s'accuse davantage, et tantôt une partie de la feuille, tantôt la feuille tout entière prend la forme d'un filament simple ou rameux, et devient ce qu'on appelle une *vrille*.

C'est quelquefois la nervure médiane qui se prolonge au delà du limbe pour former la vrille, qui est alors, en quelque sorte, surajoutée à la feuille, comme dans la Méthonice (*Methonica Plantii*), la Flagellaire (*Flagellaria indica*), etc. Dans beaucoup de Bignonées (*Bignonia*), dans la Cobée (*Cobæa scandens*), dans la Gesse (*Lathyrus*) (fig. 128), le Pois (*Pisum*), la Vesce (*Vicia*), etc., la vrille est formée par la dernière foliole de la feuille composée pennée, ou à la fois par cette foliole et par les premières paires de folioles latérales à partir du sommet : elle est simple dans le premier cas, rameuse dans le second. Dans la Gesse aphaca (*Lathyrus Aphaca*), les folioles latérales avortent toutes et la feuille se réduit à une vrille simple entre deux grandes stipules. Dans le Smilacé (*Smilax*), le pétiole porte à sa base, immédiatement au-dessus de la gaine, deux longues vrilles simples qui correspondent à deux folioles latérales différenciées.

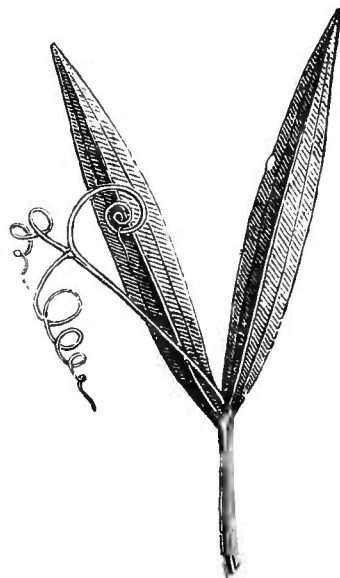


Fig. 128. — Vrille rameuse de Gesse.

Enfin dans les Cucurbitacées, c'est une feuille tout entière, savoir la première feuille de chaque rameau axillaire, qui se différencie en une vrille. Cette vrille est ordinairement rameuse, comme dans la Courge (*Cucurbita*), la Calebasse (*Lagenaria*), etc., et ses diverses branches sont les nervures palmées de la feuille dont le parenchyme ne s'est pas développé; elle est simple dans la Bryone (*Bryonia*) (voir fig. 93), la Momordique (*Momordica*), etc., par avortement des nervures latérales; l'Ecballe (*Echallium*) en est dépourvu.

**Feuilles à ascidies.** — La différenciation de la feuille consiste quelquefois dans un développement local tout particulier, d'où résulte la formation d'une cavité profonde, ouverte au dehors par un orifice parfois muni d'un opercule. Ces sortes de vases portent le nom d'*ascidies*. Ils ont la forme d'un cornet dans la Sarracénie (*Sarracenia*), d'une cruche munie d'un couvercle à charnière, portée à l'extrémité d'un pétiole grêle, dans le Céphalote (*Cephalotus*) et le Népente (*Nepenthes*) (fig. 129). Au fond de ces ascidies perle et s'amasse peu à peu un liquide acide et sucré, qui peut être réabsorbé plus tard par la feuille et dont les insectes paraissent friands.

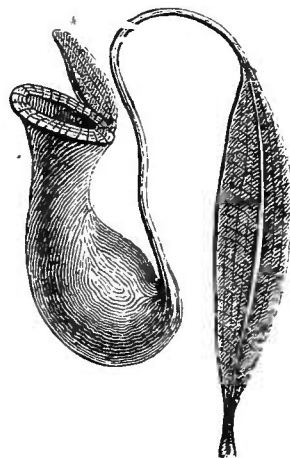


Fig. 129. — Ascidie de Népente.

Dans l'Utriculaire (*Utricularia*), quelques-unes des nombreuses ramifications de chaque feuille submergée, se développant autrement que les autres, se creusent en ampoules aplaties latéralement, droites sur la face supérieure, fortement renflées sur la face inférieure, et munies de poils courts, bifides et quadrifides, sur leur face interne. Leur étroit orifice, bordé de longs poils

rameux. est muni d'un opercule qui s'ouvre comme une soupape de dehors en dedans. Se remplissant alternativement de liquide et de gaz, les ampoules jouent ici le rôle de flotteurs. Les petits animaux qui viennent à y pénétrer, infusoires, crustacés, larves d'insectes, ne peuvent plus en sortir; il ne tardent pas à y périr et à s'y décomposer.

**Feuilles reproductrices.** — Chez toutes les plantes vasculaires, c'est la feuille qui est chargée de produire et de porter les corps reproducteurs; elle les forme ordinairement dans des groupes de cellules faisant saillie à la surface, c'est-à-dire dans des poils ou des émergences différenciés. A cet effet, elle se différencie plus ou moins profondément par rapport aux feuilles proprement dites.

Quelquefois, comme chez la plupart des Fougères par exemple, cette différenciation n'a pas lieu; les feuilles proprement dites sont en même temps reproductrices et forment leurs corps reproducteurs en certains points de la face inférieure. Mais déjà chez l'Osmonde (*Osmunda*), il se fait une spécialisation; la feuille consacre sa moitié supérieure à porter les corps reproducteurs, sa moitié inférieure demeurant stérile. Dans l'Ophioglosse (*Ophioglossum*), la feuille reproductrice porte à la base de son limbe une sorte de ligule et c'est sur cette ligule que se localisent les corps reproducteurs. Dans la Pilulaire (*Pilularia*) et la Marsilie (*Marsilia*), la feuille fertile porte vers sa base un segment qui se reploie et se ferme en une cavité où naissent les poils reproducteurs; dans la Salvinie (*Salvinia*), la feuille submergée seule forme de ces cavités closes.

Ailleurs il se fait un partage entre les feuilles; les unes sont tout entières stériles, les autres tout entières fertiles, comme dans le Blechné (*Blechnum*), le Lycopode (*Lycopodium*), etc.

Enfin dans les Phanérogames, ce partage et cette différenciation sont poussés beaucoup plus loin. Ici les feuilles proprement dites n'ont rien à faire avec la formation des corps reproducteurs. Mais sur certaines branches ou portions de branches, des feuilles particulières se consacrent en grand nombre à la reproduction et y jouent chacune un rôle indirect ou direct. C'est à l'ensemble de ces feuilles différenciées, jointes au rameau également différencié qui les porte (p. 254), que l'on applique ici le nom de *fleur*.

Cette différenciation des feuilles florales a trop d'importance pour que nous n'en fassions pas l'objet d'une étude séparée, en y joignant la manière d'être des branches qui les produisent. Nous consacrerons donc plus loin à la fleur un chapitre spécial.

## SECTION II

### PHYSIOLOGIE DE LA FEUILLE

Considérons maintenant la feuille au point de vue de son action sur le milieu extérieur, d'abord les feuilles proprement dites pour en étudier les fonctions essentielles, puis les diverses feuilles différenciées que nous venons de passer en revue pour en préciser les fonctions spéciales, les adaptations particulières.

Nous suivrons dans cet exposé le même ordre que pour la racine et la tige, en considérant tour à tour le mode d'action de la pesanteur, de la radiation et des diverses parties constitutives du milieu extérieur : gaz, liquides et solides.

## § 7

**Direction de la feuille. Action de la pesanteur et de la radiation sur sa croissance (1).**

**Géotropisme de la feuille.** — La pesanteur exerce sur la feuille une action puissante et contribue à lui donner et à lui maintenir la direction nécessaire au bon accomplissement de ses fonctions. Cette influence directrice commence à agir assez tard, après que la feuille, sous l'influence de la croissance prédominante de sa face supérieure, est sortie du bourgeon, s'est épanouie. Elle dure tant que la croissance se poursuit et d'ordinaire cesse avec elle. Cependant elle continue parfois à se manifester dans des feuilles complètement développées.

Considérons d'abord les feuilles en voie de croissance. Quelle que soit sa direction originelle sur la branche qui la porte, la feuille en se développant dresse son pétiole et dispose son limbe de manière qu'il tourne sa face ventrale vers le ciel, sa face dorsale vers la terre. Vient-on à changer ou à intervertir cette direction, le pétiole se recourbe pour se redresser, et en même temps il se tord de la quantité nécessaire pour ramener le limbe dans sa position primitive. Il suffit quelquefois de deux heures pour opérer un retournement complet, et l'on a pu voir la même feuille se retourner ainsi jusqu'à quatorze fois de suite. Ce redressement du pétiole avec torsion s'observe très fréquemment dans la nature; plus ou moins prononcé sur les branches horizontales ou obliques, il est complet dans les branches pendantes des arbres pleureurs, de la Ronce (*Rubus*), etc. Sur une branche de Ronce verticalement retombante, par exemple, le pétiole primaire se relève par une brusque flexion à sa base, sans se tordre. En même temps chaque pétiole secondaire se tord de 180° à la base de manière à ramener sa foliole dans la position normale. Le siège de la flexion ascendante et celui de la torsion sont donc nettement séparés dans les feuilles composées, l'un à la base du pétiole primaire, l'autre à la base des pétioles secondaires. Dans les feuilles simples, le pétiole se courbe à la fois et se tord dans la même région, qui est la région de croissance, située en général à la base, plus rarement vers le sommet. Si la feuille est sessile, la courbure a lieu dans le limbe lui-même.

Ce double effet s'accomplit tout aussi bien la nuit que le jour, à l'obscurité qu'en pleine lumière. Il ne se montre pas dans l'appareil à rotation lente qui soustrait la feuille à l'action fléchissante de la pesanteur. Il est donc bien provoqué par une action directe de la pesanteur sur la croissance.

(1) Bonnet: *Recherches sur l'usage des feuilles*, 2<sup>e</sup> mémoire, 1754. — Dutrochet: *Mémoires*. II, 1836. — Hofmeister: *Die Lehre der Pflanzenzelle*, p. 288, 1867. — De Vries: *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, I, p. 225, 1872. — Wiesner: *Die heliotropischen Erscheinungen*, II Th., *loc. cit.*, p. 29, 1880.

Le redressement du pétiole, qui devient souvent vertical, comme on le voit dans les feuilles qui naissent sur le rhizome de la Ptéride aquilina (*Pteris aquilina*) et sur les tiges rampantes de la Courge, est dû à ce que la croissance est augmentée sur la face tournée vers le bas, diminuée sur la face tournée vers le haut : d'où la courbure convexe vers le bas, qui s'opère dans la région où la croissance est le plus active. En un mot, le pétiole se montre négativement géotropique. Le limbe est doué de la même propriété, comme on s'en assure aisément dans les feuilles sessiles.

Certaines feuilles demeurent encore sensibles à l'action de la pesanteur après que leur croissance est achevée. Telles sont, par exemple, les feuilles composées pennées des Légumineuses, qui sont pourvues de renflements à la base de leurs pétioles primaires et secondaires. Si l'on intervertit la position naturelle de ces feuilles, si l'on retourne verticalement vers le bas une tige feuillée de Haricot (*Phaseolus*), par exemple, on voit sur les feuilles âgées le pétiole primaire se relever par une flexion brusque dont le siège est le renflement basilaire, et les pétioles secondaires se tordre à l'endroit de leurs renflements, de manière que la feuille reprenne par rapport à l'horizon sa position première. Sous l'influence du changement de position, le renflement basilaire a recommencé à s'accroître, il s'est plus allongé sur sa face tournée vers le bas que du côté opposé : d'où la flexion.

Il en est de même chez les Graminées pour ce renflement de la base de la gaine foliaire qui fait à chaque nœud une saillie plus ou moins prononcée.



Fig. 130

Longtemps après que la feuille et la tige au niveau considéré ont cessé de croître, ce renflement garde la propriété de s'allonger encore dans certaines conditions. Ainsi place-t-on horizontalement une tige de Blé (fig. 130) ou de Maïs, aussitôt le renflement nodal recommence à s'accroître ; l'allongement s'opère uniquement sur la face inférieure, qui devient convexe ; il est nul sur la face supérieure qui, au contraire,

diminue de longueur en se plissant transversalement et devient concave. Il en résulte un coude au nœud, et la feuille se relève verticalement, entraînant avec elle la tige qu'elle enveloppe et qui se redresse du même coup dans toute son étendue.

Il faut que la force de courbure soit bien considérable, car la tige ainsi redressée passivement a quelquefois 1 mètre de hauteur et se termine par un épi ; le bras de levier de la résistance est très long, celui de la puissance très court. La différence de longueur des deux faces du renflement nodal après la flexion est d'ailleurs considérable, comme on s'en assure par des mesures directes. Ainsi un renflement nodal de Maïs avait 5<sup>mm</sup> de chaque côté pendant la station verticale ; après la courbure provoquée par la station horizontale, il mesurait : sur la face inférieure 12<sup>mm</sup>,5 ; sur la face supérieure, où il s'était un peu raccourci, 4<sup>mm</sup>,5.

C'est par ce moyen que les tiges de nos céréales se redressent après le roulage qui a fait développer des racines adventives sur leur partie inférieure, ou après qu'elles ont été couchées à terre sous l'influence du vent.

**Phototropisme de la feuille.** — La radiation exerce souvent sur la crois-

ance de la feuille une action tout à fait indépendante de celle de la température. Son influence se manifeste, suivant les plantes, de deux manières différentes, qui paraissent tout d'abord opposées. Tantôt elle retarde la croissance; dans l'obscurité, la feuille s'allonge beaucoup plus qu'à la lumière. Il n'est ainsi dans les feuilles longues et étroites, rectinerves, d'un grand nombre de Monocotylédones (Graminées, Liliacées, etc.). Tantôt elle paraît produire l'effet contraire; dans l'obscurité, la feuille demeure beaucoup plus courte qu'à la lumière et souvent même dépasse à peine la dimension qu'elle avait acquise dans le bourgeon. Il en est ainsi dans un grand nombre de Dicotylédones (Morelle tubéreuse, Nicotiane tabac, etc.).

Cela étant, on doit s'attendre à ce que les feuilles de la première catégorie-soumises à un éclairage unilatéral, s'infléchissent vers la source, en d'autres termes se montrent douées de phototropisme positif. C'est en effet ce que l'expérience vérifie. Il arrive même quelquefois, dans la Fritillaire par exemple, que le plan de courbure coïncide avec le plan du limbe; la moitié de la feuille la plus éloignée de la source s'allonge alors plus que l'autre et l'organe tout entier devient dissymétrique.

Mais il faut se garder de conclure que, dans les mêmes conditions, les feuilles de la seconde catégorie se dirigent en sens contraire de la source, se montrent douées de phototropisme négatif. L'expérience de tous les jours est là, en effet, pour attester que les feuilles des Dicotylédones, éclairées de côté, se dirigent aussi vers la lumière, qu'elles sont aussi positivement phototropiques. Le pétiole se courbe et tend à se placer dans la direction des rayons incidents; le limbe tend à se disposer perpendiculairement, la face ventrale tournée vers la source, la face dorsale en sens contraire. En un mot, la feuille cherche à prendre par rapport au rayon incident la position qu'elle a d'habitude par rapport à la verticale. Il y a donc, dans l'action de la lumière sur ce genre de feuilles, quelque difficulté à éclaircir.

Soumettons des feuilles saines et vertes de Dicotylédones, des feuilles de Courge par exemple ou de Nicotiane, non plus à l'obscurité complète, qui arrête leur croissance, mais à l'alternance naturelle des jours et des nuits, en maintenant la plante à une température sensiblement constante. Mesurons leur croissance en long et en large à de courts intervalles, de trois en trois heures-par exemple, et dressons la courbe des accroissements (1). Cette courbe monte régulièrement du soir ou matin, atteint son maximum après le lever du soleil, puis redescend peu à peu régulièrement jusqu'au soir où a lieu le minimum. En un mot, elle se comporte comme la courbe des accroissements d'un entre-nœud de la tige. Nous sommes autorisés à en conclure que, comme sur ces entre-nœuds, la radiation exerce sur ces feuilles une action retardatrice, et que par suite ces feuilles doivent, comme ces entre-nœuds, être douées de phototropisme positif; ce que l'expérience confirme, comme on vient de le voir.

Si donc, malgré cela, ces feuilles demeurent plus petites et même cessent de croître dans une obscurité prolongée, il faut y voir un état pathologique, con-

(1) Prantl : *Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Blätter* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, p. 374, 1873.)

sistant en ce que certaines transformations nutritives internes nécessaires à la croissance exigent pour s'opérer le concours de la radiation et ne peuvent se faire à l'obscurité. Conformément à cette hypothèse, on admettra donc que dans les feuilles qui s'épanouissent sous l'influence alternative du jour et de la nuit, la croissance est directement retardée par la radiation; mais qu'en même temps la radiation opère certaines modifications chimiques qui rendent possible la croissance en général et qui lui permettent d'avoir lieu avec activité pendant l'obscurité suivante, tant qu'elle ne se prolonge pas trop longtemps (1). Ces modifications n'ont d'ailleurs rien à faire avec le développement de la chlorophylle et avec l'assimilation du carbone qui en est la conséquence. Il suffit, en effet, d'exposer des plantes étiolées à la lumière à plusieurs reprises et chaque fois pendant un temps assez court pour qu'elles ne verdissent pas, pour leur permettre de croître ensuite notablement à l'obscurité.

En résumé, la radiation exerce sur la croissance des feuilles une action, partout la même au fond, qui est retardatrice et qui, en cas d'éclairage unilatéral, a pour conséquence nécessaire un phototropisme positif. L'intensité de ce phototropisme varie d'ailleurs beaucoup suivant les plantes, et n'est nullement en rapport avec l'énergie de leur géotropisme négatif. Parmi les plus sensibles, on peut citer les feuilles du Haricot, de la Capucine, de la Vigne et de l'Ampélope; placées à 2 mètres de distance d'une flamme de gaz valant 6 bougies, elles s'infléchissent fortement vers la source.

Les vrilles foliaires, au contraire, n'ont qu'un faible phototropisme positif, et certaines, comme celles des Pois, en sont dépourvues. On comprend, en effet, qu'un fort phototropisme positif serait nuisible aux vrilles, qu'il écarterait ordinairement de leurs supports.

A une époque plus avancée de leur croissance et sous l'influence d'une radiation plus intense, les feuilles se montrent douées de phototropisme négatif. On observe ici quelque chose d'analogue à ce qui a été constaté pour la tige (p. 274). Elles deviennent convexes vers la source et tendent à placer leur limbe perpendiculairement aux rayons incidents. Ce phototropisme négatif se montre aussi très développé dans certaines vrilles foliaires, celles du Bignone grimpant, par exemple, qui se dirigent du côté du mur ou du rocher auquel la tige grimpe, et où elles s'appliquent intimement comme il a été dit plus haut (p. 262).

**Effet combiné de l'épinastie, du géotropisme et du phototropisme. Direction résultante et fixe des feuilles.** — Supposons que ni la pesanteur, ni la radiation n'agissent pour courber la feuille, condition qu'il est facile de réaliser, comme on sait, en faisant tourner la branche où la feuille se forme autour d'un axe horizontal dans le plan de la source. Alors, quelle que soit la direction de la branche, la feuille, en s'épanouissant, s'y dispose de manière à faire avec elle un certain angle, dont la valeur dépend du rapport entre les accroissements inégaux des deux faces, c'est-à-dire de la grandeur de l'épinastie.

Ceci rappelé, si l'on fait agir d'un seul côté la pesanteur et la lumière,

(1) Sachs: *Traité de botanique*, p. 989, 1874.

isolément, ou en même temps comme dans les conditions naturelles, la feuille, soumise à la fois à ces deux ou trois forces directrices, prend une situation résultante où elle se fixe et où elle arrête sa croissance. Cette position est telle que le limbe soit dirigé perpendiculairement à la lumière diffuse la plus intense ; elle est par conséquent aussi favorable que possible au bon accomplissement de la fonction la plus importante de la feuille, qui est l'assimilation du carbone.

Quelle est, dans cette direction définitive, la part d'action de chacune des trois forces? Supposons la tige verticale et l'éclairage maximum venant d'en haut. Inerte au sortir du bourgeon, la feuille demeure d'abord dressée sous l'influence de son géotropisme négatif et de son phototropisme positif qui ajoutent leurs effets. Mais en même temps l'épinastie les combat et la rabat obliquement en augmentant de plus en plus la quantité de lumière reçue. Il vient un moment où la feuille est assez âgée et cette lumière assez intense pour que le phototropisme négatif se développe ; en continuant et renforçant l'œuvre de l'épinastie, il ne tarde pas à placer le limbe horizontalement. S'il dépasse cette position pour s'infléchir vers le bas, le limbe reçoit moins de lumière, le phototropisme négatif diminue et le géotropisme négatif le relève pour le ramener dans le plan horizontal, autour duquel il oscille ainsi tant que dure sa croissance et où il se fixe quand elle a pris fin. Les choses se passent de même si la branche et l'éclairage maximum ont des directions différentes et quelconques. C'est donc essentiellement l'antagonisme du phototropisme négatif et du géotropisme négatif qui donne et qui maintient aux feuilles leur situation dans l'espace.

## § 8

### **Action motrice de la radiation sur les feuilles développées. Veille et sommeil.**

**Nature des mouvements de veille et de sommeil.** — Dans toutes les feuilles vertes entièrement développées qui sont douées de mouvement périodique spontané, et dans d'autres qui en paraissent dépourvues, la radiation provoque un nouveau mouvement, qu'il s'agit d'étudier (1).

Mise brusquement à l'obscurité, la feuille tantôt s'abaisse, tantôt se relève, suivant les plantes, et prend en quelques instants ce qu'on appelle sa position nocturne ou de sommeil. Une fois la plante amenée à cet état, il suffit de lui rendre la lumière pour voir aussitôt ses feuilles se relever dans le premier cas, s'abaisser dans le second et toujours prendre une direction étalée dans un plan, qui est leur position diurne ou de veille. Toute augmentation d'intensité lumineuse détermine un mouvement dans le sens de la position diurne, toute diminution d'intensité entraîne un déplacement vers la position nocturne. Ces mouvements ont été appelés *nyctitropiques*.

Ce sont les rayons de la moitié la plus réfrangible du spectre, bleus, violets

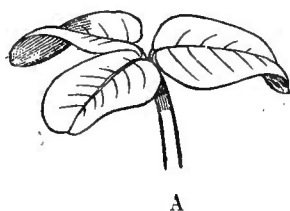
(1) Pfeffer: *Die periodische Bewegungen der Blattoorgane*, p. 163, 1875; on y trouve l'histoire de la question. — Darwin: *The power of movement in plants*, chap. VI et VII, 1880.

et ultraviolets qui exercent seuls cette action ; les rayons rouges se comportent comme l'obscurité. La localisation est donc sensiblement la même que pour le phototropisme.

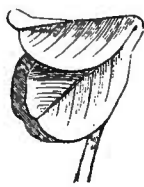
Dans la plupart des feuilles douées de mouvement périodique spontané, cette influence de la lumière est assez énergique pour empêcher les mouvements spontanés ou pour les voiler en leur imprimant sa propre périodicité, c'est-à-dire, dans les conditions naturelles, une période qui dépend de l'alternance du jour et de la nuit. Il en est de même pour le pétiole commun et la grande foliole impaire du *Desmode oscillant* (*Desmodium gyrans*). Au contraire, dans les folioles latérales de cette même plante, les causes internes des rapides oscillations spontanées ont une telle puissance qu'elles triomphent de l'action de la lumière. Aussi avons-nous vu (p. 302) ces folioles, pourvu que la température soit assez élevée, accomplir leurs mouvements malgré les variations d'intensité de la lumière ambiante.

**Sommeil des feuilles ordinaires.** — Ce mouvement de veille et de sommeil atteint sa plus grande énergie dans les feuilles des Légumineuses, des Oxalidées et des Marsilies (*Marsilia*). Il y est accompli par ces mêmes renflements moteurs qui sont déjà le siège des mouvements spontanés. On l'observe aussi dans beaucoup d'autres plantes, tant Dicotylédones : Stellaire (*Stellaria*), Mauve (*Malva*), Ketmie (*Hibiscus*), Lin (*Linum*), Impatiente (*Impatiens*), Onagre (*Oenothera*), Ipomée (*Ipomœa*), Nicotiane (*Nicotiana*), Phyllanthe (*Phyllanthus*), etc., etc., que Monocotylédones : Thalie (*Thalia*), Marante (*Maranta*), Colocase (*Colocasia*), Spathiphyllé (*Spathiphyllum*), Strèphe (*Strephium*), et Gymnospermes : Sapin (*Abies*). On l'a rencontré jusqu'ici dans 90 genres environ, dont la moitié appartiennent à la famille des Légumineuses. La feuille ainsi mobile n'est pas toujours pourvue d'un renflement moteur nettement limité. C'est alors la portion basilaire du pétiole et sa région supérieure où s'insère le limbe, dont les courbures déterminent les mouvements de veille et de sommeil.

Dans toutes ces plantes, la position diurne est caractérisée par l'épanouissement complet des surfaces foliaires, la position nocturne, au contraire, par le repliement des surfaces qui se recouvrent de diverses manières, en se tournant



A



B

Fig. 131. — Feuille de Trèfle rampant (*Trifolium repens*): A, le jour ; B, la nuit (Darwin).

tantôt en haut, tantôt en bas, tantôt latéralement. Les folioles du Lotier (*Lotus*), du Trèfle (*Trifolium*) (fig. 131), de la Luzerne (*Medicago*), de la Vesce (*Vicia*), de la Gesse (*Lathyrus*), du Bagueaudier (*Colutea*), de la Marsilie (*Marsilia*), etc., prennent leur position nocturne en se tournant vers le haut, de manière à appliquer leurs faces supérieures l'une contre l'autre ; c'est le cas le plus fréquent. De même le Nicotiane tabac, le Strèphe (*Strephium*) (fig. 132), etc., relèvent leurs feuilles simples en les appliquant contre la tige. Au contraire, les folioles du Lupin (*Lupinus*) (fig. 133), du Robinier (*Robinia*), de la Réglisse (*Glycyrrhiza*), de la Casse (*Cassia*), de la Glycine (*Wistaria*), du Haricot (*Phaseolus*), de l'Oxalide (*Oxalis*), du Carambolier (*Averrhoa*) (fig. 134), etc., pendent vers le bas de manière à se toucher par



leurs faces inférieures. Le redressement ou l'abaissement des folioles est parfois accompagné de mouvements latéraux. Ainsi, en se relevant la nuit, les folioles de la Coronille (*Coronilla*) (fig. 135) se dirigent vers la base du pétiole, pendant que celles de l'Arachide (*Arachis*) s'inclinent vers son sommet. Ailleurs le mouvement latéral existe seul. Ainsi les folioles du Mimose (*Mimosa*), de l'Acacier (*Acacia*) (fig. 136), du Tamarin (*Tamarindus*), etc., prennent leur position nocturne en s'appliquant en avant le long du pétiole qui les porte; celles du Téphrose (*Tephrosia caribea*) se tournent au contraire latéralement en arrière.

Quand le pétiole primaire et d'autres parties de la même feuille sont mobiles à la fois, les courbures contractées par les divers renflements moteurs peuvent être différentes. Ainsi le pétiole commun des Haricots (*Phaseolus*) et des Casses (*Cassia*) se relève le soir, pendant que les folioles s'abaissent. Le pétiole primaire des Mimoses (*Mimosa*), au contraire, s'abaisse, tandis que les pétioles secondaires se rapprochent et que les folioles se tournent en haut et en avant de façon à se recouvrir en partie comme les tuiles d'un toit.

**Sommeil des cotylédons.** — Plus fréquemment encore que les feuilles ordinaires, les cotylédons se montrent doués de mouvements nyctitropiques dont le siège est dans un renflement moteur (Légumineuses, Oxalide), ou simplement à la base de la feuille. Dans le premier cas la mobilité est ordinairement de plus longue durée que dans le second. Le plus souvent, dans 26 genres sur 30. les cotylédons se relèvent et tendent à se toucher par leurs faces supérieures; parfois ils s'abaissent et pendent le long de la tige, comme dans les Oxalides (*Oxalis valdiviana*, *O. sensitiva*), les Géraines (*Geranium rotundifolium*), etc. Il y a indépendance entre le sommeil des cotylédons et celui des

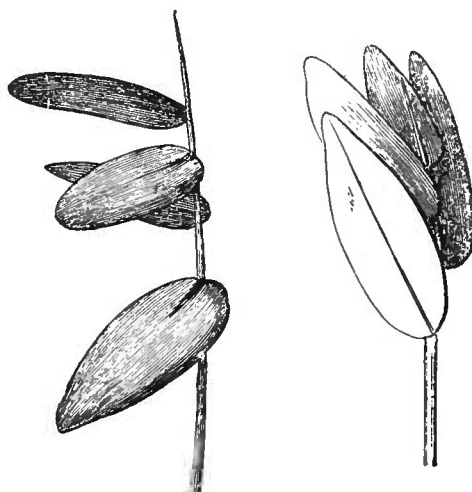


Fig. 132. — Tige du Stèphe fleuri (*Strepium floribundum*) (une Graminée); à gauche le jour, à droite la nuit (Darwin).

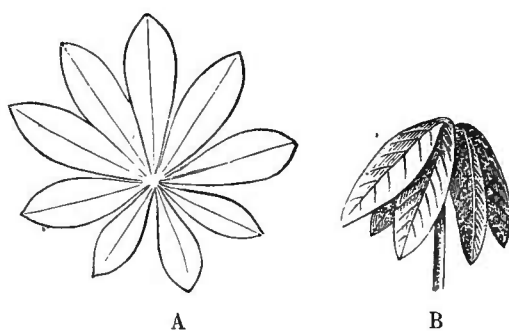


Fig. 133. — Feuille de Lupin poilu (*Lupinus pilosus*); A, vue d'en haut le jour; B, vue de côté la nuit (Darwin).

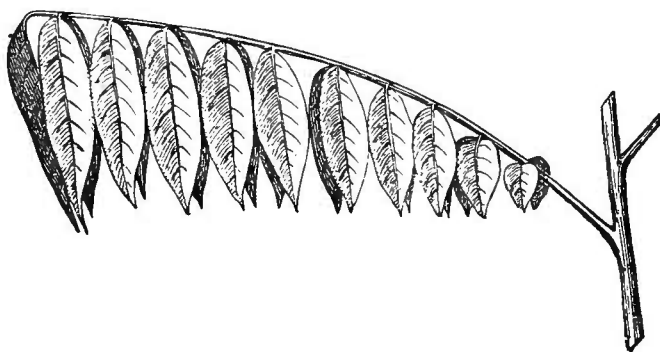


Fig. 134. — Feuille de Carambolier (*Averrhoa bilimbi*), la nuit (Darwin).

feuilles ordinaires. Tantôt les cotylédons sont mobiles, les feuilles ne le sont pas, comme dans le Chou (*Brassica*), le Géraïne (*Geranium*), etc. ; tantôt c'est l'in-

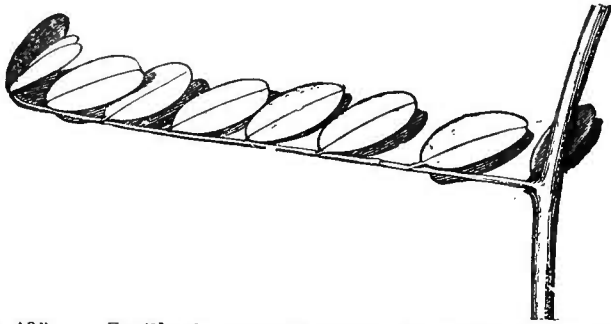


Fig. 135. — Feuille de Coronille rose (*Coronilla rosea*), la nuit (Darwin).

**Forme du mouvement.** — C'est par une série d'oscillations que la feuille passe de sa position diurne à sa position nocturne. En fixant un petit stylet de verre à la pointe de la foliole, on peut mesurer son déplacement angulaire à

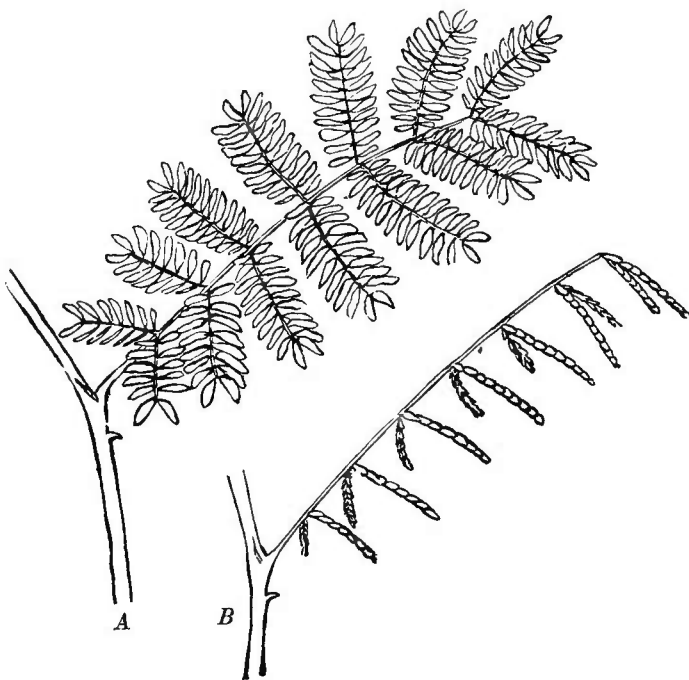


Fig. 136. — Feuille d'Acacier de Farnèse (*Acacia Farnesiana*) : A, le jour ; B, la nuit (Darwin).

**pour la plante.** — Qu'il s'opère vers le haut, vers le bas ou latéralement, le repliement des surfaces foliaires caractéristique du sommeil a pour résultat évident de diminuer le rayonnement nocturne et par suite le refroidissement de la feuille et de le réduire au minimum. Aussi voit-on la rosée se déposer plus abondante sur les folioles quand on les force, en les fixant, à demeurer étalées pendant la nuit, que lorsqu'elles peuvent se redresser ou se rabattre comme à l'ordinaire. En repleyant ses feuilles, la plante se protège donc contre le froid des nuits. Toujours très utile, cette protection devient pour elle, à certaines époques, une question de vie ou de mort.

**Mécanisme des mouvements de veille et de sommeil.** — Quel est le

verse, comme dans le Nicotiane tabac, le Desmode oscillant, etc. Quand les cotylédons et les feuilles entrent en sommeil à la fois, la direction de leurs mouvements peut être différente et même opposée. Ainsi les cotylédons des Casses et des Oxalides se relèvent, pendant que leurs feuilles s'abaissent.

de courts intervalles égaux et tracer ensuite la courbe du mouvement oscillatoire (fig. 137). Si le mouvement est descendant, comme dans l'exemple choisi, on voit qu'après une chute soudaine il y a un relèvement progressif, puis une nouvelle chute plus profonde que la première, suivie d'un nouveau relèvement, et ainsi de suite. L'amplitude des oscillations et en même temps leur durée va diminuant jusqu'à ce qu'enfin, après une série de très petits frémissements, la foliole entre en repos définitif dans la direction verticale.

#### Utilité de ces mouvements

mécanisme de ces mouvements, dont on comprend maintenant toute l'importance ?

Remarquons d'abord que dans la position nocturne le renflement moteur est rigide, gonflé d'eau, turgescent. La courbure à l'obscurité a donc lieu

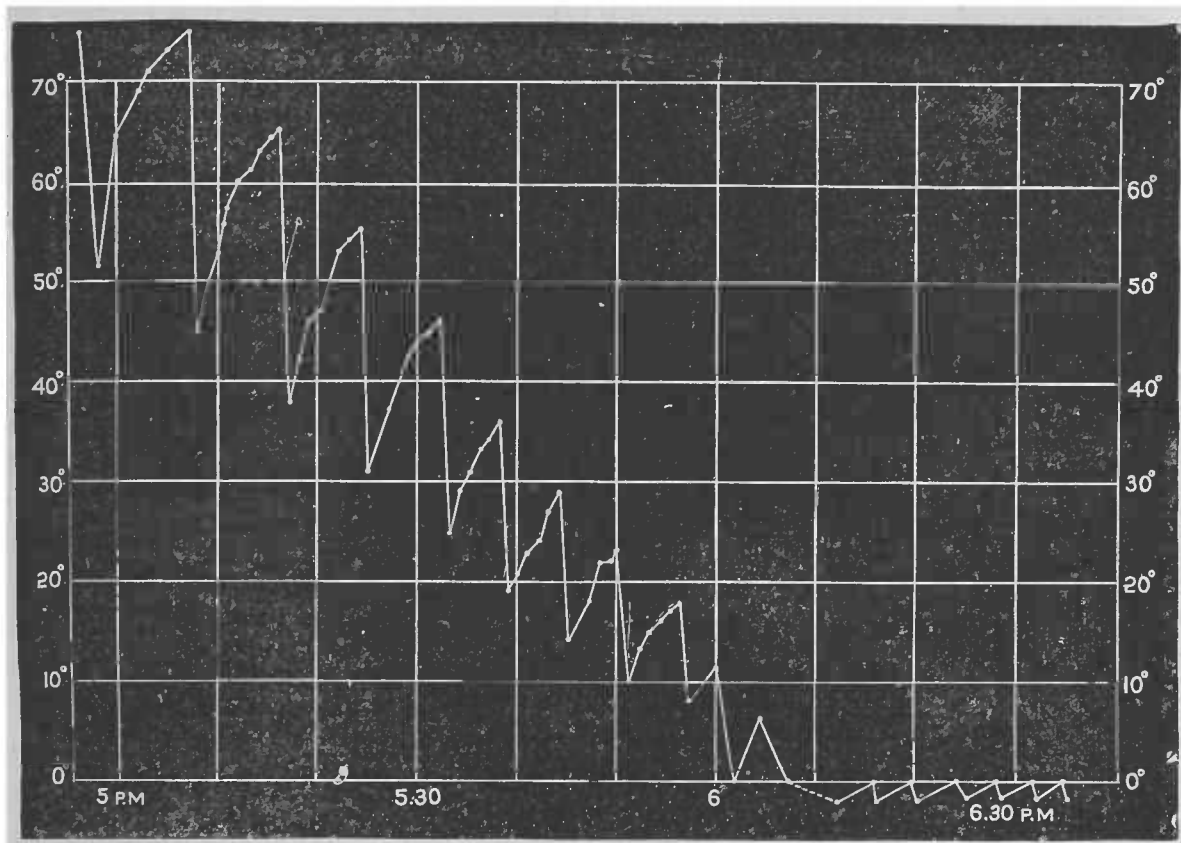


Fig. 137. — Mouvement oscillatoire d'une foliole de Carambolier (*Averrhoa bilimbi*), entre 5h et 6h,20<sup>m</sup> du soir. Chaque millimètre de longueur correspond : sur la ligne des abscisses à une minute de temps, sur la ligne des ordonnées à un degré d'angle avec la verticale (d'après Darwin).

par un afflux de liquide. Suivant que la masse ainsi gonflée est plus puissante en haut ou en bas, la courbure se produit vers le bas ou vers le haut, différence après tout accessoire, car dans le même genre, dans les Oxalides (*Oxalis*) par exemple, certaines espèces relèvent leurs cotylédons la nuit pendant que les autres les abaissent. Dans la position diurne, au contraire, le renflement est flasque, pauvre en eau. La lumière a donc pour effet de retirer de l'eau et de ramener les deux moitiés à la même tension.

Cet effet paraît dû à la variation brusque introduite par la suppression ou la présence de la lumière, d'une part dans la chlorovaporisation de la feuille, de l'autre dans la proportion de sucre accumulée dans le renflement. A l'obscurité, en effet, la chlorovaporisation étant brusquement annulée, l'eau qui afflue dans le pétiole s'accumule dans le renflement moteur, qui se gonfle et détermine la position nocturne. A la lumière, la chlorovaporisation reprend son énergie première, l'eau du renflement s'épuise, et la feuille s'étale de nouveau. En outre, le sucre est, comme on sait, produit à la lumière sous l'influence de la chlorophylle, et consommé à l'obscurité pour la nutrition de la plante. Dans le renflement où il s'accumule, il est à son maximum le soir, à son

minimum le matin. L'eau y est donc fortement attirée le soir et le renflement se gonfle, faiblement le matin et il se relâche. Comme c'est exclusivement dans les organes verts que la chlorovaporation est excitée et le sucre formé par la lumière, on comprend pourquoi le grand pétale du Mégacline (*Megaclinium*) n'est pas influencé par elle dans ses mouvements. On voit encore pourquoi le pétiole commun du Desmode oscillant (*Desmodium gyrans*) obéit à l'action de la lumière, tandis que les folioles latérales y sont soustraites.

Les radiations calorifiques ont aussi quelque influence sur les feuilles mobiles. Toute élévation de température, agissant directement sur le renflement, y détermine, dans les Oxalides et aussi à un moindre degré dans les Haricots, un accroissement de rigidité et de turgescence, et y provoque par conséquent un mouvement dans le sens de la position nocturne.

**Mouvements continuels des feuilles de la Sensitive, soumise à l'alternance du jour et de la nuit.** — Dans les conditions naturelles, où la plante est exposée aux influences complexes qui résultent de l'alternance du jour et de la nuit, elle subit à la fois les variations de l'intensité lumineuse, celles de la température, et aussi celles de la réplétion aqueuse de son corps qui dépend du rapport existant à chaque instant entre l'absorption des racines et la chlorovaporation des feuilles. Si elle est très sensible, elle exécutera dans ces conditions des mouvements continuels, sous l'influence directe ou indirecte des continues variations de ces diverses causes extérieures. Il sera très difficile alors de rattacher le mouvement produit à un instant donné à la cause prochaine qui, directement ou indirectement, le provoque.

Cette sensibilité est réalisée à un très haut degré par le Mimose pudique (*Mimosa pudica*), vulgairement Sensitive, et c'est chez cette plante que l'on a observé avec le plus de soin la série continue des mouvements qui s'opèrent sous l'influence complexe du jour et de la nuit (1).

Les folioles de la Sensitive sont repliées la nuit à la façon de celles des Acacias (*Acacia*) (fig. 136) et étalées le jour, mais le pétiole primaire y est jour et nuit en mouvement continu. Fortement abaissé le soir, il commence à se relever avant minuit et atteint, avant l'aurore, son maximum de redressement. Au lever du soleil, il s'abaisse rapidement pendant que les folioles s'étalent, et sa marche descendante continue jusqu'au soir pour atteindre à la tombée de la nuit son maximum d'affaissement, en même temps que les folioles se replient. Le matin et l'après-midi, la descente du pétiole est interrompue par un faible relèvement.

Ce qui frappe tout d'abord, dans cette période réglée par l'alternance du jour et de la nuit, c'est que l'apparition de la lumière coïncide avec un brusque abaissement du pétiole commun. Elle semble donc agir comme l'obscurité, quand on y place subitement la plante au milieu du jour. Il faut remarquer aussi que tandis que l'intensité lumineuse va d'abord croissant le matin, puis

(1) Brücke: *Ueber die Bewegung der Mimosa pudica* (Müller's Archiv. für Anat., p. 434, 1848) et Sitzungsberichte der Akad. der Wiss. zu Wien, 4, 1864). — Bert: *Recherches sur les mouvements de la Sensitive* (Mémoires de la Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux; 1<sup>er</sup> mémoire, 1866; 2<sup>e</sup> mémoire, 1870) et Comptes rendus, t. LXXXVIII, p. 421, 1878. — Millardet: *Études sur les mouvements périodiques et paratoniques de la Sensitive*. Thèse, Strasbourg, 1869. — Pfeffer: *Jahrb. für wiss. Botanik*, IX, p. 308, 1874.

décroissant le soir, le pétiole n'en continue pas moins à s'abaisser constamment du matin au soir. Enfin il faut expliquer pourquoi le pétiole, fortement abaissé le soir, se relève progressivement pendant la nuit et pourquoi, deux fois par jour, il remonte faiblement.

Il est certain que l'action de la lumière se combine ici à d'autres causes, notamment à l'action de la température, aux variations de la chlorovaporisation des feuilles et de l'absorption des racines, pour produire l'effet complexe que nous venons de décrire. En se fondant sur ce qu'on sait de ces diverses variations, on peut ébaucher, à peu près comme il suit, une explication de la période journalière.

Le soir, le brusque arrêt de la chlorovaporisation et l'accumulation du sucre qui est à son maximum dans le renflement déterminent, comme on sait, le repliement des folioles et l'abaissement du pétiole primaire. Mais le sucre étant lentement consommé, l'eau qui gonfle le renflement moteur s'échappe peu à peu, partie vers le haut dans le pétiole en maintenant gonflés les renflements des folioles, partie vers le bas dans la tige. En même temps, la température s'abaissant progressivement agit aussi pour diminuer la turgescence, et pour ces deux causes le pétiole se relève peu à peu jusqu'au matin. L'apparition de la lumière, et la reprise de chlorovaporisation qui en est la conséquence, diminuent encore tout d'abord cette turgescence et contribuent à redresser le pétiole, en même temps qu'elles étalent les folioles. Mais bientôt de nouveau sucre s'emmagasine dans le renflement, y retient une partie de l'eau qui afflue de la tige et en accroît peu à peu la turgescence; en même temps, la température augmente et agit dans le même sens; le pétiole descend donc progressivement jusqu'au soir, où la cessation brusque de la lumière lui donne son abaissement maximum. Le relèvement de la matinée et de l'après-midi peut s'expliquer parce qu'à ce moment la chlorovaporisation est devenue plus active et n'est pas encore ou n'est plus compensée par l'absorption des racines, comme elle l'était avant et le sera plus tard.

A coup sûr ce n'est pas là une explication complète, mais seulement une manière de se rendre grossièrement compte des phases principales du phénomène.

## § 9

### **Action motrice d'une irritation mécanique sur les feuilles développées.**

Quelques-unes des feuilles qui manifestent déjà des mouvements périodiques spontanés et des mouvements provoqués par la lumière, et quelques autres feuilles qui n'ont ni l'un ni l'autre de ces deux mouvements, sont sensibles à l'attouchement et à l'ébranlement. On voit déjà que les mouvements provoqués par cette cause mécanique sont indépendants des deux autres, et devront s'expliquer par un mécanisme différent.

**Caractères généraux de ces mouvements provoqués.** — Si l'on touche légèrement une certaine place déterminée de la feuille, toujours située du côté qui deviendra concave, ou si on la frotte doucement avec un corps solide, aussitôt cette face de la feuille se raccourcit, ce qui détermine une courbure du

côté touché et sensible. Le même effet s'obtient en imprimant à toute autre partie de la feuille ou de la plante un choc un peu plus fort, qui retentit naturellement sur la région sensible. Ordinairement la surface de la région sensible est couverte de poils, par le moyen desquels tout contact léger, le passage du corps d'un insecte, par exemple, se transforme aussitôt en un ébranlement qui excite la feuille.

Une fois courbée par cette excitation mécanique, la feuille se redresse plus tard, reprend sa direction normale et redevient apte à se courber de nouveau sous une nouvelle excitation.

Parmi les plantes dont les feuilles, déjà douées du mouvement périodique spontané et du mouvement nyctitropique, sont encore excitées à une troisième sorte de mouvement par le contact d'un corps solide ou par un ébranlement mécanique, nous citerons diverses Oxalides (*Oxalis acetosella, stricta, corniculata, purpurea, carnosa, Deppei*), divers Robiniers (*Robinia pseudacacia, viscosa, hispida*), divers Mimoses (*Mimosa sensitiva, prostrata, casta, viva, asperata, quadrivalvis, dormiens, pernambuca, pigra, humilis, pellita*), divers Eschynomènes (*Æschynomene sensitiva, indica, pumila*), divers Desmanthes (*Desmanthus stolonifer, triquetrus, lacustris*), la Smithie (*Smithia sensitiva*), etc. Dans la plupart de ces plantes, il faut un ébranlement assez fort et souvent répété pour déterminer le mouvement; leur sensibilité est faible. Elle est développée au plus haut degré, au contraire, dans l'Oxalide sensitive, et surtout dans le Mimose pudique; il y suffit d'un très faible ébranlement ou d'un très léger attouchement sur la région sensible, pour y provoquer des mouvements vifs et rapides, et ces mouvements se propagent aussitôt dans toutes les parties non touchées de la feuille.

Dans toutes ces feuilles, le mouvement s'accomplit toujours dans le sens de la position nocturne, et la plante qui a été soumise à l'ébranlement présente le même aspect que si elle était en sommeil. A ne voir que l'aspect extérieur des choses, l'excitation mécanique a donc agi sur elle comme une brusque diminution d'intensité lumineuse. Ces mouvements ont aussi leur siège au même endroit que ceux des deux autres catégories, c'est-à-dire dans les renflements basilaires du pétiole primaire et des folioles. Mais si le siège est le même et la courbure la même, il faut remarquer de suite que dans l'abaissement dû à l'excitation, le renflement moteur est mou, flasque, pauvre en eau, tandis que dans l'abaissement dû à l'obscurité, il est au contraire rigide, gonflé, riche en eau. L'explication mécanique du phénomène devra donc être toute différente.

**Mouvements des feuilles de la Dionée et du Rossolis (1).** — La Dionée gobe-mouche (*Dionæa muscipula*), plante des parties marécageuses de la Caroline du Nord, et les Rossolis de nos marais (*Drosera rotundifolia* et *longifolia*), ont aussi leurs feuilles douées d'une irritabilité remarquable.

Chacune des moitiés du limbe bilobé de la feuille de la Dionée (fig. 138, A), inclinées l'une sur l'autre à peu près à angle droit, présente à sa face supérieure et en son milieu trois poils effilés, qui sont les points sensibles; en outre, sa surface est hérissée de petits poils courts, arrondis, de couleur pourpre,

(1) Darwin: *Les plantes insectivores*. Trad. française, Paris, 1877.

qui sécrètent un liquide mucilagineux. Le bord de la feuille se prolonge en segments étroits, rigides et pointus, dans chacun desquels pénètre une nervure, disposés de façon à s'engrener étroitement quand le limbe vient à rapprocher ses deux moitiés. Le moindre attouchement de l'un ou de l'autre des trois poils sensibles détermine aussitôt le repliement du limbe autour de sa nervure médiane comme charnière (fig. 138, *B*).

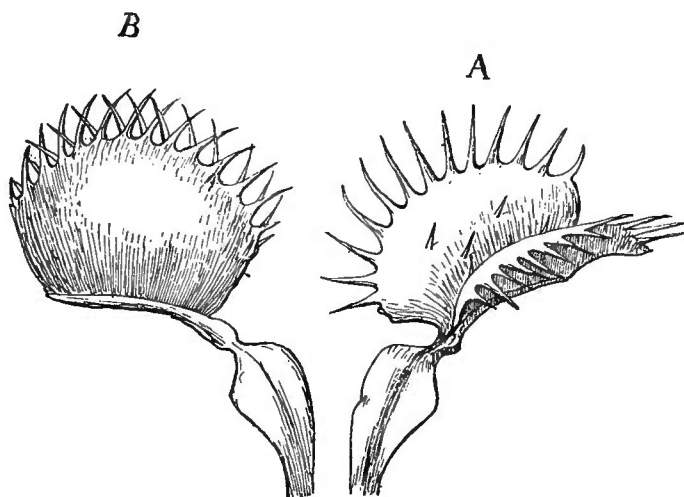


Fig. 138. — Feuille de Dionée gobe-mouche (*Dionæa muscipula*): *A*, ouverte; *B*, repliée.

Toutes les autres places peuvent être touchées sans provoquer le moindre mouvement. Qu'un insecte, en passant sur la feuille, vienne à frôler l'un des poils sensibles, il sera pris comme dans un piège et enveloppé aussitôt par le liquide visqueux.

Les feuilles des Rossolis (*Drosera*) (fig. 139, *A*) portent non seulement sur le bord, mais sur toute la face supérieure, une série de segments étroits renflés à l'extrémité, pourvus chacun d'une petite nervure et dont le nombre s'élève en moyenne à 200.

Ils sécrètent un liquide extrêmement visqueux, dont les gouttes brillent au soleil, ce qui a valu à la plante son nom de Rossolis. Sous l'influence d'un léger contact, exercé sur eux ou sur la surface même du limbe, ces segments s'inclinent tous et se recourbent autour du point touché (fig. 139, *B*). De son côté, le limbe se replie du sommet vers la base en devenant concave sur sa face supérieure.

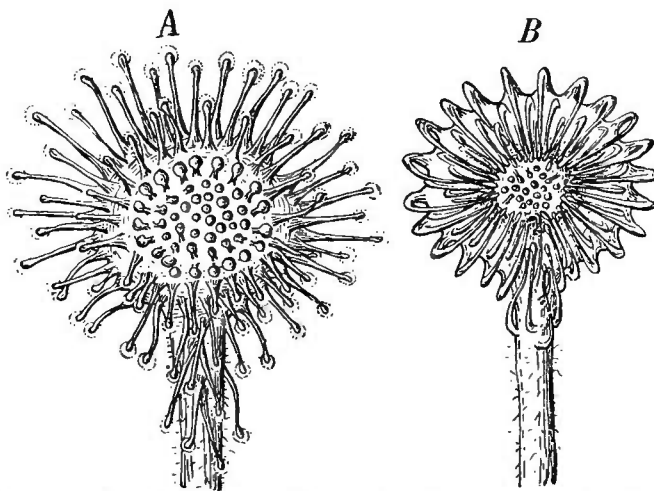


Fig. 139. — Feuille de Rossolis rotundifolié (*Drosera rotundifolia*): *A*, avant, *B*, après l'excitation (d'après Darwin).

Si c'est un insecte qui se pose sur la feuille, ou qui se promène à sa surface, les segments se rabattent autour de lui, le fixent en l'enveloppant du liquide visqueux qu'ils sécrètent, et le limbe en s'enroulant l'enferme complètement. Il est pris au piège.

L'insecte ainsi capturé par la Dionée et par le Rossolis est attaqué et peu à peu dissous par le liquide visqueux et acide de la feuille (voir p. 156).

**Nature et mécanisme du mouvement provoqué des feuilles de la Sensitive.**

— C'est dans le Mimose pudique (*Mimosa pudica*), vulgairement Sensitive,

que la forme et le mécanisme du mouvement excité dans les feuilles par un choc ou un ébranlement ont été étudiés avec le plus de précision.

La feuille doublement composée pennée de cette plante a, sur son pétiole primaire, deux paires de pétioles secondaires pourvus chacun de 15 à 25 paires de folioles. Ces parties sont reliées l'une à l'autre, comme le pétiole général à la tige, par des renflements moteurs, dont la face inférieure est munie d'un grand nombre de poils dans les pétioles et lisse dans les folioles. Si l'on vient à ébranler la plante, tous les renflements moteurs se courbent aussitôt, ceux des pétioles primaires vers le bas, ceux des pétioles secondaires en avant, ceux des folioles en avant et en haut. D'abord dirigés obliquement vers le ciel, les pétioles primaires s'inclinent maintenant obliquement vers la terre, tandis que les pétioles secondaires et les folioles se ferment. Extérieurement cet état ressemble à la position nocturne des feuilles, mais intérieurement il en diffère en ce que, pendant le sommeil, un ébranlement excite encore la plante et notamment y provoque un abaissement plus profond du pétiole primaire.

Au lieu de cet ébranlement général, on peut faire agir une excitation locale. Il suffit, en effet, de toucher légèrement les poils qui hérissent la face inférieure de leur renflement, pour faire mouvoir le pétiole primaire ou l'un quelconque des pétioles secondaires; pour qu'une foliole se replie, il suffit aussi d'effleurer à peine la surface lisse de sa base renflée. Cette excitation locale se propage ensuite, d'abord le long de la feuille en montant et en descendant, puis d'une feuille à l'autre le long de la tige aussi bien vers le bas que vers le haut; la transmission a lieu par les nervures et non par le parenchyme. Le mouvement, commencé dans une seule foliole, gagne de la sorte en quelques minutes le végétal tout entier. Dans tous les cas, la plante laissée à elle-même se rouvre peu à peu; les folioles et les pétioles secondaires s'étalent, les pétioles primaires se redressent et les feuilles, revenues ainsi à leur position normale, sont de nouveau excitables.

Quel est maintenant le mécanisme de ces mouvements et notamment de celui du pétiole primaire? Si l'on enlève la moitié supérieure du renflement, le pétiole excité se redresse plus tard et demeure sensible. Après l'ablation de la moitié inférieure du renflement, au contraire, le pétiole ne se relève pas et a perdu toute sensibilité. Le siège de l'excitation et du mouvement est donc dans la face inférieure du renflement; le rôle de la face supérieure est tout à fait accessoire. L'expérience montre qu'à la suite de l'excitation, les cellules de la moitié inférieure du renflement expulsent de l'eau qui se rend, partie dans les espaces intercellulaires, partie dans la tige, partie aussi dans la moitié supérieure; en conséquence, cette région devient flasque et se raccourcit, tandis que la moitié supérieure demeure sans changement ou même s'allonge un peu; d'où résulte nécessairement la courbure du renflement tout entier vers le bas et l'abaissement du pétiole. Plus tard les cellules inférieures regagnent l'eau qu'elles avaient perdue et se gonflent; la région inférieure du renflement reprend son volume primitif et par conséquent le pétiole se relève.

Le raccourcissement des cellules inférieures est amené sans doute par une brusque contraction du protoplasme, entraînant avec lui la membrane mince qui l'entoure, tandis que l'eau du suc cellulaire est expulsée et filtre au de-



hors. Les cellules de la moitié supérieure du renflement ayant une membrane beaucoup plus épaisse, on comprend que cette contraction ne s'y produise pas ou du moins demeure sans effet sur le volume total de la cellule. Le phénomène est ramené ainsi à une contractilité spéciale du protoplasme, mise en jeu par un attouchement léger ou par un faible ébranlement, et qui entraîne à sa suite un raccourcissement local du renflement moteur.

Le mécanisme est le même pour l'abaissement des folioles des Oxalides (*Oxalis*).

**Résumé des divers mouvements des feuilles.** — Si nous jetons maintenant un coup d'œil d'ensemble sur les divers mouvements dont les feuilles sont capables, nous voyons qu'il en existe de sept sortes différentes, ayant chacun une cause spéciale, et qu'il ne faut jamais confondre, bien qu'ils puissent tous à la fois se produire sur la même feuille.

Trois de ces mouvements sont dus à une modification de la croissance et prennent fin dès que la feuille a acquis sa dimension définitive. Ces courbures de croissance sont produites soit par des causes internes, comme la nutation, soit par la pesanteur, soit par la lumière. Toutes ensemble se combinent de manière à assigner à la feuille sa direction fixe dans l'espace.

Les quatre autres n'agissent que quand les trois premiers sont épuisés, et pour altérer momentanément la position de la feuille développée. Ce sont les mouvements périodiques spontanés, dus à des causes internes, les mouvements produits par la lumière, ceux que provoque la température, et enfin ceux qu'excitent les causes mécaniques.

Nous avons vu comment on peut isoler l'une de l'autre les trois premières catégories de mouvements, dont l'ensemble est à son tour nettement séparé des quatre autres. Ces dernières de leur côté peuvent s'isoler de deux façons différentes : en faisant agir séparément les causes qui les provoquent ; en rendant artificiellement la plante insensible à l'une ou à l'autre. La vapeur d'éther et de chloroforme, par exemple, arrête d'abord toute sensibilité pour les excitations mécaniques, sans altérer les mouvements dus à la lumière et à la chaleur, ni les mouvements spontanés. Si l'action se prolonge, la feuille devient insensible à la lumière, mais conserve sa périodicité interne. Enfin plus tard elle devient absolument rigide.

## § 10

### Action de la feuille sur les gaz.

Dirigée par les diverses causes que nous venons d'examiner, la feuille agit sur le milieu extérieur, et notamment sur l'atmosphère où d'ordinaire elle se développe. Son action sur l'air est quadruple : elle y respire, elle y transpire, elle y assimile du carbone, elle y chlorovaporise. Quand la feuille est submergée, la transpiration et la chlorovaporisation sont supprimées, mais les deux autres fonctions subsistent ; elles s'exercent seulement aux dépens des gaz dissous dans l'eau.

**Respiration de la feuille (1).** — Comme la racine et la tige, mais avec une énergie bien plus grande en rapport avec leur plus grande surface, les feuilles consomment sans cesse de l'oxygène et produisent sans cesse de l'acide carbonique, en un mot, respirent continuellement (voir p. 144). Quand elles sont dépourvues de chlorophylle, elles puisent dans l'atmosphère ambiante tout l'oxygène qu'elles consomment et y dégagent tout l'acide carbonique qu'elles produisent. Quand elles sont, comme presque toujours, abondamment pourvues de chlorophylle, il en est de même à l'obscurité ou à une lumière diffuse très faible; il en est de même encore en pleine lumière en présence des vapeurs d'éther et de chloroforme, qui empêchent, comme on sait, la chlorophylle de décomposer l'acide carbonique. C'est donc toujours dans ces conditions qu'il faut se placer pour étudier la respiration de la feuille par l'analyse de l'air ambiant.

On constate alors que le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  entre le volume de l'acide carbonique émis et celui de l'oxygène absorbé pendant le même temps, est constant pour une même feuille au même âge et indépendant de la température ainsi que de la pression. Ce rapport varie avec les plantes, mais sans devenir supérieur à l'unité (p. 149). Tantôt il est égal ou presque égal à l'unité, comme dans le Fusain du Japon (*Evonymus japonicus*), le Lilas (*Syringa*), le Marronnier (*Æsculus*), le Lierre (*Hedera*), le Blé (*Triticum*), etc.; tantôt il est plus petit que l'unité, comme dans l'If (*Taxus*), où il est de 0,9, dans le Pin (*Pinus*), où il est de 0,85, dans l'Eucalypte (*Eucalyptus*) et le Nicotiane tabac (*Nicotiana Tabacum*), où il est de 0,8, dans la Rue (*Ruta*), où il est de 0,7, etc. Dans le premier cas, l'acide carbonique émis renfermant autant d'oxygène qu'il en a été absorbé, il n'y a pas en définitive d'oxygène fixé dans la feuille. Dans le second cas, au contraire, une plus ou moins grande quantité d'oxygène se trouve fixée, assimilée dans la feuille.

Le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  varie aussi avec l'âge de la feuille. Il n'est par exemple que de 0,6 avec les jeunes feuilles du Blé cultivé, tandis qu'il s'élève à 1 dans les feuilles adultes de la même plante. Il varie encore avec le cours du développement de la plante entière, c'est-à-dire avec la saison, comme il a été expliqué à la page 150 pour le Marronnier, le Nicotiane et le Fusain.

Dans une plante donnée, au même âge, l'intensité de la respiration de la feuille augmente avec la température (voir p. 146). L'augmentation est de plus en plus rapide à mesure que la température s'élève, jusqu'au delà de 40° de manière que la courbe des intensités pour les diverses températures est une parabole dont l'axe est perpendiculaire à l'axe des abscisses (fig. 140).

La lumière diminue, au contraire, l'intensité de la respiration de la feuille. Toutes choses égales d'ailleurs, une feuille placée à l'obscurité respire plus activement qu'une feuille exposée à la lumière en présence de vapeurs d'éther ou de chloroforme. L'action retardatrice varie avec l'intensité; elle est plus grande au soleil et dans une lumière diffuse forte que dans une lumière diffuse

(1) Voir les mémoires cités p. 144, notamment : Bonnier et Mangin, *Recherches sur la respiration des feuilles à l'obscurité* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XIX, p. 217, 1884).

faible. Elle varie aussi avec la réfrangibilité ; elle est plus grande dans les radiations les moins réfrangibles, rouges et jaunes, plus petite dans les rayons les plus réfrangibles, bleus et violets, nulle dans les rayons intermédiaires, notamment dans les rayons verts. Exposée à la lumière derrière une dissolution de chlorophylle, la feuille respire comme à l'obscurité (voir p. 147).

A égalité d'âge, de température et de lumière, l'intensité de la respiration varie aussi avec la nature de la plante, comme il a été expliqué à la p. 148. Privées d'oxygène, mises à l'obscurité dans une atmosphère d'hydrogène ou d'azote, les feuilles sont promptement asphyxiées, avec tous les phénomènes consécutifs qui ont été signalés à la p. 145. Elles dégagent notamment de l'acide carbonique et si elles contiennent du glucose, comme c'est le cas habituel, elles le décomposent en produisant de l'alcool (1).

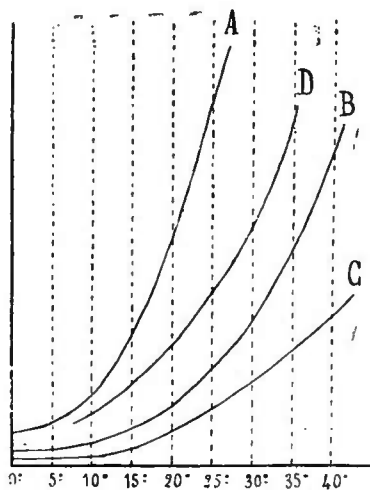


Fig. 140. — Courbes exprimant la marche de l'intensité de la respiration de la feuille avec la température. A, dans le Lilas vulgaire ; B, dans le Fusain du Japon ; C, dans le Pin maritime (d'après Bonnier et Mangin).

**Transpiration de la feuille.** — A moins d'être submergée, la feuille émet incessamment et par tous les points de sa surface de la vapeur d'eau dans le milieu extérieur, en un mot elle transpire (p. 152). Pour étudier le phénomène sans faire intervenir la vaporisation produite par la chlorophylle sous l'influence de la lumière, il faut opérer sur des feuilles privées de chlorophylle ou sur des feuilles vertes placées soit à l'obscurité, soit à la lumière en présence de vapeurs d'éther ou de chloroforme.

On a recours de préférence à la troisième des méthodes indiquées à la p. 152, qui permet d'étudier une feuille isolée de la tige. Cette feuille est ajustée par son pétiole à l'aide d'un bouchon dans la branche large d'un tube en U dont l'autre branche est plus étroite et plus longue (fig. 141). On remplit d'eau ce tube de manière que le liquide s'élève dans la branche étroite jusqu'au point *a*, et l'on marque quelque part au-dessous un autre point *b*. Cela fait, on abandonne la feuille à elle-même dans les conditions de l'expérience. L'eau transpirée à sa surface étant aussitôt remplacée par une égale quantité d'eau puisée dans la large branche, le liquide descend dans la branche étroite. On estime chaque fois le temps nécessaire pour que le liquide descende de *a* en *b* ; si l'on a jaugé l'espace *ab*, on sait quel est le volume d'eau transpirée pendant ce temps.

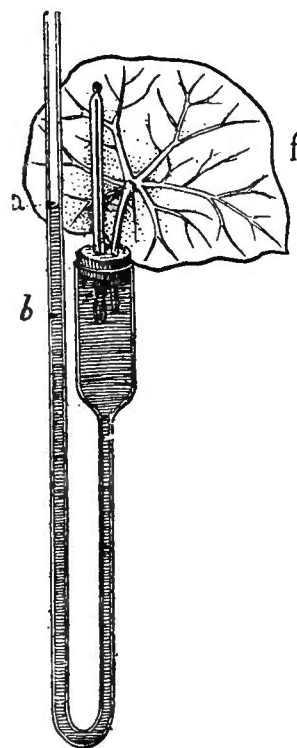


Fig. 141. — Appareil pour mesurer l'intensité de la transpiration de la feuille ; *ab*, espace jaugé (Sachs).

Ainsi mesurée, l'intensité de la transpiration de la feuille varie avec

(1) De Luca : Ann. des sc. nat.. 6<sup>e</sup> série, IV, p. 286, 1878.

les conditions extérieures : température, lumière, état hygrométrique de l'air, comme il a été dit en général à la p. 153. Elle croît avec la température jusque vers 40°. La lumière l'augmente, et d'autant plus qu'elle est plus forte. Une feuille étiolée de Maïs, par exemple, qui transpire 106 à l'obscurité, transpire 112 à la lumière diffuse et 290 au soleil. Plus l'air est sec, plus la feuille transpire ; enfin l'agitation de l'air, le vent, active aussi la transpiration.

Dans les mêmes conditions extérieures, l'intensité de la transpiration varie avec l'âge de la feuille. Elle est plus forte quand la feuille vient de terminer sa croissance que plus tôt pendant qu'elle s'accroît encore, et que plus tard quand sa surface s'est durcie en devenant moins perméable. Enfin à égalité d'âge de la feuille, l'intensité de la transpiration varie avec la nature de la plante. Elle est plus grande dans les plantes herbacées, notamment chez les Graminées, que dans les arbres à feuilles caduques ; elle se réduit à son minimum dans les plantes à feuilles persistantes ou charnues (p. 154).

**Assimilation du carbone par la feuille.** — En raison de la grande quantité de chlorophylle qu'elles renferment, de la grande surface qu'elles présentent à la lumière et à l'atmosphère, de la direction fixe qu'elles affectent par rapport aux rayons incidents, de leur pénétrabilité pour les radiations et pour les gaz, les feuilles proprement dites sont le siège principal de l'assimilation du carbone. C'est du moins l'une de leurs deux fonctions essentielles.

On a vu (p. 165 et suiv.) comment varient en général, avec la réfrangibilité et l'intensité des radiations incidentes, d'une part la production de la chlorophylle et son pouvoir absorbant, d'autre part la décomposition de l'acide carbonique qui est la conséquence de cette production et de cette absorption. On sait notamment que ce sont les radiations rouges comprises entre les raies *B* et *C* du spectre, qui, absorbées fortement par la chlorophylle et douées en même temps d'une grande énergie thermique, sont les agents les plus puissants de la décomposition de l'acide carbonique ; les radiations violettes ont aussi un grand effet, malgré leur faible énergie, parce qu'elles sont fortement absorbées ; tandis que les rayons verts, malgré leur forte énergie, n'ont pas d'effet, parce qu'ils traversent la chlorophylle sans absorption sensible (p. 176). On a vu comment l'assimilation du carbone varie avec la température, avec la pression externe de l'acide carbonique, avec la nature de la plante (p. 178 et 179). On connaît la valeur du rapport  $\frac{O}{CO_2}$  des gaz échangés (p. 180). On sait enfin comment s'établit la balance du carbone que les cellules vertes gagnent ainsi chaque jour, et de celui qu'elles perdent sans cesse par leur respiration (p. 183).

Quand les deux faces de la feuille sont semblables, de même consistance, de même teinte, également pourvues de stomates, comme dans la plupart des plantes herbacées (p. 286), elles décomposent dans le même temps la même quantité d'acide carbonique, à supposer, bien entendu, qu'elles soient également irradiées. Il n'en est plus toujours ainsi si elles sont dissemblables, si la face supérieure est plus dure, plus luisante, d'un vert plus foncé, entièrement dépourvue de stomates, tandis que la face inférieure est plus molle,

plus terne, d'un vert plus pâle, abondamment munie de stomates, comme dans la plupart des végétaux ligneux (p. 287). A éclairage égal, la première absorbe alors quelquefois plus d'acide carbonique et dégage plus d'oxygène que la seconde. Pour le Nérion oléandre, le rapport moyen au soleil a été de 102 à 44; à l'ombre il ne dépasse pas 2. Pour la Ronce d'Ida il est de 2, pour le Peuplier blanc il s'élève à 6; dans ces deux plantes, le duvet blanc qui couvre la face inférieure de la feuille intercepte fortement la lumière. Dans d'autres arbres, au contraire, comme le Marronnier, le Pêcher, le Platane, les deux faces de la feuille se comportent de la même manière (1).

Dans les plantes aquatiques submergées, l'acide carbonique peut être enlevé par les feuilles aux bicarbonates en dissolution dans l'eau (p. 179). Si l'eau renferme du bicarbonate de chaux, ce sel se dissocie et le carbonate se précipite à la surface de la feuille où a lieu sa dissociation. Or, sur les feuilles de l'Élodée du Canada (*Elodea canadensis*), par exemple, le dépôt calcaire se fait toujours exclusivement sur la face supérieure, quoique les deux surfaces, également dépourvues de stomates, soient semblables entre elles. Dans ce genre de feuilles, l'oxygène formé se rend d'abord dans les canaux internes, d'où il se dégage, sous forme de courants de bulles, par toutes les ouvertures accidentelles. Il y est toujours mêlé d'azote, entraîné de l'eau dans la plante conformément aux lois de l'osmose des gaz.

**Chlorovaporisation de la feuille.** — En même temps qu'elle décompose l'acide carbonique et en assimile le carbone, sous l'influence des mêmes radiations absorbées par la chlorophylle, la feuille aérienne émet au dehors une grande quantité de vapeur d'eau, elle chlorovaporise (p. 125), et c'est la seconde de ses fonctions essentielles. Cette chlorovaporisation s'opère dans les conditions générales qui ont été fixées plus haut (p. 185 et suiv.), et comme c'est principalement dans les feuilles qu'elle a été étudiée alors, nous n'y reviendrons pas (2).

La grande surface des feuilles, en effet, y rend déjà ce phénomène très énergique. Mais surtout il faut considérer que l'intérieur du parenchyme vert de la feuille aérienne est creusé de nombreux interstices pleins d'air communiquant entre eux et formant dans la feuille une sorte d'atmosphère intérieure (voir p. 70, fig. 35, 1). Par les nombreux stomates que porte le limbe, cette atmosphère communique directement avec l'air extérieur. La chlorovaporisation a lieu le long de ses surfaces internes, et la vapeur d'eau tend à acquérir dans les interstices une pression de plus en plus forte, qui s'équilibre à mesure grâce à la sortie de la vapeur par les stomates.

Ainsi, tandis que l'eau transpirée par la feuille s'exhale principalement par sa surface externe, l'eau chlorovaporisée s'exhale principalement par sa surface interne, le long des interstices, avec sortie par les stomates.

Mais il va sans dire qu'il ne faut pas pour cela s'attendre à une proportionnalité de la chlorovaporisation avec le nombre des stomates; c'est en effet de l'abondance des chlorenchymes et de l'étendue des surfaces libres internes, non

(1) Boussingault : *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, IV, p. 359, 1868.

(2) Aux mémoires cités p. 182, il faut ajouter : Comes : *La luce et la traspirazione delle piante* (Atti dell' Acad. dei Lincei, 3<sup>e</sup> série, VII, 1880).

du nombre des orifices de sortie, que le phénomène dépend réellement. Ainsi le rapport de la chlorovaporisation de la face supérieure, quand elle est dépourvue de stomates, à celle de la face inférieure qui en est pourvue, est : dans la Verveine (*Verbena*) de 1 à 2, dans le Tilleul (*Tilia*) de 1 à 2,5, dans le Balisier (*Canna*) de 1 à 7. En moyenne, pour une dizaine de plantes assez différentes (Houx, Lilas, Citronnier, Vigne, Poirier, Hélianthe, etc.), ce rapport est de 1 à 4,3 au soleil, de 1 à 2,5 à l'ombre. Quand les deux faces ont des stomates, l'avantage est à celle qui en possède le plus grand nombre. Dans la Capucine (*Tropæolum*), par exemple, le rapport des nombres des stomates étant de 4 sur la face supérieure à 5 sur la face inférieure, celui des quantités d'eau chlorovaporisée est de 1 à 2; dans la Dahlie (*Dahlia*), le premier rapport est de 1 à 2, le second de 2 à 3; dans l'Atrope belladone (*Atropa Belladonna*), le premier est de 1 à 5, le second de 5 à 6. Il peut arriver cependant que les deux surfaces foliaires, avec des nombres très différents de stomates, chlorovaporisent des quantités égales. Ainsi dans la Guimauve (*Althæa*) les stomates sont dans le rapport de 2 à 11 et la chlorovaporisation est la même (1).

On a déjà vu (p. 188) comment, toutes choses égales d'ailleurs, la chlorovaporisation varie d'intensité avec l'âge de la feuille et avec la nature spécifique de la plante. Aux exemples cités il convient d'en ajouter quelques autres. On a déterminé, chez quelques plantes de grande culture, la chlorovaporisation totale pour la durée de la végétation. On a trouvé, pour une durée de 172 jours, que l'Orge (*Hordeum*) transpire 7,774 gr.; le Blé (*Triticum*) 7,353 gr.; le Pois (*Pisum*) 7,065 gr.; le Trèfle (*Trifolium*) 3,568 gr. En mesurant de même, dans un certain nombre d'arbres et d'arbustes, la chlorovaporisation totale annuelle et en la rapportant au poids de la plante, on a obtenu les nombres suivants : Chêne yeuse (*Quercus Ilex*) 26, Houx (*Ilex*) 30, Sapin (*Abies*) 52, If (*Taxus*) 77, Mélèze (*Larix*) 177, Frêne (*Fraxinus*) 183, Chêne rouvre, (*Quercus Robur*) 226, Berbéride (*Berberis*) 322, Érable (*Acer*) 455 (2). On voit, comme il a été dit déjà p. 188, que la chlorovaporisation est beaucoup plus forte sur les feuilles caduques que sur les feuilles persistantes.

C'est la chlorovaporisation des feuilles qui provoque et qui règle l'absorption du liquide du sol par les racines. Grâce à elle, un courant d'eau tenant en dissolution les matières solubles du sol pénètre continuellement dans la plante aérienne éclairée et parcourt sans cesse, des racines aux feuilles, toute l'étendue de son corps. En se vaporisant dans la feuille, ce liquide laisse dans la plante toutes les substances solubles qu'il y a introduites et qui sont les éléments nécessaires à la construction de l'organisme. Assimilation du carbone et chlorovaporisation sont donc les deux fonctions principales de la feuille; ce sont aussi les deux clefs de voûte de la nutrition de la plante.

(1) Garreau : Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, XIII, p. 336, 1846. — J. Boussingault : *Agronomie Chimie agricole et Physiologie*, VI, p. 352, 1878.

(2) Lawes : Journal hort. Soc. London, V, 1850-1851.

## § 11

**Action de la feuille sur les liquides, les matières dissoutes et les corps solides.**

Dans de certaines conditions, la feuille absorbe l'eau qui la mouille, avec les matières dissoutes ; dans d'autres conditions, au contraire, elle émet de l'eau tenant en dissolution diverses substances.

**Absorption de l'eau et des substances dissoutes par la feuille.** — Dans les plantes aquatiques submergées ou nageantes qui ne possèdent pas de racines, comme c'est le cas pour les Characées, certaines Mousses, la Salvinie (*Salvinia*), l'Utriculaire (*Utricularia*), le Cornifle (*Ceratophyllum*), etc., ce sont surtout les feuilles qui jouent le rôle d'organes absorbants ; la tige contribue à l'absorption, mais pour une part relativement faible. Dans l'Utriculaire, le Cornifle, etc., toutes les feuilles sont au même titre consacrées à l'absorption. Dans la Salvinie, des trois feuilles de chaque nœud, deux sont nageantes, la troisième est submergée ; celle-ci est profondément divisée, couverte de poils, et joue seule le rôle absorbant dévolu d'ordinaire aux racines.

Dans les plantes submergées en totalité ou en partie qui sont pourvues de racines, les feuilles plongées n'en sont pas moins douées du pouvoir absorbant ; elles l'exercent concurremment avec les racines. Aussi leur surface se multiplie-t-elle souvent par de profondes divisions, comme on le voit dans le Myriophylle (*Myriophyllum*), la Renoncule d'eau (*Ranunculus aquatilis*), etc.

Enfin dans les plantes terrestres, les feuilles aériennes peuvent aussi, quand elles ne sont pas couvertes d'un revêtement cireux (voir p. 71) ou d'une couche d'air qui les empêchent d'être mouillées, absorber l'eau qui vient à les baigner, on dans laquelle on les plonge, et avec cette eau les divers sels (sulfate de chaux, sulfate et nitrate de potasse, etc.) qu'elle tient en dissolution. On peut entretenir la fraîcheur d'une branche et alimenter son développement, en plongeant une partie de ses feuilles dans l'eau. Après une grande sécheresse, la pluie, la rosée, le brouillard pénètrent ainsi directement dans la feuille et lui rendent sa turgescence. C'est à cette source que, dans les contrées chaudes et arides, la plante puise la majeure partie de l'eau qui lui est nécessaire (1).

Les deux premières feuilles de la plante chez les Dicotylédones, sa première feuille chez les Monocotylédones, absorbent de même les substances nutritives avec lesquelles elles sont en contact dans la graine, après que ces substances sont devenues solubles. Leur rôle absorbant est de la plus haute importance pour les premiers développements, comme on le verra plus tard.

**Chlorosudation de la feuille. Nectar des feuilles.** — Quand leur chlorovaporisation est brusquement arrêtée, comme il arrive chaque soir au coucher du soleil, les feuilles continuant à recevoir des racines par la tige de nouveau liquide, une pression de plus en plus forte s'y établit, et l'eau finit par perler à la surface sous forme de fines gouttelettes. Ces gouttelettes grossissent peu à peu, puis se détachent et tombent ; il s'en forme de nouvelles aux mêmes points,

(1) J. Boussingault : *loc. cit.* p. 362, 1878.

qui tombent à leur tour et le phénomène se poursuit toute la nuit durant, pour cesser chaque matin dès que la chlorovaporisation reparait et reprend peu à peu toute son énergie (p. 188). C'est par les stomates aquifères que cette chlorosudation s'opère, quelquefois par une simple fente produite par déchirure entre les cellules superficielles à la pointe du limbe, comme dans les Graminées (Blé, Seigle, Maïs, etc.), parfois aussi, en l'absence de tout stomate et de toute déchirure, par un passage direct à travers les membranes des cellules périphériques, comme c'est le cas sur les stipules de la Vesce (*Vicia*) et du Sureau (*Sambucus*).

Toujours placés au-dessus des dernières terminaisons des nervures qui leur

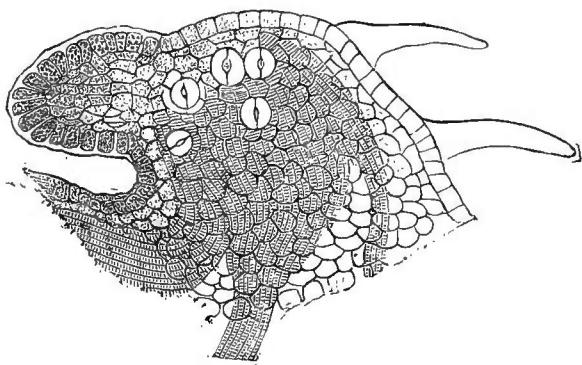


Fig. 142. — Une dent de la feuille de Violette odorante (*Viola odorata*), vue par sa face supérieure. Trois nervures s'y réunissent au-dessous d'un groupe de cinq stomates aquifères. Les cellules périphériques de l'extrémité de la dent sécrètent un suc mucilagineux (d'après Reinke).

amènent le liquide, comme on le verra plus loin, les stomates aquifères sont situés d'ordinaire au bord du limbe, quelquefois sur sa face supérieure. Tantôt ils en occupent l'extrémité, comme dans les Aroïdées: Colocase (*Colocasia*), Calade (*Caladium*), Richardie (*Richardia*), Gouet (*Arum*), etc. Tantôt on les rencontre sur les dents latérales, comme dans la

grande majorité des plantes (fig. 142), soit solitaires (Fuchsia, Primevère, Saxifrage, etc.), soit groupés par deux (Sureau, Valériane, Groseillier, etc.), trois (Cyclame), six à huit (Orme, Platane, Coudrier, etc.), ou davantage (Potentille, Renoncule, Chou, Umbellifères diverses, etc.). Dans la Crassule (*Crassula*) et la Rochée (*Rochea*), ils sont distribués çà et là par petits groupes sur toute la surface du limbe, tantôt sur les deux faces (*Crassula portulacea*, *arborescens*, etc.), tantôt sur la face supérieure seulement (*C. cordata*, *perforata*, etc.). Une disposition analogue se retrouve dans certaines Saxifrages (*Saxifraga aizoon*, *longifolia*, *retusa*, etc.), et dans certains Figuiers (*Ficus neriifolia*, *diversifolia*, etc.), avec cette différence que les groupes de stomates aquifères y sont enfoncés dans des cryptes comme les stomates aérifères du Nérion oléandre (p. 70, fig. 35). Les feuilles submergées ont aussi de ces stomates aquifères, soit à la pointe du limbe, comme dans le Callitriche (*Callitriche*) et la Pesse (*Hippuris*), soit à l'extrémité de chacun des segments latéraux, comme dans la Renoncule d'eau (*Ranunculus aquatilis*), l'Hottonie des marais (*Hottonia palustris*), etc.

Le liquide expulsé est de l'eau tenant en dissolution une très petite quantité de substances diverses, notamment du bicarbonate de chaux; suivant les plantes, cette quantité varie entre 0,007 et 0,120 pour 100. Si la feuille est différenciée en ascidie (p. 315, fig. 129), le liquide expulsé s'accumule dans le cornet (Sarracénie) ou dans l'urne (Népenthe); il est alors acide et contient 1 p. 100 de matière solide, formée pour un quart de substances organiques, pour le reste de sels minéraux. Le quantité d'eau rejetée de la sorte peut être très considérable, comme on l'a vu (p. 189).



Si la région de la feuille d'où le liquide s'écoule renferme des sucres (saccharose, glucose et lévulose), il est sucré, c'est du *nectar* et l'on appelle *nectaire* la région de la feuille où il est émis. Tel est le suc qui s'échappe des renflements situés à la base des pétioles secondaires de certaines Fougères : Pteride aquiline (*Pteris aquilina*), Cyathée (*Cyathea*), Hémitélie (*Hemitelia*), Angioptéride (*Angiopteris*), etc, tout couverts de stomates aquifères qui leur donnent une couleur blanche.

Tel est encore celui qui s'écoule directement à travers les membranes des cellules superficielles sur les renflements latéraux du pétiole dans le Ricin (*Ricinus*), le Prunier (*Prunus*), l'Amandier (*Amygdalus*), etc., sur les stipules de la Vesce (*Vicia*) (fig. 143), du Sureau (*Sambucus*), etc.

Les insectes, surtout les Abeilles et les Bourdons, sont très friands de ce nectar des feuilles et vont le butiner, notamment sur les stipules dans les champs de Vesce (fig. 143).

#### Excrétion de la feuille. —

Outre ce liquide, sucré ou non, dont l'écoulement provient toujours d'une chlorovaporisation arrêtée ou tout au moins très ralentie, la feuille émet quelquefois soit à de certaines places de sa surface générale, soit plus souvent sur des poils dits

*glanduleux* ou *sécréteurs*, des liquides de consistance mucilagineuse. On en a déjà vu des exemples sur les feuilles irritables de la Dionée et des Rossolis (p. 329). Dans la Grassette vulgaire (*Pinguicula vulgaris*), la feuille porte des poils glanduleux de deux sortes, les uns pédicellés, les autres sessiles (fig. 144). Les cellules rayonnantes qui forment les seconds et qui constituent la tête des premiers, produisent et expulsent au dehors à travers leurs membranes un liquide incolore et très visqueux.

Dans ces trois exemples, le suc excrété jouit de propriétés très remarquables. Tant que la feuille ne subit le contact d'aucun corps solide, il est neutre et peu abondant. Dès qu'un corps solide et surtout un corps de nature azotée, un morceau de viande, un insecte, vient à toucher le limbe, qui se replie autour

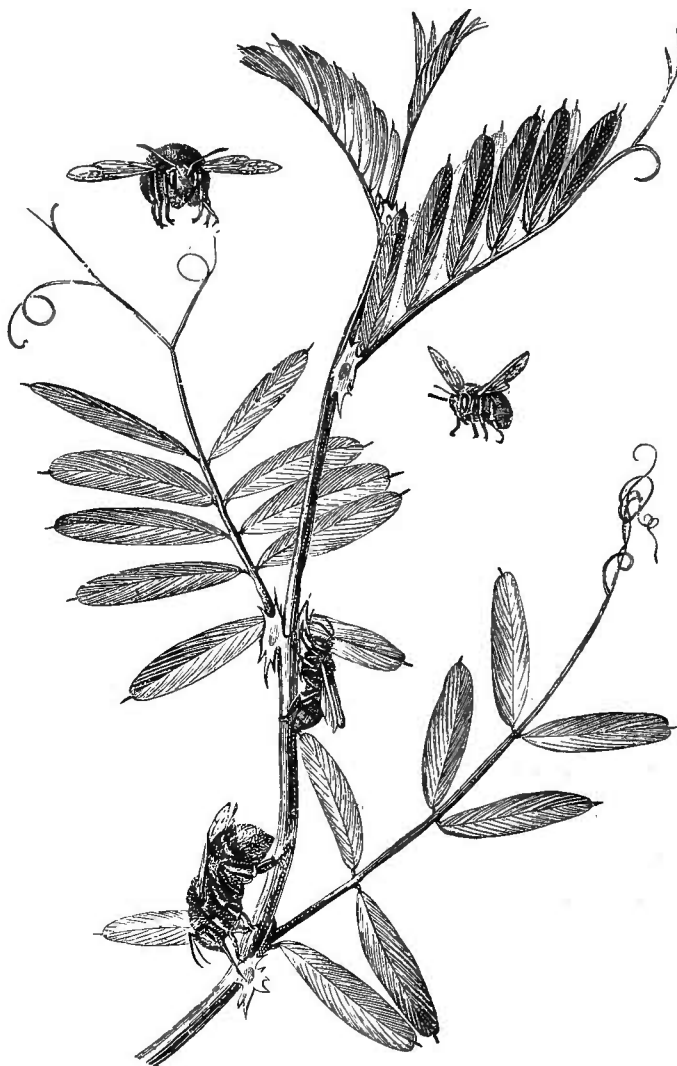


Fig. 143. — Abeilles et Bourdons récoltant le nectar des feuilles sur les stipules de la Vesce cultivée (*Vicia sativa*).

de lui pour l'envelopper, le suc s'écoule en abondance et devient fortement

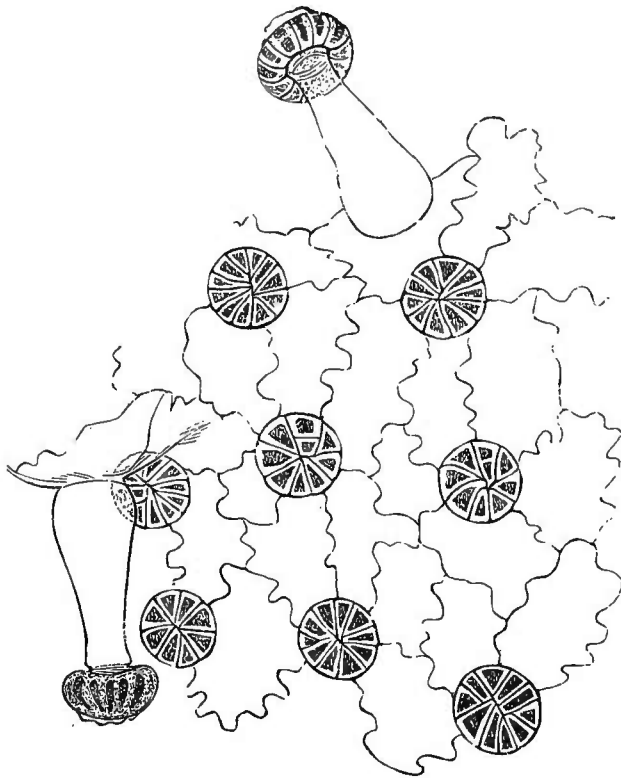


Fig. 144. — Fragment de l'assise cellulaire périphérique de la feuille de la Grassette vulgaire (*Pinguicula vulgaris*). On y voit enchâssés de nombreux poils glanduleux pluricellulaires, les uns sessiles, les autres pédicellés, qui émettent tous un suc doué de propriétés digestives (d'après Reinke).

acide. En même temps il s'y forme un principe azoté neutre, analogue à la pepsine du suc gastrique des animaux ; ainsi transformé, le suc attaque le morceau de viande ou le corps de l'insecte, le dissout et le fait disparaître, en un mot le digère. Il est devenu un suc digestif. Le liquide qui s'accumule, comme il a été dit plus haut, au fond de l'ascidie des Népentes (p. 315, fig. 129), possède aussi à tout instant les mêmes propriétés digestives.

De même les deux cotylédons de la plante, ou son cotylédon unique, quand ils se trouvent au moment de la germination appliqués contre une réserve nutritive insoluble, amylacée, cellulosique ou albuminoïde, excrètent un liquide acide et doué d'une activité spéciale, qui dis-

sout cette réserve et la digère. Les feuilles peuvent donc être le siège des phénomènes digestifs qui ont été étudiés en général à la page 156.

**Résumé des fonctions externes de la feuille. Fonctions principales, fonctions accessoires.** — En résumé, la feuille en voie de croissance se dirige sous l'influence combinée de la pesanteur et de la radiation ; quand elle est développée, elle peut encore se mouvoir de diverses manières, mais surtout elle respire, transpire, assimile le carbone, chlorovaporise, chlorosude et excrète. La direction, la respiration, la transpiration, l'excrétion sont des fonctions externes qu'elle partage avec la racine et la tige, dont elle jouit non comme feuille, mais comme partie intégrante du corps de la plante : ce sont des fonctions générales. Au contraire, l'assimilation du carbone, la chlorovaporisation et la chlorosudation qui en est la conséquence, et même la motricité après l'achèvement de la croissance, sont des fonctions spéciales, dont elle jouit comme feuille, et dont la racine comme la tige sont également dépourvues.

Au lieu de ces fonctions principales, qu'elle remplit toutes les fois qu'elle possède sa forme ordinaire, la feuille en prend d'autres toutes les fois qu'elle se différencie, comme il a été dit à la page 310. Différenciée en vrille, par exemple, en épine ou en réservoir d'air, elle soutient la plante, en écaille ligneuse, elle protège le bourgeon, en ascidie, elle recueille le liquide chlorosudé et permet à la feuille de le réabsorber plus tard, etc. ; ce sont là des fonctions externes accessoires, qu'il suffit ici de signaler.

## CHAPITRE V

### LA FLEUR

Sachant comment une plante phanérogame adulte manifeste et entretient sa vie extérieure à l'aide des trois membres, racine, tige et feuille, qui composent son corps, il faut étudier comment elle se reproduit. Pour faire ses œufs, la plante phanérogame ne se complique pas d'un membre nouveau ; elle se borne à différencier sur sa tige un rameau ou une portion de rameau, avec les feuilles qu'il porte. Ainsi différencié, ce rameau feuillé, ou cette portion de rameau feuillé, est ce qu'on nomme une *fleur*. Si, comme on fait souvent, on appelle *pousse* l'ensemble constitué par un rameau et ses feuilles, on dira que la fleur est une pousse ou une partie de pousse différenciée.

L'étude de la fleur n'intéresse, il est vrai, qu'un seul des quatre groupes principaux du règne végétal, mais elle n'en doit pas moins, en raison de la très haute importance de ce groupe, trouver sa place dans le plan de la Botanique générale. D'autre part, la fleur n'étant qu'un composé de tige et de feuilles, son étude aurait pu logiquement être faite, partie avec celle des différenciations secondaires de la tige (p. 251 et suiv.), partie surtout avec celle des différenciations secondaires de la feuille (p. 310 et suiv.). Cependant il existe ici entre la tige et les feuilles une si intime communauté d'action, le but poursuivi en commun est à la fois si particulier et si important, que la fleur nous apparaît comme une sorte d'organe *sui generis*, comme un tout nettement séparé du reste de la plante. Dès lors, il devient nécessaire de lui consacrer un chapitre spécial.

Nous l'étudierons ici, comme nous avons fait pour les trois membres fondamentaux du corps, d'abord au point de vue morphologique, puis au point de vue physiologique.

#### SECTION I

##### MORPHOLOGIE DE LA FLEUR

Quand la fleur est une pousse différenciée tout entière, elle est toujours nettement limitée par rapport au reste du corps. Quand elle ne comprend qu'une partie de la pousse, ordinairement sa région terminale, de deux choses l'une : ou bien la différenciation est brusque et la limite nette (Tulipe, Pavot, etc.) ; ou bien elle s'opère progressivement, on observe sur le rameau tous les passages entre les feuilles ordinaires et les feuilles florales, et il est impossible de dire où la fleur commence (Hellébore, etc.).

Le rameau de la pousse florale est le *pédicelle*, et son sommet allongé en

cône, arrondi en sphère, aplati en assiette ou creusé en coupe, est le *réceptacle* de la fleur. Sur ses flancs, le pédicelle porte souvent des feuilles incomplètement différenciées ou rudimentaires : ce sont des *bractées*. Autour de son sommet, sur le réceptacle, il produit une rosette de feuilles profondément différenciées, qui constituent la *fleur* proprement dite et, avant son épanouissement, à l'état de bourgeon terminal, le *bouton*. Le rôle du pédicelle se borne à produire et à porter les diverses feuilles qui sont les éléments constitutifs essentiels de la fleur. Aussi, quand nous étudierons la fleur proprement dite, n'aurons-nous pas à nous préoccuper du réceptacle, si ce n'est d'une manière tout à fait accessoire. L'étude de la fleur est essentiellement une analyse de feuilles différenciées (1).

Il est une circonstance pourtant où le pédicelle joue un rôle important, c'est dans la disposition des fleurs sur le corps de la plante. Cette disposition dépend, en effet, des diverses manières d'être du pédicelle, et comme elle relie l'étude de la fleur à celle du corps végétatif, c'est le premier point que nous avons à examiner.

## § 1.

### Disposition des fleurs. Inflorescence.

La manière dont la plante fleurit, c'est-à-dire dont les pousses florales sont distribuées sur son corps par rapport aux pousses végétatives, est ce qu'on appelle son *inflorescence*. Constante dans le même végétal et quelquefois dans de vastes groupes de plantes, l'inflorescence subit des modifications nombreuses, mais qui peuvent se rattacher à quelques types bien définis, et ce sont ces types que nous avons à caractériser.

**Divers modes d'inflorescence.** — Quand le pédicelle, pourvu ou non de bractées, ne se ramifie pas, la fleur tranche isolément çà et là sur la ramification végétative ; l'inflorescence est *solitaire*. Quand le pédicelle se ramifie à l'aisselle des bractées qu'il porte, les fleurs, portées au bout des pédicelles secondaires, tertiaires, etc., sont rapprochées par groupes, et ce sont ces groupes de fleurs qui tranchent çà et là sur la ramification végétative ; l'inflorescence est *groupée*. On restreint quelquefois le mot d'inflorescence et on lui donne un sens concret pour l'appliquer au groupe floral lui-même.

Simple ou rameux, le pédicelle peut n'être que la terminaison différenciée soit de la tige principale, soit de quelque-une de ses branches feuillées ordinaires ; l'inflorescence est alors *terminale*. Simple ou rameux, il peut provenir aussi de la différenciation d'une branche tout entière, située à l'aisselle d'une feuille ; l'inflorescence est alors *axillaire*. D'où quatre modes :

(1) Ouvrages généraux à consulter pour la Morphologie externe de la fleur : Decaisne et Le Maout : *Traité général de botanique*, 2<sup>e</sup> édition, 1878. — Payer : *Traité d'organogénie de la fleur*, 1857, avec les suites données par M. Baillon : *Traité du développement de la fleur et du fruit*, fasc. 1-10, 1874-1888. — Baillon : *Histoire des plantes*, 9 vol., 1867-1888. — Eichler : *Blüthendiagramme*, 2 vol., 1875-1878. — Engler et Prantl : *Die natürliche Pflanzenfamilien*, Leipzig, 1887-1888 (en cours de publication).

|                         |                     |                                      |
|-------------------------|---------------------|--------------------------------------|
| Inflorescence . . . . . | solitaire . . . . . | terminale. (Tulipe, Pavot, etc.)     |
|                         |                     | axillaire. (Pervenche, Pensée, etc.) |
|                         | groupée . . . . .   | terminale. (Lilas, Blé, etc.)        |
|                         |                     | axillaire. (Labiées, etc.)           |

**Inflorescence solitaire.** — Il y a peu de choses à dire au sujet de l'inflorescence solitaire. Bornons-nous à remarquer que la fleur solitaire, quand elle est terminale, arrive quelquefois, par suite d'une ramification particulière de la tige feuillée au-dessous d'elle, à occuper diverses positions singulières qui, pour être bien comprises, exigent quelques explications.

Si les feuilles sont isolées, la première feuille située au-dessous de la fleur peut développer son bourgeon axillaire en une branche puissante, qui rejette latéralement le pédicelle plus grêle situé au-dessus d'elle et vient se placer dans le prolongement de la tige. Après avoir porté un certain nombre de feuilles, cette branche se termine à son tour par une fleur. A l'aisselle de sa dernière feuille, elle forme une nouvelle branche qui rejette la fleur de côté, se place dans le prolongement de la première, et ainsi de suite. En un mot, il se constitue de la sorte un sympode, comme nous en avons rencontré plusieurs fois en étudiant la ramification de la tige, avec cette différence que le sympode prend naissance ici, non par avortement du bourgeon terminal, comme dans le Tilleul, ni par destruction de la région feuillée de la tige comme dans le Poly-

gonate, mais par diffé-

renciation de chaque

sommet en une fleur.

Il en résulte que la tige

se ramifie en une cyme

unipare. Le long du

sympode, les pédicelles

floraux sont rejetés de

côté, sans feuilles im-

médiatement au-dessous

d'eux, et diamétrale-

ment opposés chacun à

une feuille. A ces deux

caractères on distingue

toujours une fleur ter-

minale, ainsi rejetée la-

téralement, d'une fleur

axillaire. Une pareille

fleur solitaire est dite

*oppositifoliée*, comme dans le Némophile (*Nemophila*),

la Cuphée (*Cuphea*), etc.

Si les feuilles sont opposées et si les deux dernières feuilles développent

chacune une branche puissante, la fleur conserve sa position terminale, mais

se trouve située dans une sorte de dichotomie de la tige. Chaque branche pri-

maire se terminant à son tour par une fleur, puis produisant au-dessous

d'elle deux branches secondaires, et ainsi de suite, toutes les fleurs solitaires

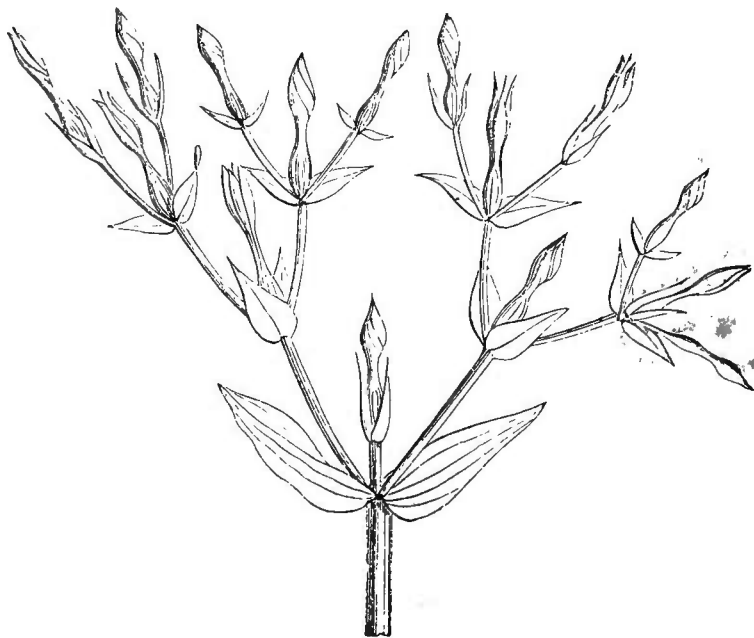


Fig. 145. — Erythraée petite-centaurée (*Erythraea Centaurium*). Fleurs solitaires dans les dichotomies successives de la tige ramifiée en cyme bipare.

se trouvent, en définitive, placées dans de pareilles dichotomies et la tige se ramifie en une cyme bipare (fig. 145). Il en est ainsi, par exemple, dans l'Alsine moyenne (*Alsine media*), vulgairement Mouron des oiseaux, et dans l'Érythrée petite-centaurée (*Erythræa Centaurium*). C'est le phénomène déjà constaté dans le Lilas (p. 242, fig. 84), avec cette différence, qu'au lieu d'avorter, le bourgeon terminal se développe ici en une fleur.

Enfin, si trois, quatre feuilles ou davantage, verticillées ou du moins très-rapprochées au-dessous de la fleur, développent autant de branches feuillées, comme dans l'Atrope belladone (*Atropa Belladonna*), la fleur solitaire se trouve placée au fond d'une polytomie de la tige.

**Inflorescence groupée.** — Quand le pédicelle se ramifie, sa ramification peut présenter et présente, en effet, les deux types latéral et terminal que nous avons distingués dans notre étude générale (p. 44), ainsi que toutes les modifications secondaires de ces types (p. 47). Avec un développement rapide, une intégrité complète et une forme ramassée qui en facilitent singulièrement l'étude, elle offre les diverses manières d'être qui, dans la ramification végétative de la plante, par la grande étendue, la lenteur de développement et la destruction progressive des parties, sont souvent difficiles à mettre en évidence. Elle les présente aussi avec une bien plus grande variété. Aussi est-ce l'étude attentive des inflorescences groupées, qui a été l'origine des connaissances que nous possédons actuellement sur la ramification générale du corps de la plante. Les termes qui servent à en désigner les divers types et leurs modifications, et qui se trouvent avoir acquis aujourd'hui un sens général, ont tous été créés au début pour désigner des formes particulières d'inflorescence groupée. Ayant défini ces expressions au § 3 du chapitre 1, ayant eu l'occasion de les appliquer déjà plusieurs fois à la ramification de la racine, à celle de la tige ordinaire et à celle de la feuille, on se bornera à passer ici une revue sommaire des divers modes de ramification du pédicelle, avec exemples à l'appui.

**Groupes simples.** — La ramification du pédicelle est latérale, c'est-à-dire

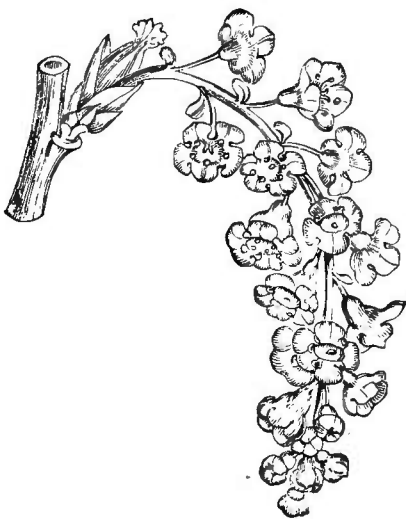


Fig. 146. — Grappe du Groseillier.

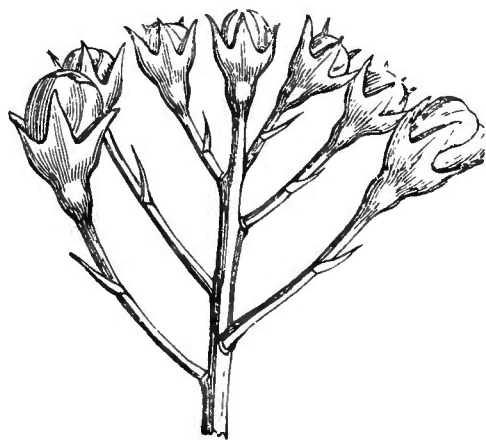


Fig. 147. — Corymbe du Poirier.

provoquée par la formation de bourgeons et de branches à l'aisselle des

bractées qu'il porte. Cette ramification latérale peut ne se produire qu'à un seul degré, les pédicelles secondaires ne se ramifiant pas. Le groupe de fleurs est alors *simple* et se rattache toujours à la définition générale de la grappe, mais avec diverses modifications (p. 48). C'est une grappe proprement dite, comme dans le Cytise (*Cytisus*), le Groseillier (*Ribes*) (fig. 146), etc. ; ou un corymbe (fig. 147), c'est-à-dire une grappe raccourcie vers le sommet, à la fois dans ses pédicelles secondaires et dans les entre-nœuds qui les séparent, de manière que toutes les fleurs arrivent sensiblement à même hauteur, comme dans le Poirier (*Pirus*), le Prunier (*Prunus*), etc. ; ou un épi, comme dans le Plantain (*Plantago*), la Verveine (*Verbena*), le Charme (*Carpinus*) (fig. 148), etc. ; ou une ombelle, comme dans le Cerisier (*Cerasus*), l'Astrance (*Astrantia*) (fig. 149), etc. ; ou un capitule, comme dans les Composées (fig. 150), le Panicaut (*Eryngium*), l'Armérie (*Armeria*), etc. Dans le capitule, le pédicelle primaire se dilate au sommet pour porter les petites fleurs sessiles. Cette extrémité élargie, c'est le *réceptacle commun* des fleurs, relevé en cône dans la Matricaire (*Matricaria*), l'Armoise (*Artemisia*) (fig. 150, a), le Panicaut (*Eryngium*), etc., aplati en assiette dans l'Hélianthe (*Helianthus*), la Dorsténie (*Dorstenia*) (fig. 151), etc., ou creusé en cuvette dans l'Ambore (*Ambora*). Quand il se creuse davantage, en rapprochant ses bords de manière à ne laisser entre eux qu'une petite ouverture, il forme une sorte de bouteille, comme dans le Figuier (*Ficus*) (fig. 152).

Ici le nombre des pédicelles latéraux n'est pas à considérer. Il est ordinairement très grand et indéterminé. S'il est petit, réduit par exemple à deux ou à un seul, on se borne à dire que la grappe, le corymbe, l'épi, l'ombelle, le capitule est pauciflore, triflore, biflore.

**Groupes composés.** — La ramification du pédicelle peut s'opérer à plusieurs degrés, les pédicelles secondaires se ramifiant à leur tour, les pédicelles tertiaires faisant de même, et ainsi de suite. Le groupe de fleurs est *composé*, et il y a lieu de distinguer alors le cas général, où le nombre des pédicelles secondaires est plus ou moins grand et indéterminé, du cas particulier, où il est petit, réduit à deux ou à un seul, en un mot la grappe de la cyme (p. 48).

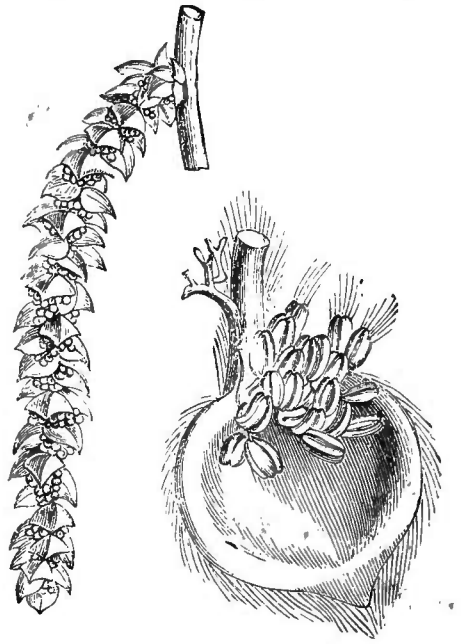


Fig. 148. — Épi du Charme; à droite une fleur grossie.

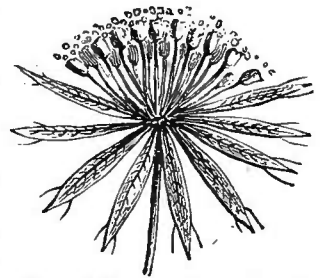


Fig. 149. — Ombelle de l'Astrance.

en rapprochant ses

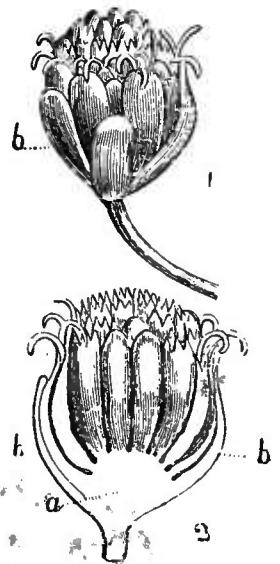


Fig. 150. — Capitule de l'Armoise: 1, entier; 2, coupé en long; a, réceptacle commun; b, involucre.

Pour le cas général, de deux choses l'une. Ou bien la ramification s'opère suivant le même mode à tous les degrés successifs et l'on a : une grappe composée, comme dans le

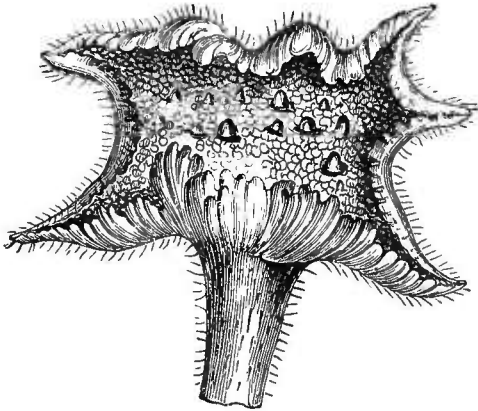


Fig. 151. — Capitule de Dorsténie (*Dorstenia*), à réceptacle commun plan, irrégulièrement quadrilatère, à bords relevés et comme frangés.

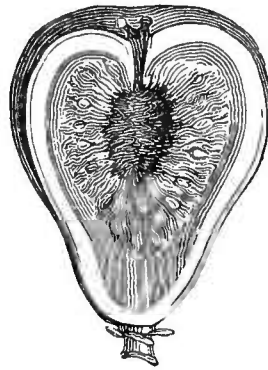


Fig. 152. — Capitule de Figuier (*Ficus*), coupé en long : le réceptacle commun est creusé en une bouteille piriforme.

composée, comme dans le Lilas (*Syringa*), la Vigne (*Vitis*), etc.; un corymbe composé, comme dans l'Alizier (*Aria*), etc.; un épi composé, comme dans le Blé (*Triticum*), l'Orge (*Hordeum*), etc.; une ombelle composée comme dans le Panais (*Pastinaca*), le Fenouil (*Foeniculum*) et presque toutes les Umbellifères (fig. 153); un ca-

pitule composé comme dans l'Échinope (*Echinops*), la Scabieuse (*Scabiosa*), etc. Ou bien elle change de mode d'un degré à l'autre et l'on obtient : une grappe d'épis, comme dans l'Avoine (*Avena*), etc.; une grappe d'ombelles, comme dans le Lierre (*Hedera*), etc.; une grappe de capitules, comme dans le Pétasite (*Petasites*), etc.; un corymbe composé de capitules, comme dans l'Achillée (*Achillea*) (fig. 154), etc.

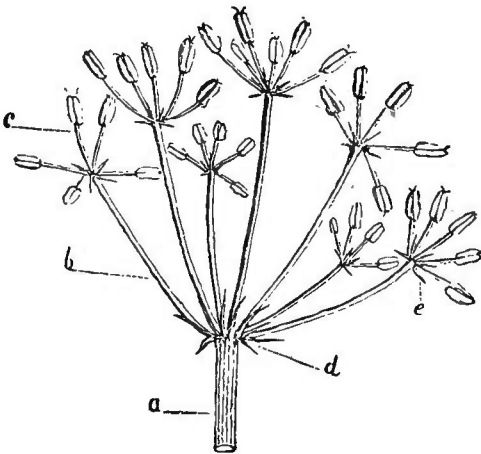


Fig. 153. — Ombelle composée du Bune (*Bunium*); a, b, c, pédicelles des divers ordres; d, involucre; e, involucelle.



Fig. 154. — Corymbe composé de capitules de l'Achillée (*Achillea*).

Dans le cas particulier, où le nombre des pédicelles de chaque degré est petit, réduit souvent à deux ou à un seul, mais où, par une sorte de compensation, leur puissance de ramification est très grande, l'ensemble forme, comme on sait, une cyme. Une cyme florale n'est donc pas autre chose qu'une grappe pauciflore composée à plusieurs degrés. Elle est multipare,

s'il y a plus de deux pédicelles secondaires, comme chez divers Euphorbes (*Euphorbia*), Orpins (*Sedum*), Damasones (*Damasonium*), etc.; elle est bipare, s'il y en a deux, égaux, comme dans la Bégonie (*Begonia*), la Radiole (*Radiola*), la Dorine (*Chrysosplenium*), etc., ou inégaux comme chez beaucoup de Caryophyllées et certaines Renonculacées; elle est unipare ou sympodique, s'il n'y en a qu'un seul. Entre une inflorescence en cyme bipare et une succession de fleurs solitaires dans les dichotomies d'une tige ramifiée en cyme bipare, entre une inflorescence en cyme unipare et une succession de



fleurs solitaires oppositifoliées le long d'une tige ramifiée en sympode, il y a naturellement toutes les transitions, puisqu'on passe de l'une à l'autre en remplaçant les feuilles par des bractées.

Quand la cyme est unipare, s'il y a homodromie à chaque degré de ramification, c'est-à-dire à chaque passage d'un article à l'autre sur le sympode, les fleurs, toujours diamétralement opposées aux bractées, sont comme celles-ci réparties également tout autour du sympode droit; la cyme unipare est hélicoïde, comme dans l'Hémérocalle (*Hemerocallis*), l'Alstrémère (*Alstroemeria*), la Sparmannie (*Sparmannia*), certaines Solanées, etc. S'il y a, au contraire, antidromie à chaque passage d'un degré au suivant, ou d'un article au suivant sur le sympode, toutes les fleurs sont insérées sur un même côté et toutes les bractées sur la face opposée du sympode, qui s'enroule en spirale; la cyme unipare est scorpioïde, comme dans l'Hélianthème (*Helianthemum*), la plupart des Hydrophyllées, le Rossolis (*Drosera*), l'Échévérie (*Echeveria*), la Tradescantie (*Tradescantia*), la Scille bifoliée (*Scilla bifolia*), etc.

Il arrive assez fréquemment que la cyme multipare, en s'appauvrissant, se continue par une cyme bipare, et qu'une cyme bipare dégénère à son tour en une cyme unipare, en ne développant désormais que l'une de ses branches. Ainsi l'on observe une cyme multipare de cymes bipares dans le Périploce grec (*Periploca græca*); une cyme bipare de cymes unipares, hélicoïdes ou scorpioïdes, dans les Caryophyllées, Malvacées, Linées, Solanées, dans le Cynanche (*Cynanchum*), la Gagée (*Gagea*), l'Hémérocalle (*Hemerocallis*), etc. Dans la plupart des Borraginées, l'inflorescence commence en cyme bipare et se continue, dès le second degré, en deux cymes unipares scorpioïdes, comme dans la Bourrache (*Borrago*), la Consoude (*Symphytum*), le Myosote (*Myosotis*) (fig. 155), etc. Enfin on rencontre parfois des cymes unipares, qui d'abord scorpioïdes deviennent hélicoïdes, comme dans l'Alchimille (*Alchemilla*), le Schizanthus (*Schizanthus*), etc., et d'autres d'abord hélicoïdes qui deviennent scorpioïdes, comme dans l'Érode (*Erodium*), le Géraïne (*Geranium*), etc.



Fig. 155. — Cyme bipare de cymes unipares scorpioïdes du Myosote des marais (*Myosotis pulustris*).

Le cas général se combine d'ailleurs assez souvent avec le cas particulier, la grappe avec la cyme, de manière à former un groupe mixte, et la chose peut avoir lieu de deux manières différentes. Tantôt le nombre des branches latérales du pédicelle, considérable et indéterminé au premier degré, se réduit bientôt à deux ou à un seul dans les degrés suivants : la grappe dégénère en cyme. On obtient de la sorte une grappe de cymes bipares dans le Chimonanthe (*Chimonanthus*), une grappe de cymes unipares hélicoïdes dans le Millepertuis (*Hypericum*), une grappe de cymes unipares scorpioïdes dans la

Vipérine (*Echium*) et le Marronnier (*Æsculus*), une ombelle composée de cymes bipares dans la Viorne tin (*Viburnum Tinus*), une ombelle de cymes unipares scorpioïdes dans le Butome à ombelle (*Butomus umbellatus*), etc. Tantôt, au contraire, le nombre des pédicelles latéraux, réduit à un ou à deux au premier degré, devient tout à coup au dernier degré considérable et indéterminé; la cyme s'élève à l'état de grappe. Plus rare que la précédente, cette combinaison s'observe dans la cyme bipare de capitules du Sylphe (*Sylphium*), dans la cyme unipare scorpioïde de capitules de la Vernonie (*Vernonia*), de la Chicorée (*Cichorium*), etc., dans la cyme unipare hélicoïde, de grappes du Phytolaque (*Phytolacca*), dans la cyme unipare scorpioïde d'ombelles de la Caucalide (*Caucalis*), etc.

Remarquons, en terminant, que le mode de ramification du pédicelle dans le groupe floral peut être, et est en effet, très différent de celui que présente la tige de la même plante dans l'ensemble de ses branches ordinaires.

**Ordre de développement des fleurs dans chaque groupe.** — Les trois modes, ascendant ou centripète, descendant ou centrifuge, et mixte, suivant lesquels on a vu (p. 245) que les branches se développent sur la tige et dont le premier est de beaucoup le plus fréquent, se rencontrent naturellement aussi dans les groupes de fleurs, qui ne sont pas autre chose que des portions différenciées de la ramification générale de la tige. Pouvant l'un et l'autre se manifester tour à tour dans une même forme d'inflorescence, ils ne sauraient servir de base à une classification de ces formes.

La fleur qui termine la pédicelle primaire naît et s'ouvre habituellement la première, devant toutes les fleurs latérales (1). Celles-ci se développent ordinairement et s'épanouissent de bas en haut à chaque degré. Parfois cependant leur épanouissement a lieu de haut en bas (certaines Graminées). Enfin ce sont quelquefois les fleurs de la région moyenne qui s'ouvrent les premières et le développement marche ensuite aussi bien vers le haut que vers le bas, comme dans l'épi de l'Orchide singe (*Orchis simia*), dans la grappe du Pachysandre couché (*Pachysandra prostrata*), dans le capitule des Cardères (*Dipsacus*), etc.

**Bractées.** — Le pédicelle de la fleur solitaire est quelquefois nu, dépourvu de bractées; on passe alors, sans aucun intermédiaire, de la dernière feuille ordinaire à la fleur proprement dite et la différenciation florale est aussi brusque que possible, comme dans la Tulipe (*Tulipa*), le Mouron (*Anagallis*), le Pavot (*Papaver*), etc. Le plus souvent quand il est simple, et normalement quand il se ramifie, le pédicelle porte sur ses flancs un certain nombre de bractées. Ce sont ordinairement de très petites feuilles, rudimentaires, incolores ou verdâtres, et il faut quelque attention pour les apercevoir. Mais parfois elles prennent un grand développement, de vives couleurs et contribuent à

(1) Le bourgeon terminal du pédicelle primaire avorte quelquefois sans former de fleur, et cette différence s'observe entre plantes très voisines, bien plus, dans une seule et même plante. Ainsi la grappe du Berbérède (*Berberis*), l'épi du Panic (*Panicum*) ont une fleur terminale que ne possèdent pas la grappe de la Mahonie (*Mahonia*) et l'épi du Paturin (*Poa*). Dans la Campanule (*Campanula*), l'Aigremoine (*Agrimonia*), le Dictame (*Dictamnus*), le Trocart (*Triglochin*), le groupe floral a tantôt une fleur terminale et tantôt pas.

l'éclat des fleurs, comme dans l'Origan vulgaire (*Origanum vulgare*), la Sauge splendide (*Salvia splendens*), etc. C'est même à de pareilles bractées colorées que certaines fleurs, par elles-mêmes petites et peu apparentes, doivent toute leur beauté, comme on le voit chez certaines Broméliacées, dans le Bananier (*Musa*), la Bougainvillée (*Bougainvillea*), la Poinsettie (*Poinsettia*), etc.

**Spathe. Involucre.** — Chez un grand nombre de Monocotylédones, notamment dans les Aroïdées et les Palmiers, le pédicelle primaire du groupe floral porte au-dessous des fleurs une large bractée engainante qui, sans former de pédicelle secondaire à son aisselle, prend une dimension considérable et enveloppe dans le jeune âge le groupe tout entier. Cette grande bractée protectrice, qui s'ouvre plus tard pour permettre aux fleurs de s'épanouir à l'air, est une *spathe*. La spathe peut aussi n'envelopper qu'une seule fleur, elle est *uniflore*, comme dans le Narcisse (*Narcissus*) (fig. 156), etc. Dans les Aroïdées, où elle enveloppe un épi simple, elle prend souvent une forme singulière (fig. 157) et parfois une couleur éclatante, blanche comme dans la Richardie (*Richardia*) et la Calle (*Calla*), ou rouge écarlate, comme dans certains Anthures (*Anthurium Scherzerianum*, etc.).

Quand l'inflorescence est en ombelle, les bractées mères des divers pédicelles, rapprochées en verticille, entourent comme d'une collerette le point de départ commun des branches. Ce verticille de bractées, qui enveloppe et protège l'ombelle dans le jeune âge, est un *involucre* (fig. 149). Si l'ombelle est composée, outre l'involucre général, il y a un involucre partiel, ou *involucelle*, à la base de chaque ombelle simple, comme dans la Dauce carotte et d'autres Ombellifères (fig. 153). Quand l'inflorescence est en capitule, les bractées mères de la rangée de fleurs la plus externe se développent plus que les autres, de manière à envelopper le capitule avant son épanouissement; ce cercle de bractées est encore un involucre, comme dans le Sénéçon (*Senecio*), l'Armoise (*Artemisia*) (fig. 150), etc. D'autres bractées, situées plus bas sur le pédicelle et stériles, viennent s'ajouter souvent en plus ou moins grand nombre aux premières et c'est l'ensemble de toutes ces bractées imbriquées, stériles et fertiles, qui constitue alors l'involucre, comme dans la Centaurée (*Centaurea*), etc.

Sans être ramifié, le pédicelle peut porter, à une plus ou moins grande distance de la fleur solitaire qui le termine, un certain nombre de bractées stériles très développées, disposées à la même hauteur en un verticille et qui enveloppent la fleur avant son épanouissement. C'est encore un involucre, mais qui n'entoure qu'une fleur, qui est *uniflore*.

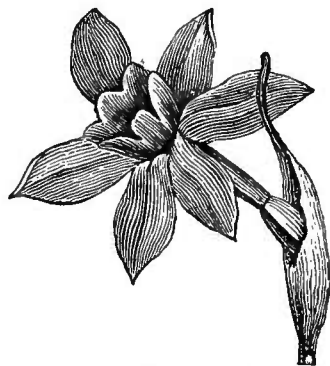


Fig. 156. — Spathe uniflore du Narcisse.

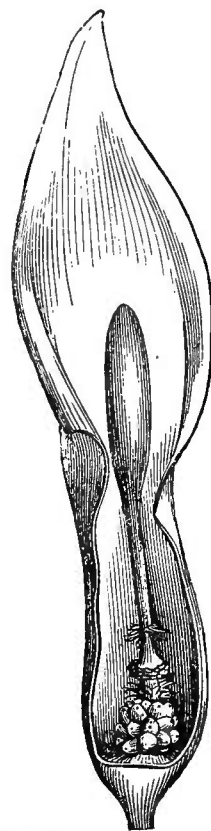


Fig. 157. — Spathe du Gouet maculé (*Arum maculatum*), coupée en avant pour laisser voir l'épi qu'elle enveloppe.

Dans l'Anémone (*Anemone*), cet involucre est distant de la fleur; dans l'Éranthe (*Eranthis*), il est tout pareil, mais situé immédiatement au-dessous d'elle. On rencontre de semblables involucre sous-floraux dans la Nigelle (*Nigella*), l'OEillet (*Dianthus*), dans la plupart des Malvacées, les Nyctaginées, etc.

Les bractées de l'involucre revêtent parfois de vives couleurs, comme on le voit dans le Cornouiller fleuri (*Cornus florida*). Une spathe n'est, après tout, qu'un involucre formé d'une seule bractée.

**Cupule.** — Sous la fleur et après sa formation, on voit se produire parfois

une excroissance de la couche périphérique du pédicelle, d'abord en forme de bourrelet annulaire, qui grandit plus tard, se relève en une sorte de coupe, et produit à sa surface un grand nombre d'émergences écailleuses ou épineuses. D'une façon générale, on appelle *cupule* une semblable production directe du pédicelle, qu'il faut bien se garder de confondre avec un involucre

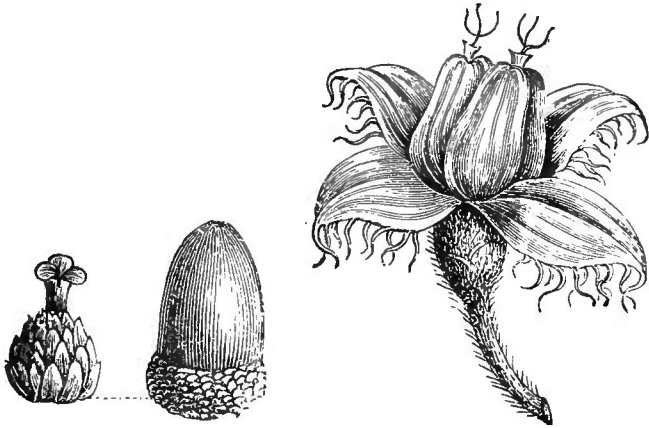


Fig. 158. — Cupule du Chêne: fleur et fruit. Fig. 159. — Cupule du Hêtre.

concescent. Telle est, par exemple, la cupule où se trouve implanté le gland du Chêne (*Quercus*) (fig. 158); les émergences épineuses y sont surtout développées dans le Chêne chevelu (*Quercus Cerris*) et le Chêne vélani (*Q. Ægilops*). La cupule n'entoure qu'une seule fleur dans le Chêne, et demeure largement ouverte. Dans le Hêtre (*Fagus*) (fig. 159) et le Châtaignier (*Castanea*), elle enveloppe complètement un petit groupe de deux fleurs dans le premier genre, de trois fleurs dans le second, et l'on voit plus tard cette coque épineuse se fendre de haut en bas, pour laisser échapper les fruits mûris dans son intérieur (fig. 159).

**Avortement des bractées dans les groupes floraux.** — Si, comme on vient d'en voir des exemples, il y a souvent dans les groupes de fleurs des bractées stériles, sans pédicelles axillaires, il n'est pas rare non plus d'y rencontrer des pédicelles sans bractées sous-jacentes, dont les bractées mères ont avorté ou ne se sont pas formées.

Ainsi, dans les Ombellifères, il arrive souvent que les bractées de l'involucre général avortent en partie ou en totalité, pendant que les involucre partiels se développent normalement; c'est ce qui a lieu notamment dans l'Angélique (*Angelica*), le Cerfeuil (*Chærophyllum*), le Scandice (*Scandix*), etc. Dans d'autres plantes de la même famille, l'avortement frappe à tous les degrés les bractées de l'ombelle composée, qui est nue dans toutes ses parties, comme dans le Fenouil vulgaire (*Fœniculum vulgare*), le Boucage anis (*Pimpinella Anisum*), etc. Chez les Graminées, les bractées mères des pédicelles secondaires avortent constamment, tandis que celles des pédicelles du dernier ordre se développent normalement.

Enfin, dans les Crucifères, les bractées du pédicelle primaire ne se forment

même pas; à aucune époque on n'a pu, jusqu'à présent, retrouver trace de leur existence (fig. 160). Leur place n'est marquée que par celle des pédicelles secondaires. C'est un exemple que l'on cite souvent pour montrer que la formation de la feuille et celle du rameau, bien que s'accompagnant d'ordinaire, sont pourtant deux phénomènes indépendants.

**Concrescence des bractées entre elles.** — Les bractées rapprochées en verticilles qui composent les involucre sont parfois unies latéralement bord à bord, sur une plus ou moins grande partie de leur longueur, par une croissance intercalaire commune, de manière à former un sac qui enferme une ou plusieurs fleurs. C'est ce qu'on observe notamment dans l'involucre uniflore des Nyctages (*Mirabilis*), etc., dans l'involucre pluriflore des Euphorbes (*Euphorbia*), etc. Une pareille concrescence se produit aussi quelquefois entre les deux bractées opposées d'une même paire, comme on le voit, par exemple, à chaque bifurcation de la cyme bipare de l'Euphorbe des bois (*Euphorbia silvatica*).

**Concrescence du pédicelle avec la tige et avec la feuille mère.** **Déplacement de la fleur.** — Né à l'ais-

selle d'une feuille, le pédicelle floral peut se trouver entraîné avec l'entre-nœud de la tige situé au-dessus de cette feuille dans une croissance commune, de manière à ne s'en séparer que plus haut, par exemple au voisinage du nœud suivant. La fleur, ou le

groupe de fleurs, se trouve ainsi plus ou moins déplacé. Ce genre de déplacement s'observe notamment dans diverses Morelles (*Solanum*) (fig. 161), dans certaines Asclépiades (*Asclepias*), etc. De même les pédicelles secondaires peuvent se trouver entraînés dans une croissance commune avec le pédicelle primaire, de manière à paraître insérés à une plus ou moins grande hauteur au-dessus de leurs



Fig. 161. — Pédicelle de Morelle (*Solanum*), concrescent avec la tige.

bractées mères, comme chez divers Hélianthèmes (*Helianthemum*), dans la Rue à bractées (*Ruta bracteata*), le Cynoglosse bicolore (*Cynoglossum bicolor*), etc. Dans tous les cas, il faut savoir distinguer l'insertion vraie du pédicelle d'avec son insertion apparente, si l'on veut retrouver les lois de position et la vraie nature de l'inflorescence.

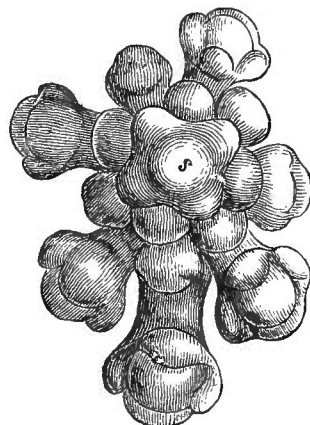


Fig. 160. — Jeune inflorescence de Pastel tinctorial (*Isatis tinctoria*), vue d'en haut. s, sommet de la tige, au dessous duquel les rameaux floraux s'échappent en verticilles quaternaires, sans qu'il se forme de feuilles au-dessous d'eux (d'après Sachs).



Fig. 162. — Pédicelle du Tilleul, conorescent avec la bractée.

Ailleurs le pédicelle floral se trouve entraîné dans une croissance intercalaire commune avec la feuille ou la bractée à l'aiselle de laquelle il se développe. Il paraît alors inséré quelque part sur la nervure médiane de la feuille, comme dans l'Helwingie rusciflore (*Helwingia rusciflora*), la Dulongie pointue (*Dulongia acuminata*), ou sur la bractée, comme dans le Tilleul (*Tilia*) (fig. 162); ou bien au contraire, c'est la feuille ou la bractée qui paraît insérée quelque part sur le pédicelle qui s'est formé à son aisselle, comme dans certains Orpins (*Sedum*).

Ces deux modes de conorescence peuvent aussi se produire à la fois. Le pédicelle s'unit alors en même temps vers le haut à la branche et vers le bas à la feuille mère. Si cette double union s'opère à la fois dans toute la série des pédicelles nés sur deux rangs en disposition distique le long d'une même branche primaire, on obtient un système aplati, composé d'une branche primaire avec ses feuilles et ses rameaux, unis et confondus, et portant des fleurs à l'aiselle de ses dents latérales, en un mot un cladode florifère (p. 299), comme dans les Xylophylls (*Xylophylla*) et les Phylloclades (*Phyllocladus*).

Laissons maintenant de côté le pédicelle et les diverses bractées qu'il peut porter sur ses flancs, pour concentrer notre attention sur la fleur proprement dite qui le termine. Nous en étudierons d'abord la conformation générale, puis nous reprendrons avec détail

chacune des parties qui la constituent.

## § 2.

### Conformation générale de la fleur.

**Disposition des feuilles florales sur le réceptacle.** — Les feuilles différenciées qui composent la fleur sont insérées autour du sommet du pédicelle, c'est-à-dire sur le réceptacle, suivant les règles bien connues de la disposition des feuilles ordinaires sur la tige (voir p. 305).

D'ordinaire elles sont rangées par verticilles, avec une divergence d'un nœud à l'autre égale à la moitié de l'intervalle qui les sépare dans le verticille. Les verticilles alternent, par conséquent, et de deux en deux se superposent. Chaque

verticille peut être simultané ou successif, et l'on rencontre assez souvent ces deux manières d'être réunies dans la même fleur. Quelquefois les feuilles florales s'attachent isolément à chaque nœud, avec une divergence comme  $\frac{2}{5}$ ,  $\frac{3}{8}$ ,  $\frac{5}{13}$ , etc. ; elles forment alors des cycles superposés de 5, 8, 13 feuilles, etc. Enfin, il arrive parfois que les deux dispositions, verticillée et cyclique, se rencontrent et se succèdent dans la même fleur, qui est alors mixte.

Comme le mode de ramification de l'inflorescence diffère le plus souvent de celui de la région végétative de la plante, de même la disposition des feuilles dans la pousse florale est ordinairement tout autre que dans les pousses ordinaires du végétal considéré. La succession et la divergence des feuilles florales sont, en effet, influencées d'un côté par la cessation de la croissance terminale du pédicelle et par son grand élargissement, de l'autre par le changement de forme des feuilles elles-mêmes.

Les entre-nœuds qui séparent les verticilles ou les feuilles isolées sont habituellement très courts, et la fleur s'étale d'ordinaire en rosette. Parfois cependant, certains d'entre eux s'allongent notablement en écartant les verticilles ; on en verra plus tard des exemples. Dans le Rosier (*Rosa*), par suite d'une forte croissance intercalaire, le réceptacle se relève tout autour de son extrémité et se creuse en une coupe dont son sommet occupe le fond. Les feuilles florales s'attachent alors, les premières au bord de la coupe, les suivantes de haut en bas à sa surface interne et les dernières tout au fond.

Étudions maintenant la composition générale de la fleur dans chacune des trois dispositions qu'y affectent les feuilles, en commençant par la disposition verticillée, qui est de beaucoup la plus fréquente.

**Parties constitutives d'une fleur verticillée complète.** — Une fleur verticillée, complète mais sans complications, possède quatre verticilles différenciés entre eux et adaptés à tout autant de fonctions spéciales. A chacun d'eux et aux feuilles qui le composent, on a donné un nom différent.

**Calice.** — Le verticille le plus extérieur, qui forme l'enveloppe du bouton, est le *calice*. Chacune de ses feuilles, ordinairement vertes, est un *sépale*.

**Corolle.** — Le second verticille est la *corolle*. Chacune de ses feuilles, ordinairement plus grandes que les sépales et colorées autrement qu'en vert, est un *pétale*.

Les sépales et les pétales ne sont le siège d'aucune production destinée à jouer un rôle direct dans la formation de l'œuf. Aussi le calice et la corolle n'ont-ils qu'une importance secondaire, subordonnée à celle des deux verticilles suivants. On les désigne souvent sous le nom collectif d'enveloppes florales ou de *périanthe*.

**Androcée.** — Le troisième verticille est l'*androcée*. Il est formé de feuilles plus profondément différenciées que les sépales et les pétales ; chacune de ces feuilles est une *étamine* (fig. 163). L'étamine se compose d'un pétiole long et grêle appelé *filet*, et d'un petit limbe divisé en deux moitiés par une nervure médiane qui se prolonge quelquefois en pointe. Le long de chaque bord et habituellement sur sa face supérieure, ce petit limbe présente côte à côte deux proéminences allongées, parallèles à la nervure médiane. Ce sont des protubérances du parenchyme, de la nature des émergences. Pleines dans le jeune

âge, ces émergences sont l'objet d'un travail interne que nous étudierons plus tard, à la suite duquel elles se trouvent, au moment de l'épanouissement de la fleur, transformées chacune en un sac contenant un plus ou moins grand nombre de cellules isolées en forme de grains arrondis. La paroi du sac se déchire alors et, par l'ouverture, les grains qu'il renfermait s'échappent au dehors.

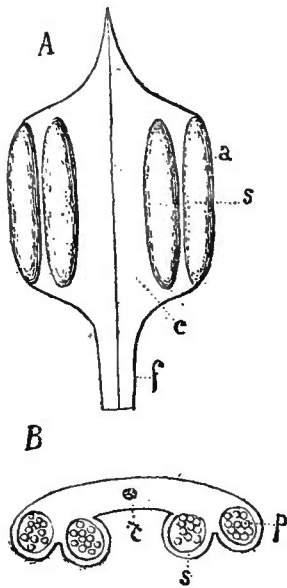


Fig. 163. — Une étamine. A, vue de face: *f*, partie supérieure du filet; *a*, anthère; *c*, connectif; *s*, sacs polliniques. B, anthère coupée en travers; *p*, pollen.

L'ensemble formé par le limbe et par ses quatre émergences en forme de sacs est l'*anthère*. La poussière de grains, ordinairement colorée en jaune, qui s'en échappe est le *pollen*. Chacune des quatre émergences où se produit le pollen est devenue, au moment de l'épanouissement, un *sac pollinique*. Enfin la partie médiane de l'anthère, comprenant la nervure et la partie libre du limbe, parce qu'elle réunit entre elles les deux paires de sacs polliniques, est désignée sous le nom de *connectif*.

L'étamine est donc, en résumé, une feuille pollinifère. Le pollen étant destiné, comme on le verra plus tard, à jouer le rôle mâle dans la formation de l'œuf, on donne déjà à l'étamine elle-même la qualification de feuille mâle, et au verticille des étamines celle de verticille mâle: d'où le nom d'*androcée*.

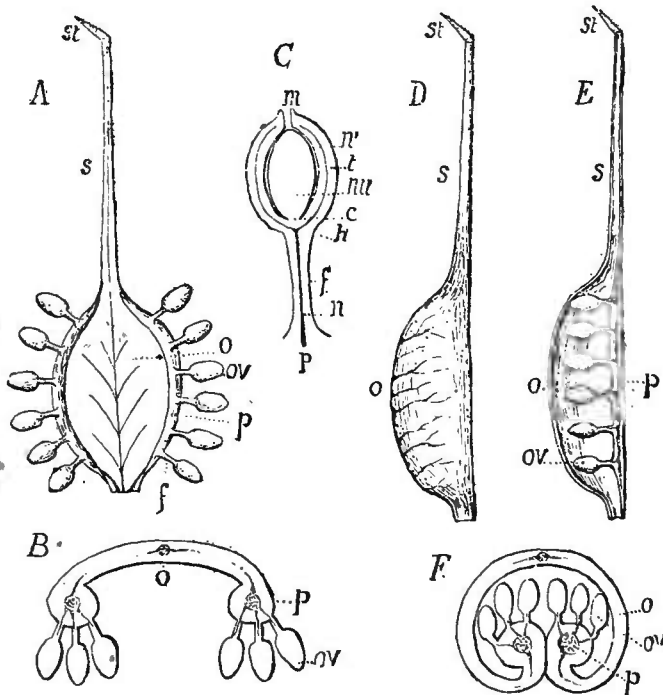


Fig. 164. — A, un carpelle ouvert, vu de face: *o*, ovaire; *p*, placente; *f*, funicule; *ov*, ovule; *s*, style; *st*, stigmate. B, l'ovaire en coupe transversale. C, un ovule grossi, coupé en long; *f*, funicule avec sa nervure *n*; *h*, hile; *t*, tégument avec ses nervures *n'*; *nu*, nucelle; *m*, micropyle; *c*, chalaze. D, un carpelle fermé, vu de côté. E, le même coupé en long. F, l'ovaire en coupe transversale.

**Pistil.** — Le quatrième verticille, situé tout au centre de la fleur, et au-dessus duquel avorte le sommet du pédicelle, est le *pistil*. Il est formé de feuilles profondément différenciées aussi, mais tout autrement que les étamines; chacune de ces feuilles est un *carpelle*.

Un carpelle est formé d'un limbe sessile, élargi dans sa portion inférieure, se continuant par un prolongement grêle, et se terminant par une languette (fig. 164, A et B). La partie inférieure élargie, parcourue en son milieu par une nervure médiane, a ses deux bords épaissis et traversés chacun par une nervure marginale. Sur chaque bord épaissi s'attachent, par le moyen de petits

cordons, un certain nombre de corps arrondis, disposés en une ou plusieurs



séries longitudinales. Ces corps arrondis sont autant d'*ovules*. La cordelette qui suspend l'ovule est le *funicule*. Le bord épaissi du carpelle où les ovules s'attachent est le *placente*. Enfin l'ensemble ainsi formé par la région élargie du carpelle est l'*ovaire*.

Le prolongement étroit du limbe, où pénètre la nervure médiane, ne porte rien sur ses bords : c'est le *style*. Enfin la languette, où se termine la nervure médiane, a sa surface hérissée de papilles et de poils qui sécrètent un liquide visqueux : c'est le *stigma*.

Le funicule de l'ovule est traversé par une petite nervure, qui est une branche de la nervure marginale ou placentaire du carpelle ; le point où il s'attache à l'ovule est le *hile*. L'ovule lui-même est formé de deux parties. La partie externe, en forme d'urne, est attachée sur le funicule au hile, et se trouve ouverte en un autre point de manière à donner accès vers la partie interne : c'est le *tégument* (fig. 164, C). Son ouverture est appelée *micropyle*. La partie interne est une masse de forme ovale ou conique, attachée au tégument par sa base, enveloppée par lui latéralement et tournant son sommet vers le micropyle : c'est le *nucelle*. Sa surface d'attache au tégument est appelée la *chalaze*.

Le tégument n'est pas autre chose qu'une expansion latérale du funicule, relevée en forme de sac. La nervure du funicule s'y répand d'ordinaire et même s'y ramifie, soit suivant le mode penné, soit suivant le mode palmé sous sa modification peltée. Il en résulte que la conformation du tégument n'est symétrique que par rapport à un plan. En résumé, le tégument est un petit limbe attaché par un petit pétiole, le funicule, sur le bord renflé du carpelle, comme un lobe ou un segment de feuille simple sur le bord du limbe général, ou comme une foliole de feuille composée sur le bord du pétiole général.

Le nucelle, toujours dépourvu de nervures, est une excroissance du parenchyme, une émergence de ce segment ou de cette foliole, insérée sur sa ligne médiane et ordinairement sur sa face supérieure, de manière que son axe soit compris dans le plan de symétrie du segment. Cette protubérance est le siège d'un travail intérieur que nous étudierons plus tard et par suite duquel, au moment de l'épanouissement de la fleur, le nucelle se trouve avoir formé en lui les corpuscules qui jouent le rôle femelle dans la formation de l'œuf. Le nucelle du carpelle correspond donc au sac pollinique de l'étamine. Il y a cette différence pourtant entre l'émergence mâle et l'émergence femelle, que la première est libre et nue, tandis que la seconde est ordinairement enveloppée par le segment carpellaire qui la porte et qui se relève autour d'elle en ne laissant l'accès libre qu'à son sommet. Pour atteindre ce résultat, ce segment est obligé de se séparer à la fois de ses congénères et du carpelle commun qui les porte.

Le nucelle étant l'organe reproducteur femelle, cette dénomination peut être transportée d'abord à l'ovule, puis au carpelle tout entier, qui est ainsi la feuille femelle de la fleur au même titre que l'étamine en est la feuille mâle, enfin à l'ensemble du pistil, qui devient le verticille femelle, le *gynécée*, comme on dit aussi quelquefois.

On a supposé dans tout ce qui précède que le carpelle est une feuille étalée, ouverte, comme sont toujours les sépales, les pétales et les étamines. Il en est

ainsi assez souvent, par exemple dans le Résède (*Reseda*), la Violette (*Viola*), le Groseillier (*Ribes*), l'Orchidée (*Orchis*), etc. L'ovaire est alors plan ou plus fréquemment creusé en nacelle sur sa face supérieure, avec ses deux bords renflés ovulifères repleyés un peu en dedans. Le style est plan ou creusé en gouttière, et le stigmate étalé en languette. Les placentes sont situés sur la paroi interne du pistil, et l'espace que le pistil enveloppe au centre de la fleur n'est pas subdivisé. On dit que les placentes sont *pariétaux*, que la *placentation* est *pariétale*.

Mais plus souvent il arrive que le carpelle, en se développant, se replie et se ferme (fig. 164, *D, E, F*). La face supérieure devient alors de plus en plus concave; les deux bords renflés, repleyés d'abord en dedans, puis en dehors, se rapprochent l'un de l'autre et s'unissent le long d'une bande qui appartient à leur face inférieure. L'ovaire forme désormais une cavité close et c'est à l'angle interne de cette cavité, du côté de l'axe de la fleur, que se trouvent les deux bords placentaires. Les placenets et la placentation sont dits *axiles*. Le style se replie de même en un cylindre qui surmonte comme une cheminée la chambre ovarienne, mais le stigmate demeure étalé, et à sa base s'ouvre la cheminée du style. Il en est ainsi dans la Pivoine (*Pæonia*), la Spirée (*Spiræa*), le Butome (*Butomus*), etc.).

La carpelle peut donc, avec la même constitution essentielle, présenter deux manières d'être différentes, être ouvert ou fermé. S'il est ouvert, la placentation des ovules est pariétale; s'il est fermé, elle est axile. Ces deux manières d'être se rencontrent quelquefois dans un seul et même carpelle. L'ovaire est alors fermé à la base, ouvert au sommet, et le même placente est axile dans sa partie inférieure, pariétal dans sa région supérieure. C'est ce qu'on voit par exemple dans certaines Saxifrages (*Saxifraga granulata*, *Aizoon*, etc.).

Toute fleur qui possède l'organisation que nous venons d'étudier, c'est-à-dire, de dedans en dehors : un verticille femelle, un verticille mâle, et une double enveloppe autour d'eux, est dite *hermaphrodite complète* ou *dipérianthée*. Mais on rencontre souvent des fleurs plus simples et d'autres plus compliquées, et il faut tracer les principaux degrés de cette simplification et de cette complication.

**Fleurs verticillées plus simples.** — C'est déjà une simplification quand les deux verticilles externes deviennent semblables l'un à l'autre, soit que le calice se colore comme la corolle (Liliacées, Amaryllidées, Iridées, etc.), soit qu'au contraire la corolle demeure verte comme le calice, comme dans les Joncées, le Rumex (*Rumex*), etc. Le périanthé est encore formé, il est vrai, de deux verticilles, mais il n'est plus différencié; il est tout entier pétaloïde dans le premier cas, tout entier sépaloïde dans le second. Avec quatre verticilles, la fleur n'a plus alors en réalité que trois formations distinctes : périanthé, androcée et pistil.

La simplification se marque davantage quand la fleur se réduit à trois verticilles, ce qui peut arriver de plusieurs manières différentes.

Si le périanthé ne comprend qu'un verticille enveloppant l'androcée et le pistil, ce verticille unique, quelle qu'en soit la couleur, est considéré comme étant le calice, et la corolle comme absente. La fleur est dite *hermaphrodite apétale*

ou *monopérianthée*, comme dans l'Orme (*Ulmus*), l'Aristolochie (*Aristolochia*), le Nyctage (*Mirabilis*), l'Anémone (*Anemone*), la Clématite (*Clematis*), etc.

Avec un calice et une corolle, la fleur peut n'avoir qu'un pistil, sans androcée. Mais alors la plante produit soit sur le même individu, soit sur des individus différents, une seconde espèce de fleur, complémentaire de la précédente, qui, avec un calice et une corolle, possède un androcée, sans pistil. La première fleur est dite femelle, la seconde mâle; les fleurs sont *unisexuées*. La plante est *monoïque*, si les fleurs des deux sortes sont réunies sur le même individu, comme dans la Courge (*Cucurbita*), etc.; elle est *dioïque*, si elles se trouvent séparées sur deux individus différents, comme dans le Cocotier (*Cocos*), le Phénice (*Phoenix*), etc. L'individu qui ne produit que des fleurs mâles est dit lui-même mâle; celui qui ne porte que des fleurs femelles est désigné tout entier comme femelle.

La simplification fait un nouveau pas, si la fleur ne comprend que deux verticilles, ce qui peut avoir lieu encore de deux manières différentes. Le périanthé peut manquer complètement et la fleur, qui se compose d'un androcée et d'un pistil, est dite *hermaphrodite nue* ou *apérianthée*, comme dans le Frêne (*Fraxinus*) et le Callé (*Calla*). Le périanthé peut être formé d'un verticille, qui est un calice; le second verticille est alors un androcée dans certaines fleurs (fig. 148), un pistil dans d'autres fleurs, complémentaires des premières. Les fleurs sont encore unisexuées, les unes mâles, les autres femelles, mais en outre elles sont apétales. Il y a tantôt monœcie, comme dans le Chêne (*Quercus*), le Châtaignier (*Castanea*), le Figuier (*Ficus*), etc., tantôt diœcie, comme dans le Chanvre (*Cannabis*), le Houblon (*Humulus*), la Mercuriale (*Mercurialis*), etc.

Enfin la fleur peut se réduire à un seul verticille. Ce verticille est l'androcée pour certaines fleurs, le pistil pour d'autres fleurs, complémentaires des premières. Les fleurs sont encore unisexuées, mâles ou femelles, mais en outre elles sont *nues*. Il y a tantôt monœcie, comme dans le Gouet (*Arum*) (fig. 157), où les fleurs mâles et femelles font partie du même épi, les femelles en bas, les mâles au-dessus d'elles, comme dans la plupart des Laïches (*Carex*), etc.; tantôt diœcie, comme dans le Saule (*Salix*) (fig. 163), etc. Si, dans ce verticille unique, le nombre des parties se réduit à l'unité, on atteint le dernier degré de simplification. Une étamine d'un côté, un carpelle de l'autre: telle est la fleur réduite à sa plus simple expression, telle qu'on la rencontre par exemple dans le Platane (*Platanus*), la Naïade (*Najas*), etc.

**Fleurs verticillées plus compliquées.** — Souvent, au contraire, la fleur, déjà complète, se complique par l'adjonction de nouveaux verticilles à l'une ou à l'autre des quatre formations qu'elle présente.

Le calice et la corolle peuvent être formés de deux ou de plusieurs verticilles de sépales ou de pétales (Ménispermées, Berbéridées, etc.); mais surtout il est très fréquent de voir l'androcée comprendre deux ou un plus grand nombre de verticilles d'étamines semblables: deux dans les Liliacées, Amaryllidées,

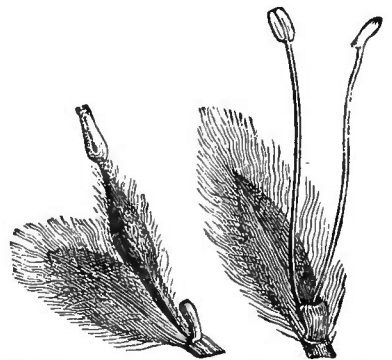


Fig. 165. — Fleurs unisexuées nues du Saule; à droite, fleur mâle; à gauche, fleur femelle.

Géraniacées, etc., où on le dit *diplostémone*; un plus grand nombre dans beaucoup de Rosacées, de Lauracées, dans l'Ancolie (*Aquilegia*), etc. Le pistil multiplie aussi parfois ses verticilles, comme dans le Punice grenadier (*Punica Granatum*) où il offre deux rangs de carpelles.

**Relations de nombre des verticilles.** — Que la fleur ait quatre verticilles, qu'elle en ait un nombre plus petit ou plus grand, il peut arriver que le nombre des feuilles demeure le même dans tous les verticilles. Il est partout de 2 dans la Circée (*Circæa*) et le Maïanthème (*Majanthemum*); partout de 3 dans les Liliacées, les Iridées, etc.; partout de 4 dans les Onagres (*Oenothera*), les Bruyères (*Erica*), etc.; partout de 5 dans les Géraines (*Geranium*), les Crassules (*Crassula*), etc.: la fleur est alors *isomère*. Ailleurs le nombre des feuilles change d'un verticille à l'autre. Après 3 étamines à l'androcée, par exemple, il est fréquent de trouver 2 carpelles au pistil (Solanées, Composées, etc.): la fleur est alors *hétéromère*.

**Relations de position et ordre de développement des verticilles.** — La disposition habituelle des verticilles foliaires, quand ils sont isomères, est, comme on sait, l'alternance. Pourtant, comme il n'y a aucune raison pour ériger ce fait en règle générale, on ne sera pas surpris si la fleur offre quelquefois des verticilles superposés. Ainsi dans la Vigne (*Vitis*) et les autres Vitées, les cinq étamines sont superposées aux cinq pétales et non alternes avec eux; il en est de même dans les Primulacées, les Myrsinées et les Plombaginées, de même encore dans les Rhamnées. Dans les Malvacées, dans l'Androsème (*Androsæmum*), etc., les cinq étamines ramifiées sont aussi superposées aux pétales et non alternes avec eux. Dans les Santalacées, les Chénopodiacées, les Protéacées, où la corolle manque, les étamines sont superposées aux sépales.

Ainsi encore, dans un grand nombre de fleurs isomères à androcée diplostémone, les carpelles sont superposés aux étamines du second rang et par conséquent aux pétales (Géraniacées, Rutacées, Éricacées, etc.). La position des carpelles varie d'ailleurs quelquefois dans la même famille (Caryophyllées, etc.), bien plus, dans le même genre. Chez certaines Spirées (*Spiræa lanceolata*, etc.), par exemple, les cinq carpelles, au lieu d'alterner avec les cinq étamines qui les précèdent, comme dans la plupart des espèces de ce genre, leur sont au contraire superposés.

Quand les verticilles sont hétéromères, leur disposition relative ne peut plus se définir d'une manière aussi simple. Tout ce qu'on peut dire de plus général à cet égard, c'est qu'ils se rapprochent le plus possible de l'alternance, sans altérer la symétrie de la fleur, de manière à observer la règle mécanique du plus grand espace libre, énoncée à la page 66 et à la page 308.

Dans tous les cas, les verticilles floraux apparaissent successivement sur le réceptacle suivant la règle générale des feuilles verticillées, c'est-à-dire de bas en haut: le calice d'abord, ensuite la corolle, puis l'androcée, et en dernier lieu le pistil. Si la corolle paraît quelquefois postérieure à l'androcée, c'est parce que les pétales demeurent d'abord très courts et sont de bonne heure dépassés par les étamines.

**Fleurs cycliques.** — Certaines fleurs, avons-nous dit, ont leurs sépales, leurs

pétales, leurs étamines, leurs carpelles disposés isolément à chaque nœud ; les feuilles florales se succèdent alors, par cycles superposés, ordinairement en nombre considérable et indéterminé, le long d'une spire serrée qui fait de nombreux tours à la surface du réceptacle. Ces fleurs *cycliques* sont relativement rares et ne se rencontrent que dans certains groupes de Dicotylédones (Magnoliacées, Anonacées, Calycanthées, Renonculacées, Nymphéacées, Cactées, etc.).

Les quatre formations peuvent y être aussi distinctes l'une de l'autre que dans les fleurs verticillées, parce que chacune d'elles comprend exactement un ou plusieurs cycles ; le passage s'opère alors brusquement, sur la spire commune, des sépales aux pétales, de ceux-ci aux étamines, et des étamines aux carpelles. Quelquefois la divergence demeure la même dans tous les cycles de la fleur. Dans la Dauphinelle consoude (*Delphinium Consolida*), par exemple, le calice forme un cycle  $\frac{2}{5}$ , la corolle un second cycle  $\frac{2}{5}$  superposé au premier, l'androcée trois cycles  $\frac{2}{5}$ , et enfin la spirale se termine par un seul carpelle. Mais parfois aussi la divergence change brusquement d'un cycle à l'autre, à la limite de deux formations. Ainsi dans les Nigelles (*Nigella*) du sous-genre Garidelle (*Garidella*), la spirale  $\frac{2}{5}$  développe d'abord deux cycles, qui sont le calice et la corolle, puis elle passe brusquement à  $\frac{3}{8}$  et forme un à deux cycles d'étamines ; après quoi elle se termine par deux à quatre carpelles. Dans les Dauphinelles (*Delphinium*) de la section Delphinelle (*Delphinellum*), le calice est un cycle  $\frac{2}{5}$ , la corolle un cycle  $\frac{3}{8}$ , puis viennent deux à trois cycles d'étamines suivant  $\frac{3}{8}$ , et enfin trois carpelles. Dans les Dauphinelles (*Delphinium*) de la section Staphysaigre (*Staphysagria*) et dans les Aconits (*Aconitum*), enfin, le calice est un cycle  $\frac{2}{5}$ , la corolle un cycle  $\frac{3}{8}$ , les étamines se succèdent en un ou deux cycles  $\frac{2}{1}$  ou  $\frac{13}{34}$ , enfin trois à cinq carpelles terminent la spirale.

Mais il arrive aussi que le long de la spirale commune on passe insensiblement des sépales aux pétales et des pétales aux étamines, les carpelles restant toujours sans aucun intermédiaire avec celles-ci. Ainsi dans le Camélier (*Camellia*), par exemple, dans les Calycanthées, les nombreuses feuilles du calice et de la corolle, disposées sur une spirale continue, passent par des modifications insensibles les unes dans les autres, et il est impossible de dire où les sépales finissent et où les pétales commencent. De même dans les Nymphées (*Nymphaea*), les pétales et les étamines, qui se suivent en grand nombre sur une spirale commune, passent insensiblement les uns aux autres. L'étude de ces sortes de fleurs est précisément très intéressante parce qu'il est facile d'y suivre la marche progressive de la différenciation florale.

Dans les fleurs cycliques, l'ordre d'apparition des divers cycles est toujours rigoureusement basifuge.

**Fleurs à disposition mixte.** — Dans les fleurs verticillées, le nombre des parties de chaque verticille peut varier d'un verticille à l'autre ; dans les fleurs cycliques, la divergence, c'est-à-dire le nombre des parties du cycle, peut varier d'un cycle à l'autre, soit par sauts brusques comme dans les Aconits (*Aconitum*) et certaines Dauphinelles (*Delphinium*), soit progressivement comme dans les Nymphées (*Nymphaea*). Il n'est donc pas surprenant de voir que la

même fleur puisse renfermer à la fois des verticilles et des cycles. On a des exemples de ces fleurs mixtes dans beaucoup de Renonculacées, où le calice et la corolle forment deux verticilles alternes de cinq feuilles chacun, tandis que les nombreuses étamines et les nombreux carpelles se suivent en une spirale continue.

**Orientation de la fleur et de ses diverses parties.** — Pour faciliter l'étude, il est nécessaire de rapporter la position de la fleur tout entière et celle de chacune de ses parties à une certaine direction fixe, convenablement choisie. La fleur naissant, en général, sur une branche ou sur un pédicelle, à l'aisselle d'une feuille ou d'une bractée, on convient de placer toujours la branche ou le pédicelle en arrière ou en dessus, la feuille ou la bractée mère en avant ou en dessous. On nomme dès lors côté *postérieur* ou *supérieur* de la fleur, le côté tourné vers la branche ou le pédicelle, côté *antérieur* ou *inférieur* le côté tourné vers la feuille ou la bractée. La fleur prend en même temps un côté droit et un côté gauche.

Puis, si l'on imagine un plan longitudinal mené d'avant en arrière à travers la fleur et comprenant à la fois l'axe de la branche mère, celui du rameau floral et la ligne médiane de la feuille mère, ce sera le *plan médian* ou la *section médiane* de la fleur; il la partage en une moitié droite et une moitié gauche. Les feuilles florales que ce plan coupe en deux sont dites *médianes*, médianes antérieures, ou médianes postérieures. Si l'on imagine un plan passant encore par l'axe du rameau floral, mais perpendiculaire au précédent, ce plan sera le *plan latéral* ou la *section latérale* de la fleur; il la partage en une moitié postérieure et une moitié antérieure. Les feuilles florales qu'il coupe en deux sont dites *latérales*, latérales de droite, ou latérales de gauche. Les deux plans bissecteurs des deux précédents peuvent être appelés *plans diagonaux*, *sections diagonales* de la fleur; les feuilles qu'il coupe en deux sont dites *diagonales*.

Reprenons maintenant avec quelques détails l'étude des quatre formations différenciées qui constituent une fleur complète.

### § 3

#### Le calice.

**Forme des sépales.** — Les sépales sont des feuilles ordinairement sessiles, dont le limbe, inséré par une large base, est le plus souvent entier et terminé en pointe. On y voit une nervure médiane, de laquelle partent latéralement des rameaux pennés, et parfois aussi deux nervures marginales. Les deux faces sont perforées de stomates et souvent garnies de poils. Il s'y fait parfois, en un point situé vers la base, une croissance exagérée; cette région proémine alors en forme d'une bosse creuse et, si elle est plus développée, d'un éperon. On trouve des sépales bossus dans la Scutellaire (*Scutellaria*), dans les Crucifères (fig. 170, A), etc., des sépales éperonnés dans la Dauphinelle (*Delphinium*), la Capucine (*Tropæolum*) (fig. 166), etc. Les sépales sont habituellement verts; quand ils sont dépourvus de chlorophylle, on les dit colorés ou *pétaloïdes*,

comme dans la Tulipe (*Tulipa*), la Clématite (*Clematis*), la Fuchsia (*Fuchsia*), le Punice grenadier (*Punica Granatum*), etc.

Si les sépales sont tous de même forme et d'égale dimension, ou si, étant de formes différentes et de dimensions inégales, ils alternent régulièrement, comme dans les Crucifères, le calice est symétrique par rapport à l'axe de la fleur, il est dit *régulier*. Si, au contraire, l'un des sépales est plus développé que les autres, qui vont décroissant de chaque côté, le calice n'est plus symétrique que par rapport au plan qui passe par l'axe de la fleur et par la nervure médiane du grand sépale; on le dit alors, par un choix d'expression assez malencontreux, *irrégulier*, comme dans la Capucine (*Tropæolum*), l'Aconit (*Aconitum*), etc. Le plan de symétrie du calice est généralement antéro-postérieur, c'est-à-dire qu'il coïncide avec le plan médian de la feuille mère; il divise la fleur en deux moitiés droite et gauche, qui sont l'image l'une de l'autre dans un miroir.

**Origine et croissance des sépales.** — Les sépales naissent au pourtour du réceptacle comme autant de petits mamelons séparés. Quand ils sont opposés par paires, ceux d'une même paire naissent toujours en même temps, comme dans les Crucifères. Quand ils sont verticillés par 3 ou 5, ils apparaissent au contraire successivement avec une divergence  $\frac{1}{3}$  ou  $\frac{2}{5}$ ; le verticille est successif. Si le calice est irrégulier, la première apparition des sépales s'opère déjà symétriquement par rapport au plan de symétrie de la forme définitive. Dans les Papilionacées, par exemple, c'est le grand sépale antérieur qui naît d'abord, puis en même temps les deux moyens, enfin en dernier lieu et en même temps les deux plus petits; le développement du calice a lieu d'avant en arrière.

Nés ainsi côte à côte et indépendamment sur le réceptacle, les sépales cessent bientôt de croître par leur sommet, et c'est par un allongement intercalaire qu'ils grandissent plus tard pour atteindre leur dimension définitive. Suivant la hauteur où se localise cette croissance intercalaire, le calice prend deux aspects différents. Si la zone de croissance est située dans chaque sépale à quelque distance de sa base, tous les sépales s'allongent indépendamment et demeurent séparés: le calice est *dialysépale*, comme dans la Tulipe (*Tulipa*), la Renoncule (*Ranunculus*), etc. Si, occupant la base même de chaque sépale, elle conflue latéralement avec ses congénères de manière à former un anneau continu, il y a condescence, et les sépales se trouvent unis dans une plus ou moins grande étendue de leur région inférieure: le calice est *gamosépale* (Labiées, fig. 167, Silénées, fig. 168, etc.). L'anneau de croissance produit, en effet, une pièce unique, plus ou moins haute, en forme de tube ou de coupe, qui soulève les parties déjà formées et au bord de laquelle ces parties proéminent, suivant leur dimension, comme

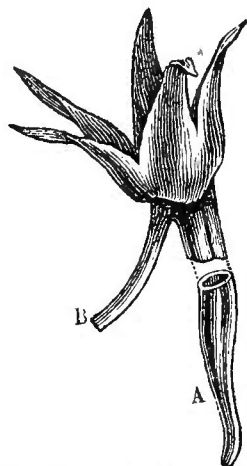


Fig. 166. — Calice de la Capucine. A, éperon coupé. B, pédicelle.



Fig. 167.



Fig. 168.

autant de festons, de dents, de lobes ou de partitions; aussi le calice gamosépale est-il dit, suivant les cas, crénelé, denté (fig. 168), lobé (fig. 167), ou parti. Au nombre de ces dents ou de ces lobes, on reconnaît facilement combien il entre de sépales dans la constitution d'un pareil calice. Déjà signalée entre les feuilles ordinaires (p. 298) et entre les bractées (p. 351), cette concrescence se montre plus fréquente entre les sépales, sans doute à cause de leur large insertion sur une circonférence relativement étroite.

Si les sépales concrescents possèdent, outre la nervure médiane, deux nervures marginales, celles-ci se confondent souvent d'un sépale à l'autre en une nervure unique, qui correspond à l'intervalle entre deux dents ou lobes consécutifs. Avec cinq sépales, le calice gamosépale des Labiées présente ainsi dix nervures. Les nervures marginales géminées se prolongent parfois au-delà des angles rentrants, en formant au fond de chacun d'eux une petite dent. Ainsi, par exemple, avec six sépales, le calice gamosépale des Cuphées (*Cuphea*) possède douze dents, six correspondant aux sépales et six intercalaires.

Dialysépale ou gamosépale, le calice peut être régulier ou irrégulier; il en résulte pour lui quatre manières d'être différentes. Le calice dialysépale est régulier, par exemple, dans le Lis et la Renoncule, irrégulier dans l'Aconit. Le calice gamosépale est régulier dans la Primevère, beaucoup de Labiées, les Silénées (fig. 168), irrégulier dans les Papilionacées, dans la Capucine (fig. 166).

**Ramification des sépales. Calicule.** — Il est assez rare que les sépales se ramifient. Pourtant il en est qui forment des stipules à leur base. Les stipules des deux sépales voisins s'unissent alors par une croissance commune, comme on l'a vu pour celles des feuilles ordinaires dans le Houblon (*Humulus*) et le Gaillet croisette (*Galium Cruciata*). Il en résulte des folioles géminées, en même nombre que les sépales et alternes avec eux. On appelle *calicule* l'ensemble de ces dépendances stipulaires du calice; on en voit des exemples dans le Fraisier (*Fragaria*), la Potentille (*Potentilla*), etc. Les petites dents intercalaires du calice gamosépale des Cuphées (*Cuphea*) et d'autres analogues, sont aussi des dépendances bistipulaires des sépales et leur ensemble mériterait le nom de calicule.

Il faut bien se garder d'ailleurs de confondre le calicule, qui est toujours une dépendance du calice, avec ces involucres uniflores dont il a été question plus haut (p. 349).

**Préfloraison du calice.** — D'une façon générale, on appelle *préfloraison* la manière dont les diverses feuilles d'un verticille floral, notamment celles du calice et de la corolle, se trouvent disposées dans le bouton, avant leur épanouissement. C'est, en un mot, la préfoliation de la fleur (p. 309). Qu'ils soient libres ou concrescents, égaux ou inégaux, les sépales peuvent affecter dans le bouton plusieurs dispositions relatives, plusieurs préfloraisons, que l'on distingue et dénomme comme il suit.

La préfloraison du calice est *valvaire*, quand les sépales rapprochent simplement leurs bords dans le bouton, sans se recouvrir d'aucune manière (Malvacées, etc.). Elle est *tordue*, quand chaque sépale recouvre en partie l'un de ses voisins et est recouvert en partie par l'autre, comme dans l'Ardisie (*Ardisia*), le Cyclame (*Cyclamen*, etc.). Elle est *spiralée*, quand les sépales se recouvrent



comme s'ils appartenait, non à un verticille, mais à un cycle de feuilles isolées. Avec trois sépales, par exemple, il y en a un recouvrant, un recouvert et un mi-partie recouvert mi-partie recouvrant, comme dans un cycle  $\frac{1}{3}$  (Tulipe, etc.). Avec cinq sépales, il y en a deux recouvrants, deux recouverts et un mi-partie recouvrant mi-partie recouvert, comme dans un cycle  $\frac{2}{5}$  (Rosier, Œillet, etc.). Ce dernier cas, assez fréquent, est souvent désigné sous le nom de préfloraison *quinconciale*.

La préfloraison est *cochléaire*, quand l'un des sépales recouvre les deux voisins, qui à leur tour recouvrent le quatrième, s'il y en a quatre, le quatrième et le cinquième, s'il y en a cinq. Avec quatre sépales, il y en a donc un recouvrant, un recouvert opposé diamétralement au premier, et deux mi-partie recouvrants mi-partie recouverts. Avec cinq sépales, il y en a un recouvrant, un recouvert éloigné du premier, et trois mi-partie recouvrants et recouverts (Aconit, etc.). Enfin la préfloraison est *imbriquée*, quand l'un des sépales étant extérieur, l'un de ses voisins est intérieur, et tous les autres mi-partie extérieurs et intérieurs. Elle diffère de la préfloraison cochléaire parce que les sépales externe et interne, au lieu d'être éloignés, sont contigus.

**Épanouissement du calice. Nutation et mouvements spontanés des sépales.**

— A un moment donné, les sépales, appliqués l'un contre l'autre dans le bouton comme il vient d'être dit, se séparent et se rejettent en dehors; fermé jusque-là, le calice s'ouvre, et c'est ainsi que commence l'épanouissement de la fleur. Comme pour les feuilles ordinaires, l'effet est dû à ce que chaque sépale, qui jusqu'alors s'était accru davantage sur la face externe, s'allonge maintenant davantage sur la face interne. C'est donc un phénomène d'épinastie ou de nutation.

Une fois épanouis, les sépales se montrent parfois doués de mouvements spontanés qui, périodiquement, les recourbent en dedans et en dehors, et à intervalles réguliers ferment et rouvrent le calice. Ainsi, dans des conditions constantes de lumière et de chaleur, le Nyctage (*Mirabilis*) ouvre son calice pétaloïde vers cinq heures du soir pour le fermer vers dix heures et le rouvrir de nouveau le lendemain à la même heure; d'où son nom vulgaire de Belle-de-nuit. Le Cierge grandiflore (*Cereus grandiflorus*) rouvre son calice chaque soir vers huit heures. L'Ornithogale à ombelle (*Ornithogalum umbellatum*) ouvre sa fleur à onze heures du matin et doit à cette circonstance son nom vulgaire de Dame d'onze heures. La Ficoïde barbue (*Mesembrianthemum barbatum*) l'ouvre à huit heures du matin pour la refermer à deux heures après-midi. Ces mouvements spontanés sont dus à des variations de longueur provoquées dans la face interne des sépales par des causes intérieures. La face externe ne change pas de dimension. Tout élargissement de la face interne amène l'ouverture, tout rétrécissement la fermeture du calice. C'est à la base des sépales que se localisent les changements de volume et que s'opèrent les courbures qui déplacent l'organe tout entier. Les pétales présentent des phénomènes du même ordre et nous y reviendrons à leur sujet.

Il est quelques fleurs où les sépales ne se séparent pas ainsi, où le calice ne s'épanouit pas. Il se détache alors circulairement à sa base et s'enlève tout d'une pièce, comme un bonnet ou un opercule. Après sa chute, les pétales et

les parties internes s'épanouissent successivement. On a des exemples de cette caducité dans le calice à deux sépales des Papavéracées, dans le calice à cinq sépales de certaines Myrtacées, comme l'Eucalypte (*Eucalyptus*), le Calyptranthe (*Calyptranthes*), etc.

Enfin, sur certaines plantes dont le calice s'épanouit comme d'ordinaire dans les fleurs normales, il n'est pas rare de rencontrer d'autres fleurs où les sépales ni ne s'épanouissent, ni ne tombent, où le calice demeure indéfiniment fermé, qui ne s'ouvrent par conséquent jamais; c'est ce qu'on observe, par exemple, dans la Violette (*Viola*), l'Oxalide (*Oxalis*), le Lamier (*Lamium*), etc.

**Avortement et absence des sépales.** — Quand le calice est dialysépale et irrégulier, certains sépales, avons-nous dit, demeurent plus petits que les autres. Il peut se faire qu'une fois nés ils ne croissent que très peu ou pas du tout, pendant que les autres atteignent une dimension considérable: ils avortent. Ainsi, dans la Balsamine (*Balsamina*), les deux sépales antérieurs avortent, les deux latéraux demeurent petits, le postérieur seul prend un grand développement.

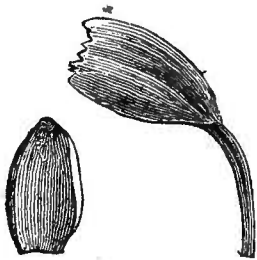
Quand le calice est régulier, les sépales peuvent tous à la fois s'arrêter de bonne heure dans leur croissance, avorter tous ensemble, comme dans la Vigne (*Vitis*), où le calice se réduit à un petit rebord à cinq festons à peine indiqués.

Enfin nous savons qu'il est des fleurs, hermaphrodites comme celles du Frêne (*Fraxinus*) et du Calle (*Calla*), unisexuées comme celles du Saule (*Salix*) et du Gouet (*Arum*), où il n'apparaît sur le réceptacle aucune trace de sépales, qui sont absolument dépourvues de périanthe.

#### § 4

#### La corolle.

**Forme des pétales.** — Les pétales sont des feuilles souvent sessiles (fig. 169, A), dont le limbe, inséré sur le réceptacle par une base étroite, s'élargit ordinairement beaucoup dans sa région supérieure. Il n'est pas rare cependant d'y voir un pétiole bien développé (fig. 169, B) qu'on appelle l'*onglet*, comme dans l'OEillet (*Dianthus*), le Nérion (*Nerium*), etc. La nervation du limbe offre les diverses dispositions signalées dans les feuilles végétatives. Dans les Composées, elle se réduit souvent à deux nervures marginales, sans médiane.



A Fig. 169. B

Les deux faces du pétale sont pourvues de stomates, souvent hérissées de papilles courtes et serrées qui leur donnent un velouté remarquable, parfois munies d'émergences en forme de franges, comme dans les Irides (*Iris*), etc.

Le pétale prend quelquefois en un point une croissance superficielle exagérée; cette place devient concave d'un côté, en forme de poche, convexe du côté opposé, en forme de bosse. Si la croissance locale continue plus longtemps, la poche se creuse de plus en plus, la bosse proémine toujours davantage en se rétrécissant et devient un *éperon*. C'est généralement vers la base du

vétale que s'opère cette localisation de croissance et vers l'extérieur que s'allonge la bosse ou l'éperon. Il en est ainsi, par exemple, dans les pétales bossus de la Fumeterre (*Fumaria*), de la Violette (*Viola*), du Muflier (*Antirrhinum*), dans les pétales éperonnés de l'Ancolie (*Aquilegia*) (fig. 170, C), de l'Épimède

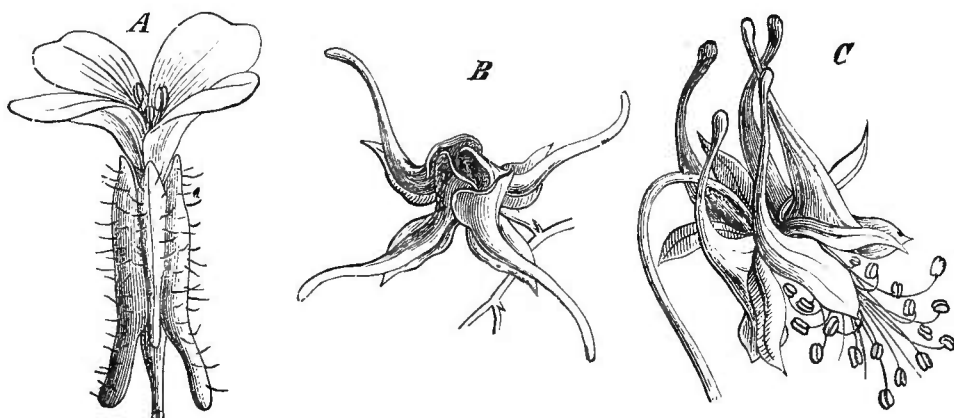


Fig. 170. — Fleurs avec éperons aux sépales (A) et aux pétales (B, C) : A, de la Lunetière (*Biscutella hispida*) ; B, de l'Épimède (*Epimedium grandiflorum*) ; C, de l'Ancolie (*Aquilegia canadensis*) (Sachs).

(*Epimedium*) (fig. 170, B), de la Linaire (*Linaria*) (fig. 185), etc. ; dans la Dauphinelle (*Delphinium Consolida*), le pétale postérieur (fig. 171) enfonce son éperon dans celui du sépale auquel il est superposé. Mais le même phénomène peut se produire vers le milieu de la longueur du pétale et de manière à projeter vers l'intérieur la bosse ou l'éperon, comme on le voit dans la plupart des Borraginées : Bourrache (*Borrago*), Consoude (*Symphytum*), etc. Il peut s'opérer aussi vers le sommet du pétale, qui se renfle en casque ou en capuchon, comme dans l'Aconit (*Aconitum*) (fig. 172). Ailleurs le pétale se creuse tout entier en cornet, comme dans l'Hellébore (*Helleborus*) (fig. 173).

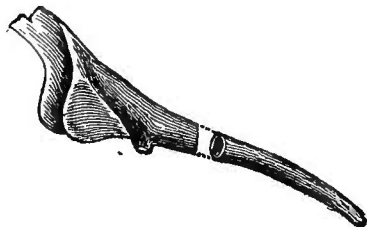


Fig. 171.



Fig. 172.

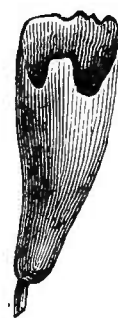


Fig. 173.

Les pétales sont généralement dépourvus de chlorophylle, blancs ou parés des couleurs les plus vives et des nuances les plus éclatantes. Il en est qui prennent successivement plusieurs colorations différentes. La corolle de la Pulmonaire (*Pulmonaria*), de la Vipérine (*Echium*), de certains Myosotes (*Myosotis versicolor*, etc.), est d'abord rose, puis bleue. Celle de la Ketmie changeante (*Hibiscus mutabilis*) est blanche le matin, rose pâle à midi et rose vif le soir. Parfois cependant les pétales sont verts comme les sépales ; la corolle est *sépaloïde*, comme dans le Jonc (*Juncus*), le Rumex (*Rumex*), l'Érable (*Acer*), etc.

Si les pétales sont tous de même forme et de même dimension, ou si, de forme et de dimension différentes, ils alternent régulièrement, la corolle est

symétrique par rapport à l'axe de la fleur : elle est *régulière*, comme dans la Giroflée (*Cheiranthus*) (fig. 174), la Ronce (*Rubus*) (fig. 175), l'Œillet (*Dian-*

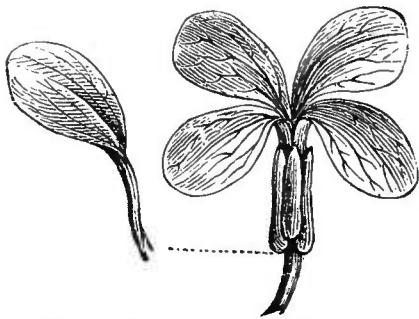


Fig. 174. — Fleur de Giroflée.

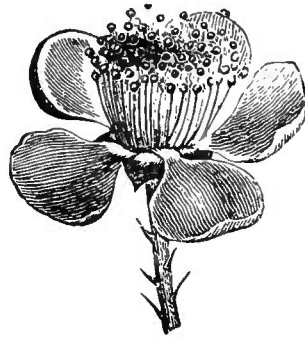


Fig. 175. — Fleur de Ronce.

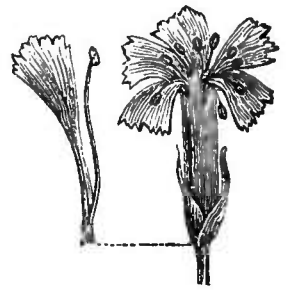


Fig. 176. — Fleur d'Œillet.

*thus*) (fig. 176), l'Ancolie (*Aquilegia*) (fig. 170, C), etc. S'il y a un ou deux pétales plus développés que les autres, qui vont en décroissant pareillement

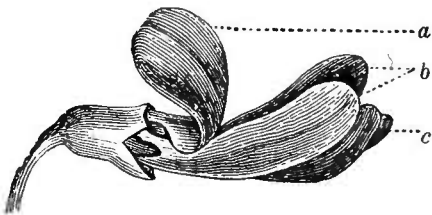


Fig. 177. — Fleur de Papilionacée : a étendard ; b, ailes ; c, carène.

de chaque côté, la corolle n'est plus symétrique que par rapport à un plan : elle est *irrégulière*, comme dans les Papilionacées (fig. 177), la Berce (*Hera-*

*cleum*) (fig. 178), la Capucine (*Tropæolum*), la Linaire (*Linaria*), l'Orchide, (*Orchis*), etc. Le plan de symétrie est ordinairement antéro-postérieur et

coupe la corolle en deux moitiés droite et gauche, qui sont l'image l'une de l'autre dans un miroir.

**Origine et croissance des pétales.** — Dans les fleurs verticillées à corolle régulière, les pétales naissent tous à la fois sur le réceptacle, un peu au-dessus des sépales ; le verticille est simultanément.



Fig. 178. — Fleur de Berce.

Quand la corolle est irrégulière leur apparition est, au contraire, successive ; elle a lieu d'avant en arrière (Papilionacées, Labiées), ou d'arrière en avant (Résédacées), et toujours en même temps de chaque côté du plan de symétrie. Dans les Papilionacées, par exemple, on voit poindre d'abord les deux pétales antérieurs (qui en s'accolant forment la *carène*), bientôt suivis des deux latéraux (les *ailes*) et c'est le postérieur (l'*étendard*) qui apparaît le dernier (fig. 177). Dans les fleurs cycliques, les pétales se forment successivement dans l'ordre ascendant de leurs divergences.

Nés ainsi côte à côte et indépendamment sur le réceptacle, les pétales cessent bientôt de croître au sommet ; c'est par un allongement intercalaire qu'ils grandissent plus tard et atteignent leur dimension définitive. Le temps

l'arrêt est souvent fort long; les pétales sont encore très petits quand déjà les autres parties de la fleur ont achevé leur développement dans le bouton, et c'est peu de temps avant l'épanouissement du calice qu'ils prennent tout d'un coup une croissance rapide. Suivant le mode de localisation de leur croissance intercalaire, les pétales s'allongent chacun pour son compte et demeurent séparés : la corolle est *dialypétale*, comme dans les Crucifères (fig. 170, A et 174), les Rosacées (fig. 175), les Caryophyllées (fig. 176), les Papilionacées (fig. 177), etc. Ou bien ils deviennent concrescents, s'unissent latéralement dans une pièce commune plus ou moins développée, en forme de coupe, de tube comme dans le Lilas (*Syringa*) (fig. 179), de cloche comme dans la Campanule (*Campanula*) (fig. 180), d'entonnoir comme dans le Nicotiane (*Nicotiana*) (fig. 181), de grelot comme dans l'Arbousier (*Arbutus*) (fig. 182), etc. : la corolle est *gamopétale*. Les choses se passent ici comme il a été dit plus haut pour le calice.



Fig. 179.

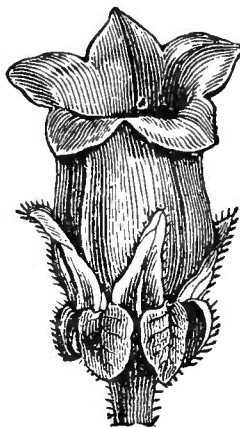


Fig. 180.

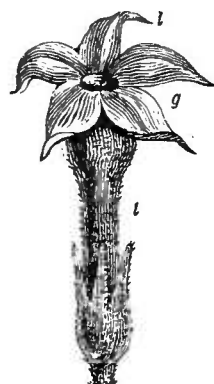


Fig. 181.

Le nombre des dents (fig. 182) ou des lobes plus ou moins profonds (fig. 179, 180 et 181) qui surmontent la pièce commune permet d'estimer le nombre des pétales qui entrent dans la composition de la corolle gamopétale. S'il arrive, comme dans le Liseron (*Convolvulus*), que les dents ou festons soient peu apparents, de façon que le bord de la corolle n'offre aucune découpure, on aura recours aux nervures principales qui la traversent pour déterminer le nombre des pétales constitutifs.

Quand les pétales concrescents ont chacun deux nervures marginales, il arrive assez souvent que, dans toute l'étendue de la pièce commune, les nervures latérales de deux pétales voisins se confondent en une seule; ces nervures géminées correspondent aux angles rentrants du bord, où elles se bifurquent (Primulacées, etc.). Quelquefois elles se prolongent au-dessus de la bifurcation dans autant de petites dents alternes avec les lobes, comme dans le Samole (*Samolus*). Dans la corolle gamopétale des Composées, il y a aussi concrescence des nervures marginales, mais comme les pétales y sont souvent dépourvus de nervure médiane, le tube ne renferme fréquemment que cinq nervures géminées alternes avec les lobes. En résumé, la concrescence des pétales peut s'opérer à deux degrés : se borner au parenchyme en laissant à chaque pétale sa nervation distincte, ou s'étendre aux nervures en les unissant en un système continu.

Dialypétale ou gamopétale, la corolle peut être régulière ou irrégulière : d'où résultent pour elle, comme pour le calice, quatre manières d'être différentes. La corolle dialypétale est irrégulière dans les Crucifères (fig. 170, A et fig. 174), les Rosacées (fig. 175), les Caryophyllées (fig. 176), etc. ; elle est

irrégulière dans les Papilionacées (fig. 177), les Résédacées, etc. La corolle gamopétale est régulière dans le Lilas (fig. 179), la Campanule (fig. 180), le

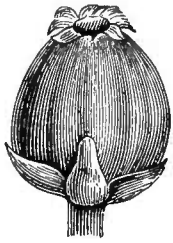


Fig. 182.



Fig. 183.

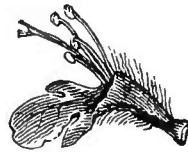


Fig. 184.

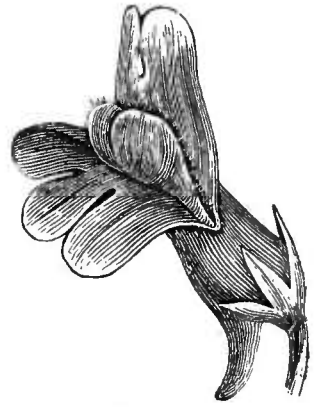


Fig. 185.

Nicotiane (fig. 181), l'Arbousier (fig. 182), les Solanées, les Borraginées, etc.; elle est irrégulière dans les Labiées, où elle offre tantôt deux lèvres, comme dans le Lamier (*Lamium*) (fig. 183), tantôt une seule, comme dans le Bugle

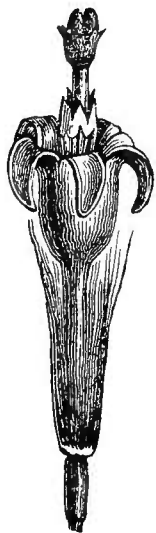


Fig. 186.

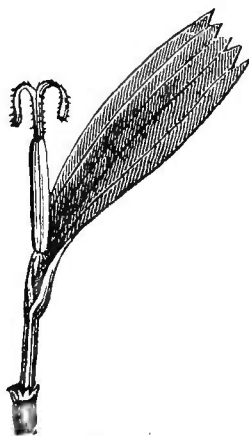


Fig. 187.

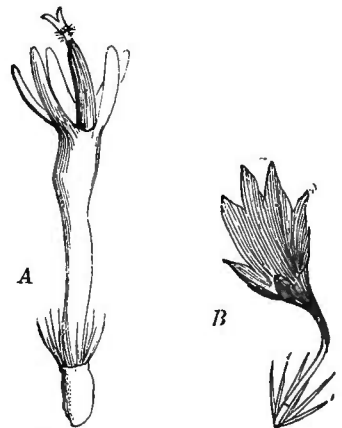


Fig. 188. — Centaurée bleue; A, fleur à corolle régulière du centre du capitule; B, fleur à corolle irrégulière de la périphérie.

(*Ajuga*) (fig. 184); elle est irrégulière aussi dans les Scrofulariacées, comme la Linaire (*Linaria*) (fig. 185), etc. Chez les Composées, elle est tantôt régulière (fig. 186), comme dans le Chardon (*Carduus*), etc., tantôt irrégulière; étalée latéralement en languette (fig. 187), comme dans la Chicorée (*Cichorium*), etc.

La même plante peut d'ailleurs porter à la fois des fleurs à corolle régulière et d'autres à corolle irrégulière, comme on le voit chez un grand nombre de Composées, où le même capitule contient, au centre, des fleurs à corolle gamopétale régulière, à la périphérie, des fleurs à corolle gamopétale irrégulière (Centauree, fig. 188, Hélianthe, Chrysanthème, Pyrèthre, fig. 189, etc.).

La présence dans la fleur d'une corolle dialypétale ou gamopétale est plus constante que la différence analogue constatée dans le calice, et fournit, par conséquent, un caractère plus important pour la détermination des affinités

les plantes. Aussi a-t-on pu s'en servir utilement pour distinguer dans les Dicotylédones à fleurs pétalées deux grandes divisions et pour les dénommer : les *Gamopétales* et les *Dialypétales*.

On rencontre pourtant çà et là, parmi les Gamopétales, quelques plantes à corolle dialypétale, comme la Pelletière (*Pelletiera*) chez les Primulacées et la Momordique du Sénégal (*Momordica senegalensis*) chez les Cucurbitacées ; on trouve aussi çà et là, parmi les Dialypétales, quelques plantes à corolle gamopétale, comme la Corrée (*Correa speciosa*) chez les Rutacées et beaucoup de Tréfles (*Trifolium*) chez les Papilionacées. Mais ce sont là des exceptions de peu d'importance. Si l'on réfléchit d'ailleurs qu'il suffit d'une très faible différence de hauteur dans la zone de croissance intercalaire pour rendre la corolle, ici dialypétale, là gamopétale, on sera bien plutôt étonné de la grande constance de ce caractère que de sa variabilité dans certains cas.

#### Concrescence de la corolle et du calice.

— Quelquefois la corolle est séparée du calice par un long entrenœud, comme dans le Lychnide (*Lychnis*) (fig. 190) ; mais ordinairement la distance qui, sur le réceptacle, sépare les jeunes sépales des jeunes pétales dans le sens de la hauteur ou du rayon, n'est pas plus grande que celle qui sépare dans le sens de la circonférence les sépales entre eux dans le calice et les pétales entre eux dans la corolle. La communauté de croissance intercalaire qui unit les sépales dans le calice gamosépale, les pétales dans la corolle gamopétale, peut

donc tout aussi bien unir entre eux ce calice et cette corolle en les soulevant sur une pièce commune, en forme de coupe ou de tube, au bord de laquelle seulement les deux verticilles se séparent. La corolle paraît alors insérée sur le calice. On en voit un exemple dans la Capucine (*Tropæolum*) et surtout dans les fleurs mâles des Cucurbitacées, comme dans la Courge (*Cucurbita*), le Concombre (*Cucumis*), la Bryone (*Bryonia*), etc.

Cette concrescence peut n'intéresser que le parenchyme, en laissant au calice et à la corolle leur nervation distincte ; mais il arrive souvent que les nervures superposées des sépales et des pétales se confondent en une seule dans toute l'étendue de la pièce commune. La nervure médiane de chaque



Fig. 189. — Capitule de Pyrèthre ; les fleurs du centre ont une corolle tubuleuse régulière, celles de la circonférence une corolle irrégulière étalée en languette ou *ligulée*.

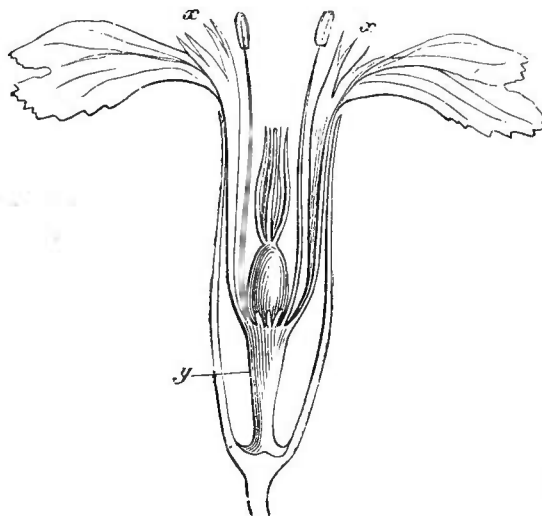


Fig. 190. — Section longitudinale de la fleur du Lychnide (*Lychnis flos-Jovis*) : *y*, entrenœud qui sépare la corolle du calice ; *x*, franges ligulaires des pétales, dont l'ensemble forme la couronne.

sépale et les deux marginales géminées des deux pétales voisins s'unissent dans le tube inférieur en une seule et même nervure ; il en est de même pour la médiane de chaque pétale et les deux marginales géminées des sépales voisins. La nervuration du calice et celle de la corolle se confondent dans la pièce commune (Cucurbitacées, etc.) ; en d'autres termes, la condescence des deux verticilles, non seulement s'opère sur le parenchyme des feuilles, mais encore s'étend à leurs nervures.

**Ramification des pétales. Couronne.** — Les pétales se ramifient plus souvent que les sépales. La ramification peut s'opérer dans le plan du limbe et se manifester par la formation de dents, de lobes et de segments latéraux. Le grand pétale, ou *labelle*, de la fleur de certaines Orchidées en offre de beaux exemples. Dans certaines Alsiniées, comme la Stellaire (*Stellaria*), le Céraiste (*Cerastium*), etc., le pétale est profondément divisé en deux ; il est découpé en franges dans le Résède (*Reseda*).

La ramification du pétale peut se produire aussi perpendiculairement à son plan. Ainsi, quand il est pétiolé, il porte parfois au point d'union de l'onglet et du limbe un certain nombre de franges où ses nervures envoient des ramifications et qui sont analogues à la ligule de la feuille des Graminées. L'ensemble de ces productions ligulaires forme dans la corolle ce qu'on appelle la *couronne*. On en voit de beaux exemples dans le Lychnide (*Lychnis*) (fig. 190), la Saponaire (*Saponaria*), le Nérion (*Nerium*), les Hydrophyllées, etc. La couronne est une dépendance interne de la corolle, à peu près comme le calicule est une dépendance externe du calice. Dans les Narcisses (*Narcissus*) (fig. 156), où le calice est pétaloïde et condescence avec la corolle, les sépales portent une ligule tout aussi bien que les pétales ; toutes ces ligules, condescences comme les parties dont elles dépendent, forment encore une couronne, qui dans certaines espèces (*N. pseudonarcissus*, etc.) atteint une très grande dimension et contribue beaucoup à l'éclat de la fleur.

**Préfloraison de la corolle.** — La disposition relative que prennent les pétales dans le bouton se laisse rattacher aux cinq types que nous avons définis et nommés plus haut pour le calice (p. 362). Il suffira donc de citer ici quelques exemples pour chacun de ces types.



Fig. 191.

La préfloraison de la corolle est valvaire dans la Vigne (*Vitis*) ; tordue dans les Malvacées, les Apocynées, le Lin (*Linum*) (191), le Phloce (*Phlox*), etc. ; spiralée sous la forme quinconciale, qui est la plus ordinaire, dans l'Atrope (*Atropa*), etc. ; cochléaire dans les Papilionacées, les Césalpiniées, la Molène (*Verbascum*), la Pédiculaire (*Pedicularis*), etc. ; imbriquée dans la Malpighie (*Malpighia*), etc. Il arrive parfois que les pétales, croissant très vite un peu avant l'épanouissement, devenant très larges et n'ayant pour se loger dans le bouton qu'un espace trop étroit, se plissent et se chiffonnent irrégulièrement ; c'est ce qu'on appelle quelquefois la préfloraison *chiffonnée*, comme dans le Pavot (*Papaver*).

Il n'y a d'ailleurs aucun rapport nécessaire entre la préfloraison de la corolle et celle du calice. Ainsi dans la Mauve (*Malva*), la préfloraison du calice est valvaire, celle de la corolle est tordue. Dans la Malpighie (*Malpighia*), la pré-



floraison du calice est quinconciale, celle de la corolle est imbriquée. Dans l'Ardisie (*Ardisia*), la préfloraison du calice est tordue, celle de la corolle est valvaire. La préfloraison est quinconciale à la fois dans le calice et dans la corolle chez le Céraiste (*Cerastium*); elle est tordue en même temps dans le calice et dans la corolle chez le Cyclame (*Cyclamen*).

**Épanouissement de la corolle. Nutation et mouvements spontanés des pétales.** — Après l'ouverture du calice, la corolle continue souvent de grandir en demeurant fermée. Plus tard, elle s'épanouit à son tour, en découvrant les deux verticilles internes. Cet épanouissement des pétales est provoqué par la croissance prédominante de leur face interne; c'est un phénomène d'épinastie ou de nutation. Parfois cependant, les pétales ne se séparent pas au sommet. La corolle se détache alors tout d'une pièce, par une déchirure circulaire à la base; elle est soulevée ensuite par l'allongement des étamines, et enfin rejetée pour les mettre à nu. Il en est ainsi dans la Vigne (*Vitis*), par exemple, dont la corolle est caduque. Dans les Myrtacées du genre *Syzyge* (*Syzygium*), la corolle se détache circulairement en même temps que le calice, et la chute de ce double opercule permet aux étamines de se développer au dehors.

Il est un assez grand nombre de fleurs dont la corolle, après s'être épanouie et avoir terminé sa croissance, se montre animée de mouvements périodiques spontanés, c'est-à-dire tout à fait indépendants des variations de lumière et de température. Parfois ces mouvements n'affectent que certains pétales; ainsi dans la fleur irrégulière du Mégacline en faux (*Megaclinium falcatum*), une Orchidée, le grand pétale seul, ou labelle, exécute des oscillations continues. Mais, le plus souvent, ils intéressent à la fois toute la corolle. En se relevant et s'abaissant, les pétales la ferment et la rouvrent tour à tour. Ainsi dans l'Ornithogale à ombelle (*Ornithogalum umbellatum*), la corolle s'ouvre en même temps que le calice chaque matin à onze heures, pour se refermer chaque soir. Dans la Ficoïde barbue (*Mesembrianthemum barbatum*) les pétales s'épanouissent avec les sépales à huit heures du matin pour se fermer à deux heures. Le Pourpier (*Portulaca*) ouvre sa corolle à midi pour la refermer à une heure. Le Pissenlit (*Taraxacum*) ouvre ses corolles le soir et les ferme de nouveau le matin.

Un grand nombre des fleurs qui ouvrent leur corolle le matin et qui la ferment le soir exécutent ces mouvements dans l'obscurité complète et à une température constante, attestant ainsi que ce sont bien là des mouvements spontanés; il en est ainsi dans l'Oxalide rose (*Oxalis rosea*), chez diverses Composées : Liondent (*Leontodon*), Scorsonère (*Scorzonera*), Épervière (*Hieracium*), etc. Ces mouvements sont provoqués par l'allongement et le raccourcissement alternatifs de la face interne des pétales; la face externe conserve sa dimension. L'allongement détermine une flexion en dehors et un épanouissement, le raccourcissement une flexion en dedans et une fermeture. La courbure n'a lieu que dans la région inférieure de la corolle, dans son tube si elle est gamopétale. Les causes internes qui la provoquent sont encore inconnues.

**Avortement des pétales.** — Quand la corolle est dialypétale et irrégulière, certains pétales, on l'a vu, s'accroissent moins que les autres. Parfois même ils s'arrêtent de très bonne heure dans leur croissance et avortent. C'est ainsi

que, dans le Pavier rouge (*Pavia rubra*), les deux pétales supérieurs avortent, les latéraux et l'inférieur se développant seuls. Dans l'Amorphe buissonnant (*Amorpha fruticosa*), une Papilionacée, un seul des cinq pétales se développe, les quatre autres avortent. Dans l'Aconit (*Aconitum*), sur les huit pétales de la corolle, les deux postérieurs seuls se développent, les six autres avortent. Dans la Dauphinelle consoude (*Delphinium Consolida*), le pétale postérieur seul, muni d'un éperon, se développe; les quatre autres avortent. Quand la corolle est régulière, si les pétales avortent, ils avortent tous également. C'est ainsi que dans l'Hellébore (*Helleborus*), la Nigelle (*Nigella*), l'Éranthe (*Eranthis*), ainsi que dans les premières fleurs de la Renoncule dorée (*Ranunculus auricomus*), les pétales ne forment que leur partie basilaire et avortent au-dessus. Ces parties basilaires sont creusées en cornets, et c'est là que se produit et s'accumule le nectar.

**Absence des pétales.** — Enfin dans certaines plantes appartenant, comme les précédentes, à la famille des Renonculacées, les pétales avortent tous et complètement. La fleur est apétale, en effet, dans l'Anémone (*Anemone*), la Clématite (*Clematis*), le Populage (*Caltha*). Cette absence de corolle chez certaines plantes d'une famille dont les autres membres en possèdent une est un fait qui n'est pas rare et qui peut s'expliquer toujours par un avortement.

Il n'en est pas de même dans un certain nombre de familles dont tous les membres sans exception ont la fleur dépourvue de corolle, parce qu'il ne s'y forme qu'un seul verticille au périanthe, ou parce qu'il ne s'y produit pas de périanthe du tout. Ici il ne peut être question d'avortement. Il en est ainsi dans les fleurs apétales des Aristolochiées, Nyctaginées, Chénopodiées, Urticacées, etc.; dans les fleurs nues du Platane (*Platanus*), du Saule (*Salix*), etc.

## § 5

### L'androcée.

**Forme des étamines.** — L'étamine est, comme on sait, une feuille à pétiole grêle (filet), dont le limbe peu développé (connectif) porte en général sur sa face supérieure et de chaque côté deux sacs polliniques (p. 354, fig. 163).

Si toutes les étamines qui le composent ont même forme et même grandeur, ou si, de forme et de dimension différentes, elles alternent régulièrement, l'androcée est symétrique par rapport à l'axe de la fleur : il est *régulier* (Liliacées, Rosacées, fig. 175, Caryophyllées, fig. 176, Crucifères, fig. 192, etc.). Si, au contraire, une ou deux des étamines sont plus grandes que les autres, qui vont décroissant régulièrement de chaque côté, l'androcée n'est symétrique que par rapport à un plan, qui est médian : il est *irrégulier* (Labiées, fig. 193, Orchidées, etc.). Examinons maintenant de plus près chacune des parties qui composent une étamine.

**Filet.** — Le filet est ordinairement cylindrique, souvent très allongé et filiforme, parfois noueux comme dans la Sparmannie (*Sparmannia*). Il s'aplatit quelquefois en lame, comme dans l'Ornithogale (*Ornithogalum*), l'Ibéride (*Iberis*), la Nymphée (*Nymphæa*), etc., ou se creuse en gouttière. Au voisinage

de l'anthère, tantôt il se renfle en massue comme dans le Nérion (*Nerium*) et la Dianelle (*Dianella*); tantôt au contraire, il s'amincit en poinçon comme dans la Lopezie (*Lopezia*) et dans l'Arbousier (*Arbutus*) (fig. 198), où il est renflé à la base. Par suite d'une croissance superficielle localisée en un point, il forme quelquefois un éperon vers sa base, comme dans le Corydalle (*Corydallis*), où cet éperon s'enfonce dans celui du pétale; ou bien il est fortement coudé vers l'extérieur, comme dans les Mélastomacées (fig. 197). Il est traversé par une nervure médiane et sa surface porte des stomates. Parfois il est très court ou nul, et l'étamine est dite *sessile*, comme dans le Magnolier (*Magnolia*), l'Anone (*Anona*), etc.

**Connectif.** — Le connectif, c'est-à-dire la partie médiane du limbe, qui sépare les deux paires de sacs polliniques, offre un développement divers.

Tantôt il est fort étroit, réduit presque à sa nervure médiane, et les deux paires de sacs polliniques sont très rapprochées; c'est le cas le plus ordinaire (Renoncule, fig. 194, Butome, fig. 195, etc.). Tantôt il s'élargit en feuille, en écartant les deux paires de sacs polliniques, comme dans l'Asaret (*Asarum*), les Apocynées, les Asclépiadées, etc.

Parfois il est court, et les sacs le dépassent en haut et en bas; en se desséchant, ces sacs deviennent alors concaves vers l'extérieur et l'anthère prend la forme d'un X, comme dans les Graminées. Si en même temps il s'élargit beaucoup transversalement, il forme comme un fléau de balance et, avec le filet, figure un T; c'est ce qu'on voit dans le Tilleul (*Tilia*), dans la Mercuriale (*Mercurialis*), dans la Campélie (*Campelia*) (fig. 196) et à un bien plus haut degré encore dans la Sauge (*Salvia*) où l'un des bras du connectif

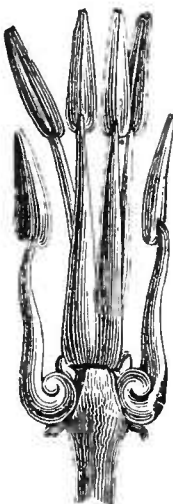


Fig. 192. — Androcée régulière de Crucifère, composée de 4 grandes et de 2 petites étamines.

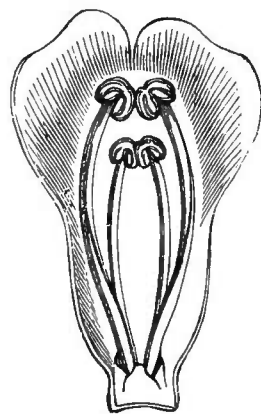


Fig. 193. — Androcée irrégulière de Labiée, composée de 2 grandes et de 2 petites étamines, adossées contre la lèvre supérieure de la corolle.



Fig. 194.



Fig. 195.



Fig. 196.

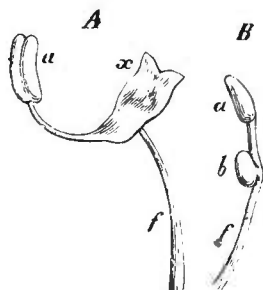


Fig. 197. — Étamines de Centradénie. A, une grande étamine fertile: f, filet coudé; a, anthère, x, appendice. B, une petite étamine stérile; b, appendice (Sachs).

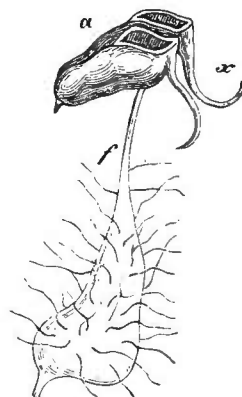


Fig. 198. — Étamine d'Arbousier. L'anthère a est pendante et a ses sacs polliniques ouverts munis de cornes x (Sachs).

porte deux sacs polliniques pendant que l'autre s'élargit et demeure stérile. Ailleurs, au contraire, il s'allonge beaucoup au delà des sacs polliniques, en forme de pointe, comme dans l'Asaret (*Asarum*) ou de filament grêle revêtu de poils, comme dans le Nérion (*Nerium*).

Si, au point d'insertion du limbe, le filet conserve sa largeur ou même se renfle, le connectif est continu avec lui ; l'anthère est dite *basifixe*. Mais s'il s'amincit brusquement, l'anthère, attachée seulement par un point, tourne facilement et oscille autour de ce pivot ; elle est dite *oscillante*. Le point où l'anthère s'articule ainsi sur le filet peut d'ailleurs être situé à la base du connectif comme dans la Lopézie (*Lopezia*), en son milieu comme dans le Lis (*Lilium*), ou vers son sommet ; dans ce dernier cas, l'anthère est dite *pendante*, comme dans l'Arbousier (*Arbutus*) (fig. 198), la Pyrole (*Pyrola*), etc. Quelle que soit sa forme, le connectif est muni de stomates sur ses deux faces et traversé dans toute sa longueur par une nervure médiane, prolongement de celle du filet.

**Sacs polliniques.** — Les sacs polliniques sont généralement attachés au limbe qui les porte par toute leur longueur, et les deux paires sont alors parallèles. Si le connectif est très court, ils peuvent ne s'y attacher que par leur milieu en le dépassant en haut et en bas, et plus tard les deux paires divergent à la fois vers le haut et vers le bas, comme chez les Graminées ; mais ils peuvent aussi n'être fixés que par leur base en divergeant vers le haut, ou par leur sommet en divergeant vers le bas ; dans ce dernier cas, les deux paires s'écartent parfois au point de venir se placer horizontalement dans le prolongement l'une de l'autre, comme chez beaucoup de Labiées. Dans la Courge (*Cucurbita*) et autres Cucurbitacées, les sacs polliniques s'allongent beaucoup et décrivent à la surface du connectif une courbe sinueuse.

Dans les Angiospermes, les sacs polliniques appartiennent le plus souvent tous à la face supérieure du limbe staminal (Rosier, Pavot, Nigelle, Galanthe, etc.) ; quelquefois ils sont situés tous sur la face inférieure (Hellébore, etc.), ou bien deux sur la face supérieure et deux sur la face inférieure. Dans les Gymnospermes, ils appartiennent toujours tous à la face inférieure, comme dans le Pin (*Pinus*) (fig. 199), le Cératozamier (*Ceratozamia*) (fig. 200), etc.

Le nombre des sacs polliniques est habituellement de quatre, une paire de chaque côté ; mais il est quelquefois plus petit ou plus grand. Il y a deux sacs polliniques dans le Pin (*Pinus*) et le Sapin (*Abies*) (fig. 199), dans les Épacridées, les Polygalées, etc. ; trois dans le Genévrier (*Juniperus*) et la plupart des Cupressées ; six dans le Pachystème (*Pachystemon*), de la famille des Euphorbiacées ; huit, en quatre paires superposées deux par deux de chaque côté du limbe, dans le Cannellier (*Cinnamomum*) et d'autres Lauracées, dans l'Acacier (*Acacia*), etc. Sur le large limbe staminal du Gui (*Viscum*) et des Cycadées, ils sont en nombre considérable et indéterminé, attachés à la face supérieure dans le premier, à la face inférieure dans les autres (fig. 200).

**Déhisceance des sacs polliniques.** — Quand ils sont isolés, comme dans les Gymnospermes ou dans le Gui, les sacs polliniques s'ouvrent chacun séparément par une déchirure de la paroi externe. Quand ils sont rapprochés

par paires, comme dans presque toutes les Angiospermes, une seule déchirure

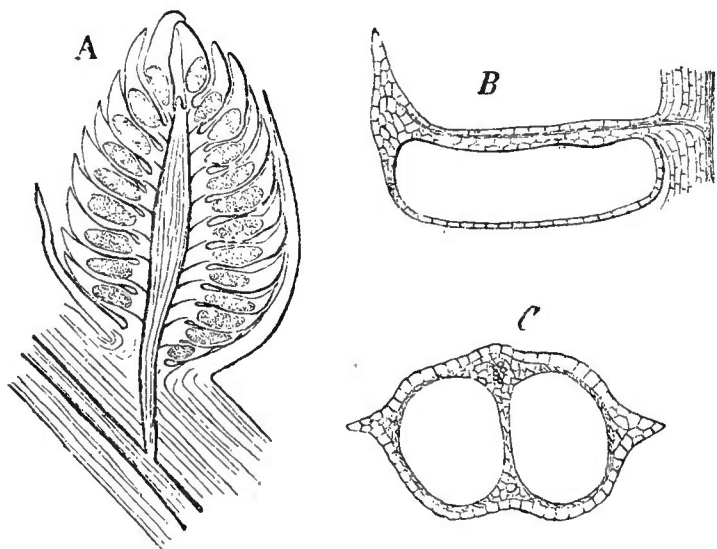


Fig. 199. — Pin nain (*Pinus Pumilo*). *A*, section longitudinale du bourgeon mâle. *B*, section longitudinale d'une étamine. *C*, section transversale. Les deux sacs polliniques appartiennent à la face inférieure de la feuille (d'après Strasburger)

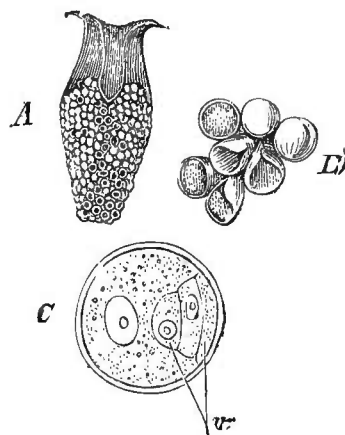


Fig. 200. — Cératozamier (*Ceratozamia longifolia*). *A*, une étamine vue par sa face inférieure; *B*, quelques-uns de ses sacs polliniques, en partie ouverts; *C*, un grain de pollen divisé; *v*, les petites cellules formées à l'intérieur de la grande (d'après Juranyi).

intéresse et ouvre à la fois les deux sacs voisins. Cette déchirure se fait ordinairement le long du sillon qui les sépare, et par la fente ils se trouvent ouverts tous les deux du même coup; la déhiscence de l'anthère est dite *longitudinale*. Ailleurs, c'est une fente transversale qui les ouvre tous deux par le milieu, comme dans le Pyxidanthère (*Pyxidanthera*) (fig. 201), etc.; la déhiscence est *transversale*. Ailleurs encore, il se fait au sommet un petit trou rond, un pore, qui intéresse à la fois les extrémités des deux sacs, comme dans la Morelle (*Solanum*) et les Éricacées (fig. 202), ou même des quatre sacs de l'anthère (Mélastomacées) et les ouvre en même temps; la déhiscence est *poricide*. Enfin il se fait quelquefois une fente transversale à la base, qui remonte ensuite de chaque côté jusque vers le sommet, en découpant une sorte de valve ou de clapet. En se soulevant plus tard autour de sa charnière supérieure, ce clapet ouvre largement les deux sacs à la fois. Il en est ainsi, par exemple, dans le Berbérider (*Berberis*) et d'autres Berbériderées, dans le Laurier (*Laurus*) (fig. 203) et d'autres Lauracées.



Fig. 201.

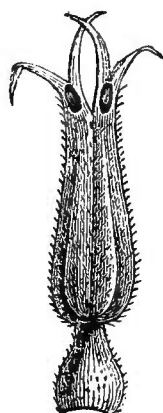


Fig. 202.

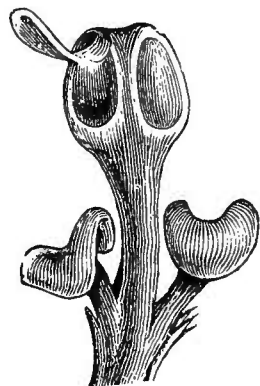


Fig. 203.

Quand la déhiscence est longitudinale, la fente est ordinairement tournée en dedans et c'est vers l'intérieur de la fleur que le pollen est projeté; l'anthère est dite *introrse*. Mais il arrive aussi que le connectif, s'accroissant davantage en largeur sur sa face supérieure que sur sa face inférieure, se replie de manière à rejeter en dehors les deux paires de sacs polliniques et par suite les deux sillons où se font les fentes. Le pollen est alors émis vers

l'extérieur de la fleur; l'anthere est dite *extrorse* (Iridées, Colchicées, Calycanthées, etc.). Dans cette disposition extrorse, les sacs polliniques ont l'air d'être portés par la face inférieure du limbe; mais il faut se garder de tirer

de cette seule apparence une conclusion quelconque au sujet de leur position réelle. Ailleurs, enfin, les deux fentes s'ouvrent sur les bords mêmes de l'anthere et le pollen est projeté à droite et à gauche; la déhiscence est *latérale* (Renonculacées, etc.)

**Pollen.** — Au moment où ils s'échappent, comme il vient d'être dit, du sac pollinique où ils ont pris naissance, les grains de pollen sont souvent recouverts d'un liquide visqueux et oléagineux. Lorsqu'ils sont expulsés par un pore terminal,

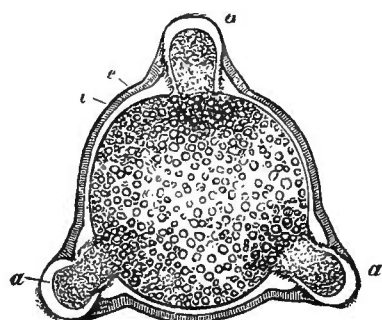
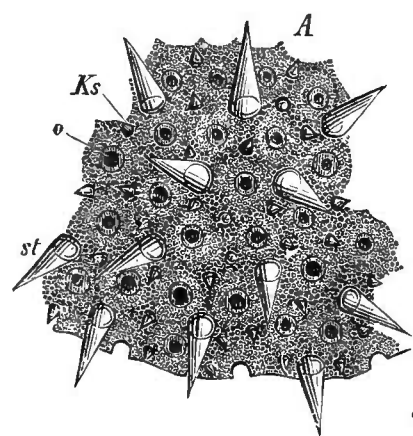


Fig. 204.

Fig. 204. — Grain de pollen d'Épilobe (*Epilobium angustifolium*), en coupe optique; *a, a, a*, les trois pores saillants.

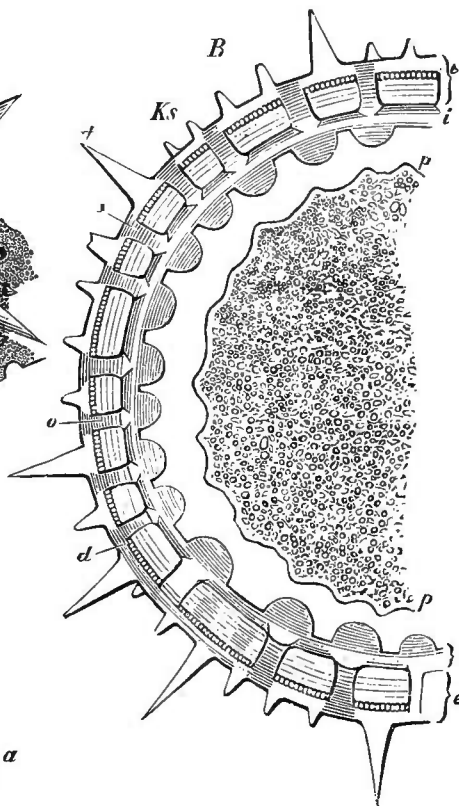


Fig. 205.

Fig. 205. — Grain de pollen de Guimauve (*Althæa rosea*). *A*, une portion de la membrane, vue du dehors. *B*, moitié d'une section équatoriale du grain; *st*, grandes épines; *Ks*, petites épines de la membrane; *o*, pores nombreux, en face desquels la membrane présente des épaissements internes; *p*, le protoplasme séparé de la membrane par contraction (Sachs).

comme dans le Gouet (*Arum*), la Richardie (*Riahardia*), etc., ce liquide les tient unis en longs filaments qui se pelotonnent sur eux-mêmes au sortir de cette espèce de filière. Ailleurs le pollen forme une poussière complètement sèche (Urticacées, Graminées).

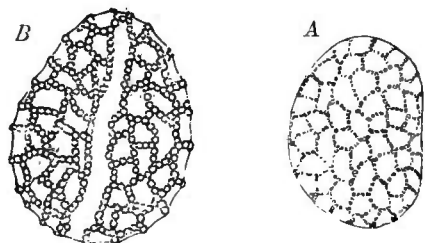


Fig. 206. — Grain de pollen de Funkie (*Funkia ovata*). *A*, jeune; les épaissements mamelonnés de la membrane sont encore peu marqués. *B*, plus âgé; ils sont plus gros et disposés en réseau (Sachs).

Le grain de pollen est une cellule, avec sa membrane, son protoplasme et son noyau. Sa forme est le plus souvent sphérique ou ovoïde, parfois allongée en tube comme dans la Zostère (*Zostera*), ou triangulaire (OÉnothéracées, fig. 204), ou cubique comme dans la Baselle

(*Basella*). Sa dimension est très diverse; atteignant à peine 0<sup>mm</sup>,008 dans le Figuier élastique, elle mesure 0<sup>mm</sup>,040 dans la Fumeterre et acquiert jusqu'à 0<sup>mm</sup>,200 dans la Courge, la Cobée, le Nyctage, la Lavatère, etc. Sa couleur est ordinairement jaune, quelquefois rouge (Lis de Chalcédoine, etc), brune

(Pavot), bleuâtre (Épilobe) ou blanche (Richardie, Actée). Sa surface est tantôt entièrement lisse et égale, tantôt inégale et marquée de deux sortes d'accidents, qui y dessinent une sorte de sculpture, les uns en relief, les autres en creux.

Les accidents en relief sont des pointes, des tubercules, des crêtes parfois anastomosées en réseau, etc. (fig. 205-210); ils sont dus à un épaissement local exagéré de la membrane sur sa face externe. Dans le Pin, le Sapin, etc., le grain porte de chaque côté une ampoule pleine d'air, creusée dans l'épaisseur même de sa membrane (fig. 212, *B*). Ces deux flotteurs l'allègent et facilitent son transport dans l'atmosphère.

Les accidents en creux sont des places incolores où la membrane s'est moins épaissie que partout ailleurs; arrondies, ce sont des *pores*; allongées en forme de demi-méridiens, ce sont des *plis*. Il y a tantôt un seul pore (Graminées, Cypéracées), tantôt deux (Colchique), trois (OEnothéracées, fig. 204, Protéacées, Urticées), quatre (Balsamine), ou un plus grand nombre, soit épars

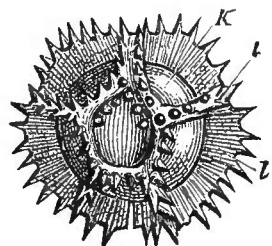


Fig. 207. — Grain de pollen mûr de Chicorée (*Cichorium Intybus*); la membrane est couverte de bandes d'épaississement réticulées, et chacune de ces bandes porte une rangée de pointes en forme de dents de peigne (Sachs).



Fig. 208. — Pollen de Passiflore (*Passiflora cærulea*).

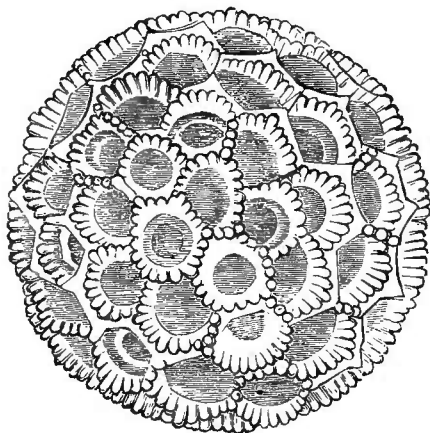


Fig. 209. — Pollen de Cobée (*Cobæa scandens*).

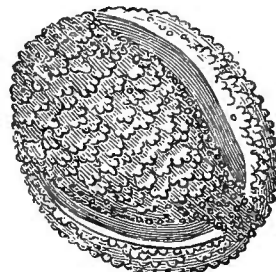


Fig. 210. — Pollen de Dentelaire (*Plumbago zeylanica*).

(Malvacées, fig. 205, Convolvulacées, Cobée, fig. 209), soit situés à l'équateur du grain (Aulne, Bouleau, Orme, etc.). La plupart des Monocotylédones n'ont qu'un seul pli (fig. 206, *B*); quelques-unes en ont deux (Dioscoréacées); beaucoup de Dicotylédones en ont trois (fig. 210), d'autres six (diverses Labiées et Passiflorées, fig. 208), huit (Bourrache, fig. 211), ou un plus grand nombre (beaucoup de Rubiacées). Parfois le grain présente à la fois des pores et des plis, soit en nombre égal (beaucoup de Dicotylédones), soit en nombre différent, par exemple six plis avec trois pores (Mélastomacées, Lytracées). Parfois aussi il n'a ni pores, ni plis, comme chez beaucoup d'Aroïdées et d'Euphorbiacées, dans le Balisier (*Canna*), le Bananier (*Musa*), la Renoncule (*Ranunculus*), le Phloce (*Phlox*), etc.



Fig. 211. — Pollen de Bourrache.

Le rôle des accidents en relief est de faciliter le transport des grains par

l'air et leur fixation aux corps solides sur lesquels ils viennent à tomber. Celui des accidents en creux est de favoriser d'abord l'absorption des liquides extérieurs, et ensuite le développement du grain, comme on le dira tout à l'heure.

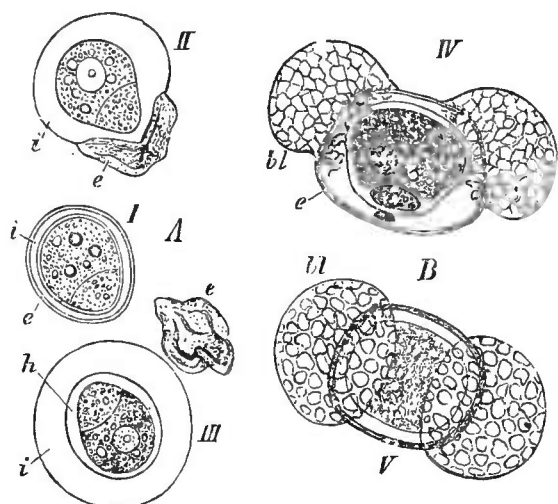


Fig. 212. — A, pollen de *Thuja* (*Thuja orientalis*). I, grain frais; II et III, grains placés dans l'eau, montrant la zone externe *e* de la membrane, déchirée et repliée par le gonflement de la zone interne *i*. — B, pollen de Pin (*Pinus*); *bl*, ampoules creusées entre la zone externe et la zone interne de la membrane (Sachs).

**Pollen cloisonné.** — Dans les Gymnospermes, le grain de pollen, au sortir du sac pollinique, se montre divisé par une cloison courbe en deux cellules, une grande et une petite (Cyprés, If, *Thuja*, fig. 212, A, etc.); la grande cellule peut se partager à son tour par une seconde cloison courbe dans le même sens que la première (Pin, fig. 212, B, Sapin, Épicéa, etc.); quelquefois même elle prend une troisième cloison et le grain de pollen devient quadricellulaire, comme dans le Cératozamier (*Ceratozamia*) (fig. 200, C). Une pareille divi-

sion s'observe aussi chez les Angiospermes (fig. 213), mais elle intéresse seulement le noyau et le protoplasme, sans aller jusqu'à la formation d'une cloison de cellulose.

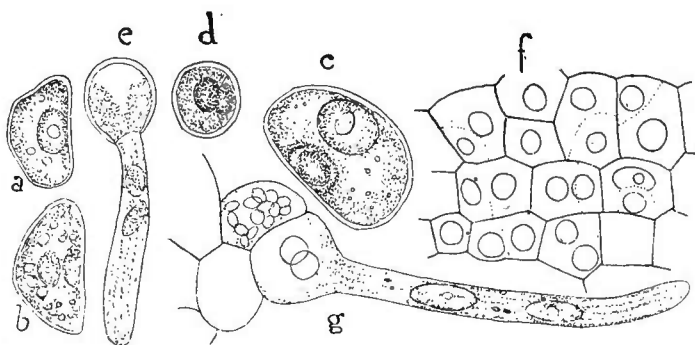


Fig. 213. — a, jeune grain de pollen d'Ail (*Allium fistulosum*) avant sa division; b, après la division du noyau; c, après la division du protoplasme. — d, jeune grain de pollen de Monotrope (*Monotropa Hypopitys*) divisé; e, le même émettant son tube pollinique où se suspendent les deux noyaux. — f, grains de pollen soudés du Platanthère (*Platanthera bifolia*), pendant leur division; g, formation du tube pollinique de l'Orchide (*Orchis mascula*), où passent les deux noyaux (d'après Strasburger).

**Pollen composé.** — Après leur mise en liberté, les grains de pollen sont quelquefois et demeurent soudés ensemble quatre par quatre, en formant des tétrades, comme dans la Bruyère (*Erica*), le Rosage (*Rhododendron*), le Butome (*Butomus*), la Massette (*Typha*), l'Anone (*Anona*), etc.; ce sont déjà des grains composés. Dans certains Acacias (*Acacia*) et Mimoses

(*Mimosa*), ils sont simples ou soudés par 4, 8, 12, 16, 32 ou 64, suivant l'espèce considérée. Chez beaucoup d'Orchidées (fig. 213, f) et d'Asclépiadées (fig. 214), la complication est plus grande encore; tous les grains provenant d'un même sac pollinique et même des deux sacs voisins sont soudés en une masse compacte d'aspect cireux, qu'on appelle une *pollinie*. Ils ne peuvent alors se disséminer. Dans la même famille, on peut d'ailleurs, comme chez les Orchidées, rencontrer tous les états: des grains simples dans le Cypripède (*Cypripedium*), des tétrades dans la Néottie (*Neottia*), de petites masses contenant un grand nombre de grains dans l'Orchide (*Orchis*), et enfin des pollinies com-



plètes et solides dans le Vande (*Vanda*), le Malaxide (*Malaxis*), etc. La pollinie se réunit souvent par un prolongement grêle, qu'on appelle *caudicule*, à un petit corps glanduleux nommé *réтинacle* (fig. 214).

#### Germination et développement du grain de pollen.

**Tube pollinique.** — Le grain de pollen est capable de développement. S'il rencontre dans le milieu extérieur l'aliment qui lui est nécessaire, il sort de l'état de vie latente, il germe; son protoplasme se gonfle, s'accroît et, poussant devant lui à l'endroit d'un pore ou d'un pli la membrane qui l'entoure, il s'allonge en un tube grêle. Celui-ci croît par son sommet et, sans se cloisonner ni se ramifier le plus souvent, il atteint promptement plusieurs centaines et même plusieurs milliers de fois la longueur du grain primitif; c'est le *tube pollinique*.

Dans les Gymnospermes, où le grain est cloisonné, c'est la grande cellule qui seule se développe pour former le tube pollinique (fig. 215, *B*); la petite cellule, ou le groupe des petites cellules, s'il s'en est fait plusieurs, ne prend aucun accroissement. Chez les Angiospermes, où le grain se divise sans prendre de cloison de cellulose, où la cloison protoplasmique se détruit de bonne heure et où la séparation des deux protoplasmes s'efface, c'est au contraire la petite cellule qui pousse le tube pollinique et les deux noyaux passent successivement dans le tube, le petit d'abord, le gros ensuite (fig. 213, *e* et *g*, fig. 216). Dans les grains composés et les pollinies, chaque grain pousse son tube indépendamment de ses voisins, et la masse produit en définitive un faisceau de filaments enchevêtrés (fig. 213, *g*).

Les conditions de milieu nécessaires et suffisantes pour que le grain de pollen se développe en un tube se trouvent remplies normalement dans la fleur, comme on le verra plus loin; mais il est facile de les réunir artificiellement autour du grain. Il suffit en général de lui donner de l'air, de l'humidité et de la chaleur, pour qu'il produise un tube pollinique; si l'on ajoute au liquide diverses substances nutritives, comme du sucre, de la gomme, etc., de manière à composer un milieu de culture, la croissance est plus intense et le tube parvient dans le même temps à une plus grande longueur.

**Origine et croissance des étamines.** — Les étamines naissent sur le récep-

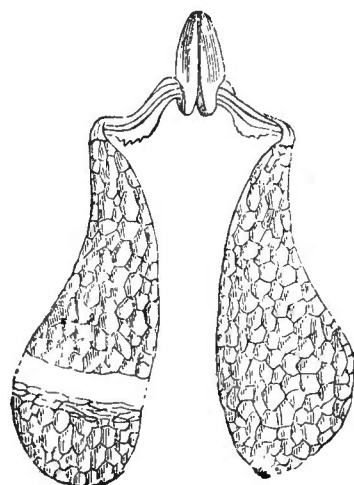


Fig. 214. — Pollinies d'une Asclépiade (*Asclepias*).

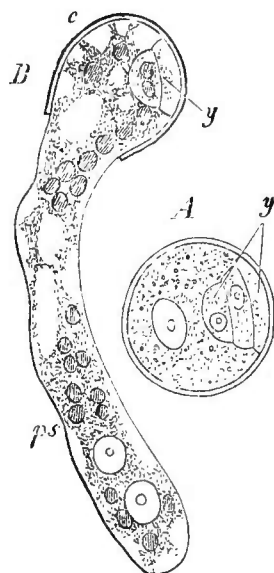


Fig. 215. — A, grain de pollen cloisonné du Cératozamier (*Ceratozamia longifolia*); B, le même émettant son tube pollinique *ps*, en déchirant la zone externe *e* de sa membrane; *y*, petites cellules inactives d'après Juranyi).

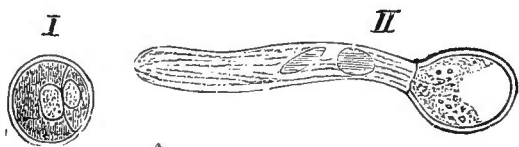


Fig. 216. — Monotrope (*Monotropa Hypopitys*): I, grain de pollen divisé, avec ses deux noyaux de forme différente. II, le même émettant son tube pollinique aux dépens de la petite cellule, et y faisant passer ses deux noyaux, le petit en avant, le grand en arrière (d'après Strasburger).

tacle au-dessus des pétales, comme autant de petits mamelons séparés. Si l'androcée est verticillé et régulier, les mamelons d'un même verticille apparaissent tous à la fois. S'il est irrégulier, de deux choses l'une : ou bien ils naissent encore tous à la fois, l'irrégularité ne se produisant que plus tard ; ou bien ils apparaissent successivement d'avant en arrière (Papilionacées) ou d'arrière en avant (Résédacées) et symétriquement par rapport au plan médian. Quand leur disposition est cyclique, les étamines naissent progressivement de bas en haut suivant l'ordre régulier de leurs divergences (Renonculacées, etc.).

En grandissant, chaque mamelon staminal se comprime d'avant en arrière pour former l'anthere, où ne tarde pas à se dessiner un sillon médian. En

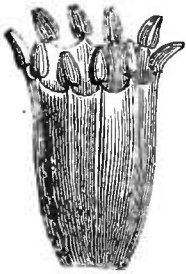


Fig. 217. — Androcée gamostémone de Quivisia (*Quivisia decandra*).



Fig. 218. — Androcée gamostémone d'Oxalide (*Oxalis acetosella*).

même temps sa base demeure plus grêle et constitue le filet, qui s'allongera seulement plus tard. Chaque moitié de l'anthere, d'abord unie, forme bientôt deux renflements allongés séparés par un sillon, et qui sont les deux futurs sacs polliniques. A partir de ce moment, l'anthere a acquis sa forme générale, et c'est dans son intérieur que se passe désormais tout le travail qui doit aboutir à la formation du pollen et à la déhiscence des sacs, travail que nous nous appliquerons plus tard à suivre pas à pas.

C'est ensuite par une croissance intercalaire à la base portant sur le filet, qui s'allonge de plus en plus, que l'étamine acquiert sa dimension définitive. Comme le filet est habituellement étroit, les étamines s'allongent d'ordinaire

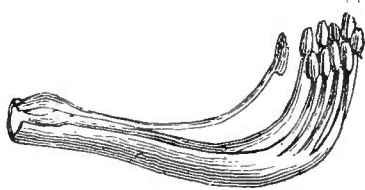


Fig. 219. — Androcée de Robinier (*Robinia pseudacacia*).

chacune pour son compte et demeurent séparées ; l'androcée est *dialystémone*. Mais si les filets s'élargissent et se touchent, il peut y avoir confluence à la base entre leurs zones de croissance, et il en résulte la formation d'une pièce commune en forme de tube, qui soulève les anthères portées sur son bord ; l'androcée est *gamostémone* (fig. 217). Il en

est ainsi dans le Citronnier (*Citrus*), l'Oxalide (*Oxalis*) (fig. 218), la Lysimachie (*Lysimachia*), la Passiflore (*Passiflora*), dans certaines Papilionacées, comme le Cytise (*Cytisus*), le Genêt (*Genista*), le Lupin (*Lupinus*), etc. Quelquefois la

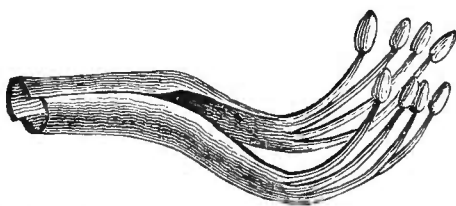


Fig. 220. — Androcée de Polygale (*Polygala vulgaris*).

concréscence ne porte que sur une partie des étamines, les autres demeurent indépendantes. Ainsi dans beaucoup de Papilionacées, comme la Fève (*Faba*), le Pois (*Pisum*), le Trèfle (*Trifolium*), le Robinier (*Robinia*) (fig. 219), etc., l'étamine postérieure demeure libre pendant que les neuf autres unissent leur filets en un tube fendu en arrière. Dans les Fumariées, les trois

étamines de chaque côté sont concrescentes entre elles ; mais les deux groupes ainsi formés demeurent séparés. Les huit étamines des Polygales (*Polygala*) s'unissent de même, de chaque côté de la fleur, en deux groupes de quatre (fig. 220).

**Adhérence des étamines.** — Il ne faut pas confondre l'union par commu-

nauté de croissance dont il vient d'être question, avec l'adhérence que les étamines contractent parfois en se rapprochant et s'accolant latéralement dans le verticille qu'elles forment. Ces étamines adhérentes peuvent toujours se décoller facilement sans aucune déchirure. L'adhérence a lieu généralement par les parties les plus larges, c'est-à-dire par les anthères ; les étamines sont dites alors *synanthérées*. Déjà les cinq anthères de la Violette (*Viola*) s'accolent un peu ; l'adhérence est plus forte dans celles de la Balsamine (*Balsamina*) ; elle atteint son plus haut degré dans les cinq anthères des Composées, qui sont unies en un tube traversé par le style (fig. 221). Cette particularité, commune à tous les genres de cette grande famille, lui a fait donner quelquefois le nom de *Synanthérées*.

Si l'anthère n'est pas plus large que le filet, l'adhérence peut se produire à la fois tout le long de l'étamine, comme on le voit par exemple dans la Lobélie (*Lobelia*) (fig. 222).

**Concrescence de l'androcée avec la corolle et avec le calice.** — Les jeunes étamines se trouvent ordinairement plus rapprochées des pétales ou des sépales qu'elles ne le sont entre elles ; il en résulte que la communauté de croissance basilaire s'établit bien plus fréquemment entre l'androcée et la corolle, ou même entre l'androcée et le calice, qu'entre les étamines dans l'androcée.

C'est ainsi que dans l'Endymion penché (*Endymion nutans*), vulgairement Jacinthe des bois, les trois étamines du verticille externe sont unies aux trois sépales auxquels elles sont superposées et les trois étamines du verticille interne aux trois pétales au-dessus desquelles elles se forment, sans que cependant ces sépales et ces pétales soient unis entre eux. Cette union des sépales avec les pétales vient s'ajouter à la précédente dans beaucoup de Liliacées, comme la Jacinthe (*Hycinchus*), le Muscare (*Muscari*), le Muguet (*Convallaria*), l'Asperge (*Asparagus*), etc. Alors, sur les cinq verticilles ternaires qui composent la fleur, la concrescence en a envahi quatre ; seul le pistil est demeuré indépendant. Il en est de même dans les Rhamnées (fig. 223), dans les Rosacées (fig. 224 et fig. 225), dans l'Eschholtzie (*Eschholtzia*), etc. Calice, corolle, androcée y sont unis dans leur région inférieure en une coupe plus ou moins profonde, sur les bords de laquelle ces trois formations paraissent insérées, et au fond de laquelle se dresse le pistil. Cette concrescence des trois formations externes peut se produire à deux degrés : n'intéresser que le parenchyme en conservant à chaque feuille sa nervation indépendante, comme dans la Jacinthe et l'Asperge ; ou s'étendre jusqu'aux nervures qui, réunies dans la partie inférieure du tube, ne se dégagent que peu à peu vers son bord supérieur, comme dans le Nerprun, la Spirée, l'Amandier, etc.



Fig. 221.

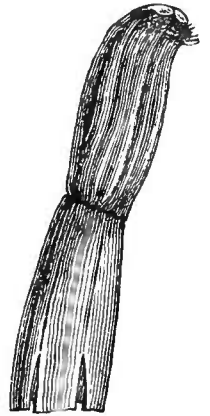


Fig. 222.

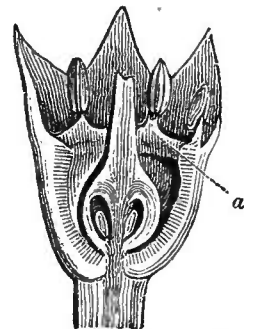


Fig. 223. — Section longitudinale de la fleur du Nerprun bourdaine (*Rhamnus Frangula*), montrant le pistil libre au fond d'une coupe formée par la concrescence des trois verticilles externes; a, nectaire.

Quand les pétales sont concrescents entre eux, la communauté de croissance envahit presque toujours en même temps les bases des étamines voisines,

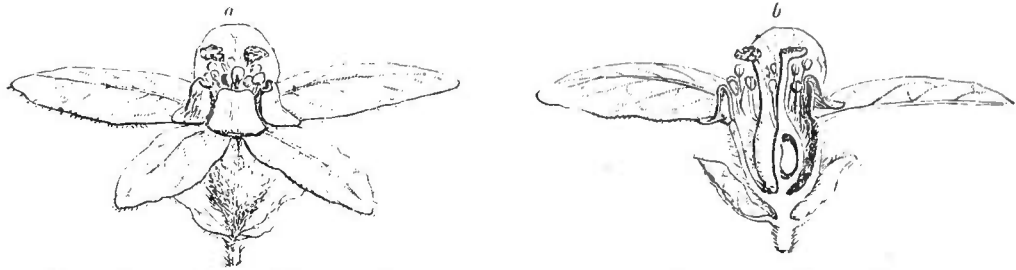


Fig. 224. — Fleur de Couso (*Brayera abyssinica*); *a*, entier; *b*, coupée en long et montrant les carpelles libres au fond de la coupe de concrescence.

et l'androcée est en même temps concrescent avec la corolle. En d'autres termes, quand la corolle est gamopétale, les étamines sont unies à la corolle de manière à paraître insérées sur elle (fig. 193). Cette règle ne souffre qu'un petit nombre d'exceptions (Éricacées, Campanulacées, etc.).

Si le périanthe est simple, c'est avec le calice seul que les étamines peuvent s'unir ainsi. Cette concrescence

des sépales et des étamines a lieu, par exemple, dans les Protéacées, comme la Manglésie (*Manglesia*) (fig. 226, *B*), la Grévillée (*Grevillea*), etc., où les étamines sont superposées aux sépales libres, ainsi que dans les Thyméléacées et les Éléagnées, où elles alternent avec les sépales du calice gamosépale.

La concrescence des étamines avec la corolle seule ou avec

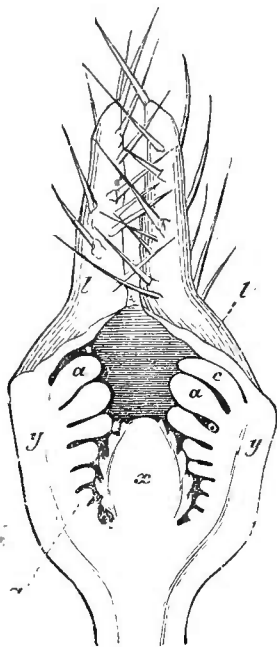


Fig. 225. — Section longitudinale d'une jeune fleur de Benoite (*Geum rivale*). *l*, calice; *c*, corolle; *a*, jeunes étamines; *y*, coupe provenant de la concrescence des trois formations externes; *x*, réceptacle portant les carpelles (Sachs).

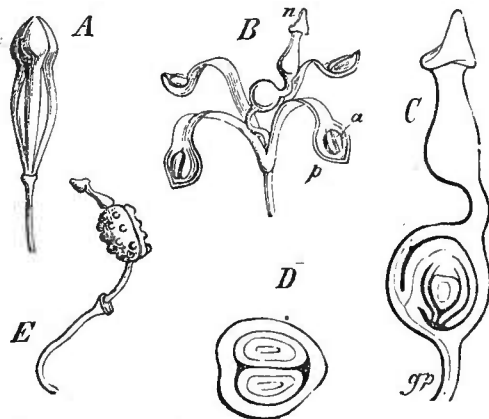


Fig. 226. — Fleur de Manglésie (*Manglesia glabrata*). *A*, avant l'épanouissement; *B*, épanouie; *a*, anthère insérée sur le sépale *p*; *C*, le pistil porté sur un pédicule *gp*; *D*, section transversale de l'ovaire; *E*, le fruit mûr sur son pédicule (Sachs).

le calice seul peut ne porter que sur le parenchyme, les nervures restant distinctes; c'est ce qui a lieu d'ordinaire quand les étamines alternent, comme d'habitude, avec les pétales ou les sépales. Mais elle peut aussi intéresser les nervures, qui se confondent dans le tube et ne se séparent que plus haut; c'est ce qui se produit souvent quand les étamines sont superposées aux pétales (Primulacées, Plombaginées, etc.) ou aux sépales (Protéacées).

**Ramification des étamines.** — L'étamine se ramifie souvent, et cela de deux manières différentes. Tantôt les branches émanées du filet se comportent autrement que lui, elles sont stériles, c'est-à-dire ne portent pas de sacs polliniques. Tantôt, au contraire, chaque branche, se comportant comme le filet

lui-même se termine par un petit limbe portant tout autant de sacs polliniques que l'anthere principale. Dans le premier cas, on a simplement affaire à une étamine portant divers appendices, à une étamine *appendiculée* ; la ramification est hétérogène. Dans le second, on a réellement devant soi une étamine *composée* ; la ramification est homogène.

1° **Étamines appendiculées.** — L'étamine peut former des appendices sur son filet en se ramifiant dans son plan. Ainsi dans certains Ails (*Allium*) et Ornithogales (*Ornithogalum*), le filet produit, à sa base et de chaque côté, des expansions membraneuses qui ressemblent à des stipules. Dans la Mahonie (*Mahonia*), il forme au-dessous de l'anthere et de chaque côté un prolongement (fig. 227). Dans les étamines concrescentes de l'Achyranthe (*Achyranthes*), de l'Alternanthere (*Alternanthera*), du Mélier (*Melia*), les appendices latéraux des filets, unis deux par deux, forment au bord du tube staminal autant de lobes alternant avec les anthères. Ailleurs, le filet produit d'un côté seulement une dent, située vers la base dans le Romarin (*Rosmarinus*), au milieu dans le Crambe (*Crambe*), vers le sommet dans la Brunelle (*Brunella*).

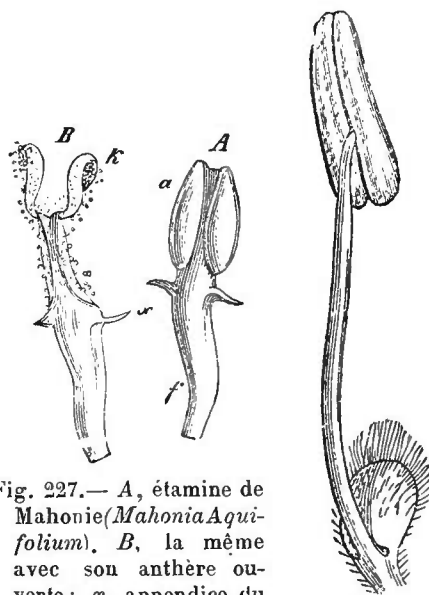


Fig. 227. — A, étamine de Mahonie (*Mahonia Aquifolium*). B, la même avec son anthere ouverte; x, appendice du filet f (Sachs).

Fig. 228.

Le filet peut se ramifier aussi perpendiculairement à son plan, c'est-à-dire d'avant en arrière, en formant, ici sur sa face dorsale, là sur sa face ventrale, des appendices de nature ligulaire. Ainsi les deux étamines postérieures de la Violette (*Viola*) portent sur leur face dorsale, au point de jonction du filet et du limbe, chacune un long appendice descendant en forme de queue qui s'enfonce dans l'éperon du pétale postérieur. Ailleurs toutes les étamines portent sous l'anthere, au dos du filet, un appendice tantôt ascendant en forme de corne comme dans la Bourrache (*Borrago*), tantôt descendant et dilaté en lame comme dans la Centradénie (*Centradenia*) (fig. 197) et autres Mélastomacées, tantôt repley en forme de capuchon, comme dans les Asclépiadées. Dans le Simarube (*Simaruba*), c'est une languette (fig. 228), dans l'Alysse des monts (*Alyssum montanum*), ce sont des franges qui se détachent, au contraire, de sa face ventrale.

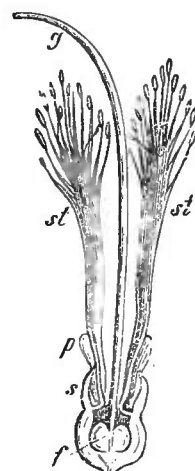


Fig. 229. — Section longitudinale de la fleur du Calothamne (*Calothamnus*): s, calice; p, corolle; st, les étamines ramifiées dans un plan; f, ovaire; g, style (Sachs).

2° **Étamines composées.** — La ramification homogène qui conduit à la formation d'une étamine composée est quelquefois latérale. De chaque côté du filet principal se détachent, à droite et à gauche dans un même plan, des filets secondaires terminés comme le premier par une anthere. La feuille staminale est alors composée pennée, comme dans le Calothamne (*Calothamnus*) chez les Myrtacées (fig. 229).

Mais parfois aussi cette ramification est terminale et s'opère par dichotomie.

Dans le Ricin, par exemple, chaque étamine apparaît sur le réceptacle floral comme un mamelon simple, qui produit plus tard, par une bipartition plusieurs

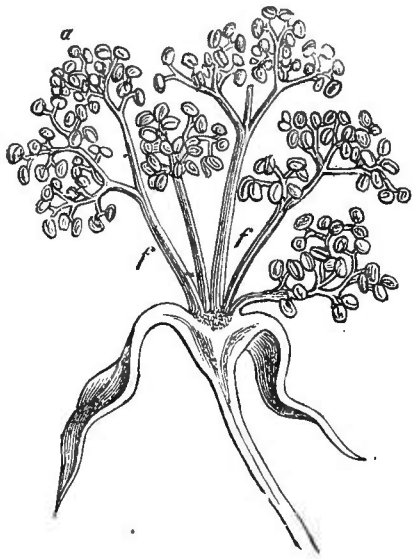


Fig. 230. — Portion d'une fleur mâle de Ricin (*Ricinus communis*), coupée en long. *f, f*, les filets primaires des étamines, plusieurs fois ramifiés en dichotomie; *a*, les anthères portées par les dernières branches (Sachs).

fois répétée, un nombre de plus en plus grand de nouveaux mamelons. Toutes ces protubérances se développent ensuite par voie de croissance intercalaire en un filet plusieurs fois dichotome dont les dernières branches portent à leurs extrémités libres autant d'anthères à quatre sacs polliniques (fig. 230).

Dans les Hypéricacées, après la formation des jeunes pétales, il s'échappe de la périphérie du réceptacle de larges et fortes proéminences qui sont autant d'étamines (fig. 231), au nombre de trois dans le Millepertuis (*Hypericum*), de cinq dans l'Androsème (*Androsæmum*). Elles développent bientôt chacune progressivement, du sommet à la base, un assez grand nombre de petits mamelons arrondis. Ces mamelons deviennent plus tard autant de filets terminés chacun par une anthère, et qui viennent tous se réunir à la base dans la protubérance com-

mune dont ils ne sont que des branches. Ici, et dans d'autres cas analogues,

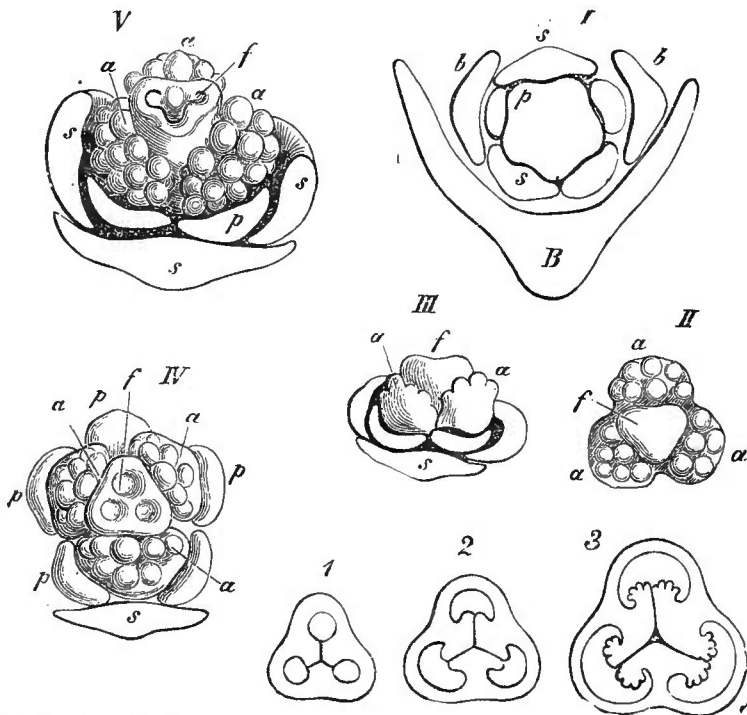


Fig. 231. — Développement de la fleur du Millepertuis (*Hypericum perforatum*). *I*, jeune bouton, à l'aisselle de sa bractée mère *B*, avec ses deux bractées latérales *bb*; *p*, première indication des pétales. — *II*, région médiane d'un bouton un peu plus âgé; *f*, début du pistil; *aaa*, les trois étamines avec les protubérances qui sont les origines de leurs branches. — *III*, un bouton d'environ même âge que *II*, mais vu de côté; *s*, sépales; *a, a*, étamines; *f*, pistil. — *IV* et *V*, boutons plus avancés; mêmes lettres. — 1, 2, 3, coupes transversales de l'ovaire, à divers degrés de développement (Sachs).

le tronc commun et primordial de chaque feuille staminale, le pétiole commun de chaque étamine composée, demeure fort court, tandis que les branches ou pétioles secondaires s'allongent fortement. En un mot, la ramification a lieu en une ombelle sessile, tandis que dans le Calothamne (*Calothamnus*) elle se fait en grappe. Il en résulte, pour chaque feuille staminale, l'apparence d'un faisceau d'étamines indépendantes, insérées côte à côte sur le réceptacle. La vraie nature de ces étamines ne peut être mise en évidence que par

l'étude du développement, comme on vient de le voir, ou par celle de la structure intérieure

comme on le verra plus tard. Dans certaines Myrtacées, comme le Mélaleuce (*Melaleuca*), etc., l'ombelle est au contraire portée au sommet d'un long filet primaire (fig. 232).

La fleur du Tilleul (*Tilia*), celle de la Sparmannie (*Sparmannia*), etc., ne contiennent également que cinq feuilles staminales, mais ces feuilles sont abondamment ramifiées et chacun des nombreux filets dérivés se termine par une anthère à quatre sacs polliniques. Dans la Mauve (*Malva*), la Ketmie (*Hibiscus*) et les autres Malvées, les choses se passent comme dans le Tilleul, à deux différences près (fig. 233). D'abord, il y a concrescence latérale des cinq feuilles staminales; il en résulte un tube entourant complètement le pistil. Sur la face externe de ce tube s'insèrent, verticales et parallèles entre elles, cinq doubles rangées de longs filets. Ensuite, et c'est la seconde différence, ces filets se bifurquent et chacune de leurs branches se termine par un petit limbe ne portant que deux sacs polliniques, par ce qu'on peut appeler une demi-anthère. La concrescence des étamines dans les Malvées envahit en outre les parties inférieures des cinq pétales, de manière à unir entre eux à la base la corolle et l'androcée.

Les branches de ces étamines ramifiées se développent, tantôt de la base au sommet, suivant le mode basifuge, comme dans le Callistème (*Callistemon*), tantôt du sommet à la base, suivant le mode basipète, comme dans le Tilleul (*Tilia*) et la Sparmannie (*Sparmannia*). Une pareille différence a été signalée, on s'en souvient, dans la formation des folioles d'une feuille composée.

Dans tous ces exemples d'étamines composées, chaque feuille staminale porte en réalité un nombre considérable et indéterminé de sacs polliniques, en quoi elle ressemble à l'étamine simple du Gui et des Cycadées; seulement, ces sacs sont groupés ici quatre par quatre, ou deux par deux, sur chaque foliole de la feuille composée.

Ailleurs la ramification, plus restreinte, s'arrête à la formation d'un nombre déterminé de branches. Ainsi dans les Fumariées, par exemple, chacune des deux étamines se trifurque à sa base et dans son plan. Le filet médian porte

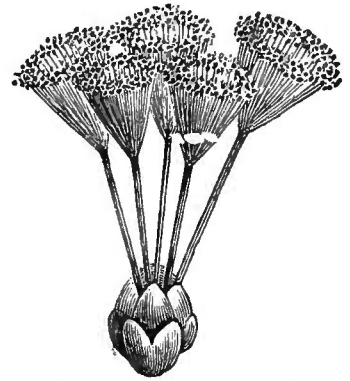


Fig. 232. — Étamines ramifiées en ombelle du Mélaleuce (*Melaleuca hypericifolia*).

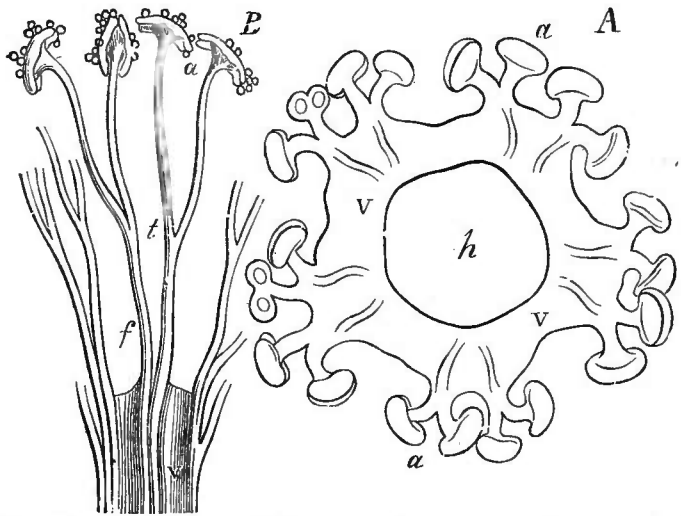


Fig. 233. — Guimauve (*Althæa rosea*). A, section transversale à travers le jeune androcée tubuleux; B, une portion du tube d'un androcée mûr, montrant quelques-uns des filets bisériés, bifurqués en *t*; *h*, cavité du tube remplie par le pistil; *v*, parenchyme concrescent; *a*, anthères à deux sacs polliniques ouverts en B (Sachs).

une anthère ordinaire avec quatre sacs polliniques; les deux filets latéraux, qui sont comme les stipules de la feuille staminale, se terminent chacun par deux sacs polliniques, c'est-à-dire par une demi-anthère. D'une étamine à l'autre ces filets stipulaires s'unissent vers le haut dans l'Hypécon (*Hypocoum*), de manière à porter deux anthères complètes, disposées en croix avec les anthères médianes.

Une ramification semblable, mais réduite à une simple bifurcation à la base, paraît s'opérer chez les Crucifères, où les étamines antéro-postérieures sont remplacées chacune par deux filets terminés par une anthère à quatre sacs (fig. 192).

**Préfloraison de l'androcée.** — Les étamines ne se recouvrent ordinairement pas dans le bouton, et par suite leur préfloraison est presque toujours valvaire. Quand elles s'allongent plus que les feuilles du périanthe, elles se plient en deux dans la longueur, de façon que les anthères se trouvent rejetées vers le bas. Il en est ainsi dans les Myrtacées. Chez certaines Mélastomacées, les dix étamines ainsi repliées (fig. 197) viennent loger leurs anthères dans autant de cavités creusées dans le réceptacle tout autour du pistil. Les étamines de l'Ortie (*Urtica*) et de la Pariétaire (*Parietaria*) ont aussi leurs filets repleyés dans le bouton.

**Épanouissement de l'androcée. Nutation et mouvements spontanés des étamines.** — Après l'épanouissement successif du calice et de la corolle, les étamines sont mises à découvert. Alors, si elles s'étaient allongées davantage sur la face externe de manière à se recourber ou à se replier vers l'intérieur dans le bouton, elles s'accroissent davantage sur la face interne, se redressent

et se déploient en se rejetant en dehors. C'est un mouvement d'épinastie ou de nutation, d'autant plus marqué que le filet est plus long. Quelquefois, comme dans l'Ortie et la Pariétaire, les étamines ployées dans le bouton se redressent brusquement et s'épanouissent avec élasticité en projetant leur pollen tout autour.

Chez certaines plantes les étamines, après qu'elles ont achevé leur croissance, se montrent encore pourvues de mouvements spontanés. Ainsi dans la Parnassie (*Parnassia*) elles courbent successivement leurs filets vers l'intérieur jusqu'à venir appliquer leurs anthères sur le stigmate. Il en est de même dans le Dictame fraxinelle (*Dictamnus Fraxinella*) (fig. 234), dans la Capucine



Fig. 234. — Mouvement spontané des étamines du Dictame fraxinelle (*Dictamnus Fraxinella*). Les filets pourvus d'anthères encore fermées sont infléchis vers le bas; ceux qui portent des anthères ouvertes se sont recourbés vers le haut (Sachs).

(*Tropæolum*) et aussi dans le Géraïne (*Geranium*), la Rue (*Ruta*), la Saxifrage (*Saxifraga*), la Kalmie (*Kalmia*), etc.

**Avortement des étamines. Staminodes.** — Quand l'androcée est irrégulé-



lier, mais complet, certaines étamines se développent moins que les autres. L'étamine postérieure de la Molène (*Verbascum*) et de la Vipérine (*Echium*), par exemple, demeure plus petite que les quatre autres. Ce moindre développement est un premier pas vers l'avortement. Ailleurs, en effet, l'une des étamines de l'androcée avorte dans son anthère et ne développe que son filet plus ou moins déformé. Il en est ainsi dans les Musées, où des six étamines l'antérieure avorte et est représentée par une écaille, ainsi que dans certaines Gesnéracées, comme la Colonnée (*Columnnea*); où des cinq étamines la postérieure avorte et se réduit à un corps nectarifère. Des deux étamines opposées de la Lopézie (*Lopezia*), l'une avorte et est remplacée par une lame pétaloïde échancrée. Dans les Zingibérées, sur les six étamines, l'antérieure seule se développe complètement; les cinq autres, réduites à leurs filets élargis et concrescents, forment ensemble une grande lame pétaloïde dont l'éclat s'ajoute à celui du périanthe. Dans les Cannées, toutes les étamines moins une sont aussi remplacées par des lames pétaloïdes séparées; mais en outre l'étamine restante elle-même a transformé la moitié de son anthère en une lame pétaloïde et n'a conservé que deux sacs polliniques sur l'un de ses bords. Des six étamines de l'androcée, il n'en reste donc ici que la moitié d'une.

Quand l'androcée est régulier et comprend soit plusieurs verticilles, soit une spirale à nombreux éléments, il arrive parfois que toutes les étamines d'un verticille, ou d'un cycle, ne forment pas d'anthères, et se réduisent à leurs filets. Il en est ainsi, par exemple, dans les Érodes (*Erodium*) où, des dix étamines fertiles que l'on rencontre dans le genre voisin Géraine (*Geranium*), il n'en subsiste que cinq complètes, les cinq autres étant réduites à leurs filets. Dans l'Ancolie (*Aquilegia*), les cinq étamines du cycle le plus intérieur n'ont pas d'anthères et sont représentées par autant de lames pétaloïdes. De même dans la Pivoine moutan (*Pæonia Moutan*), les étamines du dernier cycle, réduites à leurs filets élargis et concrescents, forment un sac coloré qui enveloppe tout le pistil. De même encore dans le Tilleul d'Amérique (*Tilia americana*), la branche interne de chacune des cinq étamines composées avorte comme telle et se développe en une lame pétaloïde: d'où cinq lames qui entourent le pistil. Ailleurs ce sont les étamines du rang externe qui avortent comme telles, en se réduisant à leurs filets, comme dans la Sparmannie (*Sparmannia*), ou en se développant en lames pétaloïdes, comme dans la Ficoïde (*Mesembrianthemum*).

On donne le nom de *staminodes* à ces étamines où les sacs polliniques ont avorté et où le filet et le limbe ont subi en même temps une déformation, tantôt pour diminuer, tantôt au contraire pour augmenter de grandeur.

Ce n'est là toutefois qu'un avortement partiel, puisque l'étamine ne cesse pas d'être représentée de quelque façon dans le plan de la fleur. Ailleurs l'avortement est total. Ainsi dans les Labiées et les Scrofulariacées, l'étamine postérieure avorte d'ordinaire complètement et sans laisser de trace. Bien plus, elle ne se développe même pas, et une place vide témoigne seule de son existence dans le plan idéal de la fleur. Dans le Romarin (*Rosmarinus*) chez les Labiées, dans la Véronique (*Veronica*) chez les Scrofulariacées, l'avortement va plus loin; il porte sur trois étamines et n'en laisse subsister que deux.

Enfin dans la Sauge (*Salvia*), les deux étamines qui restent ne développent normalement que la moitié de leurs anthères; l'autre moitié se dilate en une expansion stérile. Dans les Orchidées, sur six étamines il en avorte à des degrés divers ordinairement cinq.

**Absence de l'androcée.** — L'androcée avorte quelquefois tout entier dans la fleur, en y laissant toutefois des traces reconnaissables de son existence. La fleur devient alors femelle par avortement, comme on le voit nettement dans les Cucurbitacées, par exemple.

Dans d'autres fleurs femelles, au contraire (Conifères, Cupulifères, etc.), l'androcée n'apparaît réellement pas et rien n'autorise à y admettre l'hypothèse d'un avortement. Il est absent, et la fleur est femelle par essence.

## § 6

### Le pistil.

**Forme des carpelles.** — Le carpelle est ordinairement, comme on sait (p. 354, fig. 164), une feuille sessile formée de trois parties. Son limbe élargi porte les ovules sur ses bords renflés; c'est l'ovaire. Il prolonge sa côte médiane en un filament qui est le style, et le style à son tour se termine par une languette ou un renflement couvert de papilles, qui est le stigmate. Le carpelle peut être ouvert, comme dans les Conifères, la Violette (*Viola*), la Giroflée (*Cheiranthus*), l'Orchide (*Orchis*), etc. Il est le plus souvent fermé par le rapprochement et la soudure de ses bords recourbés vers l'intérieur. Cette fermeture a lieu à divers degrés: tantôt seulement dans la partie inférieure de l'ovaire, ordinairement dans toute sa longueur, parfois jusque dans le style et même jusqu'au sommet du style enroulé en cylindre. Quelquefois le carpelle est plus ou moins longuement pétiolé, comme dans l'Éranthe (*Eranthis*), le Baguenaudier (*Colutea*), la Manglésie (*Manglesia*) (fig. 226), etc.

Si tous les carpelles du pistil ont même forme et grandeur, comme dans la Crassule (*Crassula*), le Butome (*Butomus*), etc., ou si, étant de forme et de dimension différentes, ils alternent régulièrement, comme dans la Symphorine (*Symphoricarpus*), le pistil est symétrique par rapport à l'axe de la fleur; il est *régulier*. Si, au contraire, l'un des carpelles se développe plus que les autres, ou se développe seul, les autres avortant, le pistil n'est symétrique que par rapport à un plan, qui est généralement médian; il est *irrégulier*. Il en est ainsi, par exemple, dans les Légumineuses et les Prunées, où des cinq carpelles le postérieur seul se développe, dans les Berbéridées, les Graminées, les Conifères, etc., où le pistil se réduit à un carpelle unique.

Étudions maintenant de plus près chacune des trois parties constitutives du carpelle.

**Ovaire.** — L'ovaire possède une nervure médiane et deux nervures marginales ordinairement plus fortes que la première; ces nervures se ramifient dans le limbe et leurs branches anastomosées y forment un réseau. En outre, les nervures marginales envoient latéralement une branche dans chaque ovule. Le parenchyme de l'ovaire contient fréquemment de la chlorophylle; ses

deux surfaces externe et interne sont souvent hérissées de poils et munies de stomates.

Le bord renflé, qui forme le placente, porte parfois une seule rangée

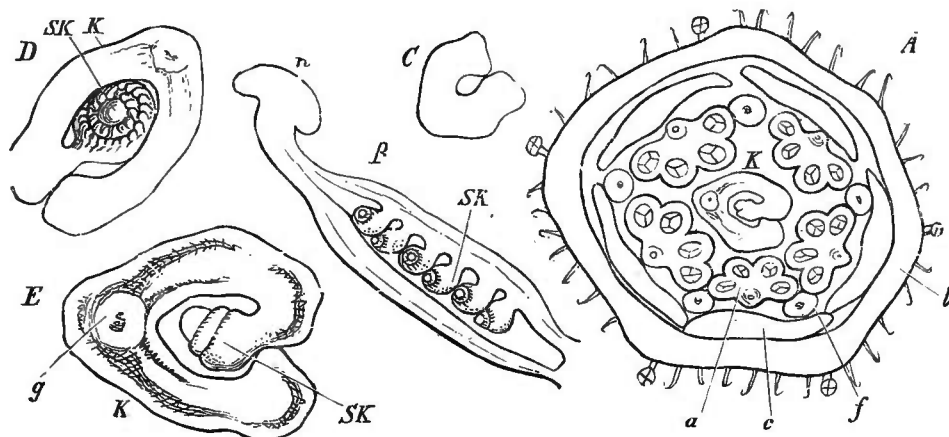


Fig. 235. — Haricot (*Phaseolus vulgaris*). A, section transversale du bouton ; l, tube calicinal ; c, corolle ; f, filets des étamines externes ; a, anthères des étamines internes ; k, carpelle. B, section longitudinale du carpelle, avec l'un de ses rangs d'ovules marginaux sk et son stigmate n. C, D, E, sections transversales du carpelle à divers âges ; g, sa nervure médiane (Sachs).

d'ovules, qui correspondent à une série de dents ou de lobes de la feuille, comme dans la Pivoine (*Pæonia*), les Liliacées, les Légumineuses (fig. 235), etc. Souvent le bord s'épaissit sur une plus grande largeur et produit des ovules

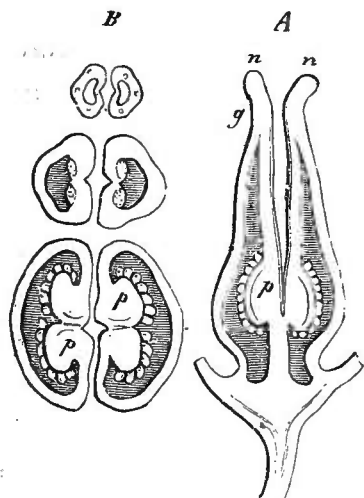


Fig. 236. — Pistil de Saxifrage (*Saxifraga cordifolia*). A, section longitudinale ; p, placente ; g, style ; n, stigmate. B, section transversale à divers hauteurs (Sachs).

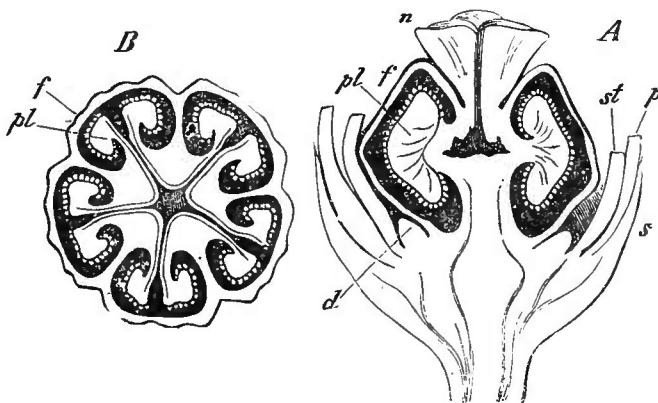


Fig. 237. — Pistil de Pyrole (*Pyrola umbellata*). A, section longitudinale ; s, sépales ; p, pétales ; st, filets des étamines ; f, ovaire ; n, stigmates ; d, nectaires. B, section transversale de l'ovaire dont f est la paroi et pl les placentes (Sachs).

plus nombreux, disposés sur plusieurs rangées ou sans ordre (Orchidées, Cucurbitacées, Solanées, Saxifrage, fig. 236, Pyrole, fig. 237. etc.).

Toutes les fois que les ovules sont ainsi attachés au bord extrême ou du moins concentrés vers ce bord, on peut dire que la placentation est *marginale*. C'est le cas ordinaire. Mais parfois ils envahissent une beaucoup plus grande étendue de la face supérieure du carpelle, dont la région médiane seule en

demeure dépourvue, comme dans le Pavot (*Papaver*); ou bien ils s'attachent sur toute la face supérieure de la feuille, jusqu'au voisinage même de la

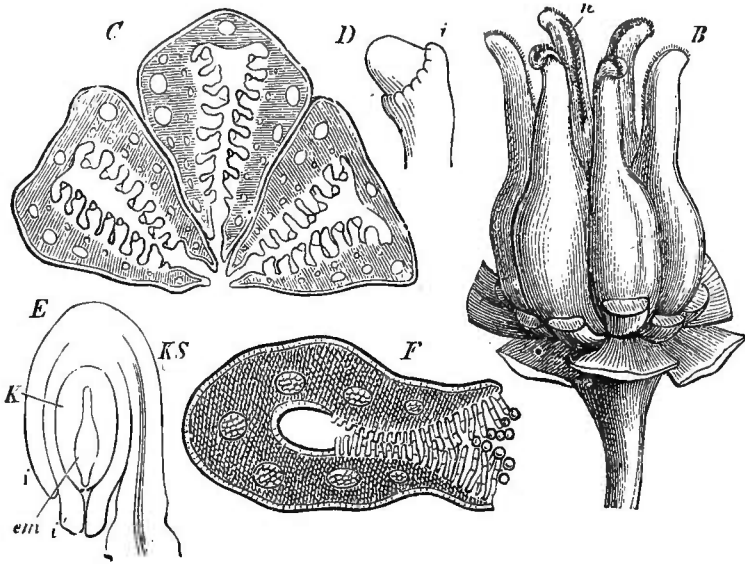


Fig. 238. — Butome à ombelle (*Butomus umbellatus*). *B*, le pistil formé de six carpelles libres, après enlèvement du péricarpe et de l'androécée. *C*, section transversale à travers trois de ces carpelles; leur surface interne est toute garnie d'ovules. *D*, un jeune ovule; *i*, tégument. *E*, un ovule adulte; *i, i'*, les deux téguments; *k*, le nucelle. *F*, section transversale d'un carpelle, dans sa région stigmatique; aux poils du stigmate pendent des grains de pollen (Sachs).

est alors *médiane*, comme dans les Cactées, la Ficoïde (*Mesembrianthemum*), la Kibessie (*Kibessia*), etc. Dans les Conifères, les ovules sont portés sur la face dorsale des carpelles largement ouverts: à la base dans le Cyprès (*Cupressus*),

vers le milieu dans le Pin (*Pinus*) et le Sapin (*Abies*) (fig. 239), près du sommet dans l'Araucarier (*Araucaria*) et le Ginkgo (*Ginkgo*).

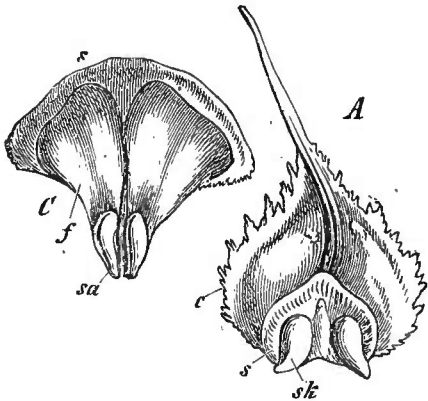


Fig. 239. — Fleur femelle de Sapin pectiné (*Abies pectinata*). *A*, à l'aisselle d'une bractée *c*, le carpelle ouvert porte vers son milieu deux ovules pendants *sk*; *C*, fruit; *sa*, graines, ailées en *f*.

plantes, *ascendants*, *horizontaux* ou *pendants*. Le bord du carpelle ne s'épaissit alors qu'au point même où il porte les ovules. Le nombre des ovules du carpelle peut se réduire ainsi à un seul pour chaque bord; le carpelle est *biovulé*, comme dans le Poirier (*Pirus*), la Vigne (*Vitis*), etc. Il arrive aussi que l'un des bords ne produit pas d'ovule, et que l'autre en porte un seul; le carpelle est *uniovulé*, comme dans la Capucine (*Tropæolum*), les Euphorbiacées, les Umbellifères, les Éléagnées (fig. 240), les Graminées, etc.

nervure médiane, comme dans la Nymphée (*Nymphæa*), le Butome (*Butomus*) (fig. 238), l'Akébie (*Akebia*), etc. Alors les bords du carpelle ne se renflent pas et la placentation est *diffuse*; on la dit aussi *réticulée*, parce que les ovules, tirant toujours leur origine des nervures du limbe, se disposent en réseau comme ces nervures elles-mêmes. Enfin il arrive que la nervure médiane seule porte les ovules, tout le reste de la feuille en étant dépourvu. La placentation

Revenons maintenant à la placentation marginale, qui est le mode ordinaire. Le bord n'y est pas toujours chargé d'ovules dans toute la longueur de l'ovaire. Assez souvent il n'en porte qu'un petit nombre à sa base, ou à son milieu, ou à son sommet. Les ovules sont nécessairement *dressés* dans le premier cas, comme dans le Gouet (*Arum*), le Tamaris (*Tamarix*), etc., *renversés* dans le dernier, comme dans l'Acore (*Acorus*), la Pesse (*Hippuris*), etc. Dans le second, ils sont, suivant les

Enfin il entre parfois, dans la composition du pistil, des carpelles de deux sortes. Il peut se faire que les uns soient pluriovulés et les autres uniovulés, comme dans la Symphorine (*Symphoricarpus*); mais le plus souvent les uns sont ovulifères, fertiles, les autres dépourvus d'ovules, stériles. Ainsi, des deux carpelles qui forment le pistil des Composées, l'un est stérile, l'autre ne porte qu'un ovule dressé à la base de l'un de ses bords; le pistil tout entier y est uniovulé. Avec trois carpelles dont deux demeurent stériles, le pistil de la Bette (*Beta*), de la Renouée (*Polygonum*), etc., est également uniovulé. Avec cinq carpelles dont quatre demeurent stériles, le pistil des Plombaginées ne contient aussi qu'un seul ovule.

Considérons maintenant la disposition des ovules, non plus par rapport au carpelle lui-même, mais par rapport à l'axe de la fleur. Si le carpelle s'est fermé en repliant ses bords ovulifères d'abord en dedans, pour les réfléchir ensuite en dehors, le placente double de chaque carpelle se trouve rapproché de l'axe de la fleur; la placentation est *axile*: Légumineuses (fig. 235), Rosacées (fig. 224), Saxifrage (fig. 236), Pyrole (fig. 237), etc. Elle est au contraire *pariétale* si le carpelle demeure ouvert (Papavéracées, Crucifères), ou si, étant fermé, il porte les ovules non sur ses bords, mais sur sa nervure médiane, comme dans la Ficoïde (*Mesembrianthemum*) et la Kibessie (*Kibessia*). La placentation peut encore devenir pariétale dans un carpelle fermé, parce que les bords ovulifères, en se réfléchissant vers l'extérieur dans la cavité ovarienne, se développent tellement qu'ils viennent heurter la paroi externe pour se réfléchir ensuite de nouveau vers l'intérieur; c'est ce qui arrive dans les Cucurbitacées.

Quand l'ovaire du carpelle est clos, il arrive parfois qu'il se subdivise, par des cloisons longitudinales ou transversales, en un certain nombre de logettes. Ainsi l'ovaire de l'Astragale (*Astragalus*), du Dature (*Datura*), du Lin (*Linum*), se divise en deux par une cloison longitudinale qui, partant de la nervure médiane, se dirige en dedans vers la suture des deux bords placentaires et s'y unit. Ainsi encore l'ovaire des Casses (*Cassia*) du sous genre Cathartocarpe (*Cathartocarpus*) se divise, par un grand nombre de cloisons transversales, en logettes superposées, contenant chacune un ovule.

Ce serait ici le lieu de compléter l'étude de l'ovaire par celle des ovules qu'il produit et porte, mais le sujet exigeant quelque développement, il sera préférable de le traiter seulement un peu plus tard, après avoir examiné les autres parties du carpelle et les rapports des carpelles entre eux dans le pistil.

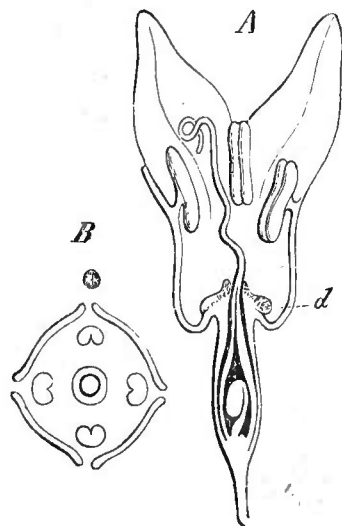


Fig. 240. — Fleur de Châleef (*Elyagnus fusca*). A, section longitudinale, montrant le carpelle muni d'un seul ovule dressé; d, nectaire. B, diagramme (Sachs).

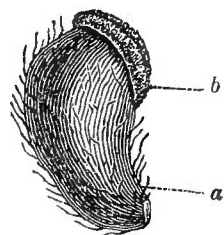


Fig. 241. — Carpelle de Renoncule (*Ranunculus bulbosus*); a, ovaire; b, stigmate sessile.

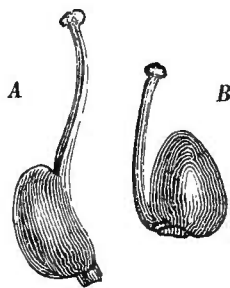


Fig. 242. — A, carpelle de Potentille, à style latéral. B, carpelle d'Alchémille, à style gynobasique.

**Style.** — Le style est le prolongement grêle de l'ovaire et reçoit la continuation de sa nervure médiane. Il est souvent très long, atteignant jusqu'à 20 centimètres de longueur, par exemple, dans le Colchique (*Colchicum*), le Safran (*Crocus*), etc. Parfois il est très court, comme dans les Crucifères, le Résède (*Reseda*), le Pavot (*Papaver*), la Renoncule (*Ranunculus*) (fig. 241), la Tulipe (*Tulipa*), la Vigne (*Vitis*), etc. ; il n'apparaît alors que comme un simple étranglement entre l'ovaire et le stigmate ; le stigmate est dit *sessile* sur l'ovaire. Le style porte quelquefois sur sa face externe des poils où viennent s'attacher les grains de pollen échappés des anthères ; on les nomme *poils collecteurs* (Composées, Campanulacées). Quand il est replié en gouttière ou en tube, sa face interne porte aussi quelquefois des poils courts et serrés qui sécrètent un liquide visqueux (Orchidées, etc.).

Si le carpelle est ouvert, le style est plan ou creusé en gouttière (Violette, Orchide, etc.). Si le carpelle est fermé, le style participe souvent au repliement de l'ovaire et devient un tube creux dont le canal continue la cavité ovarienne pour s'ouvrir en haut à la base du stigmate, comme dans les Papilionacées, le Butome (*Butomus*) (fig. 238, *F*), etc. Mais fréquemment aussi, il ne se replie en tube que dans sa région inférieure et se creuse seulement en gouttière dans le reste, comme on le voit dans les Renonculacées, par exemple. Ailleurs il ne se replie pas du tout et demeure plein depuis son insertion sur la cavité ovarienne (Maïs, Ronce, Protéacées, etc.).

Quand l'ovaire est fermé, le style, qui en est toujours le prolongement direct, peut cependant se trouver rejeté sur le côté axile de la cavité, de manière à paraître inséré latéralement en son milieu (Potentille, fig. 242, *A*), ou même à sa base (Fraisier, Alchimille, fig. 242, *B*, etc.). Cela tient à ce que le carpelle, ayant accru plus fortement la région dorsale de son ovaire, s'est considérablement bombé en dehors. Le style est dit alors *latéral* dans le premier cas, *gynobasique* dans le second.



Fig. 243.

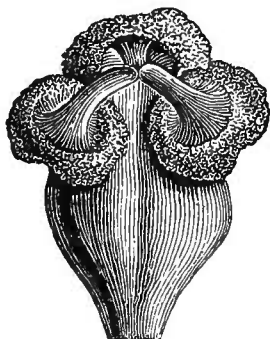


Fig. 244.

**Stigmate.** — Le stigmate forme ordinairement à l'extrémité du style une languette ou un renflement. Il est couvert de poils délicats ou de courtes papilles et enduit d'un liquide visqueux. Il s'allonge quelquefois en forme de pinceau ou de plume, comme dans le Lin (*Linum*) (fig. 243) et dans les Graminées. Ou bien au contraire il se renfle fortement en tête, comme dans les Apocynées, les Asclépiadées, la Rhubarbe (*Rheum*) (fig. 244). Quand le style est creux, le stigmate est comme l'épanouissement extérieur du canal styloïde (fig. 245).

Dans les Gymnospermes, le style et le stigmate manquent à la fois et le carpelle se réduit à un ovaire (fig. 239).

**Origine et croissance des carpelles.** — Quand le pistil est verticillé, les carpelles naissent tous à la fois sur le réceptacle au-dessus des jeunes étamines. Quand il est cyclique, les carpelles, dont il y a souvent alors un nombre indéfini,

comme dans la Renoncule (*Ranunculus*), le Magnolier (*Magnolia*), etc., apparaissent progressivement de bas en haut dans l'ordre de leurs divergences.

Le carpelle est toujours au début un mamelon, bientôt élargi à la base en forme de petite feuille. La partie inférieure élargie va produire l'ovaire, ouvert ou fermé; la partie supérieure donnera le style et le stigmate. En grandissant, tantôt la région inférieure demeure légèrement concave et les bords se renflent sur place pour produire les ovules; le carpelle est ouvert et la placentation pariétale, comme dans la Violette (*Viola*), la Passiflore (*Passiflora*), etc. Tantôt au contraire, les bords se replient progressivement vers l'intérieur, se rencontrent, se soudent dans toute leur longueur, puis se gonflent pour porter les ovules; le carpelle est fermé et la placentation axile, comme dans le Haricot (*Phaseolus*), l'Ancolie (*Aquilegia*), la Spirée (*Spiræa*), etc.

Dans un carpelle clos, l'ovaire peut se former d'une manière un peu différente. Si les bords du mamelon, de très bonne heure repliés et soudés en forme de bourrelet, sont frappés d'une croissance intercalaire à la base, il y aura conorescence, l'ovaire apparaîtra comme un sac clos dès l'origine, surmonté par le style et le stigmate (Berbéridées, Tétragoniées, etc.). Entre la production d'un ovaire clos par soudure des bords carpellaires et sa formation par conorescence de ces mêmes bords, différence qui est due simplement à une localisation différente de la croissance intercalaire, il y a bien des intermédiaires. Parfois, en effet, l'ovaire est formé, dans sa région supérieure par le rapprochement et la soudure des deux bords capellaires d'abord distincts, et dans sa région inférieure par un sac résultant de la conorescence de ces bords (Rutacées, etc.).

Quand la croissance intercalaire, qui donne aux carpelles leur forme et leur dimension définitives et qui s'y localise différemment suivant les cas, comme il vient d'être dit, s'opère séparément dans chacun d'eux, ils demeurent distincts; le pistil est *dialycarpelle*. Si chaque carpelle est ouvert, les ovules ne sont alors abrités dans aucune cavité close; après l'épanouissement de la fleur ils sont exposés au contact direct de l'air extérieur (Conifères, fig. 239, Cycadées). Si chaque carpelle est fermé, les ovules sont protégés par une cavité close produite par la feuille même qui les porte: Pivoine, Spirée, Haricot (fig. 235), Saxifrage (fig. 236), Butome (fig. 238), etc.

Mais si l'on réfléchit que les carpelles sont des feuilles à base élargie, insérées autour du sommet du réceptacle sur une circonférence très étroite, on comprend que cette largeur et cette grande proximité favorisent singulièrement chez eux la communauté de croissance intercalaire. Aussi la conorescence des feuilles est-elle plus fréquente dans le pistil que dans n'importe quel autre verticille floral. Quand elle a lieu, le pistil est *gamocarpelle* (Liliacées, Solanées, etc.). Il est nécessaire de passer en revue les divers degrés de cette conorescence et les divers aspects qui en résultent pour le pistil.

**Divers degrés de conorescence des carpelles.** — Suivant l'époque du développement où elle s'introduit, l'union des carpelles se manifeste à des degrés divers. Quelquefois c'est seulement dans la partie inférieure des régions ovariennes, comme dans le Colchique (*Colchicum*) et certaines Saxifrages (*Saxifraga*) (fig. 236), mais ordinairement c'est au moins dans toute l'étendue des ovaires.

Il en résulte un ovaire composé, au sommet duquel se détachent autant de styles qu'il entre d'ovaires simples dans sa constitution, comme dans les Caryophyllées, le Ricin, la

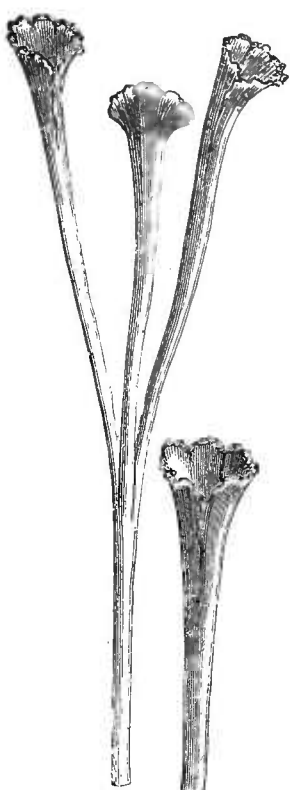


Fig. 245. — Les trois styles du Safran (*Crocus sativus*), enroulés en cylindre, libres en haut, concrescents en bas.



Fig. 246. — Pistil de Polémoine (*Polemonium caeruleum*).

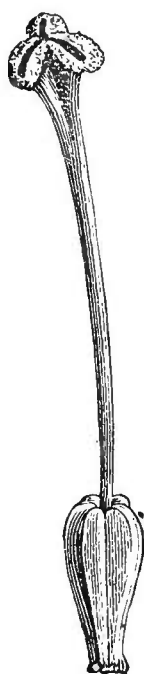


Fig. 247. — Pistil de Liliacée.

Passiflore, le Lin (fig. 243), la Rhubarbe (fig. 244), etc. Souvent l'union envahit aussi la partie inférieure des styles, et l'ovaire composé se prolonge en un style également composé, qui se divise plus haut en autant de branches qu'il y a de carpelles au pistil (Iride, Capucine, Safran, fig. 245, etc.). Dans l'Iride les trois styles, une fois séparés, s'étalent en lames pétaloïdes. Ailleurs l'union a lieu jusqu'au sommet des styles, et le style

composé (fig. 248, *B*) est terminé par autant de stigmates qu'il y a de carpelles (Composées, Polémoine, fig. 246, etc.). Ailleurs les stigmates eux-mêmes sont unis à leur base et forment un stigmate composé, en forme d'étoile (fig. 247), ou bilobé (fig. 248, *A*), dont les lobes sont les extrémités libres

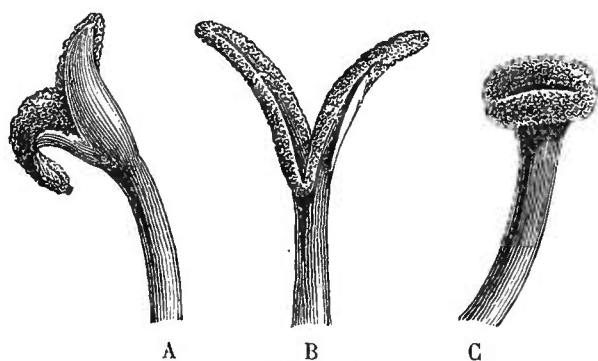


Fig. 248.

d'autant de carpelles constitutifs. Enfin si les stigmates sont complètement unis en un stigmate composé en forme de tête, de disque ou d'entonnoir (fig. 248, *C*), la confluence des carpelles est aussi complète que possible, et c'est seulement à l'inspection des nervures médianes qui traversent la paroi de l'ovaire composé que l'on pourra du dehors déterminer le

nombre des feuilles carpellaires qui composent le pistil (Primevère, Violette, fig. 249, etc.).

**Concrecence entre carpelles ouverts.** — Si les carpelles concrescents sont ouverts, l'union a lieu dans les ovaires par les bords ovulifères un peu recourbés vers l'intérieur. L'ovaire ainsi composé circonscrit une seule loge traversée en son milieu par l'axe de la fleur, et c'est sur la paroi commune de



cette loge que s'étendent les placentes. Chaque placente est formé par l'union des deux bords rentrants de deux carpelles voisins, et par conséquent les styles et les stigmates, qui correspondent normalement aux nervures médianes, alternent avec les placentes. Un pareil ovaire composé est dit *uniloculaire à placentation pariétale* (Résède, Chélidoine, Violette, fig. 249, Passiflore, fig. 250, etc.). Chez les Crucifères, qui se rattachent au même type, chacun des deux placentes pariétaux produit entre ses deux rangées d'ovules et projette vers le centre une lame, qui, en rejoignant sa congénère et se soudant avec elle, forme une cloison complète qui divise l'ovaire dans sa longueur en deux compartiments.

L'union des styles a lieu, dans un pareil pistil, soit, comme celle des ovaires qu'ils prolongent, par les bords seulement, en laissant au milieu un canal commun qui vient s'ouvrir au sommet entre les stigmates (Violette, fig. 249), soit à la fois par les bords et par les faces internes, de manière à former une colonne pleine sans aucun canal styloïde (beaucoup de Composées).

Parmi ces ovaires composés uniloculaires à placentation pariétale, il en est qui méritent une mention spéciale. Il arrive parfois, en effet, comme il a été dit plus haut, que chaque carpelle ouvert ne porte d'ovules que sur la base renflée de chacun de ses bords. Ces bases renflées et confluentes forment à chaque carpelle une sorte de talon, et d'un carpelle à l'autre ces talons s'unissent en une proéminence commune qui forme au fond de l'o-

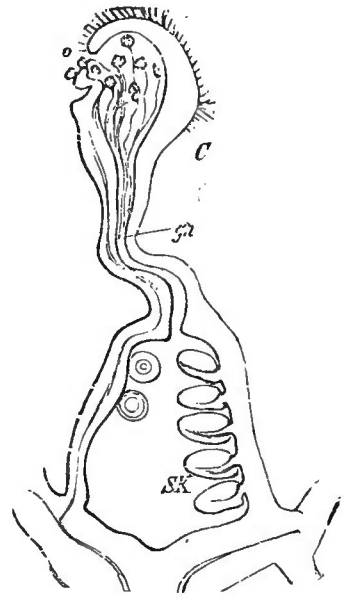


Fig. 249. — Section longitudinale du pistil de Violette (*Viola tricolor*). *C*, le stigmate composé, renflé en tête; *gk*, le canal du style ouvert en *o*; *o*, les ovules en placentation pariétale (Sachs).

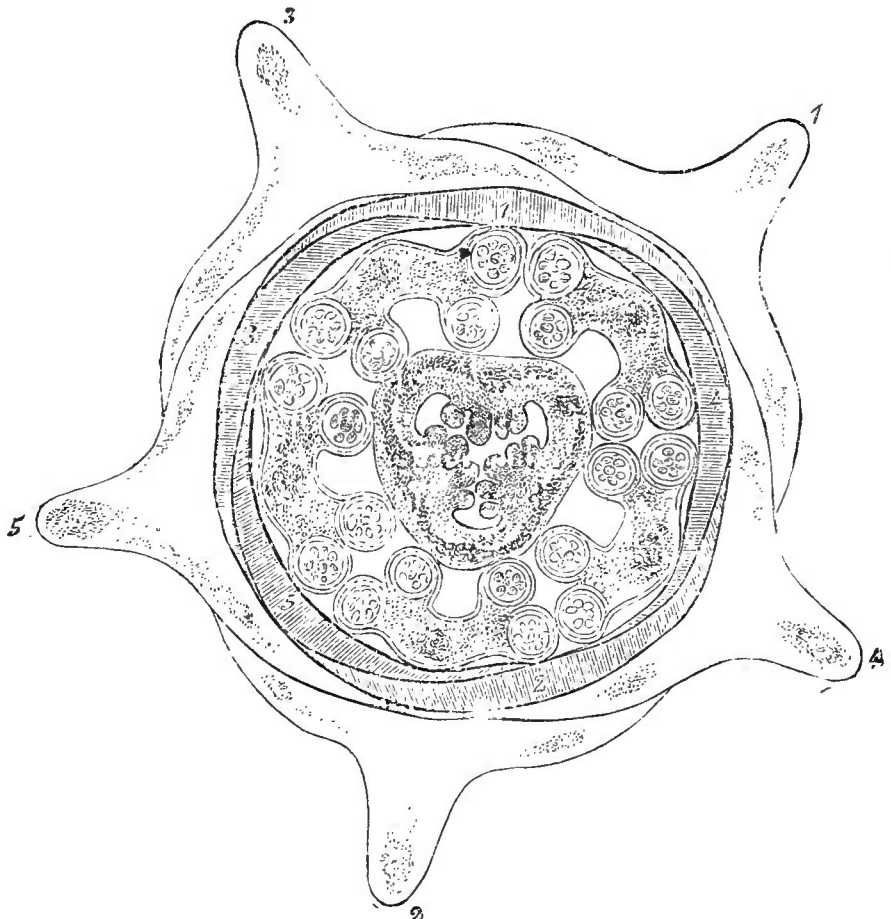


Fig. 250. — Section transversale d'un bouton de Passiflore (Reinke).

ces talons s'unissent en une proéminence commune qui forme au fond de l'o-

vaire un plancher bombé. C'est sur ce plancher que sont portés tous les ovules dressés ; le reste de la paroi interne de l'ovaire est lisse et stérile (Gouet, Tamaris, etc.). Cette placentation, dite *basilaire*, n'est évidemment qu'un cas particulier de la placentation pariétale. Il n'est même pas rare, comme on le voit dans la

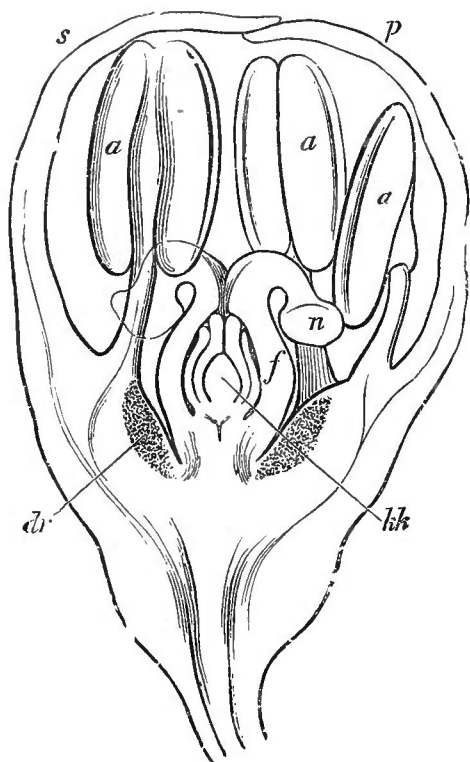


Fig. 251. — Section longitudinale de la fleur de Rhubarbe (*Rheum undulatum*). *s*, sépales; *p*, pétales; *aa*, étamines; *f*, ovaire; *n*, stigmates; *kk*, l'unique ovule basilaire, muni de deux téguments; *dr*, nectaire (Sachs).

Rhubarbe (fig. 251), la Renouée, l'Ortie, le Chanvre, les Composées, etc., qu'un seul des bords carpellaires porte à sa base un ovule dressé ; tous les autres bords confluent ne s'épaississent pas et demeurent stériles. L'ovule unique paraît alors continuer, entre les bases des carpelles, le pédicelle floral lui-même, ou du moins être attaché directement au sommet du réceptacle ; mais ce n'est là qu'une trompeuse apparence. Une étude attentive montre que l'ovule est en réalité latéral et non terminal, que son attache a lieu non sur le pédicelle, mais sur l'un des carpelles à sa base.

Reprenons le cas où la placentation est basilaire avec ovules nombreux et supposons que la proéminence issue de l'union des talons ovulifères des divers carpelles subisse à sa base rétrécie un notable allon-

gement intercalaire. Il en résultera une sorte de colonne terminée par un renflement en forme de chapeau, qui portera les ovules à sa surface. Ceux-ci se trouveront ainsi soulevés jusqu'au centre de la cavité ovarienne. Telle est précisément la disposition des choses dans les Primulacées (fig. 252) et les Myrsinées, disposition que l'on qualifie de *placentation centrale*. C'est une simple variété de la placentation basilaire, et par conséquent aussi de la placentation pariétale. En d'autres termes, la production des ovules est ici localisée sur une dépendance ligulaire de la base du limbe, qui lui-même ne produit rien. La concrescence qui unit latéralement les limbes, unit aussi au centre ces dépendances ligulaires en une colonne à tête renflée. Nous aurons à revenir plus loin sur ce fait, qui est, au fond, le résultat d'une ramification du carpelle.

Cette colonne placentaire est située dans la direction prolongée du pédicelle floral, dont elle semble au premier abord n'être que la continuation pure et simple entre les bases des carpelles. Mais ce n'est là qu'une illusion et la chose est tout autre en réalité. Nous verrons plus tard que la structure de cette colonne est différente de celle du pédicelle floral et incompatible avec la structure générale de la tige.

**Concrescence entre carpelles fermés.** — Entre carpelles fermés, l'union des ovaires a lieu par les faces latérales et ordinairement par toute l'étendue de ces faces. Il en résulte un ovaire composé où l'on distingue autant de cavités

ou de loges qu'il y entre d'ovaires simples concrescents (fig. 237). Ces loges sont séparées par des cloisons rayonnantes issues de la concrescence des faces latérales des carpelles voisins. Elles peuvent d'ailleurs, comme il a été dit plus haut, se former de trois manières différentes : par rapprochement au centre et soudure plus ou moins complète des bords concrescents des carpelles voisins (Hypéricacées, Aristolochiées, Liliacées, Amaryllidées, etc.); par concrescence interne de tous ces bords, déjà concrescents latéralement deux par deux, auquel cas les loges paraissent se creuser comme autant de puits à la base du pistil (Solanées, Scrofulariacées, Aroïdées, etc.); par soudure en haut et par concrescence en bas (Rutacées, Oenothéracées, etc.).

Si la disposition des ovules est marginale, comme c'est le cas habituel, le placente, formé des deux bords distincts ou concrescents du même carpelle, occupe l'angle interne de chaque loge, vis-à-vis de la nervure médiane. Les styles et les stigmates correspondent donc ici aux placentes. On dit alors que l'ovaire composé est *pluriloculaire à placentation axile*. Si leur disposition est réticulée, les ovules occupent toute l'étendue des cloisons, comme dans le Nénuphar (*Nuphar*), la Nymphée (*Nymphæa*), etc.; l'ovaire pluriloculaire est à *placentation septale*. Si la disposition des ovules est médiane, comme dans la Ficoïde (*Mesembrianthemum*), l'ovaire pluriloculaire est à *placentation pariétale*.

Quand les styles sont repleyés en tube dans toute leur longueur, leur union produit un style composé, creusé d'autant de canaux parallèles qui viennent déboucher chacun à la base d'un stigmate, comme dans le Philodendre (*Philodendron*), etc. S'ils ne sont repleyés que dans leur partie inférieure, le style composé a d'abord plusieurs canaux distincts, qui se réunissent plus haut en un canal unique, comme chez diverses Liliacées, dans l'Agave (*Agave*), etc. Enfin s'ils ne sont pas repleyés du tout, ils peuvent s'unir seulement par leurs bords, pour donner un style composé à canal unique (Iridées, Borraginées, etc.), ou confluer à la fois latéralement et en dedans, pour donner un style composé plein (Labiées, etc.).

Dans les Caryophyllées, le pistil est gamocarpelle à carpelles fermés et à placentation axile. Mais pendant qu'il se développe, les faces latérales unies des carpelles, que ne traverse aucune nervure, se détruisent peu à peu, rom-

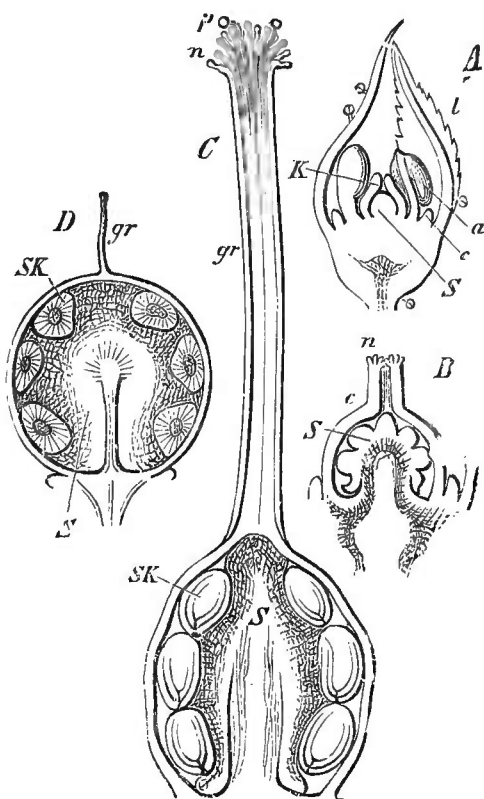


Fig. 252. — Mouron des champs (*Anagallis arvensis*). A, jeune bouton en section longitudinale; *l*, calice; *c*, corolle; *a*, étamines; *k*, pistil; *s*, le placente basilaire. — B, pistil plus développé, après la formation du stigmate *n* et l'apparition des premiers ovules sur le placente *s*. — C, pistil complètement développé; *p*, grains de pollen sur le stigmate *n*; *gr*, style; *s*, placente; *sk*, ovules. — D, fruit non mûr (Sachs).

pant toute continuité entre la face externe de l'ovaire et l'ensemble des bords placentaires réunis dans l'axe du pistil ; on y reviendra plus loin.

Chez les Monocotylédones, il arrive fréquemment que l'union des carpelles clos ne s'opère pas dans toute l'étendue des faces latérales en contact. Dans une certaine plage, variable de largeur et de position d'un genre à l'autre, la concrescence n'a pas lieu et les deux surfaces en regard y demeurent libres. Là, les cellules périphériques déversent un liquide sucré dans l'intervalle qui les sépare et ce liquide, qui est du nectar, vient perler au dehors en certains points à la surface de l'ovaire composé. On trouve de ces interstices nectarifères, nommés souvent *glandes septales*, dans les cloisons de l'ovaire chez un grand nombre de Liliacées (voir plus loin fig. 265, A), Amaryllidées, Iridées, Broméliacées, Scitaminées, etc.

Si la concrescence a lieu entre carpelles clos à styles gynobasiques, comme dans les Ochnacées, Simarubées, etc., le style composé paraîtra implanté par

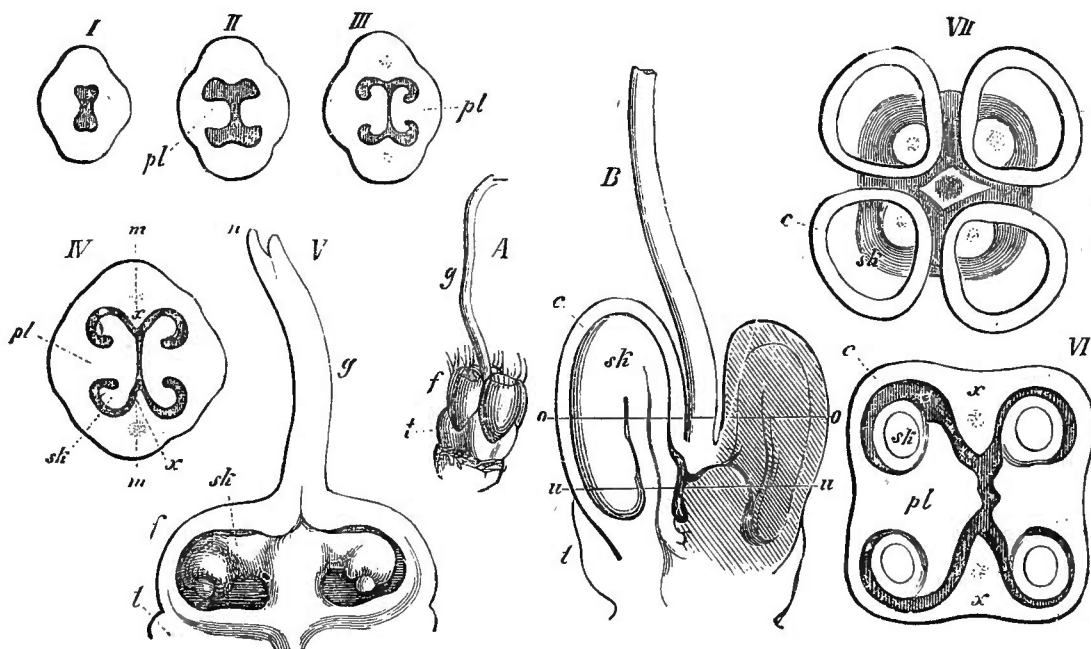


Fig. 253. — Développement de l'ovaire du Phlomide (*Phlomis pungens*). I-VII, série des états ; V est une section longitudinale, les autres des sections transversales. — A, est un pistil complètement développé vu du dehors ; B, un autre en section longitudinale. Les lignes o et u de B correspondent aux sections transversales VII et VI ; pt, placente ; x, fausses cloisons ; f, ovaire ; sk, ovules ; n, stigmate ; t, nectaire (Sachs).

sa base au fond d'une cavité creusée au centre de l'ovaire composé. Dans les Labiées et les Borraginées, il en est de même, à une différence près (fig. 253). Le pistil gamocarpelle résulte ici de l'union de deux carpelles clos biovulés à style gynobasique. Mais les ovules, en grandissant plus vite que l'ovaire, y ont déterminé quatre bosses ; en même temps chaque loge s'est séparée en deux logettes par une fausse cloison. Il semble donc, au premier abord, qu'il y ait quatre ovaires simples et uniovulés, verticillés autour de la base du style.

**Adhérence et soudure des carpelles.** — Les carpelles d'un pistil dialycarpelle rapprochent quelquefois assez intimement certaines de leurs parties pour y contracter adhérence, et même pour s'y souder complètement, toute limite disparaissant entre leurs deux corps fusionnés. Les exemples d'une pareille

soudure sont assez rares. C'est ainsi que les deux carpelles distincts des Apocynées se soudent par leurs stigmates renflés en tête, et que les cinq carpelles séparés des Rutacées se soudent dans toute la longueur de leurs styles, en gardant leurs ovaires distincts.

**Ramification du carpelle.** — Comme le sépale, le pétale et l'étamine, le carpelle peut se ramifier, et nous distinguerons ici, comme pour l'étamine, deux sortes de ramification : l'une incomplète, développant sur le carpelle des appendices qui peuvent quelquefois jouer un rôle important, mais qui n'ont pas la constitution du carpelle lui-même ; l'autre complète, amenant la formation sur le carpelle primaire de carpelles secondaires entièrement semblables à lui.

**1° Carpelles appendiculés.** — Le carpelle peut ne se ramifier que dans le stigmate. Ainsi le stigmate se divise parfois en deux branches ou, ce qui revient au même, en trois branches dont la médiane avorte. C'est ce qui paraît arriver dans les Crucifères ; les deux branches stigmatiques des deux carpelles voisins s'y unissent entre elles ; il en résulte que les deux corps stigmatiques ainsi formés sont superposés aux placentes pariétaux, et non, comme c'est la règle, aux nervures médianes qui les séparent. Dans l'*Eschholtzia*, la branche médiane se développe, d'où résulte l'apparence d'un nombre de stigmates double de celui des carpelles. Il en est de même dans les Graminées, dont l'unique carpelle porte, comme on sait, deux stigmates plumeux. Dans le Bambou (*Bambusa*), la branche médiane se développe, et il y a trois stigmates plumeux.

Ailleurs, la ramification porte sur le style. Ainsi, dans les Euphorbes et dans le Datisque (*Datisca*), l'ovaire composé porte trois styles libres, qui se bifurquent plus haut pour terminer chacune de leurs branches par un stigmate.

Enfin l'ovaire se ramifie toutes les fois qu'il est fertile. Les ovules qu'il produit et porte ne sont pas autre chose, en effet, que des dents, des lobes ou des segments de la feuille carpellaire. Si les ovules ne forment qu'une seule rangée marginale, la ramification qui les produit a lieu dans le plan du carpelle, comme pour former les dents et les lobes d'une feuille ordinaire. S'il y en a plusieurs rangées, s'ils sont éparpillés sur toute la surface, ou concentrés sur la nervure médiane, la ramification a lieu perpendiculairement au plan du limbe, comme pour former les segments de la feuille du Rossolis, par exemple (p. 329, fig. 139), ou du Houx-hérissou (p. 290). Quand la formation des ovules est localisée à la base de la feuille, l'excroissance sessile (Gouet, Ortie, etc.) ou pédicellée (Primulacées, Myrsinées) qui les porte est déjà le résultat d'une première ramification de la feuille, analogue à celle qui produit une ligule. Ce segment ligulaire à son tour se ramifie à son sommet pour former les ovules.

**2° Carpelles composés.** — Dans certaines Malvées, comme la Ketmie (*Hibiscus*), etc., le pistil gamocarpelle comprend cinq grands carpelles multiovulés. Dans d'autres, comme la Mauve (*Malva*), la Guimauve (*Althæa*), la Malope (*Malope*), etc., chaque grand carpelle est remplacé par un certain nombre de petits carpelles uniovulés, disposés en arc ou en fer à cheval à droite et à gauche d'un carpelle médian. Ces carpelles proviennent de la ramification du

premier. Tous ensemble sont au premier ce qu'est une feuille composée palmée à une feuille simple, et il n'entre en définitive dans le plan de la fleur que cinq carpelles composés.

**Concréscence du pistil avec l'androcée, la corolle et le calice.** — Le pistil peut se trouver séparé de l'androcée par un long entre-nœud, qui a reçu le nom de *gynophore*, comme dans les Capparidées (fig. 261). Il en est de même dans la Passiflore (*Passiflora*) et la Sterculie (*Sterculia*), où l'androcée concrément enveloppe le gynophore jusqu'à la base de l'ovaire (fig. 262).

Mais le plus souvent le pistil est très rapproché de l'androcée et la communauté de croissance intercalaire, qui unit si fréquemment les carpelles dans le pistil, peut unir aussi le pistil à l'androcée, et par l'androcée à la corolle et au calice.

Le pistil s'unit à la fois à l'androcée, à la corolle et au calice dans les Pirées, les Amaryllidées, etc. Nous avons vu (p. 381, fig. 223, 224, 225) que dans la Spirée (*Spiræa*) et le Prunier (*Prunus*), les trois formations externes de la fleur : calice, corolle et androcée, sont réunies dans leur partie inférieure en une coupe au bord de laquelle elles paraissent insérées ; le pistil seul est libre au fond de cette coupe. Que cette union atteigne aussi le pistil dans toute sa région ovarienne, et la fleur d'une Spirée deviendra celle d'un Poirier, d'un Coignassier ou d'une autre Pirée quelconque. Nous avons vu aussi que dans la Jacinthe, l'Asperge, etc., les trois formations externes : calice, corolle,

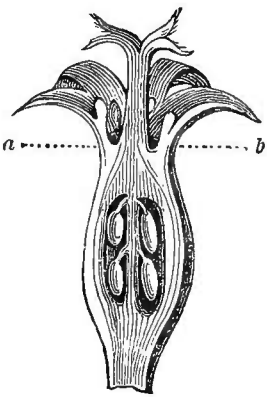


Fig. 254. — Section longitudinale de la fleur du Tamier (*Tamus communis*) ; *ab*, base apparente de la fleur.

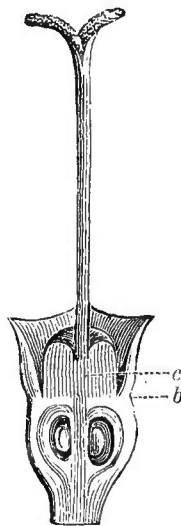


Fig. 255. — Section longitudinale de la fleur d'une Rubiacée ; *b*, base apparente de la fleur ; *c*, nectaire.

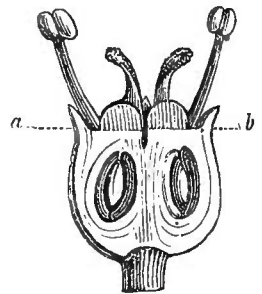


Fig. 256. Section longitudinale de la fleur de l'Hydrocotyle (*Hydrocotyle vulgaris*) ; *ab*, base apparente de la fleur.

androcée, sont unies en un tube au milieu duquel le pistil est libre. Que le pistil unisse son ovaire au tube qui l'enveloppe, et la fleur de la Jacinthe deviendra celle du Galanthe, du Narcisse ou d'une autre Amaryllidée quelconque. Les choses se passent de même dans un grand nombre d'autres plantes. Citons, par exemple, parmi les Monocotylédones : les Dioscoréacées (fig. 254), Iridées, Scitaminées, Orchidées, etc. ; parmi les Dicotylédones : les Rubiacées

fig. 255), Umbellifères (fig. 256 et 257), Composées (fig. 258), Campanulacées, Cucurbitacées, etc.

Quand la conorescence, atteignant son maximum, s'étend ainsi à toutes les

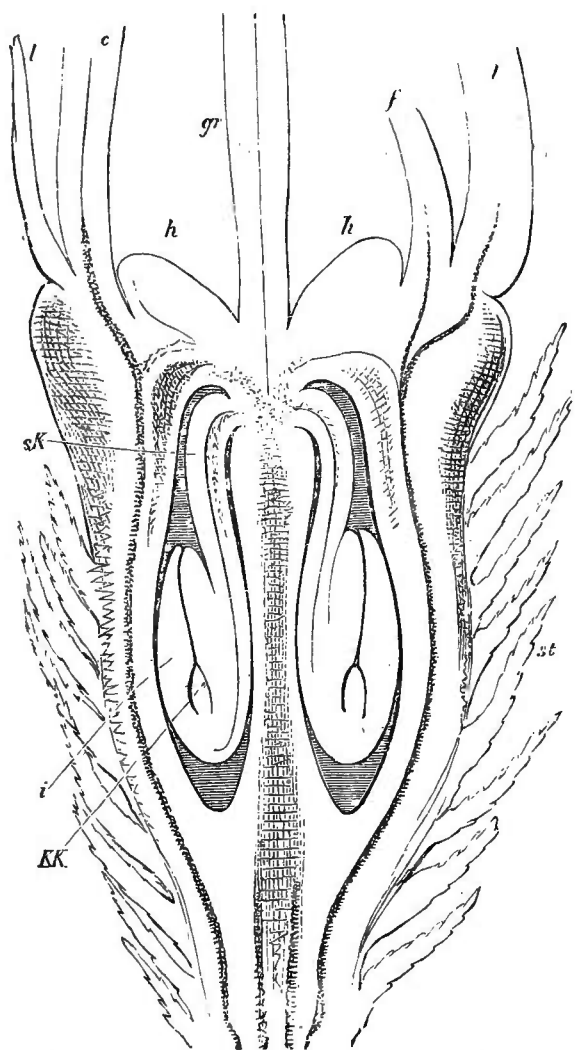


Fig. 257. — Section longitudinale de l'ovaire infère du Panicaut champêtre (*Eryngium campestre*). *l*, sépales; *c*, pétales; *f*, étamines; *gr*, style; *h*, nectaire; *sk*, funicule de l'unique ovule pendant dans chaque loge; *kk*, nucelle; *i*, tégument (Sachs).

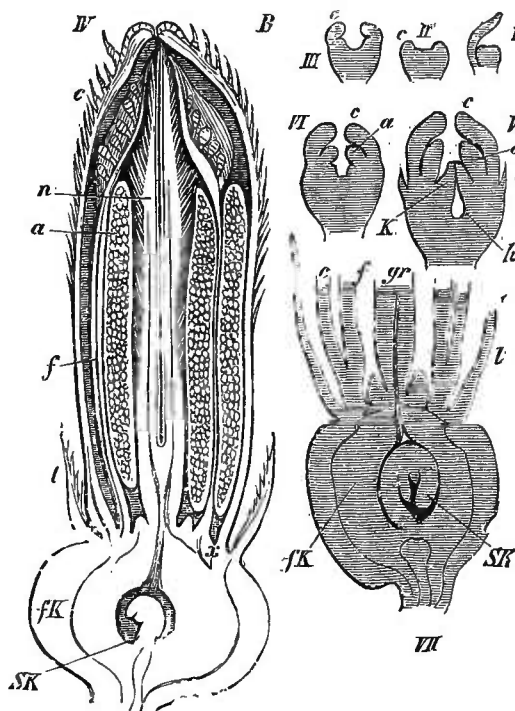


Fig. 258. — Développement de la fleur de l'Hélianthe annuel (*Helianthus annuus*). I-VII, succession des états (IV doit être marqué VI et réciproquement); *l*, calice; *c*, corolle; *f*, filets des étamines; *a*, anthères; *x*, portion basilaire, formant plus tard la région inférieure du tube de la corolle qui porte les étamines; *fk*, ovaire infère; *gr*, style; *sk*, l'unique ovule (Sachs).

parties de la fleur, il en résulte la formation d'un corps massif, à l'intérieur duquel se trouve l'ovaire, et au-dessus duquel se détachent et se séparent les parties supérieures des sépales, des pétales, des étamines et les parties supérieures des carpelles, c'est-à-dire les styles. Le calice, la corolle, l'androcée, paraissent alors insérés au niveau où ils se séparent et qui semble être la base de la fleur. L'ovaire se trouvant situé tout entier au-dessous de la base apparente de la fleur, est dit *infère*; comme, en même temps, il fait corps avec l'ensemble des parties externes y compris le calice, on le dit aussi *adhérent*. Nous le disons *supère* ou *libre*, toutes les fois qu'il n'en est pas ainsi, c'est-à-dire toutes les fois que, dans la fleur complète, les quatre formations sont ou bien toutes séparées, ou bien unies seulement deux par deux, ou trois par trois.

Ce caractère d'avoir le pistil libre ou adhérent, offre une constance assez grande pour qu'on ait pu l'appliquer utilement à la détermination des affinités et à la délimitation des groupes. C'est ainsi que, chez les Dicotylédones, on a subdivisé chacun des trois groupes principaux : Gamopétales, Dialypétales et Apétales, en supérovariées et inférovariées. Il est pourtant sujet à des exceptions. Deux familles très voisines peuvent avoir l'une l'ovaire supère, l'autre l'ovaire infère. Telles sont, par exemple, les Pittosporées et les Araliées, les Lythracées et les Oënothéracées. Bien mieux, la même famille peut renfermer des genres à ovaire supère et des genres à ovaire infère. Chez les Broméliacées, par exemple, à côté de plantes à ovaire infère comme l'Ananas (*Ananassa*), on trouve des plantes à ovaire supère comme la Tillandsie (*Tillandsia*). Chez les Rosacées, la Spirée, le Prunier, le Fraisier, le Rosier ont l'ovaire supère, tandis que le Poirier, le Sorbier, le Néflier, etc., l'ont infère. Même dans les familles les mieux caractérisées sous ce rapport, on rencontre çà et là un genre faisant exception. Chez les Ombellifères, par exemple, l'ovaire est libre dans la Raspaille (*Raspalia*); chez les Primulacées, il est adhérent dans le Samole (*Samolus*). D'ailleurs si l'on remarque combien est légère la modification de croissance d'où procède ce caractère, on s'étonnera bien moins de sa variabilité dans certains groupes, que de sa constance dans la plupart des autres.

La concrescence des quatre formations florales, qui rend l'ovaire infère, peut ne s'opérer que dans le parenchyme des feuilles, toutes les nervures demeurant distinctes dans la région commune, comme on le voit chez certaines Amaryllidées, notamment dans l'Alstrémère (*Alstræmeria*), etc. Mais bien plus souvent elle porte aussi sur les nervures superposées et adjacentes des diverses feuilles qu'elle réunit. Ces nervures se réduisent alors dans la région commune à un nombre beaucoup moindre, et c'est seulement dans la partie supérieure qu'elles se divisent pour envoyer dans chaque feuille les nervures qui lui appartiennent (fig. 257). Ainsi, bien qu'il entre dans sa composition quatre verticilles quinaires, la fleur de la Campanule carillon (*Campanula Medium*) n'a dans son ovaire infère que cinq nervures principales. Cette communauté de nervation a été déjà signalée dans les diverses concrescences que nous avons eu à étudier dans la fleur; mais nulle part elle ne s'étend aussi loin que dans les fleurs inférovariées.

Quand l'ovaire est infère, il peut arriver que les quatre formations se séparent toutes ensemble au-dessus de la masse commune, comme dans la Campanule (*Campanula*) et dans le Galanthe (*Galanthus*). Mais il arrive souvent que la concrescence se prolonge ensuite entre les verticilles, deux par deux, ou trois par trois. Ainsi dans le Poirier (*Pirus*), la Fuchsia (*Fuchsia*), l'Iride (*Iris*), le Narcisse (*Narcissus*), etc., une fois le style devenu libre, le calice, la corolle et l'androcée demeurent unis dans un tube commun, pendant une certaine longueur. De même, dans les Composées, les Rubiacées, etc., après que la partie supérieure des sépales en dehors et le style en dedans sont devenus libres en même temps, la corolle et l'androcée demeurent unis encore assez longtemps en un tube commun. De même encore, dans les Orchidées, après que les parties supérieures des sépales et des pétales sont devenues libres, l'androcée et le style demeurent unis en une colonne épaisse, appelée *gyno-*



*stème*. Dans les Orchidées ordinaires, au sommet de cette colonne se détache l'unique anthère et à côté d'elle, à droite et à gauche, se voit une corne, qui est le sommet stérile de deux étamines avortées.

Dans le Cypripède (*Cypripedium*) (fig. 259), il y a sur le gynostème deux anthères *a* et entre elles, du côté postérieur, une large pièce échancrée en forme de bouclier *s*, qui est la terminaison élargie en staminode de l'étamine postérieure avortée.

Dans les Dicotylédones, on trouve chez les Styliées un long gynostème formé par la concrescence des filets des deux étamines avec le style (fig. 263).

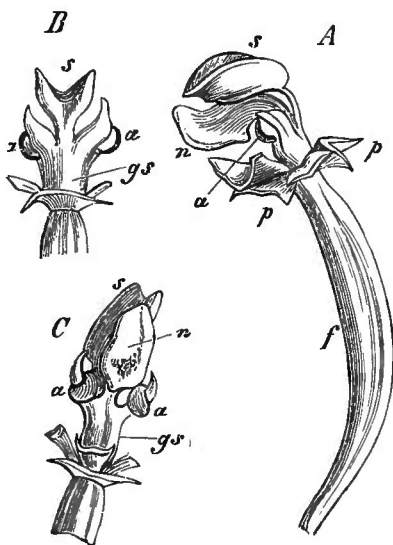


Fig. 259. — Fleur de Cypripède (*Cypripedium Calceolus*) après l'enlèvement du périanthe *p*. *A*, de côté, *B* d'arrière, *C*, d'avant. *f*, ovaire infère; *gs*, gynostème; *n*, stigmate; *aa*, les deux anthères fertiles; *s*, sommet de l'étamine stérile, élargi en staminode

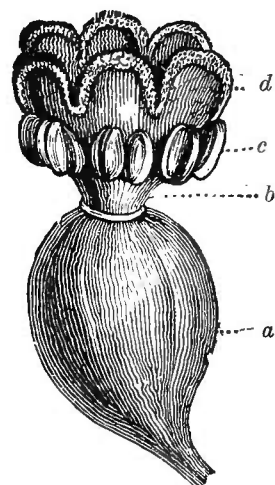


Fig. 260. — Fleur d'Aristolochie (*Aristolochia rotunda*), dont on a enlevé le calice. *a*, ovaire infère; *b*, base apparente de la fleur; *c*, anthères soudées par leurs connectifs qui se développent au-dessus des sacs polliniques et se couvrent de papilles en *d*.

**Concrescence du pistil**

**avec le pédicelle prolongé.** — Le pédicelle cesse ordinairement de croître

après avoir formé le pistil. Pourtant, dans certains cas, il se prolonge, pour ainsi dire, normalement au-dessus des carpelles clos et entre eux, pour se terminer à une certaine hauteur au-dessous de la base des styles par un petit bourgeon. Si le pistil est en outre gamocarpelle, les carpelles s'unissent aussi au centre avec le prolongement du pédicelle et il faut les arracher pour l'apercevoir. Il en est assez fréquemment ainsi dans certaines Caryophyllées comme le Lychnide (*Lychnis*), l'Agrostemme (*Agrostemma*), etc., dans certaines Éricacées comme le Rosage (*Rhododendron*), etc., et chez quelques autres plantes. Dans les Primulacées aussi, on voit parfois le pédicelle se prolonger au centre de la colonne placentaire et se terminer au-dessus des ovules par un bourgeon qui s'épanouit en une petite fleur. Il est facile de s'assurer dans ces divers cas que les ovules n'ont rien à faire avec ce

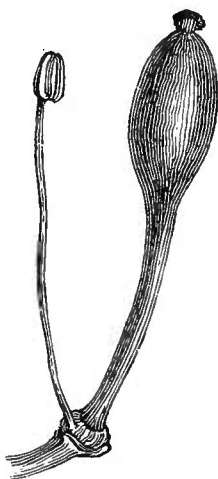


Fig. 261. — Pistil du Câprier (*Capparis spinosa*) porté sur un gynophore.

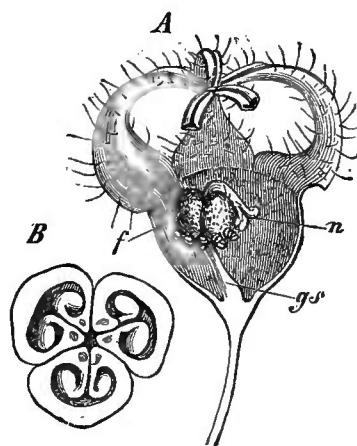


Fig. 262. — *A*, fleur de Sterculie (*Sterculia Balanghas*). *gs*, le gynophore enveloppé par les filets concrescents des étamines; *f*, ovaire; *n*, stigmate. *B*, section transversale de l'ovaire (Sachs).

prolongement interne du pédicelle, qui demeure indépendant de toute relation avec les carpelles qui l'entourent.

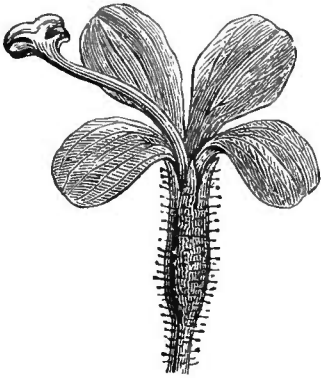


Fig. 263. — Fleur de Stylide (*Stylidium*), avec son long gynostème.

**Avortement des carpelles.** — Les carpelles du pistil se développent tous d'ordinaire complètement et également. Pourtant dans l'Aristolochie (*Aristolochia*), les styles et les stigmates avortent et les six carpelles se réduisent à leurs ovaires. Ce sont alors les connectifs des anthères, épaissis, soudés latéralement en tube, développés et couverts de papilles vers le haut qui jouent le rôle des stigmates et du style (fig. 260). On pourrait croire le style et le stigmate concrets avec l'androcée, comme il vient d'être dit pour les Orchidées et les Stylidiées.

Ailleurs, c'est au contraire l'ovaire qui s'atrophie et le style qui demeure seul pour représenter le carpelle. Ainsi, dans les Anacardiées, un seul carpelle développe son ovaire et y produit un ovule; les deux autres avortent et se réduisent au style et au stigmate. Il en est de même dans la Viorne (*Viburnum*) et la Valériane (*Valeriana*). Ailleurs encore, les carpelles disparaissent sans laisser aucune trace de leur présence; bien plus, ils ne paraissent pas même s'être formés et la place vide qu'ils laissent dans le plan de la fleur permet seule d'admettre leur avortement, qui est complet. Ainsi, des cinq carpelles que comporte la fleur des Légumineuses, l'antérieur se développe seul, les quatre autres avortent. Seule dans cette famille, l'Affonsée (*Affonsea*) offre ses cinq carpelles également développés. De même, dans les Prunées, un seul carpelle se développe sur cinq.

**Absence du pistil.** — Chez certaines plantes l'avortement porte à la fois sur tout le pistil. Dans la fleur, complète à l'origine, tous les carpelles s'arrêtent de bonne heure dans leur croissance et avortent en laissant d'eux quelque trace reconnaissable. La fleur devient mâle par avortement, comme dans les Cucurbitacées, par exemple. Enfin il existe des végétaux où les carpelles n'ont jamais apparu dans la fleur mâle, où, après avoir formé les étamines, le pédicelle a terminé sa croissance. Ces fleurs-là sont mâles par essence, et rien n'autorise à y supposer un avortement du pistil. Il en est ainsi dans le Chêne (*Quercus*), le Peuplier (*Populus*), le Noyer (*Juglans*), le Pin (*Pinus*), etc.

**Ovules.** — Rappelons-nous qu'un ovule complet se compose de trois parties. le funicule qui l'attache au carpelle sur le placente, le tégument inséré sur le funicule au hile et ouvert au micropyle, et le nucelle attaché par sa base au tégument à la chalaze et présentant son sommet au micropyle (p. 354, fig. 164). Rappelons-nous encore que le funicule est le pétiole et le tégument le limbe d'un segment ou d'une foliole de la feuille carpellaire; tandis que le nucelle est une émergence de ce petit limbe, qui se reploie autour d'elle pour la protéger. Dans les Angiospermes, ce paraît être toujours sur la face supérieure du segment que le nucelle est attaché: la chalaze y est ventrale. Dans les Gymnospermes, c'est au contraire sur la face inférieure du segment que se développe la nucelle: la chalaze y est dorsale.

Un carpelle ovulifère est donc toujours une feuille ramifiée, et nous avons

vu en quel nombre variable et de quelle manière diverse cette feuille découpe les segments ovulaires. Ceux-ci s'attachent tantôt sur l'extrême bord de la feuille et dans son plan, comme dans le Cycade (*Cycas*), les Liliacées, les Légumineuses, etc.; tantôt sur sa face supérieure, comme c'est le cas ordinaire chez les Angiospermes, ou sur sa face inférieure, comme dans les Conifères.

Reprenons maintenant l'ovule pour l'étudier de plus près.

**Formes diverses de l'ovule.** — Quand le nucelle est droit et que le corps de l'ovule est situé dans le prolongement du funicule, le micropyle est opposé à la chalaze qui, elle-même, est superposée au hile dont elle n'est séparée que par l'épaisseur du tégument. L'ovule est dit alors *droit* ou *orthotrope* (fig. 164 C et fig. 251). Au premier abord, il paraît être symétrique par rapport à son axe de figure; mais en réalité il n'est symétrique que par rapport à un plan, comme l'atteste notamment la disposition des nervures dans le tégument. Cette forme droite est assez rare; on la rencontre dans l'Ortie (*Urtica*), le Rumex (*Rumex*), le Noyer (*Juglans*), la Renouée (*Polygonum*), le Ciste (*Cistus*), le Poivre (*Piper*), etc., ainsi que dans toutes les Gymnospermes.

Ailleurs le corps de l'ovule, s'accroissant plus fortement d'un côté que de l'autre, se courbe tout entier, nucelle et tégument, en forme d'arc ou de fer à cheval, de façon que le micropyle se trouve rapproché du hile et de la chalaze. L'ovule est dit alors *courbé* ou *campylotrope*. Son plan de symétrie est indiqué immédiatement par le plan de courbure. Cette forme arquée n'est pas non plus très fréquente; on la trouve, par exemple: chez les Dicotylédones, dans les Crucifères, les Caryophyllées, les Chénopodiacées, les Solanées, etc.; chez les Monocotylédones, dans les Alismacées, certaines Cannées, certaines Graminées, etc.

La forme la plus ordinaire est celle où le corps de l'ovule demeurant droit se réfléchit autour du hile comme charnière, pour venir s'appliquer contre le funicule et s'unir à lui dans toute sa longueur. Le point où cesse cette union et où la partie libre du funicule s'attache à l'ovule est encore le hile, et ce hile est voisin du micropyle. Mais ce n'est là qu'un hile apparent; le hile vrai, c'est-à-dire le point où la nervure du funicule pénètre et s'épanouit dans le tégument, est demeuré à sa place, sous la chalaze et en opposition avec le micropyle. Du hile apparent au hile vrai, la portion soudée du funicule dessine sur le flanc de l'ovule une côte saillante, qu'on appelle le *raphé*. Un pareil ovule est dit *réfléchi* ou *anatrophe* (fig. 238, E et fig. 257). Son plan de symétrie est donné immédiatement par la position du raphé. Cette forme réfléchie appartient à la grande majorité des Angiospermes.

Entre ces trois formes typiques, il y a quelques intermédiaires. Ainsi la courbure de l'ovule peut ne se faire qu'à un moindre degré; l'ovule n'est qu'à demi campylotrope. De même le funicule peut ne s'unir à l'ovule que sur une partie de sa longueur; l'ovule n'est qu'à demi anatrophe. Enfin un ovule demi-anatrophe peut se courber, de manière à devenir plus ou moins campylotrope, comme on le voit dans beaucoup de Papilionacées (Haricot, Fève, etc.).

La courbure ou la réflexion de l'ovule, supposé horizontal, peut s'opérer dans deux directions inverses, vers le haut parce que c'est le côté inférieur qui se développe le plus, ou vers le bas parce que la face supérieure s'accroît

davantage. Il y a hyponastie dans le premier cas et l'ovule est dit *hyponaste* (fig. 257), épinastie dans le second et l'ovule est dit *épinaste* (fig. 226 et 253, V). Cette différence offre une assez grande constance et constitue un caractère dont on se sert fréquemment dans la détermination des affinités chez les Angiospermes.

On remarquera que cette courbure, et surtout cette réflexion de l'ovule, a pour résultat de rapprocher le plus possible du placente le micropyle et le sommet du nucelle auquel il donne accès. On verra plus tard que ce rapprochement est une condition des plus favorables à la formation de l'œuf. Aussi la forme anatrope doit-elle être regardée comme la plus perfectionnée et la forme orthotrope comme la plus imparfaite.

Quant au funicule, il est quelquefois très long, comme dans l'Oponce (*Opuntia*), l'Acacier (*Acacia*), les Plombaginées, etc. Parfois, au contraire, il est très court, presque nul, comme dans le Noyer (*Juglans*), l'Ortie (*Urtica*), les Graminées, etc.; l'ovule est dit alors *sessile*.

**Ovules plus simples.** — C'est déjà une simplification quand le funicule manque, comme on vient de le voir. Il y a quelques plantes où l'ovule est dépourvu de tégument, où le funicule, sans s'épanouir tout autour, porte directement le nucelle à son sommet. Le hile et la chalaze se confondent alors, et il n'y a pas de micropyle. L'ovule est *nu*. Il en est ainsi dans les Santalacées et les Balanophorées. D'ovule dépourvu à la fois de funicule et de tégument, réduit à un nucelle inséré directement par sa base sur le carpelle, on n'en connaît pas d'exemple certain. Un pareil nucelle, qui serait une émergence directe de la feuille carpellaire, ne mériterait d'ailleurs pas le nom d'ovule, au sens étroit du mot.

**Ovules plus compliqués.** — Nous avons supposé jusqu'ici que l'ovule ne possède qu'un seul tégument. Il en est ainsi dans toutes les Gymnospermes, et, parmi les Dicotylédones, chez presque toutes les Gamopétales, ainsi que chez certaines Dialypétales (Ombellifères, etc.). Ce tégument unique est ordinairement très épais, massif, dépasse de beaucoup le sommet du nucelle et constitue la masse principale de l'ovule, comme on le voit dans les Ombellifères (fig. 257), les Composées (fig. 258), etc.

Mais souvent l'ovule a deux téguments, emboîtés l'un dans l'autre. L'externe est habituellement le plus développé et contient tout le système des nervures. La plupart des Monocotylédones (fig. 238, E), chez les Dicotylédones la plupart des Dialypétales (fig. 235, 264) et des Apétales (fig. 226 et 251), ont des ovules à deux téguments. Le micropyle est alors plus profond et devient un canal. Ce canal est formé, tantôt par la superposition de l'ouverture du tégument interne, appelée *endostome*, et de celle du tégument externe, nommée *exostome*, comme dans beaucoup de Dicotylédones; tantôt par l'ouverture du tégument interne seule, qui se prolonge à travers l'exostome élargi, comme dans beaucoup de Monocotylédones (fig. 238, E).

La même famille, bien mieux le même genre, peut d'ailleurs offrir des ovules à un et à deux téguments. Ainsi chez les Renonculacées, la Clématite (*Clematis*), l'Ancolie (*Aquilegia*), la Pivoine (*Pæonia*), etc., en ont deux, tandis que la Renoncule (*Ranunculus*) et l'Anémone (*Anemone*) n'en ont qu'un seul.

Certaines Dauphinelles en ont deux (*Delphinium Ajacis*, *Consolida, elatum*); d'autres Dauphinelles n'en ont qu'un (*Delphinium tricorne, chilense*).

L'ovule entièrement développé présente quelquefois, sur le funicule ou sur le tégument, divers appendices qui en compliquent la forme. Ainsi l'ovule anatrophe de la Bilbergie (*Bilbergia*) a son hile vrai muni d'une corne recourbée. Celui de la Passiflore (*Passiflora*) a sur le funicule autour du hile une petite collerette rabattue qui se développera plus tard en coiffant le micropyle. Celui de l'Oponce (*Opuntia*) s'enroule dans son long funicule, qui produit en même temps deux ailes latérales pour l'envelopper entièrement. Celui de la Clusie (*Clusia*) développe son exostome et le réfléchit vers le bas en une double manchette dentée. Tous ces appendices sont dépourvus de nervures et ont la valeur de simples émergences.

**Origine et croissance de l'ovule.** — L'ovule apparaît sur le placente comme une excroissance périphérique, qui s'allonge sans s'épaissir et forme le funicule.

Si c'est un ovule anatrophe, qu'il soit d'une Dicotylédone, d'une OÉnothéracée, par exemple (fig. 264), ou d'une Monocotylédone, d'une Liliacée, par exemple (fig. 265), on voit poindre ensuite, au-dessous du sommet du funicule et latéralement, un mamelon conique qui est le nucelle, et en même temps le funicule se développe en bourrelet tout

autour de la base de ce mamelon, pour former le tégument. En grandissant, le tégument s'accroît plus fortement du côté du sommet du funicule et renverse par conséquent le nucelle qu'il recouvre peu à peu complètement, en s'unissant latéralement au raphé. Si l'ovule doit avoir deux téguments, l'intérieur naît d'abord comme il vient d'être dit, l'externe apparaît ensuite sur le funicule immédiatement au-dessous du premier, comme un second bourrelet qui s'allonge rapidement de manière à envelopper le premier.

S'il s'agit d'un ovule orthotrophe, c'est au sommet même du funicule que se forme le cône nucellaire, en même temps que le funicule développe autour de

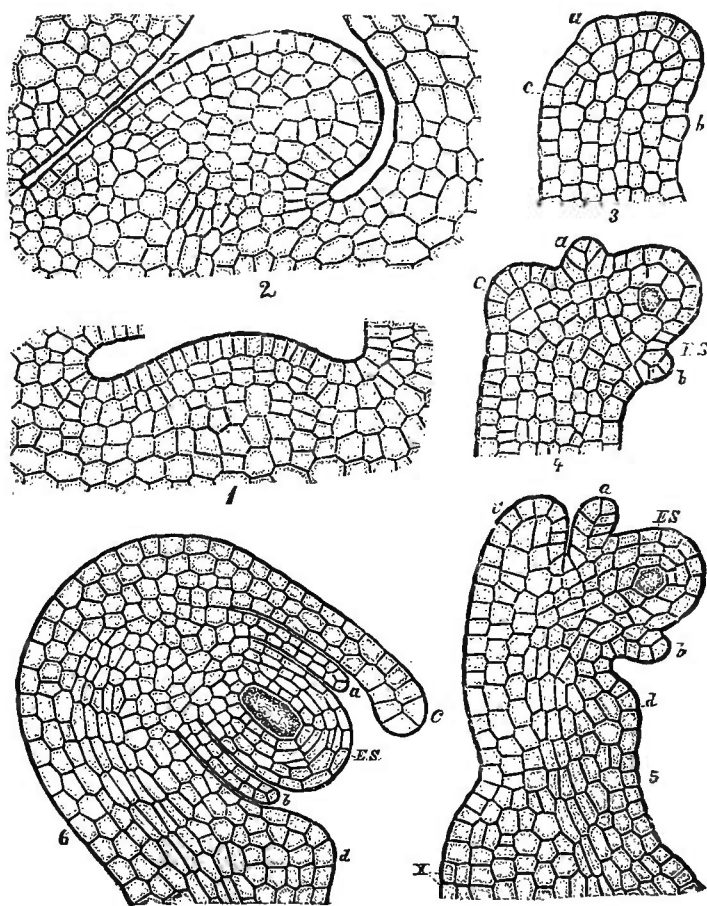


Fig. 264. — Développement de l'ovule anatrophe à deux téguments de l'Onagre bisannuel (*Oenothera biennis*). 1 et 2, première apparition du mamelon ovulaire sur le placente; 3, première indication du tégument interne *ab*, séparant le nucelle du funicule. 4, première apparition du tégument externe *c*, en arrière de l'ovule; 5 et 6, développement et renversement ultérieurs. *ES*, cellule-mère du sac embryonnaire (d'après Kny).

la base de ce cône un ou deux bourrelets dont la croissance, égale de tous les côtés, recouvre peu à peu le cône terminal d'un ou de deux téguments.

Si c'est un ovule campylotrope, le développement a lieu comme pour un

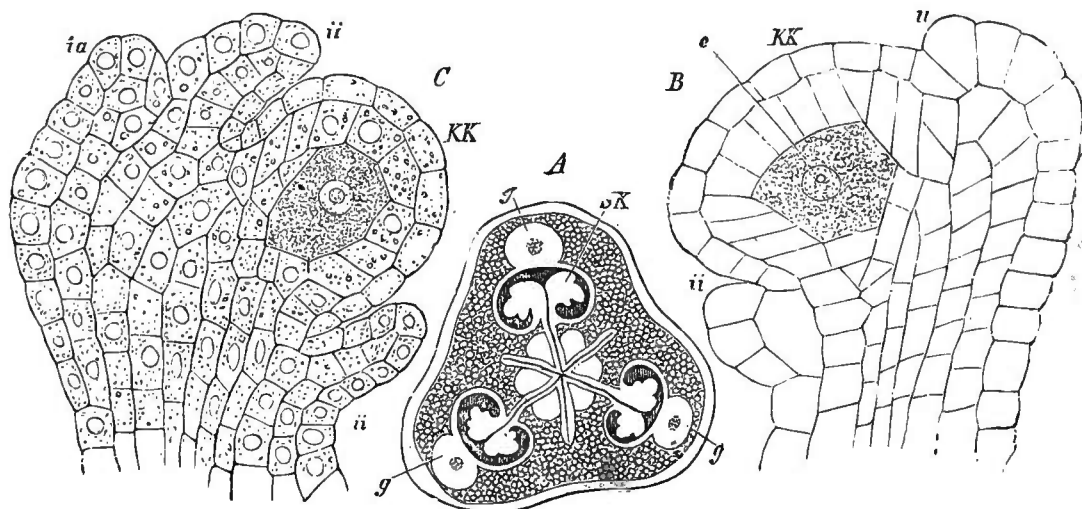


Fig. 265. — Développement de l'ovule anatrophe à deux téguments de la *Funkia cordée* (*Funkia cordata*). A, section transversale du jeune ovaire, avec ses ovules *sk* en voie de développement, et ses glandes septales. B et C, deux états jeunes successifs de l'ovule, en coupe longitudinale optique : *kk*, nucelle; *ii*, tégument interne; *ia* tégument externe; *e*, cellule-mère du sac embryonnaire (Saclis).

ovule orthotrope, excepté que le jeune ovule tout entier, nucelle et tégument, s'accroît davantage d'un côté et se recourbe par conséquent vers son milieu en forme d'arc ou de fer à cheval.

**Ordre de développement des ovules sur le placente.** — Quand les ovules sont portés en grand nombre sur un long placente marginal, la marche de leur évolution s'opère, suivant les cas, d'après l'un des quatre types que nous avons distingués dans le développement des lobes d'une feuille simple ou des folioles d'une feuille composée (p. 296). Cette marche n'est aucunement influencée par la position pariétale ou axiale du placente. Elle ne l'est pas davantage, dans le second cas, par le mode d'union consécutif ou originel des bords placentaires, résultat de leur soudure ou de leur concrescence.

Parfois simultanée, l'apparition des ovules est le plus souvent successive, et cette succession s'établit de trois manières différentes; elle est basifuge, basipète ou mixte. Les ovules naissent de bas en haut dans les Crucifères, Rutacées, Liliacées, etc.; de haut en bas dans les Caryophyllées, Solanées, Berbéridées, Cannées, etc.; à mi-hauteur, en progressant à la fois vers le haut et vers le bas, dans les Passiflorées, Rubiacées, Primulacées, Amaryllidées, etc. Comme on le voit par ces quelques exemples, des pistils de composition différente peuvent développer leurs ovules de la même manière, et des pistils de même composition peuvent les former suivant des modes différents. Le mode est basifuge, par exemple, dans les Liliacées; basipète dans les Cannées, mixte dans les Amaryllidées. Bien plus, l'évolution varie assez souvent dans la même famille. Ainsi, chez les Papavéracées, les ovules naissent de bas en haut dans le Pavot (*Papaver*), à mi-hauteur dans la Glaucière (*Glaucium*), la Chélideine (*Chelidonium*), l'Eschholtzie (*Eschholtzia*), de haut en bas dans la Maclée (*Macleya*).

**Concrescence du nucelle avec le tégument.** — Dans l'ovule anatrophe, c'est déjà une communauté de croissance intercalaire qui a uni le funicule latéralement au tégument pour constituer le raphé. Une pareille concrescence peut aussi se manifester entre le tégument et le nucelle.

Le fait est général dans l'ovule orthotrope des Gymnospermes. Le tégument unique y fait corps avec le nucelle dans sa région inférieure et ne s'en sépare que vers les deux tiers de la hauteur à partir de la base. Il en est de même dans l'ovule anatrophe à deux téguments du Ricin (*Ricinus*). Ici le tégument externe est libre comme à l'ordinaire; le tégument interne seul est uni au nucelle jusque vers les deux tiers de sa hauteur. Une pareille union du tégument au nucelle s'observe encore chez diverses Scrofulariacées, Solanées, Borraginées, etc.

Dans ces divers cas, la chalaze, c'est-à-dire la surface d'insertion du nucelle sur le tégument unique, ou sur le tégument interne quand il y en a deux, a la forme d'une coupe très profonde.

**Concrescence de l'ovule avec l'ovaire.** — L'ovule, s'il se couche dès le début à la surface de l'ovaire, peut être entraîné avec lui dans une communauté de croissance qui l'unit intimement au carpelle. Une pareille union a lieu chez plusieurs Conifères. Ainsi les deux ovules orthotropes descendants du Pin (*Pinus*), du Sapin (*Abies*) (fig. 239), etc., sont unis au carpelle par leur face inférieure. De même, dans l'Araucarier (*Araucaria*) et le Podocarpe (*Podocarpus*), le carpelle couvre d'un repli l'unique ovule descendant couché à sa surface, et ce repli est uni au tégument comme le tégument lui-même est uni au nucelle.

**Structure sommaire du nucelle.** — Pratiqons maintenant dans l'ovule une section longitudinale suivant le plan de symétrie, afin de connaître la structure du nucelle au moment où il a acquis son plein développement.

1° *Nucelle des Angiospermes.* — Considérons d'abord l'ovule des Angiospermes. Qu'il soit droit (fig. 266), courbé (fig. 267) ou réfléchi (fig. 268), son nucelle contient toujours vers le haut, allongée suivant l'axe, une cellule beaucoup plus grande que les autres, droite si l'ovule est orthotrope ou anatrophe, courbée en arc s'il est campylotrope, pourvue d'un protoplasme abondant et d'un noyau volumineux. Cette cellule, dans laquelle s'accomplira plus tard le développement de l'œuf en embryon, est le *sac embryonnaire*. En haut, ce sac renferme, appendues côte à côte sous la voûte de sa membrane, trois cellules, dépourvues de membrane de cellulose, de forme ovale allongée, pourvues chacune d'un noyau. Deux d'entre elles, attachées sous le sommet, n'ont à jouer qu'un rôle éphémère et disparaîtront plus tard; ce sont les *synergides*. La troisième, insérée latéralement un peu plus bas que les synergides, est destinée à recevoir le protoplasme mâle et à constituer avec lui l'œuf; c'est l'*oosphère*. En bas, reposant côte à côte sur le plancher du sac, on aperçoit trois cellules munies également d'un noyau, mais revêtues d'une mince membrane de cellulose; ce sont les *antipodes*. Il arrive quelquefois que les cellules du sommet du nucelle sont résorbées quand l'ovule a acquis son plein développement; le sac embryonnaire vient alors s'appuyer directement contre le tégument au fond du micropyle.

2° *Nucelle des Gymnospermes*. — Dans l'ovule des Gymnospermes, toujours orthotrope et pourvu d'un seul tégument souvent prolongé en tube, le nucelle offre une structure plus compliquée (fig. 269). Il renferme bien aussi une cellule beaucoup plus volumineuse que les autres : le sac embryonnaire. Mais de bonne heure ce sac s'est rempli de cellules dont la masse compacte constitue l'*endosperme*. Certaines des cellules supérieures de cet endosperme,

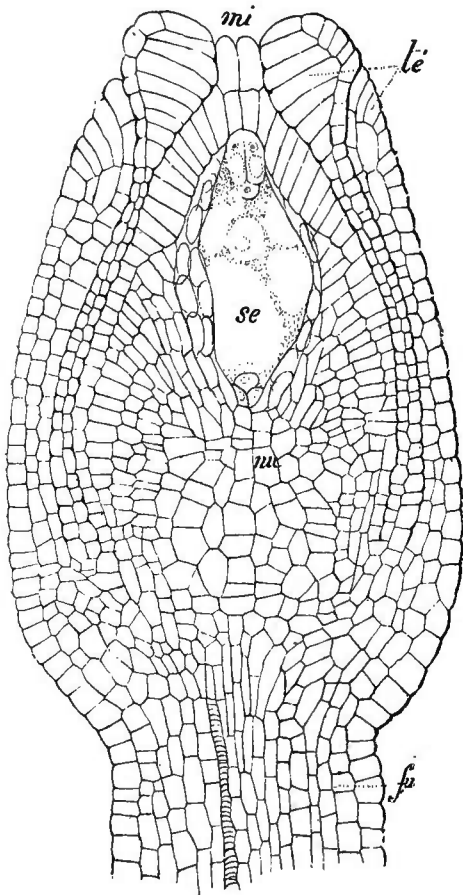


Fig. 266. — Section longitudinale d'un ovule orthotrope de Renouée (*Polygonum divaricatum*). fu, funicule; te, les deux téguments; nu, le nucelle dont le sommet s'allonge à travers le micropyle mi; se, le sac embryonnaire (d'après Strasburger).

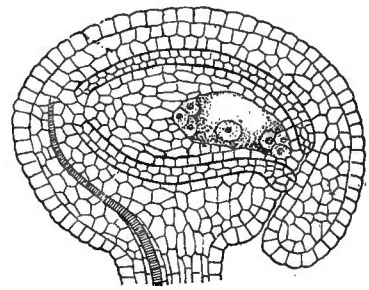


Fig. 267. Section longitudinale d'un ovule semi-anatrope et courbé de Baptisie (*Baptisia australis*).

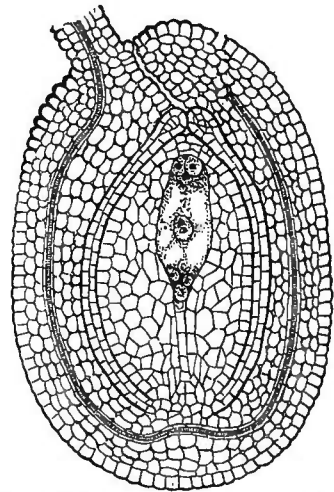


Fig. 268. — Section longitudinale d'un ovule anatrophe de Mimose (*Mimosa pudica*).

éparses dans le Pin (*Pinus*), le Sapin (*Abies*), l'Épicéa (*Picea*), etc., groupées en faisceau dans le Cyprès (*Cupressus*), le Thuia (*Thuja*), le Genévrier (*Juniperus*), etc., sont beaucoup plus grandes que les autres, étendues dans le sens de la longueur, et séparées chacune de la membrane du sac par une rosette de quatre petites cellules. Chaque grande cellule, avec sa rosette, est ce qu'on appelle un *corpuscule*. Le protoplasme y demeure homogène autour du noyau; il n'y forme ni oosphère, ni synergides, ni antipodes; il constitue tout entier une oosphère. En s'accroissant dans sa région supérieure, l'endosperme se relève en bourrelet autour des corpuscules, dont les rosettes se trouvent refoulées au fond de dépressions en forme d'entonnoir. Si les corpuscules sont isolés, chacun d'eux est surmonté d'un entonnoir étroit; s'ils sont groupés, leurs rosettes s'étalent au fond d'un large entonnoir commun (fig. 269).



De son côté, le sommet du nucelle, en dissociant ses cellules, se creuse souvent d'une cavité plus ou moins irrégulière, destinée à recevoir le pollen et qu'on appelle la *chambre pollinique*.

**Avortement des ovules.** —

On a vu qu'il entre parfois dans la composition du pistil un certain nombre de carpelles qui ne portent pas d'ovules, qui sont stériles. Sur les carpelles fertiles, tous les ovules ne sont pas non plus toujours également bien conformés; il en est qui s'arrêtent bientôt dans leur croissance et se réduisent à quelque rudiment, qui avortent. Ainsi dans les Géraniées, chacun des cinq carpelles produit deux ovules dont un seul atteint son développement complet; l'autre avorte. De même, sur les deux ovules que produit chacun des deux carpelles de la fleur femelle du Coudrier (*Corylus*) et du Charme (*Carpinus*), de l'Aulne (*Alnus*) et du Bouleau (*Betula*), il en avorte régulièrement un.

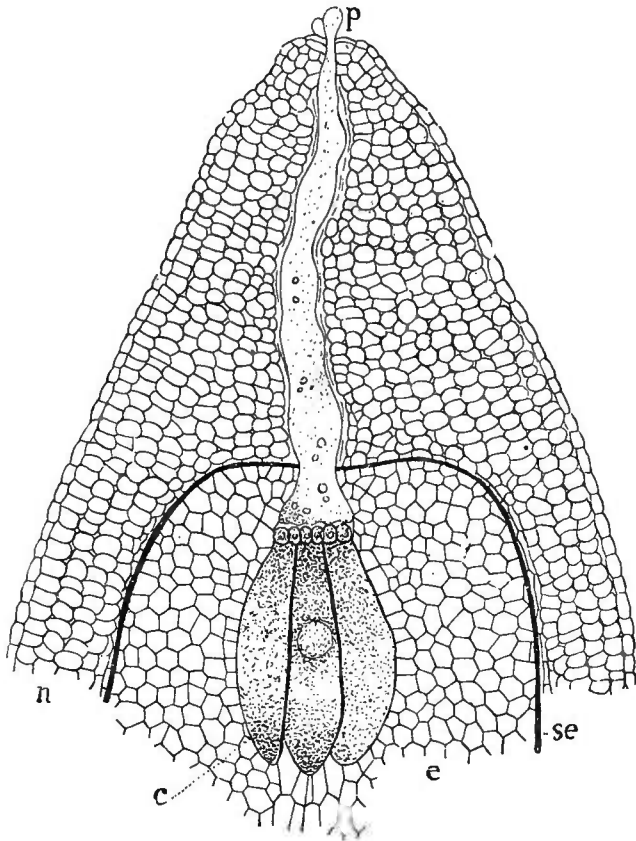


Fig. 269. — Section longitudinale du nucelle de l'ovule du Genévrier de Virginie (*Juniperus virginiana*); *n*, nucelle; *se* membrane du sac embryonnaire; *e*, endosperme; *c*, corpuscules; *p*, un grain de pollen ayant envoyé son large tube jusqu'au contact des rosettes au fond de l'entonnoir de l'endosperme; il n'y a pas à s'occuper pour le moment de ce tube pollinique (d'après Strasburger).

**Plantes dépourvues d'ovules.** — La saillie que font les sacs polliniques à la surface du limbe staminal offre, suivant les plantes, des degrés très inégaux; parfois même les sacs sont tout entiers nichés dans l'épaisseur du parenchyme, comme on l'a vu dans le Gui (*Viscum album*) (p. 374). On ne s'étonnera pas que la même chose puisse arriver pour le nucelle. Dans le Gui, en effet, le sac embryonnaire se forme et demeure plongé dans le parenchyme général de la face supérieure du carpelle, au lieu de faire partie comme d'ordinaire d'une proéminence conique de cette face. Non seulement il n'y a ici ni funicule, ni tégument, mais il n'y a même pas de nucelle individualisé. L'ovule se confond avec le carpelle; en d'autres termes, il n'y a pas d'ovule. Il n'y a pas non plus de cavité ovarienne. Les deux carpelles qui composent le pistil sont concrescents par toute l'étendue de leurs faces supérieures en contact et forment au centre de la fleur une masse pleine, dans la région inférieure de laquelle sont nichés les sacs embryonnaires.

## § 7

**Nectaires floraux.**

On a vu (p. 339) que les feuilles ordinaires accumulent quelquefois en certains points des réserves de saccharose, constituant ainsi des nectaires dont la surface exsude le plus souvent, sous l'influence d'une chlorovaporisation ralentie, un liquide sucré, le nectar. Les diverses feuilles florales et, entre elles, le réceptacle même de la fleur, sont très fréquemment le siège de pareilles accumulations locales de sucres, de pareils nectaires.

Rien n'est plus variable que la place occupée dans la fleur par les nectaires. On peut cependant les grouper en deux catégories, suivant qu'ils appartiennent aux diverses feuilles florales ou qu'ils procèdent directement du réceptacle.

**Nectaires dépendant des feuilles florales.** — Dans un grand nombre de plantes, on trouve des nectaires sur les feuilles de l'une ou de l'autre des quatre formations florales :

1° Sur les sépales : à la face externe, dans la Ketmie (*Hibiscus*), le Técome (*Tecoma*), etc. ; à la face interne, dans le Genêt (*Genista*), la Coronille (*Coronilla*), le Trèfle (*Trifolium*) et autres Papilionacées, dans le Tilleul (*Tilia*), etc. ; à l'intérieur d'un éperon au fond duquel s'accumule le nectar, dans la Capucine (*Tropæolum*) ;

2° Sur les pétales : à la base, dans la fossette située entre la languette ligulaire et le limbe, chez la Renoncule (*Ranunculus*) ; au fond du cornet qui constitue le pétale rudimentaire, chez l'Hellébore (*Helleborus*) ; au fond de l'éperon, chez l'Aconit (*Aconitum*) et l'Ancolie (*Aquilegia*) ;

3° A la fois sur les sépales et les pétales, à leur base, dans une large fossette incolore, chez la Fritillaire (*Fritillaria*) ;

4° Sur les étamines : dans un appendice spécial provenant de la ramification externe du filet soit à sa base comme dans le Xanthocère (*Xanthoceras*), soit à son sommet, à l'insertion du connectif, comme dans la Violette (*Viola*) ; dans un éperon du filet, chez le Corydalle (*Corydallis*) ; dans le filet lui-même, épaissi à sa base, chez le Nyctage (*Mirabilis*), ou dans toute sa longueur, auquel cas l'anthere avorte, comme dans l'étamine postérieure de la Collinsie (*Collinsia*) ;

5° Sur les carpelles : à la base même de l'ovaire (Orobanchées, la plupart des Solanées) ; dans un appendice renflé qui provient d'une ramification du carpelle à sa base, chez la Pulmonaire (*Pulmonaria*) et autres Borraginées, ou dans une sorte d'éperon basilaire du carpelle dans le Rhinanthus (*Rhinanthus*) ; dans la partie supérieure des carpelles, formant un bourrelet plus ou moins proéminent autour de la base du style, chez un grand nombre de plantes à ovaire infère (Rubiaceées, fig. 255, Ombellifères, fig. 257, Campanulacées, Cornées, etc.) ; dans la partie latérale des carpelles concrescents, le long de l'espace où la concrescence n'a pas eu lieu, espace qui vient s'ouvrir à l'extérieur par en bas, par le milieu, ou par en haut, pour faire sortir le trop-plein du

nectar (beaucoup de Monocotylédones) (fig. 265, A). Enfin le stigmate lui-même peut contenir des sucres en abondance, devenir un vrai nectaire, tandis que le liquide stigmatique prend toutes les qualités du nectar, comme on le voit dans le Peuplier (*Populus*), dans le Gouet (*Arum*), etc.

**Nectaires dépendant du réceptacle floral. Disque.** — Entre les insertions du calice, de la corolle, de l'androcée et du pistil, le réceptacle de la fleur développe quelquefois certaines parties accessoires, de forme variée, qui sont des nectaires. Ces pièces ne sont pas des feuilles, mais seulement des protubérances, des émergences du réceptacle, qui n'apparaissent que peu de temps avant l'épanouissement. Leur nature morphologique est la même que celle de la cupule (p. 350). Pour les distinguer des nectaires de la première catégorie, qui sont foliaires, on en désigne l'ensemble sous le nom de *disque*. Il est d'ailleurs quelquefois difficile de décider si un nectaire donné appartient au disque, ou s'il est une dépendance de la base des carpelles, des étamines ou des pétales.

Le plus souvent c'est entre l'androcée et le pistil que le disque est situé. Tantôt il est composé d'un certain nombre de tubercules indépendants, disposés en verticille autour de la base du pistil, en même nombre que les sépales et les pétales et superposés, ici aux pétales, comme dans l'Orpin (*Sedum*), la Joubarde (*Sempervivum*), le Cobée (*Cobæa*), l'Apocyn (*Apocynum*), là aux sépales, comme dans la Vigne (*Vitis*), ou bien en même nombre que les carpelles et alternes avec eux comme dans la Pervenche (*Vinca*). Tantôt ces tubercules sont concrets en un bourrelet à bord uni, comme dans la Rue (*Ruta*), ou en une coupe à bord festonné qui entoure la base du pistil, comme dans le Diosme (*Diosma*), le Tamaris (*Tamarix*). Dans les fleurs irrégulières, le disque aussi est irrégulier, développant davantage et prolongeant en forme d'écaille, tantôt son côté postérieur, comme dans le Résède (*Reseda*), tantôt son côté antérieur, comme chez les Labiées et les Papilionacées.

Le disque est parfois situé entre la corolle et l'androcée, comme dans l'Astrocarme (*Astrocarpus*) et l'Hippocratee (*Hippocratea*), ou bien entre le calice et la corolle, comme dans la Chironie (*Chironia*). Il s'étend même quelquefois dans toute la partie du réceptacle comprise entre le calice et le pistil et y forme un renflement épais dans lequel sont enchâssés les pétales et les étamines, comme dans le Cléome (*Cleome*) et le Cardiosperme (*Cardiospermum*).

La position et le nombre des pièces du disque peuvent changer d'un genre à l'autre dans une même famille, comme on le voit par exemple chez les Crucifères. On y observe tantôt seulement deux tubercules latéraux, situés entre les étamines courtes et l'ovaire, comme dans la Lunaire (*Lunaria*); tantôt quatre tubercules, deux entre les étamines courtes et l'ovaire, et deux entre les sépales antéro-postérieurs et les deux paires d'étamines longues superposées, comme dans le Chou (*Brassica*); tantôt quatre tubercules encore, mais disposés entre les étamines longues et les étamines courtes, comme dans l'Éthionème (*Æthionema*). Ailleurs toutes les proéminences se rejoignent en un bourrelet qui laisse les étamines courtes en dehors et les étamines longues en dedans, comme dans le Sisymbre (*Sisymbrium*).

Il arrive quelquefois que le réceptacle, sans produire d'émergences

spéciales, accumule des sucres dans toute l'étendue de sa couche superficielle et exsude du nectar par toute sa surface; il n'y a pas alors de nectaires localisés, mais seulement un nectaire diffus; c'est ce qu'on observe dans l'Anémone sylvie (*Anemone nemorosa*) et dans le Populage des marais (*Caltha palustris*). Enfin, dans les fleurs dites sans nectaires et sans nectar, on n'en constate pas moins une accumulation de sucres plus ou moins marquée à la base de toutes les feuilles florales et à la périphérie du réceptacle; il y a encore un nectaire diffus, mais sans exsudation, comme chez le Millepertuis (*Hypericum*), le Pavot (*Papaver*), la Morelle (*Solanum*), la Tulipe (*Tulipa*), le Blé (*Triticum*), l'Avoine (*Avena*), etc.

Si diverses qu'en soient l'origine et la nature morphologique, le nectaire floral existe donc toujours et possède partout la même valeur physiologique. C'est toujours une réserve sucrée, destinée à alimenter la croissance des organes voisins et surtout, comme il sera dit plus tard, le développement de l'ovaire en fruit.

## § 8

### Symétrie et plan de la fleur.

**Symétrie de la fleur.** — Quand elle est verticillée, si toutes les verticilles qui la composent sont réguliers, la fleur tout entière est symétrique par rapport à son axe; elle est *régulière*, ou *actinomorphe*, comme dans le Lychnide (*Lychnis*), la Tulipe (*Tulipa*), etc. Mais il suffit déjà qu'un seul verticille floral soit irrégulier, pour que la fleur tout entière ne soit plus symétrique que par rapport au plan de symétrie de ce verticille, pour qu'elle soit *irrégulière*, ou *zygomorphe*. Ainsi la fleur de la Berce (*Heracleum*) est zygomorphe, parce que sa corolle est irrégulière, bien qu'elle ait un calice, un androcée et un pistil réguliers (fig. 178). De même la fleur du Prunier (*Prunus*) est zygomorphe, parce qu'avec un calice, une corolle et un androcée réguliers, elle a un pistil irrégulier.

Si deux des verticilles sont irréguliers, leurs plans de symétrie se confondent et ce plan unique partage la fleur en deux moitiés symétriques. Avec un calice et un pistil réguliers, les Labiées et les Orchidées, par exemple, ont la corolle et l'androcée irréguliers et symétriques par rapport au plan médian.

S'il y a trois verticilles irréguliers, leur plan commun de symétrie est aussi celui de la fleur tout entière, comme dans les Scrofulariacées, qui ont les trois verticilles externes irréguliers, avec un pistil régulier, comme dans certaines Papilionacées, notamment le Cytise (*Cytisus*), le Genêt (*Genista*), le Lupin (*Lupinus*), le Sophore (*Sophora*), etc., qui ont le calice, la corolle et le pistil irréguliers avec un androcée régulier.

Enfin la zygomorphie atteint son plus haut degré, quand les verticilles qui composent la fleur sont tout à la fois irréguliers et symétriques par rapport au même plan. Il en est ainsi, par exemple dans un grand nombre de Papilionacées, comme le Haricot (*Phaseolus*), le Pois (*Pisum*), le Trèfle (*Trifolium*), etc.

Le plus souvent, comme dans tous les exemples qui viennent d'être cités,

le plan de symétrie est médian, ou antéro-postérieur ; il partage la fleur en une moitié droite et une moitié gauche, qui sont l'image l'une de l'autre dans un miroir. Quelquefois cependant il affecte une position différente. Il est transversal dans le Corydalle (*Corydallis*) et partage la fleur en une moitié antérieure et une moitié postérieure symétriques, parce que la corolle, seul verticille irrégulier, prolonge en éperon l'un de ses pétales latéraux. Il est oblique dans le Marronnier (*Æsculus*), le Sumac (*Rhus*), etc. Enfin il est des fleurs qui sont dépourvues d'un plan de symétrie ; on les dit *asymétriques* : telles sont celles de la Valériane (*Valeriana*), du Balisier (*Canna*), etc.

Dans ce qui précède, il s'agit à la fois d'une symétrie de position et d'une symétrie de forme. Quand la fleur est cyclique ou mixte, il ne peut plus être question d'une pareille symétrie de position, puisque les feuilles y sont en tout ou en partie insérées à des hauteurs diverses. Mais la symétrie de forme peut encore s'y manifester de deux manières différentes. Si toutes les feuilles d'un même cycle, ou d'une même formation, sont égales entre elles dans toutes les formations, tous les cycles qui la constituent étant réguliers, la fleur elle-même sera régulière. Si, au contraire, les feuilles de certains cycles sont inégales et de telle manière que le cycle, considéré comme un verticille, soit symétrique par rapport à un plan, qui est commun à tous les cycles irréguliers, la fleur tout entière sera irrégulière et pourra être regardée comme symétrique par rapport à ce même plan. C'est ainsi, par exemple, que les fleurs cycliques de l'Aconit (*Aconitum*) et de la Dauphinelle (*Delphinium*), qui ont un calice et une corolle irréguliers, sont zygomorphes, partagées en deux moitiées symétriques par le plan médian, qui est le plan commun de symétrie du calice et de la corolle.

**Plan de la fleur.** — Ceci posé, il est nécessaire, pour faciliter l'étude de la fleur, pour se représenter à chaque instant les rapports de nombre, de position et de symétrie des diverses parties qui la constituent, et surtout pour rendre possible la comparaison de l'organisation florale dans les plantes les plus différentes, d'en tracer le plan, au moyen de signes conventionnels. Ce plan peut être dessiné : c'est un *diagramme* floral ; il peut être écrit : c'est alors une *formule* florale.

**Diagrammes floraux.** — La fleur étant un ensemble de feuilles insérées sur le même rameau, son diagramme s'établira conformément aux principes posés plus haut (p. 64 et p. 307), et on l'orientera toujours, comme il a été dit à la p. 360, entre la bractée mère en bas et la branche mère en haut.

Pour en simplifier le tracé, on se bornera à marquer dans le diagramme le nombre et la position des diverses parties, en négligeant à dessein les caractères secondaires de grandeur, de forme, de préfloraison, de condescence, etc. De cette manière, on pourra comparer facilement entre elles un grand nombre d'organisations florales différentes, en y saisissant d'un coup d'œil les ressemblances et les différences de nombre et de position.

Un petit rond placé au-dessus du diagramme marque toujours la situation de la branche mère ; on le supprime si la fleur est terminale. La feuille ou la bractée mère étant au-dessous du diagramme, on peut se dispenser de la représenter ; pourtant on la figure souvent sous forme d'un arc de cercle. La partie

inférieure du diagramme correspond donc au côté antérieur de la fleur. De simples points suffiraient aussi à la rigueur pour indiquer le nombre et la disposition des feuilles florales ; mais afin de faciliter aux yeux la vue rapide

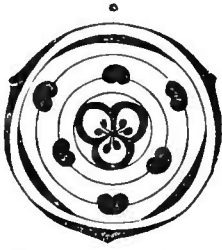


Fig. 270. — Diagramme de la fleur des Liliacées.

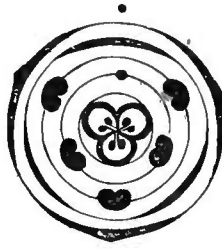


Fig. 271. — Diagramme de la fleur des Muscées.



Fig. 272. — Diagramme de la fleur des Iridées.

des choses, on a fait choix de signes conventionnels différents pour marquer les diverses formations. Les feuilles du périanthe sont représentées par des arcs de cercle et, pour distinguer à première vue les sépales des pétales, on

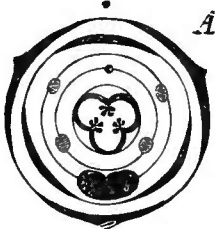
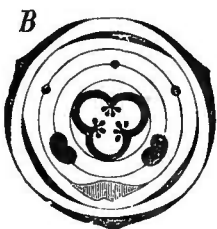


Fig. 273. — Diagramme de la fleur des Orchidées. A, dans les Orchidées ordinaires. B, dans le *Cypripède Cypripedium*.



Fig. 274. — Diagramme de la fleur des Zingibérées (*Hedychium*).

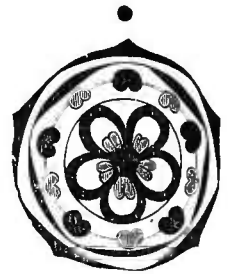


Fig. 275. — Diagramme de la fleur des Rutacées (*Dictamnus*).

marque les premiers d'une petite proéminence dorsale qui figure une côte médiane.

Le signe employé pour les étamines ressemble à une coupe transversale

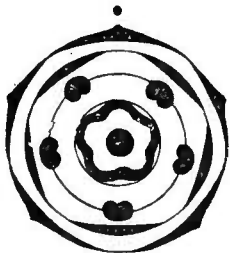


Fig. 276. — Diagramme de la fleur des Primulacées.

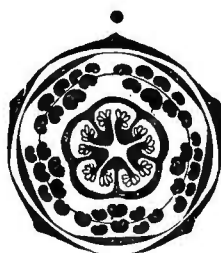


Fig. 277. — Diagramme de la fleur des Hypéricacées (*Androsæmum*).

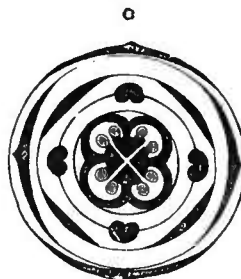


Fig. 278. — Diagramme de la fleur des Célas-tracées *Celastrus*.

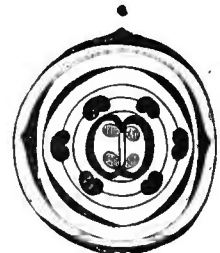


Fig. 279. — Diagramme de la fleur des Crucifères.

simplifiée de l'anthere ; on en tourne la concavité en dedans ou en dehors, suivant que l'anthere est introrse ou extrorse.

Si les étamines sont ramifiées, on l'indique en massant les signes staminaux en autant de groupes serrés, comme le montre la fig. 277 où les cinq groupes

de signes correspondent à cinq étamines composées. Le pistil est figuré par une section transversale simplifiée de l'ovaire ; c'est ainsi qu'il se distingue le mieux de toutes les autres parties. Les ovules y sont représentés par autant de petit ronds, qui indiquent leur situation et par conséquent celle des placentes.

S'il y a dans l'une des formations florales quelques feuilles avortées, on les marque par de petits ronds si elles sont nettement représentées, par de simples points si l'avortement en est complet. Quand les étamines sont réduites à des staminodes pétaloïdes, on les marque par des arcs de cercle.

C'est ainsi qu'ont été construits les diagrammes ci-joints, qui représentent l'organisation florale de quelques familles prises tant parmi les Monocotylédones (fig. 270-274) que parmi les Dicotylédones (fig. 275-280). Dans la fig. 274, on n'a pas tenu compte de la direction extrorse des anthères chez les Iridées.

La séparation ou la condescence des carpelles se trouvent déjà indiquées. Si l'on veut marquer aussi, quand elle a lieu, la condescence des autres parties soit dans le verticille qu'elles forment, soit d'un verticille à l'autre, il suffit de relier les signes latéralement ou radialement par des traits minces et ponctués.

**Diagramme empirique et diagramme théorique.** — Si l'on se borne à indiquer dans le diagramme les rapports de nombre, de position et de condescence, tels qu'une recherche attentive les fait découvrir dans la fleur épanouie, on obtient un *diagramme empirique*. Mais si l'on fait entrer aussi dans le plan de la fleur le nombre et la position de parties qui ont complètement avorté et dont l'existence ne peut être constatée que par l'étude du développement, par celle de la structure, ou par la comparaison avec les plantes voisines, en un mot et d'une façon générale, si pour le construire on fait appel à des considérations théoriques, le diagramme ainsi établi sera un *diagramme théorique* (fig. 280).

**Diagramme type.** — Quand un certain nombre de diagrammes empiriques différents donnent tous le même diagramme théorique, le diagramme théorique commun est le *diagramme type* du système de fleurs considéré. L'établissement rigoureux de ces diagrammes types est un problème important, et dont la solution peut faire faire de grands progrès à la morphologie spéciale et par suite à l'étude des affinités des Phanérogames.

Une fois ce type floral obtenu, on peut considérer tous les diagrammes empiriques qui lui correspondent comme autant de formes dérivées, dans lesquelles certaines feuilles ont disparu, ou bien au contraire se sont ramifiées et ont été remplacées par plusieurs autres.

**Formules florales.** — La composition de la fleur peut être résumée aussi dans une expression formée de lettres et de chiffres, c'est-à-dire dans une formule. Une pareille formule a sur un diagramme l'avantage de se prêter à la généralisation ; il suffit d'y remplacer les coefficients numériques par des lettres.

Dans l'établissement des formules florales, on part de ce fait préalablement

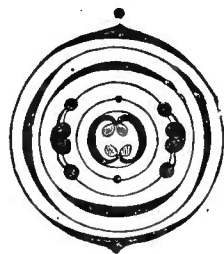


Fig. 280. — Diagramme théorique de la fleur des Fumariées (d'après Eichler).

démontré que la fleur ne renferme pas autre chose que des feuilles, simples ou ramifiées, et que le pédicelle borne toujours son rôle à être la commune origine et le support commun de ces feuilles. Dès lors il est permis de faire abstraction du pédicelle, de ne considérer que les feuilles et d'écrire que la fleur  $F$  se compose de l'ensemble, de la somme de toutes ces feuilles  $f$ , en posant  $F = \Sigma f$ .

On développe ensuite cette somme de feuilles,  $\Sigma f$ , en autant de termes que la fleur contient de verticilles différents, en quatre termes par exemple, si la fleur est complète et si chacune des quatre formations ne renferme qu'un seul verticille. Ces termes se trouvant séparés par le signe  $+$ , la formule est très facile à lire. Chaque verticille ou formation s'écrit en fonction des feuilles qui le composent; il suffit pour cela d'affecter la lettre capitale qui désigne une de ces feuilles :  $S$  un sépale,  $P$  un pétale,  $E$  une étamine,  $C$  un carpelle, d'un coefficient numérique déterminé indiquant leur nombre, ou d'un coefficient indéterminé  $m, n, p, q$ , si l'on veut obtenir une formule générale.

Quand une formation contient plus d'un verticille, on répète l'expression du verticille autant de fois qu'il est nécessaire, en marquant d'un accent les éléments du second verticille, de deux accents ceux du troisième, etc.

Quand plusieurs feuilles sont unies entre elles, soit latéralement dans le même verticille, soit radialement d'un verticille à l'autre, par suite d'une communauté de croissance intercalaire à leur base commune, on les met entre crochets []. Si l'ovaire est infère, la formule sera tout entière entre crochets.

Si les verticilles successifs alternent, comme c'est la règle, le fait n'a pas besoin d'indication spéciale. Si deux verticilles successifs ont leurs éléments superposés, comme il arrive quelquefois, on en fait mention en mettant la lettre du premier verticille en indice au bas de la lettre du second; ainsi, par exemple,  $E_p$  désigne une étamine épipétale, c'est-à-dire superposée à un pétale. Si les carpelles sont ouverts, on affectera leur signe de la lettre  $o$  en exposant,  $C^o$ .

Il est aisé de voir que cette notation se prête plus ou moins facilement à toutes les combinaisons. Aussi, sans y insister davantage, suffira-t-il de citer ici quelques exemples particuliers de ces formules.

|  |   |
|--|---|
| Colchique ( <i>Colchicum</i> ).....    | $F = 3S + 3P + 3E + 3E' + 3C.$            |
| Butome ( <i>Butomus</i> ).....         | $F = 5S + 3P + 3.2E + 3E' + 3.2C.$        |
| Tulipe ( <i>Tulipa</i> ).....          | $F = 3S + 3P + 3E + 3E' + [3C].$          |
| Endymion ( <i>Endymion</i> ).....      | $F = 3[S + E] + 3[P + E'] + [3C].$        |
| Jacinthe ( <i>Hyacinthus</i> ).....    | $F = [3S + 3P + 3E + 3E'] + [3C].$        |
| Alstrémère ( <i>Alstræmeria</i> )..... | $F = [3S + 3P + 3E + 3E' + 3C].$          |
| Iride ( <i>Iris</i> )....              | $F = [3S + 3P + 3E + 3C].$                |
| Ériocaulé ( <i>Eriocaulon</i> ).....   | { $F_m = 3S + 3P + 3E + 3E'.$             |
| Orpin ( <i>Sedum</i> ).....            | { $F_f = 3S + 3P + [3C].$                 |
| Agrostemme ( <i>Agrostemma</i> ).....  | $F = 5S + 5P + 5E + 5E' + 5C.$            |
| Bruyère ( <i>Erica</i> )..             | $F = [5S] + 5P + 5E + 5E' + [5C].$        |
| Morelle ( <i>Solanum</i> ).....        | $F = 4S + [4P] + 4E + 4E' + [4C].$        |
| Primevère ( <i>Primula</i> ).....      | $F = [5S] + [5P + 5E] + [2C].$            |
| Spirée ( <i>Spiræa</i> ).....          | $F = [5S] + [5P + 5E_p] + [5C^o].$        |
| Poirier ( <i>Pirus</i> )....           | $F = [5S + 5P + 5E + 5E' + 5.2E] + 5C.$   |
| Noyer ( <i>Juglans</i> ).....          | $F = [5S + 5P + 5E + 5E' + 5.2E_p + 5C].$ |
|  | $F_f = [2S + 2P + 2P' + 2C^o].$           |

On voit déjà, par ces quelques exemples pris au hasard, que la formule géné-



rable :  $F = mS + nP + pE + p'E' + qC$ , avec des condescences diverses, exprime une organisation florale très fréquente.

## § 9

### Polymorphisme de la fleur.

On sait déjà que la même plante peut porter, aux divers points de son corps, des fleurs de plusieurs sortes. Les végétaux monoïques (voir p. 357) offrent, en effet, les exemples les plus frappants d'un pareil dimorphisme floral. On sait aussi, par l'exemple des végétaux dioïques, que deux plantes de la même espèce peuvent produire des fleurs très différentes. Mais ce polymorphisme des fleurs, tant sur la même plante que sur des plantes différentes de la même espèce, s'exprime suivant les cas de plusieurs autres manières et il est nécessaire, tant pour la morphologie elle-même qu'en vue des applications physiologiques ultérieures, de fixer par quelques exemples les principaux aspects de cette question.

#### Polymorphisme des fleurs sur la même plante. — 1° Fleurs unisexuées. —

Le polymorphisme se présente souvent comme un résultat de l'unisexualité des fleurs et se manifeste alors de quatre manières différentes. Le plus ordinairement la plante est monoïque, elle a des fleurs mâles et des fleurs femelles, comme le Pin (*Pinus*), le Maïs (*Zea*), le Gouet (*Arum*), le Chêne (*Quercus*), le Concombre (*Cucumis*), etc. Parfois elle porte des fleurs hermaphrodites et des fleurs mâles, comme certains Gaillets (*Galium*), le Vérate (*Veratrum*), etc., ou bien des fleurs hermaphrodites et des fleurs femelles, comme certaines Arroches (*Atriplex*). Enfin quelquefois elle produit en même temps trois sortes de fleurs : hermaphrodites, mâles et femelles ; il y a trimorphisme, comme dans l'Érable champêtre (*Acer campestre*), et la plante est dite *polygame*. Dans les Orchidées du genre *Catasète* (*Catasetum*), ces trois formes de fleurs sont tellement différentes que, les ayant rencontrées d'abord sur autant de plantes distinctes, on n'avait pas hésité à en faire trois genres : *Catasetum tridentatum* pour les fleurs mâles, *Monacanthus viridis* pour les fleurs femelles, *Myanthus barbatus* pour les fleurs hermaphrodites, jusqu'au jour où l'on a rencontré ces trois formes réunies sur la même plante.

Les fleurs mâles et femelles ne s'épanouissent pas toujours simultanément. Si les premières s'ouvrent et disséminent leur pollen pendant que les secondes sont encore fermées, la plante est dite *protandre*. Si, au contraire, les fleurs femelles s'épanouissent avant que les fleurs mâles n'aient achevé leur développement, la plante est dite *protogyne*. Des cas semblables ont été observés dans le Noyer (*Juglans*) et le Coudrier (*Corylus*).

2° Fleurs cléistogames (1). — Certaines plantes produisent, outre les fleurs ordinaires qui s'épanouissent régulièrement, d'autres fleurs plus petites et toujours closes : ces dernières sont dites *cléistogames*. Elles gardent l'apparence de boutons ; leurs pétales sont rudimentaires ou complètement

(1) Mohl *Einige Bemerkungen über dimorphe Blüten* (Botanische Zeitung, 1863). — Darwin : *Des différentes formes de fleurs*, ch. VIII, p. 317. Trad. française, Paris, 1878.

avortés; leurs étamines, souvent réduites en nombre, portent des anthères très petites contenant un petit nombre de grains de pollen. Ceux-ci, munis d'une membrane très mince et très transparente, émettent souvent leurs tubes pendant qu'ils sont encore renfermés dans les sacs polliniques. Enfin, le pistil, très réduit dans ses dimensions, porte un stigmate qui, dans certains cas, est à peine développé et se trouve remplacé par une simple ouverture au sommet de l'ovaire. Ces fleurs ne sécrètent pas de nectar et n'émettent aucune odeur. Elles produisent néanmoins des fruits bien conformés, des graines en abondance et même, sur une plante donnée, elles fournissent une beaucoup plus grande quantité de graines que les fleurs parfaites. Quelquefois elles s'enfoncent dans la terre et c'est dans le sol que les graines parviennent à maturité, comme dans l'Oxalide (*Oxalis*) et la Linaire (*Linaria*), ou bien elles sont portées sur des rameaux souterrains, comme dans la Vesce (*Vicia*).

Elles se développent avant les fleurs parfaites, comme dans le Bugrane (*Ononis*), ou après, comme dans la Violette (*Viola*) et l'Oxalide (*Oxalis*), ou en même temps. Leur formation est d'ailleurs largement influencée par les conditions de milieu extérieures, car pendant certaines saisons et dans certaines localités il ne se forme sur la plante que des fleurs cléistogames, ou que des fleurs parfaites (1). Elles accompagnent quelquefois les fleurs ordinaires dans la même inflorescence. Ainsi dans certaines Acanthacées, les fleurs centrales de chaque inflorescence sont cléistogames.

On connaît aujourd'hui une cinquantaine de genres doués de fleurs cléistogames: une quarantaine parmi les Dicotylédones, où elles sont surtout fréquentes chez les Papilionacées, comme le Bugrane (*Ononis*), la Vesce (*Vicia*), la Gesse (*Lathyrus*), la Glycine (*Wistaria*), etc., les Acanthacées, les Malpighiacées, ainsi que dans les genres Violette (*Viola*), Oxalide (*Oxalis*), Lamier (*Lamium*), etc.; une dizaine parmi les Monocotylédones, notamment le Jonc (*Juncus*), l'Orge (*Hordeum*), la Cattlée (*Cattleya*), etc.

Tout est disposé dans les fleurs cléistogames pour produire, avec la moindre dépense de matière nutritive, la plus grande quantité possible de graines et pour placer celles-ci dans les conditions où leur développement ultérieur est le mieux assuré.

**3° Forme diverse des fleurs dans la même inflorescence.** — Chez un grand nombre de plantes à fleurs hermaphrodites, les fleurs qui occupent la région inférieure ou externe de l'inflorescence diffèrent de celles qui se forment dans la partie supérieure ou interne.

Le plus souvent les fleurs de la périphérie sont plus grandes et plus remarquables que celles du centre. On sait que, chez un grand nombre de Composées, la corolle est irrégulière et grande dans les fleurs qui occupent la péri-

(1) Dans certaines plantes aquatiques, comme la Renoncule d'eau (*Ranunculus aquatilis*), le Flûteau nageant (*Alisma natans*), le Ményanthe (*Menyanthes*), l'Euryale (*Euryale*), etc., toutes les fleurs situées dans l'air s'ouvrent comme à l'ordinaire; mais celles qui se trouvent submergées demeurent closes, sans doute pour protéger leurs parties internes contre le contact de l'eau. Ce ne sont pas là de vraies fleurs cléistogames. De même, chez certaines plantes, les fleurs qui sont ou trop précoces, ou trop tardives, s'épanouissent mal ou demeurent closes, sans pour cela revêtir l'ensemble des caractères des vraies fleurs cléistogames.

phérie du capitule, régulière et petite dans celles de la région centrale (p. 368). Certaines Ombellifères, quelques Crucifères, plusieurs Hydrangées (*Hydrangea*) et Viornes (*Viburnum*), ont aussi les fleurs de la périphérie plus grandes et autrement développées que les autres. Chez certaines Acanthacées, les fleurs de la circonférence sont grandes, celles de la zone intermédiaire ont une grandeur moyenne, celle du centre sont cléistogames; de sorte que l'inflorescence renferme ici trois sortes de fleurs. Ces fleurs périphériques plus grandes ont leurs parties internes plus ou moins avortées. Ainsi dans l'Hydrangée hortensie (*Hydrangea Hortensia*) et la Viorne obier (*Viburnum Opulus*), la corolle, les étamines et le pistil y avortent; le calice seul s'y développe. Dans certaines Composées, l'androcée et le pistil avortent dans les fleurs à grande corolle de la périphérie du capitule; chez d'autres, les étamines seules disparaissent et les fleurs périphériques sont femelles.

Ailleurs, ce sont au contraire les fleurs supérieures ou centrales de l'inflorescence qui avortent plus ou moins et se colorent plus vivement que les fleurs ordinaires. Ainsi dans le Muscare (*Muscari*) et la Bellevalie (*Bellevalia*), les fleurs supérieures demeurent à l'état de boutons sans s'épanouir, mais ces boutons et les pédicelles très allongés qui les portent prennent une brillante coloration. De même chez certaines Sauges (*Salvia Horminum*, etc.), les bractées des fleurs supérieures sont larges et vivement colorées, tandis que les fleurs elles-mêmes avortent à leur aisselle.

Ailleurs encore, la fleur centrale seule diffère par quelque caractère de toutes les autres fleurs de l'inflorescence. Dans la Dauce carotte et certaines Ombellifères voisines, ses pétales agrandis sont colorés en rouge pourpre. Dans la Rue (*Ruta*) et l'Adoxe (*Adoxa*), elle est pentamère, pendant que toutes les autres sont tétramères. Dans les Euphorbes, elle est régulière, tandis que toutes les autres sont irrégulières.

#### **Polymorphisme des fleurs sur des plantes différentes de même espèce.**

**1<sup>o</sup> Plantes unisexuées et polygames.** — Entre plantes distinctes de la même espèce, le polymorphisme floral peut résulter de l'unisexualité des fleurs; il s'exprime alors de trois manières différentes. Le plus souvent certaines plantes, dites mâles, ne portent que des fleurs staminées, d'autres, dites femelles, que des fleurs pistillées; l'espèce est dioïque, comme dans le Saule (*Salix*), le Chanvre (*Cannabis*), le Phénice (*Phœnix*), etc. Chez quelques espèces dioïques, dont les Restiacées de l'Australie et du Cap offrent les plus frappants exemples, la différenciation des fleurs est liée à une différenciation très profonde de la plante entière. Parfois, à côté de plantes hermaphrodites, l'espèce renferme des plantes femelles, comme on le voit dans le Thym (*Thymus*), et quelques autres Labiées telles que l'Origan (*Origanum*), la Menthe (*Mentha*), la Brunelle (*Brunella*), etc., dans la Scabieuse (*Scabiosa*), la Vipérine (*Echium*) et le Plantain (*Plantago*). Enfin quelquefois l'espèce présente à la fois des plantes hermaphrodites, des plantes mâles et des plantes femelles; elle est trioïque, comme le Frêne (*Fraxinus*), le Fraisier (*Fragaria*), le Fusain (*Evonymus*), le Nerprun (*Rhamnus*), l'Asperge (*Asparagus*), etc., en offrent des exemples. Dans ces deux derniers cas, l'espèce est dite polygame.

**2<sup>o</sup> Plantes hétérostylées.** — Quand l'espèce ne produit que des fleurs

hermaphrodites, on rencontre assez souvent, sur les diverses plantes qui la composent, des fleurs de deux ou même de trois formes différentes.

La Primevère officinale (*Primula officinalis*), par exemple, se présente sous

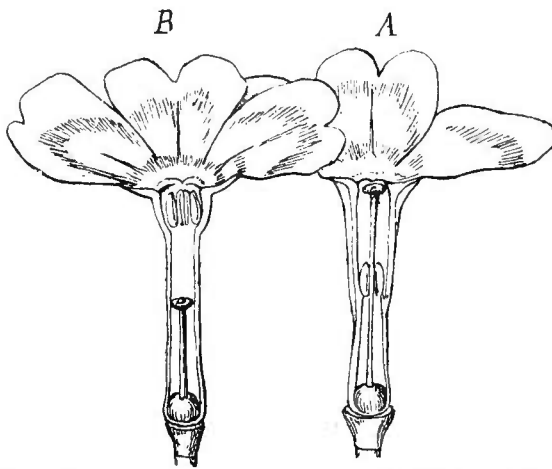


Fig. 281. — Fleurs de Primevère officinale (*Primula officinalis*) coupées en long. A, forme à style long; B, forme à style court (d'après Darwin).

deux formes, à peu près égales en nombre, qui diffèrent l'une de l'autre par la longueur du pistil et des étamines (fig. 281). Dans l'une (A) le style, aussi long que le tube de la corolle, amène le stigmate au niveau du bord ou même un peu au-dessus en le faisant proéminer au dehors; les étamines ont leurs filets courts et leurs anthères attachées au milieu du tube de la corolle. Dans l'autre (B), le style est court et le stigmate n'arrive que vers le milieu du tube de la corolle; les étamines, au contraire, ont leurs filets plus longs et leurs anthères attachées près de l'ouverture du tube.

Dans la forme à long style, les pétales

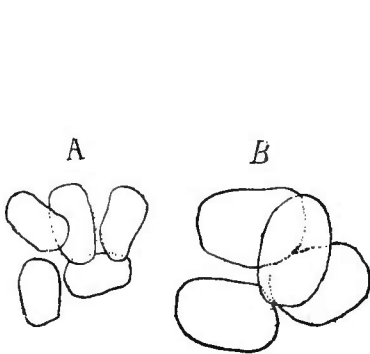


Fig. 282. — Grains de pollen de Primevère grandiflore (*Primula grandiflora*). A, contour des grains dans la forme à style long; B, dans la forme à style court (d'après Darwin).

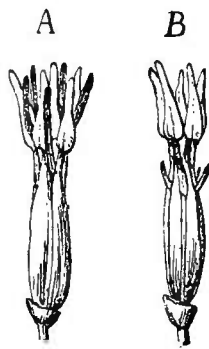


Fig. 283. Fleurs de Lin grandiflore (*Linum grandiflorum*), péricorolle détachée. A, forme à styles longs; B, forme à styles courts (d'après Darwin).

sont plus grands, les grains de pollen plus petits (fig. 282), le stigmate plus renflé et ses papilles plus longues, la floraison plus précoce et les graines moins nombreuses que dans la forme à style court. La Primevère officinale est donc hétérostylée dimorphe. Il en est de même des autres Primevères (*Primula elatior*, *grandiflora*, *sinensis*, etc.), des Auricules (*Auricula*), et de quelques autres Primulacées, comme l'Hottonie

(*Hottonia*), l'Androsace (*Androsace*), etc.

Le même dimorphisme se présente dans plusieurs autres plantes, dans les Lins (*Linum grandiflorum*, *perenne*, *flavum*, etc.) (fig. 283), les Pulmonaires (*Pulmonaria officinalis*, *angustifolia*) (fig. 284), le Sarrasin (*Fagopyrum esculentum*) (fig. 285), beaucoup de Rubiacées (*Mitchella*, *Borreria*, *Faramea*, *Cinchona*, etc.).

Quelques autres espèces se présentent sous trois formes florales différentes. Le Lythre salicaire (*Lythrum Salicaria*), par exemple, possède une forme à style trois fois plus long que la première, et une forme à style de longueur moyenne entre les deux précédentes (fig. 286). Dans la forme à style court (C), les deux verticilles d'étamines dépassent la corolle; les moins longues ont leurs filets blancs et leur pollen jaune; les plus longues ont leurs filets roses et leur pollen

vert. Dans la forme à style long (A), l'un des verticilles d'étamines demeure

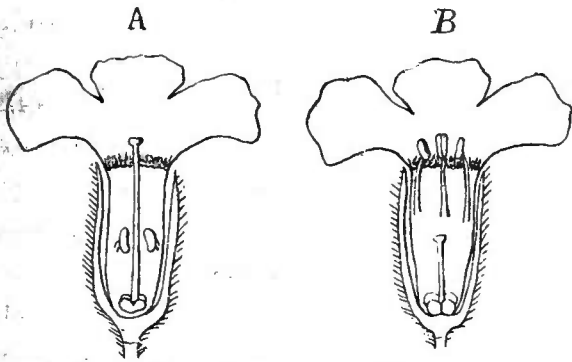


Fig. 284. — Fleurs de Pulmonaire (*Pulmonaria angustifolia*), coupées en long. A, forme à style long; B, forme à style court (d'après Darwin).

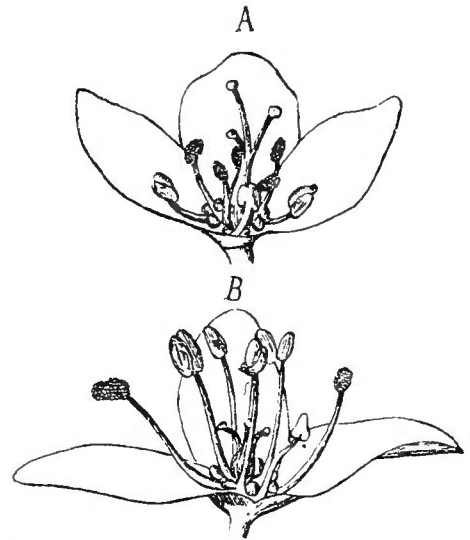


Fig. 285. — Fleurs de Sarrasin (*Fagopyrum esculentum*), coupées en long. A, forme à styles longs; B, forme à styles courts (d'après Darwin).

inclus dans la corolle, l'autre atteint la longueur des étamines les plus courtes de la forme à style court; elles ont toutes le pollen jaune. Dans la forme à style moyen (B), l'un des verticilles d'étamines est aussi inclus dans la corolle, l'autre acquiert la longueur des plus longues étamines de la forme à style court; les premiers ont les filets blancs et le pollen jaune, les seconds ont les filets roses et le pollen vert. Le stigmate de la forme à style court se trouve à la même hauteur que les anthères des courtes étamines des deux autres formes. Le stigmate de la forme à style long correspond aussi aux anthères des plus longues étamines des deux autres formes. Enfin le stigmate de la forme à style moyen est à la même hauteur que les anthères des courtes étamines de la forme à style court et des longues étamines de la forme à style long.

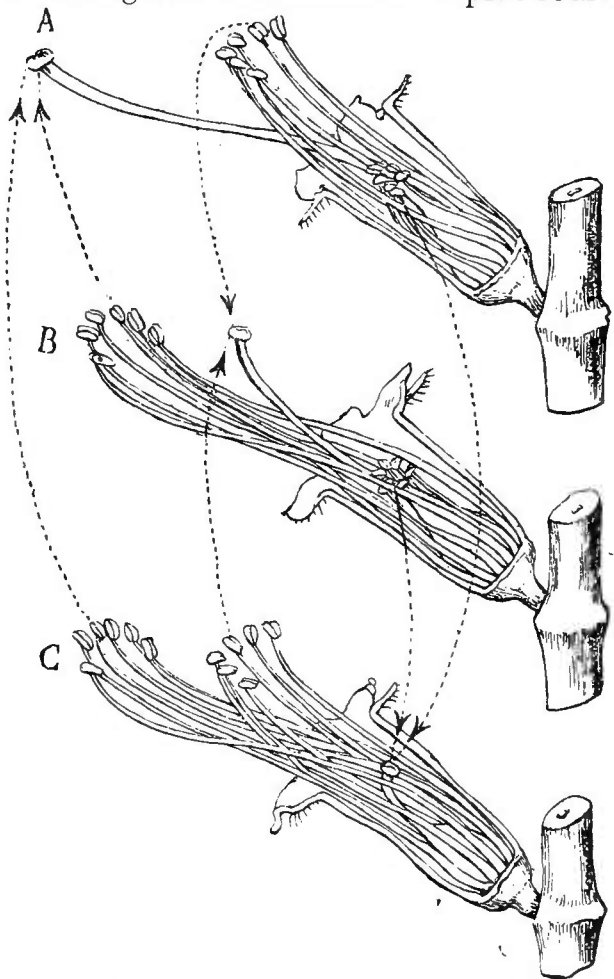


Fig. 286. — Fleurs du Lythre salicaria (*Lythrum Salicaria*), périclanthe enlevé en avant. A, forme à style long; B, forme à style moyen; C, forme à style court (d'après Darwin).

Le même trimorphisme s'observe dans certaines Oxalides (*O. speciosa*, *valdi-*

viana, Regnelli, rosea, etc.). tandis que d'autres espèces de même genre sont homostylées (*O. acetosella*, etc.). On le retrouve encore dans certaines Pontédéries (*Pontederia*).

## § 10

### Anomalies de la fleur.

On observe quelquefois dans la nature, et beaucoup plus souvent dans les plantes cultivées, des fleurs déviées de quelque façon de leur organisation normale. Les anomalies qu'elles présentent sont parfois utiles à l'homme, qui a intérêt à les fixer, ce qu'il fait par les moyens habituels de conservation que nous avons déjà indiqués sommairement : marcotte, bouture, greffe, et sur lesquels nous reviendrons plus tard. Elles ont parfois aussi une grande valeur scientifique, parce qu'elles viennent mettre en pleine évidence la véritable nature morphologique des feuilles florales les plus différenciées, comme les étamines et les carpelles, en les ramenant par d'insensibles transitions à l'état de feuilles ordinaires. C'est à ce dernier point de vue seulement que nous considérerons ici ces anomalies. Sans en entreprendre l'histoire complète, nous nous bornerons à signaler les principales et surtout celles qui ont un intérêt direct au point de vue de la démonstration de la vraie nature de la fleur (1).

**Anomalies de l'inflorescence. Inflorescences doubles.** — On trouve parfois, comme il a été dit plus haut, dans les inflorescences à fleurs nombreuses, certaines fleurs plus grandes et plus éclatantes que les autres, mais aussi plus ou moins complètement avortées.

Ainsi, dans l'inflorescence de l'Hydrangée hortensie (*Hydrangea Hortensia*), les fleurs de la circonférence ont un calice très grand et dans lequel toutes les autres parties ont avorté; celles du centre ont un calice très court et une organisation normale. Par la culture, on est arrivé à rendre toutes les fleurs du centre pareilles à celles de la circonférence, c'est-à-dire à exagérer le développement du calice coloré aux dépens des trois autres verticilles, qui avortent. On a transformé ainsi, comme disent les jardiniers, les hortensies *simples* en hortensies *doubles*. En faisant de même pour la Viorne obier (*Viburnum Opulus*), on a obtenu cette variété stérile appelée vulgairement Boule-de-neige.

Dans la Dahlie (*Dahlia*), dans l'Astre de Chine (*Aster sinensis*), vulgairement Reine-Marguerite, et en général dans les Composées dont le capitule a deux sortes de fleurs, les fleurs du centre sont tubuleuses régulières, à corolles petites, mais à organisation complète, celles de la périphérie sont irrégulières, à corolle grande, mais à pistil avorté. La culture arrive à rendre les fleurs du centre pareilles à celles de la périphérie, c'est-à-dire à y exagérer le développement de la corolle aux dépens du pistil, qui avorte. L'inflorescence acquiert

(1) Consulter : Moquin-Tandon : *Éléments de Tératologie végétale*, 1841. — Masters : *Vegetable Teratology*. Londres, 1869. — Frank : *Die Krankheiten der Pflanzen*, p. 248, 1880.

ainsi plus d'éclat, plus de durée, et l'on a transformé la Dahlie simple, l'Astre de Chine simple, etc., en Dahlie double, en Astre de Chine double, etc.

La fleur avorte parfois complètement en se réduisant à un petit bouton terminant le pédicelle. Ainsi, dans la grappe du Muscare chevelu (*Muscari comosum*), les fleurs supérieures se réduisent à leurs pédicelles colorés, qui forment une touffe terminale. Ainsi encore dans la variété du Chou potager qu'on appelle vulgairement Chou-fleur, la ramification des pédicelles de l'inflorescence a été fort exagérée, mais au sommet de chaque pédicelle la fleur avorte.

Dans le jeune capitule des Composées, notamment de l'Hélianthe annuel, ou Grand-Soleil, il arrive quelquefois que le réceptacle, arrêté par quelque blessure dans sa croissance terminale, subit une croissance intercalaire le long d'une zone annulaire située à peu de distance du sommet. Celui-ci est alors soulevé de plus en plus et forme un cône, sur les flancs duquel se forment, du sommet à la base, de nouvelles bractées et à leurs aisselles de nouvelles fleurs (fig. 287).

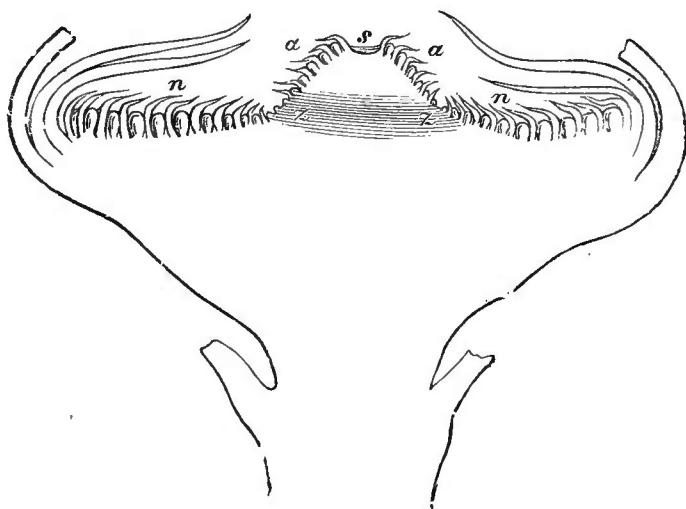


Fig. 287. — Section longitudinale d'un jeune capitule d'Hélianthe annuel (*Helianthus annuus*) dont le large réceptacle a été blessé au sommet *s*. La croissance s'est continuée sur une zone intercalaire *z*, en produisant un cône qui forme sur ses flancs, de haut en bas, des bractées renversées *aa*, et des fleurs à leurs aisselles inférieures (Sachs).

#### Anomalies de la fleur.

**Fleurs doubles, fleurs vertes, etc.** — Dans la fleur elle-même, il arrive souvent que les feuilles d'un verticille revêtent en tout ou en partie les caractères des feuilles du verticille qui suit ou de celui qui précède: il y a *métamorphose*, et la métamorphose est dite ascendante ou progressive dans le premier cas, descendante ou régressive dans le second. Citons quelques exemples de ces deux manières d'être.

**Métamorphose progressive.** — On voit des bractées de l'involucre devenir pétaloïdes dans l'Anémone (*Anemone*); des sépales se transformer en pétales dans la Primevère (*Primula*), la Ronce (*Rubus*), la Renoncule (*Ranunculus*); des sépales et souvent des pétales se métamorphoser en étamines, en développant à leur surface des sacs polliniques; fréquemment aussi des sépales, des pétales et surtout des étamines passer à l'état de carpelles, en produisant des ovules sur leurs bords. Ce dernier cas, particulièrement instructif, se présente notamment dans le Pavot (*Papaver*), le Rosier (*Rosa*), la Joubarbe des toits (*Sempervivum tectorum*), etc. On y voit souvent les étamines intérieures de l'androcée transformées, soit en carpelles tout semblables aux carpelles normaux et qui s'ajoutent à ceux du pistil (fig. 288), soit en feuilles mixtes qui portent des ovules sans cesser de porter du pollen, qui sont déjà devenues des

carpelles sans avoir perdu encore leur caractère d'étamines; ce sont des stamino-carpelles.

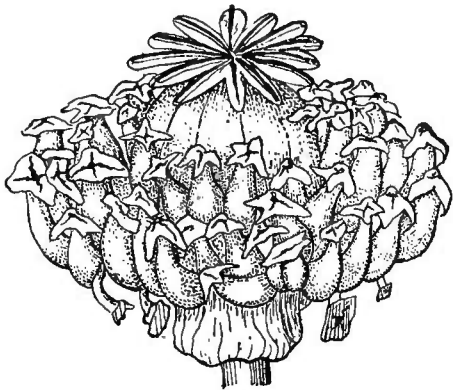


Fig. 288. — Étamines transformées en carpelles dans une fleur anormale de Pavot (*Papaver*) (d'après Frank).

Dans ces feuilles mixtes (fig. 289), tantôt l'anthere n'a subi aucune altération et porte, comme à l'ordinaire, quatre sacs polliniques; seul le filet s'est élargi, s'est creusé en gouttière et a produit sur chaque bord un rang d'ovules (*a*). Tantôt un des sacs polliniques externes a disparu et le bord correspondant porte un rang d'ovules (*b* et *d*). Tantôt les deux sacs externes ont été remplacés par deux rangs d'ovules et la feuille est étamine en dedans, carpelle en dehors (*c* et *e*).

**Métamorphose régressive.** — On a observé un retour à l'état des feuilles végétatives dans la spathe du Gouet (*Arum*), dans les bractées de l'involucre du Pyrèthre (*Pyrethrum*), de la Centaurée (*Centaura*), etc., dans les bractées

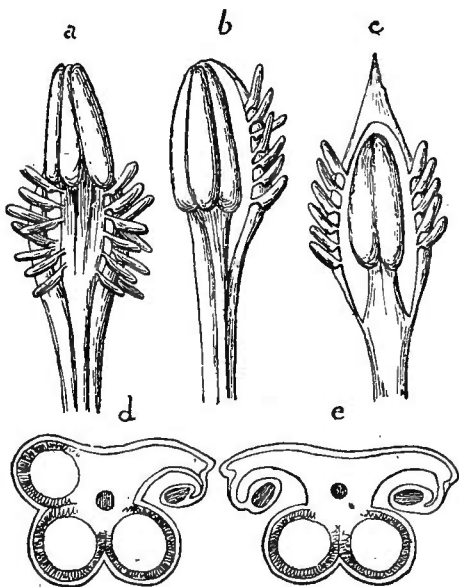


Fig. 289. — Stamino-carpelles pris dans une fleur anormale de Joubarbe des toits (*Sempervivum tectorum*), *a*, l'anthere est complète, le filet seul porte des ovules; *b*, l'un des sacs polliniques est remplacé par une rangée d'ovules; *d*, la même coupée transversalement; *c*, les deux sacs polliniques externes sont remplacés par deux rangs d'ovules; *e*, la même coupée transversalement (d'après Engler).

isolées de l'épi du Plantain (*Plantago*), du Bugle (*Ajuga*), de la Valériane (*Valeriana*), etc. On voit souvent les sépales et les pétales redevenir feuilles ordinaires (Crucifères, Renonculacées, Alsiniées, Primulacées, Composées, etc.). S'il est rare de voir les étamines se transformer en feuilles vertes, il est très fréquent de leur voir prendre le caractère de pétales. On sait, en effet, que dans certaines plantes, comme la Lopézie (*Lopezia*), l'Alpinie (*Alpinia*), le Balisier (*Canna*), etc., quelques-unes des étamines, sans développer leurs sacs polliniques, s'élargissent en autant de staminodés pétaloïdes parfois vivement colorés et dont l'éclat s'ajoute à celui de la corolle. Ce qui se produit constamment dans ces plantes, se produit accidentellement chez d'autres. Ainsi il y a des Anémones, des Cerisiers, etc., dont les fleurs ont une partie de leurs étamines, parfois même toutes leurs étamines, transformées ainsi en lames pétaloïdes. Ce sont, comme on dit,

des Anémones doubles, des Cerisiers doubles.

On est arrivé par la culture à faire doubler de la sorte un grand nombre de fleurs, en pétalisant leurs étamines. Le nombre des pétales surnuméraires ainsi ajoutés aux pétales normaux est d'autant plus considérable que la fleur renferme un plus grand nombre d'étamines; il atteint son maximum dans le Rosier, la Renoncule, la Pivoine, le Pavot, etc.

Ces fleurs doubles sont très instructives pour la morphologie, par les nom-



breuses transitions qu'on y observe entre les étamines normales et les pétales ; la fig. 290 en montre un exemple.

Enfin, dans les fleurs doubles, les carpelles se transforment souvent en étamines, en pétales ou en feuilles vertes ; cette transformation offre un grand intérêt parce qu'elle entraîne à des degrés divers celle des ovules et qu'elle nous éclaire sur la véritable constitution de ces corps. Ainsi, quand le carpelle du Trèfle (*Trifolium*) décolle ses bords et s'étale en une feuille, chaque ovule déploie en même temps son tégument en un segment de feuille, sur lequel le nucelle proémine comme une simple émergence (fig. 291).

Quand le pistil est gamocarpelle, ses diverses feuilles se séparent en même temps qu'elles s'ouvrent ; s'il est con crescent avec les parties externes, il s'en

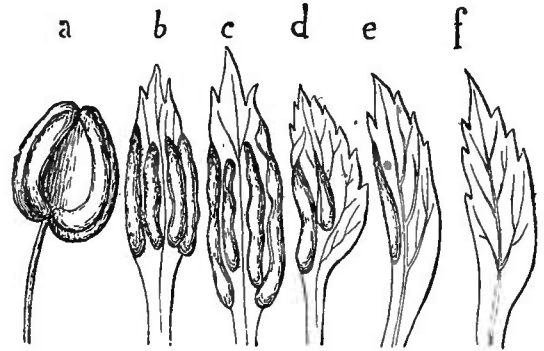


Fig. 290. — Transformation progressive de l'étamine en pétale dans une fleur double de Rosier de Chine (*Rosa sinensis*). a, étamine ordinaire ; b et c, les quatre sacs polliniques se sont allongés davantage sur la face supérieure du limbe élargi ; d, deux des sacs ont disparu ; e, il n'en reste plus qu'un seul ; pétale coloré dépourvu de pollen (d'après Celakowski).

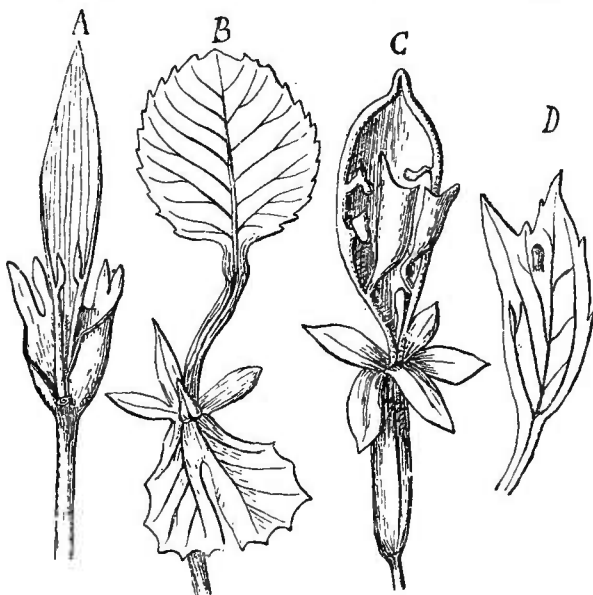


Fig. 291. — Transformation en feuille du carpelle du Trèfle rampant (*Trifolium repens*). A, carpelle foliacé ouvert, portant deux ovules rudimentaires. B, le carpelle est remplacé par une feuille pétiolée à limbe stérile. C, le carpelle ouvert porte sur ses bords des ovules à divers degrés de transformation en lobes de feuilles. D, l'un de ces ovules dont le tégument étalé en feuille porte le nucelle à sa face supérieure (A, d'après Cramer ; B, C, D, d'après Caspary).

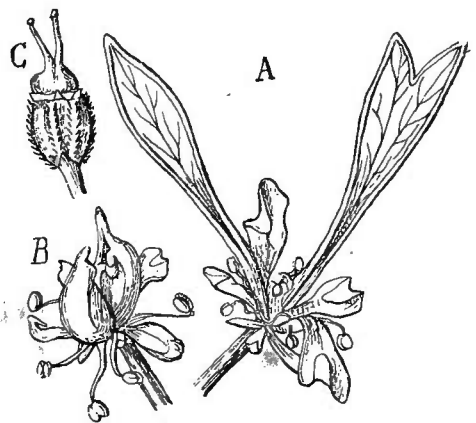


Fig. 292. — Transformation en feuille du pistil gamocarpelle de la Dauce carotte (*Daucus Carota*). A, l'ovaire infère a disparu et les deux carpelles sont devenus des feuilles pétiolées. B, les deux carpelles, devenus supères, ont encore leur ovaire repleyé avec un ovule sur chaque bord. C, la fleur normale, après écartement du péricarpe et de l'androcée (d'après Cramer).

dégage et d'infère redevient supère, comme on le voit dans la Dauce carotte (*Daucus Carota*) (fig. 292). Cette virescence du pistil et des ovules a été étudiée avec beaucoup de soin dans un grand nombre de plantes, notamment dans les Renonculacées, Crucifères, Rosacées, OÉnothéracées, Composées, etc. (1).

(1) Voir sur ce sujet, très important pour éclairer la nature morphologique des diverses

Quelquefois toutes les feuilles florales passent ensemble à l'état de petites feuilles munies de chlorophylle, et l'on obtient une fleur verte, une rose verte, par exemple.

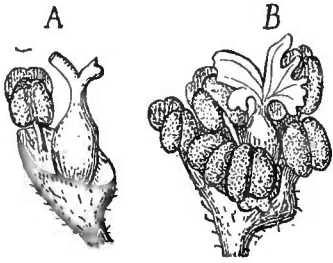


Fig. 293. — Deux fleurs femelles de Peuplier tremble (*Populus tremula*), l'une A avec une seule, l'autre B avec plusieurs étamines, qui la rendent hermaphrodite (d'après Frank).

C'est encore une anomalie, mais d'une nature toute différente, quand la fleur, normalement unisexuée, développe à la fois un androcée et un pistil, comme on le voit quelquefois dans le Charme (*Carpinus*), le Saule (*Salix*), le Peuplier (*Populus*) (fig. 293); ou quand, normalement irrégulière, elle devient régulière par un retour qu'on appelle une *pélorie*; ou quand le pédicelle continue à croître au-dessus du pistil en formant un rameau qui traverse la fleur de part en part; ou quand, à l'aisselle des sépales ou des pétales, se développent des bour-

geons qui s'allongent en rameaux floraux en rendant la fleur *prolifère*. Il suffit de signaler ces divers cas, sans y insister.

En dehors des transformations par virescence des carpelles dont il a été question plus haut, les ovules présentent aussi parfois des anomalies d'organisation. Ainsi l'on a observé quelquefois deux nucelles dans le même tégument interne chez le Mûrier blanc (*Morus alba*), ou encore deux nucelles munis chacun d'un tégument interne propre, et enveloppés ensemble par un tégument externe, chez quelques Orchidées (*Orchis Morio*, *Gymnadenia conopsea*) et chez quelques Irides (*Iris sibirica*, etc.).

## SECTION II

### PHYSIOLOGIE DE LA FLEUR

La fleur, on l'a vu, est une pousse ou une portion de pousse différenciée en vue de la formation des œufs. Aussi est-elle douée de deux sortes de fonctions. Comme pousse ou portion de pousse, elle participe aux fonctions générales dévolues à la tige et surtout aux feuilles dans tout le reste du corps. Comme organe de la formation des œufs, elle est le siège d'une série de phénomènes particuliers dont le dernier terme produit l'œuf. Nous avons donc à étudier, d'abord ces fonctions générales dont la fleur jouit comme partie constitutive du corps vivant, puis ces fonctions spéciales qu'elle accomplit comme fleur.

parties de l'ovule : Brongniart : Ann. des sc. nat., 2<sup>e</sup> série, p. 308, I, 1834 et 3<sup>e</sup> série, II, p. 20, 1844. — Cramer : *Bildungsabweichungen bei einigen Pflanzenfamilien*. Zurich, 1864. — Celakowsky : *Botanische Zeitung*, 1875.

## § 11.

## Fonctions générales de la fleur.

Comme la tige et la feuille, la fleur est dirigée par la pesanteur et par la lumière ; comme elles, elle respire et dégage de la chaleur, elle transpire et exsude, elle assimile le carbone et chlorovaporise par toutes ses parties vertes, enfin elle exécute diverses sortes de mouvements. Un mot sur chacun de ces points.

**Géotropisme de la fleur.** — Les pédicelles qui portent les fleurs ou les groupes de fleurs se montrent souvent doués, à des degrés divers, de géotropisme négatif et tendent à se placer verticalement, comme on le voit dans l'Aconit (*Aconitum*), le Mûllier (*Antirrhinum*), le Marronnier (*Æsculus*), etc. Les feuilles du périanthe sont aussi parfois fortement géotropiques et le tube qu'elles forment se redresse sous l'influence de la pesanteur, par exemple dans le Colchique (*Colchicum*) et le Safran (*Crocus*).

**La formation des fleurs est indépendante de la radiation.** — Le développement des feuilles florales est indépendant de l'influence directe des radiations lumineuses. Pourvu qu'une nourriture suffisante ne cesse pas de lui parvenir, la fleur naît et se développe à l'obscurité comme en pleine lumière (1). Elle y prend la même forme, la même couleur, la même dimension ; elle y produit du pollen et des ovules bien conformés. La seule différence, et elle est sans importance, c'est que les sépales et les carpelles, s'ils sont normalement verts, demeurent alors incolores ou jaunâtres.

La condition de nutrition dont on vient de parler peut être remplie de deux manières différentes. Si la plante s'est constituée au préalable une réserve nutritive suffisante pour le développement de ses fleurs, elle pourra être placée tout entière à l'obscurité. Il est indifférent d'ailleurs que la réserve soit accumulée dans une tige tuberculeuse comme dans l'Iride (*Iris*) et le Safran (*Crocus*), dans une racine tuberculeuse comme dans l'Orchide (*Orchis*), ou dans les feuilles épaissies d'un bulbe comme dans la Tulipe (*Tulipa*) et la Jacinthe (*Hyacinthus*). Si au contraire le végétal, au moment où il se dispose à fleurir, ne possède pas une pareille réserve, il faut, pour obtenir le plein développement de ses fleurs à l'obscurité, laisser à la lumière toute sa région feuillée et n'introduire dans la chambre obscure que le sommet de la tige ou des branches. A cet effet on dispose la plante, un Haricot (*Phaseolus*), par exemple, comme l'indique la figure 294. Le sommet de la tige pénètre dans une boîte *ab* en carton noir, par une petite ouverture pratiquée dans le fond. Les fleurs acquièrent ainsi à l'obscurité leur développement normal, tout le reste de la plante étant à la lumière.

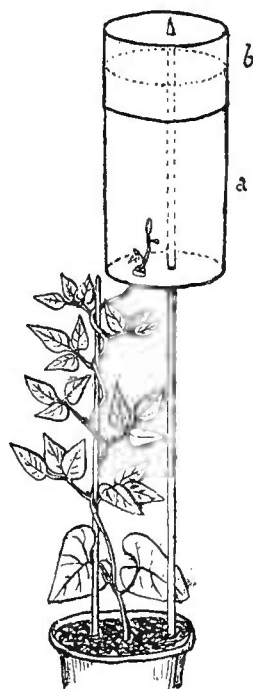


Fig. 294. — Développement des fleurs à l'obscurité (d'après Sachs).

(1) Sachs : *Physiologie végétale*, p. 26, 1868.

**Phototropisme de la fleur.** — Mais si la lumière n'est pas nécessaire au développement des fleurs, elle agit cependant avec plus ou moins de force sur la croissance du pédicelle et des feuilles qu'il porte. Comme partout ailleurs, son action est retardatrice ; si l'éclairage est unilatéral et si l'intensité ne dépasse pas l'optimum, il en résulte une flexion vers la source, un phototropisme positif.

Cette tendance des fleurs vers la lumière est bien connue. On a remarqué depuis longtemps que certaines fleurs, solitaires ou groupées, n'occupent pas la même position aux différentes heures de la journée. Tournées le matin vers l'orient, elles se dirigent peu à peu vers l'occident en passant par le sud, suivant ainsi la marche du soleil. C'est même chez elles qu'a été aperçue pour la première fois l'action générale que la radiation exerce sur la croissance du corps de la plante. Néanmoins c'est tout récemment que nos connaissances sur le phototropisme des fleurs se sont généralisées et précisées (1).

Le plus souvent, c'est le pédicelle qui est phototropique et qui déplace passivement la fleur ou le groupe de fleurs qui le termine ; quelquefois pourtant les diverses feuilles florales s'infléchissent directement sous l'influence de la lumière.

Ordinairement le pédicelle s'infléchit vers la lumière, mais c'est tantôt pour prendre une situation invariable, tantôt au contraire pour se déplacer continuellement avec le soleil. La première manière d'être se rencontre dans la grande majorité des fleurs ; mais, suivant les plantes, la flexion exige pour se produire une plus ou moins grande intensité lumineuse. Les unes courbent leurs fleurs en plein soleil, comme les Hélianthes (*Helianthus*) qui doivent leur nom à cette propriété ; les autres les conservent verticales dans les lieux ensoleillés et les penchent au contraire dans les endroits ombragés, comme le Chrysanthème (*Chrysanthemum*), l'Achillée (*Achillea*), l'Anthriscus (*Anthriscus*), le Géraïne (*Geranium*), etc. Les fleurs de Scabiéuse (*Scabiosa*) s'inclinent vers une lumière d'intensité moyenne, où les fleurs de Centaurée (*Centaurea*) demeurent verticales.

Il est à remarquer que l'Hélianthe annuel, ou Grand-Soleil, regardé par tout le monde comme le type des fleurs qui se déplacent avec le soleil, appartient au contraire à la catégorie des fleurs à position fixe. Les capitules du Salsifis (*Tragopogon orientalis, major*), etc., et ceux de plusieurs autres Composées comme le Laiteron (*Sonchus arvensis*), le Liondent (*Leontodon hastilis*), l'Épervière (*Hieracium Pilosella*), etc., les fleurs de Pavot coquelicot (*Papaver Rhæas*) et de Renoncule (*Ranunculus arvensis*), s'inclinent vers la lumière et suivent plus ou moins complètement la marche du soleil. Dressées verticalement pendant la nuit sous l'influence de leur géotropisme négatif, ces fleurs se penchent au matin vers l'orient, passent au sud à midi, à l'ouest le soir, et se relèvent de nouveau pendant la nuit.

Quelques fleurs, douées au début de phototropisme positif, deviennent négativement phototropiques après la formation des œufs ; telles sont celles de l'Hélianthe vulgaire (*Helianthemum vulgare*), de la Linaire cymbalaire (*Linaria Cymbalaria*), etc. On ne connaît jusqu'ici qu'un seul exemple de fleur

(1) Wiesner : *Die heliotropischen Erheinungen*, II. Theil (*loc. cit.*, p. 62, 1880).

fuyant la lumière au moment de son épanouissement, c'est celui de la Sauge verticillée (*Salvia verticillata*).

Enfin il n'est pas rare de rencontrer des fleurs ou des groupes de fleurs complètement insensibles à l'action de la lumière, même dans une intensité faible ; il en est ainsi dans les Cardères (*Dipsacus*), beaucoup de Molènes (*Verbascum*), beaucoup de Gentianes (*Gentiana*), l'Aconit (*Aconitum*), le Mûllier (*Antirrhinum*), l'Ansérine (*Chenopodium*), l'Amarante (*Amarantus*), etc.

Dans quelques plantes, l'inclinaison de la fleur vers la lumière a lieu non par la courbure du pédicelle, mais par la flexion directe soit du périanthe (calice et corolle) comme dans le Colchique (*Colchicum*) et le Safran (*Crocus*), soit de la corolle seule comme dans le Mélampyre (*Melampyrum*). Les étamines ne sont ordinairement pas phototropiques ; celles du Plantain (*Plantago media*) font pourtant exception. Les ovaires allongés, soit supères comme dans l'Arabette (*Arabis*), soit infères comme dans l'Épilobe (*Epilobium*), se montrent doués de phototropisme positif.

**Mouvements provoqués par la lumière et la chaleur dans les fleurs épanouies.** — Nous avons vu (p. 363 et p. 371) que les feuilles du périanthe, sépales et pétales, se montrent assez souvent pourvues, après leur premier épanouissement, de mouvements spontanés qui ferment et rouvrent alternativement la fleur.

Les radiations lumineuses et surtout calorifiques provoquent dans les mêmes parties des déplacements analogues, qui tantôt coïncident avec les mouvements spontanés, tantôt vont à l'encontre de ces mouvements (1).

Pour manifester l'influence des radiations lumineuses, on fait choix de fleurs où le mouvement périodique spontané est très faible, comme la Tulipe, le Safran, etc., et on les soumet à une température constante. On voit alors la fleur se fermer à l'obscurité et se rouvrir à une lumière intense. Toute diminution dans l'intensité lumineuse tend à fermer la fleur, toute augmentation tend à l'ouvrir.

Pour manifester l'influence des radiations calorifiques, on expose ces mêmes fleurs douées d'une faible motricité spontanée à une intensité lumineuse constante, par exemple à l'obscurité complète, et on fait varier la température. On voit alors, avec le Safran (*Crocus*), par exemple, et la Tulipe (*Tulipa*), qu'il suffit d'une faible variation de température pour produire dans la fleur des mouvements remarquables. Toute élévation de température ouvre la fleur, tout abaissement la ferme. Une variation de 0°,5 se fait déjà sentir nettement sur le Safran. On peut ainsi à volonté et à de courts intervalles ouvrir ou fermer la fleur autant de fois qu'on le veut. Ici, comme nous l'avons vu pour tous les autres phénomènes qui dépendent de la température, il y a deux limites et entre les deux un optimum. Le Safran, par exemple, n'ouvre sa fleur que si la température s'élève au-dessus de 8°, et la referme au delà de 28°.

L'action de la température est beaucoup plus énergique que celle de la lumière, dont elle triomphe aisément. Ainsi, dans le Safran et la Tulipe,

(1) Pfeffer : *Physiologische Untersuchungen*, Leipzig, 1873.

il suffit d'une élévation de température de quelques degrés pour rouvrir une fleur que l'obscurité a fermée.

Quand la fleur est pourvue de mouvements spontanés très énergiques, il arrive souvent que la chaleur, agissant à l'encontre du mouvement spontané, le surmonte facilement. Ainsi dans l'Ornithogale (*Ornithogalum umbellatum*), l'Anémone (*Anemone nemorosa* et *ranunculoides*), la Ficairie (*Ficaria ranunculoides*), la Malope (*Malope trifida*), etc., on peut, à toute heure du jour et de la nuit, amener les fleurs à se fermer ou à s'ouvrir, au moyen de variations de température. Mais parfois le mouvement spontané est tellement énergique que la chaleur n'en peut pas triompher. Il en est ainsi, par exemple, dans le Pissenlit (*Taraxacum*) et autres Composées, dans l'Oxalide (*Oxalis rosea*), etc. La fleur une fois fermée le soir, il est impossible de la rouvrir, même par une élévation de température de 9° à 30°. Le matin, au contraire, une élévation de température favorise et hâte l'épanouissement spontané. Chez ces fleurs-là, la lumière est plus impuissante encore que la chaleur. Un capitule de Pissenlit, par exemple, mis brusquement à l'obscurité au milieu du jour, n'y subit qu'un très faible mouvement dans le sens de la fermeture. En combinant l'effet de la lumière et celui de la chaleur, on peut arriver pourtant à y vaincre le mouvement spontané. Ainsi le Pissenlit, maintenu tout le jour à l'obscurité et à une température inférieure à 10°, n'ouvre pas ses fleurs.

Les flexions provoquées ainsi dans les sépales et les pétales par la lumière et la chaleur sont localisées à la base de l'organe. Les mesures montrent que la face interne de la feuille s'allonge, pendant que la face externe ne change pas sensiblement de dimension.

Le mécanisme de ce changement de volume est encore inconnu. On sait seulement que l'humidité extérieure n'a aucune influence sur le phénomène, puisque les fleurs s'ouvrent et se ferment tout aussi bien sous l'eau.

**Respiration de la fleur et dégagement de chaleur.** — La fleur absorbe énergiquement l'oxygène de l'air et en même temps dégage de l'acide carbonique, en volume sensiblement égal à celui de l'oxygène consommé ; en un mot, elle respire activement. C'est aussitôt après l'épanouissement que la respiration est le plus intense. Ainsi, avant l'épanouissement, les fleurs de Passiflore absorbent 6 fois leur volume d'oxygène, après l'épanouissement 12 fois et quand elles se fanent 7 fois. Les fleurs de Courge consomment, avant l'épanouissement 7,4 fois leur volume d'oxygène, après 12, et sur le déclin 10.

La respiration est plus forte dans les étamines et les carpelles que dans le calice et la corolle, dans les fleurs mâles que dans les femelles. Ainsi des fleurs complètes de Mathiote (*Mathiola incana*) absorbent en 24 heures 11 fois leur volume d'oxygène ; l'androcée et le pistil seuls, 18 fois leur volume ; et des fleurs doubles de la même espèce, 7,7 fois leur volume. Des fleurs entières de Capucine (*Tropæolum*) absorbent 8,5 ; l'androcée et le pistil seuls

(1) Th. de Saussure : *De l'action des fleurs sur l'air* (Ann. de Chimie et de Physique, XXI p. 279-302, 1822). — Garreau : Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, XVI, p. 250, 1851. — Bonnier et Mangin : *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (*Ibid.*, 7<sup>e</sup> série, XVIII, p. 293, 1884).

16,3. Des fleurs mâles entières de Courge (*Cucurbita*) absorbent en 10 heures 7,6; l'androcée seul 16. Les fleurs mâles absorbent plus d'oxygène que les femelles. Ainsi pendant que les fleurs mâles de Courge absorbent 7,6, les fleurs femelles n'absorbent que 3,5. L'absorption des anthères seules est de 11,7, celle des pistils seuls de 4,7. Les fleurs mâles de Massette (*Typha latifolia*) absorbent 15 fois leur volume d'oxygène, les femelles seulement 6,2.

La respiration est plus active à l'obscurité qu'à la lumière. Ici encore, la lumière retarde la respiration.

En même temps, la fleur dégage de la chaleur. Avec une seule fleur, la chaleur dégagée est déjà fort appréciable au thermomètre. Ainsi une fleur mâle de Courge donne un excès de température de 4° à 5°, et parfois de 8° à 10°; la fleur femelle de la même plante s'échauffe moins. Dans la fleur du Técoine (*Tecoma radicans*), la différence est seulement de 0°,5; dans celle du Polianthe (*Polianthes tuberosa*), de 0°,3. La fleur de la Victoire (*Victoria regia*) donne vers midi un excès de température qui, dans la région des étamines, peut atteindre 10° à 15°.

L'émission de chaleur est plus considérable et plus facile à constater quand un grand nombre de petites fleurs sont serrées côte à côte en épi sur un pédicelle commun, surtout si l'épi est enveloppé d'une spathe. Ces diverses conditions sont réalisées dans l'inflorescence de plusieurs Aroïdées. Aussi est-ce là que la production de chaleur a été observée pour la première fois dans les plantes, il y a déjà plus d'un siècle (1), et qu'on l'a bien souvent étudiée depuis. L'échauffement commence avec l'épanouissement de la spathe et continue ensuite plusieurs jours durant. Dans le Gouet (*Arum*), la Colocase (*Colocasia*), le Calade (*Caladium*), etc., l'inflorescence comprend trois régions : en bas les pistils ou fleurs femelles; au milieu les étamines ou fleurs mâles; en haut un prolongement stérile du pédicelle commun (voir fig. 157, p. 349). C'est dans ce prolongement terminal que le dégagement de chaleur est le plus actif; c'est à la base, dans les pistils, qu'il est le plus faible; il a une valeur moyenne dans les étamines. Ainsi dans le Gouet (*Arum maculatum*), les plus grands excès de température ont été : au sommet, 10°,4; dans les étamines, 4°,9; dans les pistils, 1°,7. En groupant 12 inflorescences de Colocase (*Colocasia odora*) autour de la boule d'un thermomètre, on a obtenu une différence de température de 30°

Le dégagement de chaleur varie dans le même sens que la température extérieure. Dans le cours d'une journée, on le trouve d'autant plus grand que celle-ci est plus élevée et les deux maximums coïncident (2).

Si l'on compare le dégagement de chaleur à l'absorption de l'oxygène, on n'y trouve pas toujours un rapport direct. Ainsi une inflorescence de Gouet (*Arum maculatum*) absorbait en 24 heures 30 fois environ son volume d'oxygène. Une pareille inflorescence divisée en deux parties : la région terminale stérile, et la région inférieure portant à la fois pistils et étamines, donne : pour la région terminale 30 fois son volume, pour les étamines et pistils 132 fois. Une inflo-

(1) Par Lamarck en 1777.

(2) Outre les mémoires cités p. 151, voir : Vrolik et de Vriese : Ann. des sc. nat., 2<sup>e</sup> série, V, p. 139, 1836.

rescence de Serpentaïre (*Dracunculus vulgaris*), divisée en trois parties : le sommet, la partie moyenne avec les étamines, la base avec les pistils, donne pour le sommet 26 fois son volume, pour les étamines 35 fois, pour les pistils 10 fois. On a vu plus haut que c'est la région terminale qui dégage le plus de chaleur ; on voit ici que c'est la région moyenne qui absorbe le plus d'oxygène.

**Mouvements provoqués dans les fleurs par un choc ou un ébranlement** — Les sépales et les pétales ne possèdent en général que les mouvements périodiques spontanés et ceux qu'y provoquent, comme on vient de le voir, les variations d'intensité des radiations lumineuses et calorifiques. Les étamines et les carpelles se montrent parfois capables d'accomplir une troisième sorte de mouvements, excités en eux par le contact d'un corps dur ou par un ébranlement quelconque.

*Mouvements des étamines.* — Parmi les étamines irritables, il faut citer tout d'abord celles de divers Berbérïdes (*Berberis vulgaris*, *emarginata*, *aristata*, *cretica*) et de certaines Mahonies (*Mahonia*). Ces étamines sont rabattues en dehors à l'état de repos, mais il suffit de toucher légèrement la base de la face interne du filet pour les voir s'infléchir aussitôt vers l'intérieur jusqu'à ce que l'anthere arrive au contact du stigmate.

Chez certaines Composées, notamment, parmi les Tubuliflores, dans la Centaurée (*Centaurea*), l'Onoporde (*Onopordon*), le Cnice (*Cnicus*), le Chardon (*Carduus*), l'Artichaut (*Cynara*), etc., et parmi les Liguliflores, dans la Chicorée (*Cichorium*), l'Épervière (*Hieracium*), etc., un faible choc ou un léger frottement, exercé en un endroit quelconque du filet de l'étamine, y amène des phénomènes assez compliqués. Les cinq filets attachés au tube de la corolle portent en haut les cinq anthères accolées fortement l'une à l'autre (voir fig. 221, p. 381), mais non soudées. Ces anthères forment un tube par où le style passe en s'allongeant, en même temps que le pollen est mis en liberté. C'est à ce moment que les filets sont sensibles. A l'état de repos, ils sont infléchis, la convexité en dehors, autant que le leur permet la largeur de la corolle. Quand on les touche ou qu'on les ébranle, ils se raccourcissent aussitôt, deviennent droits et s'appliquent le long du style qu'ils entourent, pour s'allonger de nouveau quelques minutes après et reprendre leur forme arquée. Comme chaque filet est sensible pour son propre compte, si l'on n'en touche qu'un, ou si le choc imprimé au capitule ne porte que d'un côté, un seul filet se raccourcit, ou quelquefois deux ou trois ensemble. Par ce raccourcissement unilatéral, l'appareil sexué se trouve tout entier courbé dans une certaine direction. Mais bientôt, à la suite de la traction ainsi opérée, ou de la pression qui est exercée alors par la corolle sur les autres filets, ceux-ci entrent en mouvement et se raccourcissent à leur tour. Il résulte de là, dans l'appareil sexué de chaque fleur, un mouvement oscillatoire ou tournant assez irrégulier.

Si l'on secoue le capitule tout entier, ou si l'on souffle dessus, ses nombreuses fleurs entrent toutes à la fois en mouvement et c'est comme un fourmillement qui agite toute l'inflorescence.

Le phénomène n'a lieu que pendant le temps où le style traverse, en s'allongeant, le tube formé par les anthères et où le pollen est mis en liberté dans



e tube. Chaque fois qu'il se produit, il a pour effet de tirer le tube vers le bas, et par suite de mettre à nu vers le haut une partie du pollen, qui adhère au style. C'est un procédé de dissémination du pollen, qui sans cela resterait enfermé entre le tube des anthères et le style.

*Mouvements des carpelles.* — Pour ce qui est des carpelles, on connaît la sensibilité du stigmate du Mimule (*Mimulus*), de la Martynie (*Martynia*), de la Goldfussie (*Goldfussia*), etc. Touchés légèrement, les lobes stigmatiques de ces plantes rapprochent aussitôt leurs faces internes jusqu'au contact. Si l'ébranlement est produit par l'apport du pollen, ce mouvement a pour effet de retenir solidement les grains sur la surface humide du stigmate.

*Mouvements simultanés des étamines et des carpelles.* — Dans les Stylidiées, les étamines sont concrecentes avec le style et constituent avec lui une colonne centrale appelée gynostème, comme chez les Orchidées (voir p. 404, fig. 263). Le long gynostème des Stylides (*Stylidium adnatum, graminifolium*), jouit d'une sensibilité remarquable. A l'état de repos, il est fortement rabattu vers le bas. Une excitation y détermine un relèvement brusque, à la suite duquel il vient même se rejeter contre les autres côtés de la fleur.

*Mécanisme de ces mouvements.* — On ne sait rien encore sur le mécanisme des mouvements dans les étamines du Berbérède, dans les stigmates du Mimule (*Mimulus*) et dans le gynostème du Stylide (*Stylidium*). Les étamines des Composées Tubuliflores ont été l'objet de recherches plus précises.

Le filet de l'étamine n'est pas cylindrique ; dans le sens du rayon, son diamètre est notablement plus petit que dans le sens de la tangente. Par l'excitation, il se raccourcit d'environ  $\frac{1}{4}$  de sa longueur. En même temps le diamètre radial augmente ; mais cette augmentation ne paraît pas suffire à compenser la diminution de volume qui résulte du raccourcissement. Il y a donc contraction de cellules, phénomène accompagné sans doute d'une expulsion d'eau dans les interstices du parenchyme ; le filet se trouve, en effet, plus lâche après l'excitation qu'avant.

*Transpiration de la fleur.* — Les fleurs exhalent continuellement dans l'atmosphère une grande quantité de vapeur d'eau, en un mot transpirent activement. Cette eau se condense en abondance sur les parois du récipient qui renferme une inflorescence de Colocase (*Colocasia*) ou de Gouet (*Arum*), par exemple. Si la fleur ne renferme de chlorophylle dans aucune de ses parties, le phénomène peut y être étudié aussi bien en pleine lumière qu'à l'obscurité. On voit alors que la transpiration est plus active à la lumière qu'à l'obscurité, comme il a été dit à la p. 154.

*Assimilation du carbone et chlorovaporisation par la fleur.* — Les sépales et les carpelles contiennent souvent de la chlorophylle ; les pétales eux-mêmes en ont quelquefois. Sous l'influence de la radiation, ces feuilles décomposent de l'acide carbonique, dégagent de l'oxygène et assimilent du carbone. Cette assimilation est faible et ne suffit pas à compenser la perte de carbone provenant du dégagement incessant d'acide carbonique, puisque des fleurs complètes, placées en pleine lumière, absorbent, on l'a vu, de l'oxygène et dégagent de l'acide carbonique. En d'autres termes, de l'acide carbonique produit par toutes les parties de la fleur, une petite portion seulement est

décomposée à la lumière par les parties vertes qu'elle renferme. Cette assimilation peut s'opérer jusque dans les stigmates, quand ils renferment de la chlorophylle, comme dans la Pétunie (*Petunia*), etc.

De l'extrémité de la racine jusqu'au sommet du stigmate, on voit qu'il n'y a pas un point du corps de la plante où la chlorophylle ne puisse se développer et qui, à la lumière, ne puisse devenir le siège d'une assimilation correspondante de carbone.

Ces mêmes parties vertes de la fleur, sous l'influence de la lumière, chlorovaporisent, et la vapeur d'eau ainsi produite s'ajoute à celle qui provient de la transpiration. Pour faire le départ des deux fonctions, il suffit d'exposer à la lumière, toutes choses égales d'ailleurs, deux fleurs, l'une dans les conditions ordinaires, l'autre en présence de vapeurs d'éther. La première donne la vaporisation totale, la seconde la transpiration. Par différence, on a la chlorovaporisation.

**Exsudation de la fleur.** — Certaines parties de la fleur émettent au dehors des liquides de diverse nature. Le plus souvent le liquide est sucré, c'est du nectar ; le corps chargé de sucres à travers lequel il exsude est un nectaire. On a vu (p. 412) que des nectaires peuvent se produire sur les parties de la fleur les plus différentes et que, s'ils émettent habituellement du nectar, il en est qui, dans les circonstances ordinaires, n'en produisent pas.

Le stigmate transsude aussi par ses papilles un liquide visqueux ou mucilagineux, le *liquide stigmatique*.

**Nectar des fleurs** (1). — Ordinairement le nectaire floral a sa surface percée de nombreux stomates et c'est par ces stomates que s'opère l'expulsion du liquide sucré, comme dans le Pêcher (*Persica*), le Fenouil (*Fœniculum*), la Vesce (*Vicia*), etc. Quand le nectaire est dépourvu de stomates, le nectar s'échappe simplement à travers les membranes amincies des cellules périphériques, comme dans l'Hellébore (*Helleborus*), la Fritillaire (*Fritillaria*), etc., ou le plus souvent au sommet des papilles et des poils qui hérissent la surface, comme dans la Violette (*Viola*), la Potentille (*Potentilla*), la Mauve (*Malva*), etc.

Le volume du nectar émis dans une plante donnée, par un nectaire de même âge, varie aux diverses heures de la journée. Par un beau temps fixe, il diminue le matin, et augmente le soir ; le minimum a lieu dans l'après-midi, le maximum au commencement de la matinée. Pendant une série ininterrompue de belles journées succédant à des jours de pluie, le volume de nectar récolté à la même heure, dans une plante donnée, sur des nectaires floraux de même âge, augmente d'abord assez rapidement, puis diminue peu à peu ; le maximum a lieu le plus souvent vers le second ou le troisième jour.

Dans les mêmes conditions, le volume du nectar émis varie aussi avec la latitude et l'altitude du lieu. Il augmente avec la latitude ; certaines plantes, comme la Potentille tormentille (*Potentilla Tormentilla*), la Benoîte urbaine (*Geum urbanum*), émettent abondamment du nectar en Norvège, par exemple, tandis

(1) G. Bonnier : *Les Nectaires* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, t. VIII, 1879).

qu'aux environs de Paris elles en sont presque complètement dépourvues. Il augmente aussi régulièrement avec l'altitude.

Si l'on cherche à isoler l'influence des diverses conditions externes : humidité du sol, état hygrométrique de l'air, on s'assure que, toutes choses égales d'ailleurs, la quantité de liquide émise par les nectaires floraux augmente avec la quantité d'eau absorbée par les racines, et que le volume de nectar qui demeure au-dessus du nectaire augmente avec l'état hygrométrique de l'air. En faisant agir à la fois sur la plante ces deux causes d'accélération, on peut obtenir une émission de liquide sucré par des nectaires qui n'en fournissent pas dans les conditions naturelles, rendre nectarifères des végétaux qui ne le sont pas (Jacinthe, Tulipe, Muguet, Rue, etc.).

Les variations que subit le volume du nectar des fleurs, sous l'influence des conditions extérieures que nous venons de signaler, suivent absolument celles qu'éprouvent, dans les mêmes circonstances, les gouttes liquides formées sur les feuilles, et sont dans le même rapport inverse avec la chlorovaporisation de la plante, comme il a été dit en général à la p. 189. Si l'on mesure d'heure en heure, du matin au soir, la quantité de nectar émis par les fleurs d'une plante et la quantité d'eau chlorovaporisée par ses feuilles, on voit que les deux phénomènes suivent une marche inverse (fig. 295).

La différence qu'on observe entre la production des gouttes sucrées dans la fleur et celle des gouttes non sucrées sur les feuilles s'explique aisément par la présence ou l'absence même des sucres dans le tissu sous-jacent. Dans les mêmes conditions extérieures, un nectaire aura du liquide condensé à sa surface plus facilement qu'un organe sans sucres, d'abord parce que le liquide sucré s'évapore de plus en plus difficilement à mesure qu'il se concentre, et en outre parce que les cellules du nectaire renouvellent plus facilement l'eau à leur surface, à cause du grand pouvoir osmotique des substances sucrées.

Le volume du nectar produit varie aussi, toutes choses égales d'ailleurs, avec l'âge du nectaire. Le maximum de production du nectar correspond à l'époque où la fleur, prête pour la formation des œufs, s'est arrêtée dans son développement, époque où l'ovaire a achevé sa formation et où le fruit n'a pas encore commencé la sienne. C'est à cette époque aussi, que la proportion du saccharose dans le nectaire et dans le nectar atteint son maximum, et celle du glucose son minimum.

Le nectar émis se rassemble ordinairement au fond même de la fleur, mais il est quelquefois recueilli dans des réservoirs spéciaux où il s'accumule. L'éperon du labelle des Orchidées, par exemple, et celui de la Dauphinelle, sont des récipients de nectar. Dans la Violette, le nectar, sécrété par les protubérances des deux étamines antérieures, se rassemble dans l'éperon du pétale où descendent ces protubérances. Ainsi accumulé, le nectar est fréquemment

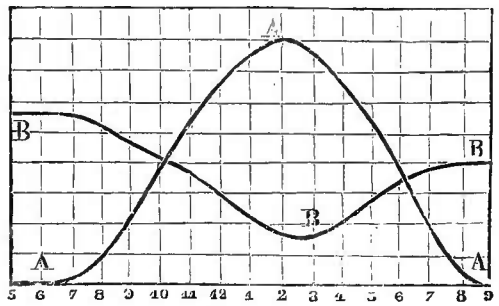


Fig. 295. — Lavande vraie (*Lavandula vera*). A, courbe des poids d'eau chlorovaporisée par les feuilles ; B, courbe des volumes de nectar émis par les fleurs. Les nombres indiquent les heures de la journée, de cinq heures du matin à neuf heures du soir, le 27 juin (d'après Bonnier).

réabsorbé sur place, après la formation des œufs, pour alimenter le développement de l'ovaire en fruit.

En résumé, comme il a été dit en général à la p. 189 et spécialement pour les feuilles à la p. 387, la production du nectar dans la fleur n'est qu'un cas particulier, fort intéressant il est vrai, du phénomène général de l'exsudation de liquide à la surface du corps de la plante par suite d'une transpiration ralentie et surtout d'une chlorovaporisation supprimée.

**Liquide stigmatique.** — Le liquide formé par les papilles du stigmate et qui en mouille la surface a des propriétés très diverses suivant les plantes, et assez peu connues. Il renferme parfois des sucres et se confond alors avec le nectar. Il est de consistance visqueuse et offre souvent une réaction acide plus ou moins forte. Son rôle dans la fixation et surtout dans la germination du pollen est très important. Au grain de pollen amené en contact avec lui, il assure les conditions d'humidité nécessaires à son premier développement ; au jeune tube pollinique, il donne les aliments dont il a besoin pour continuer sa croissance.

D'autre part, sa réaction acide le rend impropre au développement des Bactéries dont l'atmosphère dépose les germes à sa surface.

## § 12

### Fonction spéciale de la fleur. Formation des œufs.

La fonction spéciale de la fleur, le but commun auquel tendent les quatre verticilles ou cycles différenciés qui la composent, c'est la formation des œufs, points de départ d'autant de plantes nouvelles.

**Rôle des diverses feuilles florales.** — Bractées, sépales, pétales, étamines, carpelles, chaque groupe de feuilles différenciées prend sa part, plus ou moins grande, dans ce résultat définitif. Le rôle des bractées, surtout quand elles se développent en spathe ou quand elles se rassemblent en involucre, est de protéger les fleurs ou les groupes de fleurs qu'elles entourent. Le rôle du calice est de protéger la formation des parties internes dans le bouton. Celui de la corolle, dont les pétales ont d'ordinaire une croissance tardive et n'acquièrent leur dimension définitive qu'après l'épanouissement du calice, est de protéger l'androcée et le pistil dans la dernière phase de leur développement. Le rôle des étamines est de produire le pollen et habituellement de le mettre en liberté. Celui des carpelles est d'abord de produire et de porter les ovules, ensuite de réaliser les conditions nécessaires pour que le pollen puisse entrer en contact avec eux. C'est, en effet, entre le pollen et les ovules que se passe l'acte essentiel qui donne naissance aux œufs, acte dont il nous reste à suivre pas à pas l'accomplissement, d'abord chez les Angiospermes, puis chez les Gymnospermes.

**Action du pollen sur les ovules dans les Angiospermes.** — L'action du pollen sur l'ovule chez les Angiospermes comprend quatre temps successifs, qui sont : 1° le transport du pollen, du sac pollinique ouvert, sur le stigmate ; 2° la germination des grains de pollen sur le stigmate ; 3° le développement du tube pollinique à travers le style, la cavité ovarienne et le micropyle de l'ovule, jusqu'à la rencontre de son sommet avec la voûte du sac embryonnaire ; 4° enfin

le passage d'une partie du protoplasme qui remplit l'extrémité du tube dans l'oosphère, et par suite la constitution de l'œuf. Étudions séparément chacune de ces phases.

**1<sup>o</sup>. Transport du pollen sur le stigmate. Pollinisation.** — Le transport des grains de pollen sur le stigmate est la *pollinisation* ; le stigmate saupoudré de pollen est dit *pollinisé*. Suivant la nature des fleurs, la pollinisation s'accomplit de manières différentes.

Quand la fleur est hermaphrodite, si au moment où le pollen s'échappe de l'anthere le stigmate complètement développé se trouve apte à le recevoir, la pollinisation s'opère aisément à l'intérieur de la fleur ; elle est directe. Tantôt, au moment où ils s'ouvrent, les sacs polliniques se trouvent en contact même avec le stigmate et les grains de pollen passent directement de l'un à l'autre, comme dans le Pois (*Pisum*), etc. Tantôt les étamines en s'allongeant viennent frotter leurs anthères ouvertes contre le stigmate qui en retient le pollen, comme dans l'Ipomée (*Ipomœa*), etc. Tantôt chaque étamine s'infléchit vers le pistil et vient poser son anthère sur le stigmate où elle abandonne son pollen, comme dans le Berbéride (*Berberis*), etc. Mais le plus souvent les anthères et le stigmate demeurent écartés, et c'est en tombant que le pollen dépose quelques-uns de ses grains sur la surface stigmatique.

Les choses ne se passent pas toujours ainsi ; la pollinisation est loin d'être toujours directe. On observe fréquemment dans les fleurs hermaphrodites un défaut de simultanéité entre le développement de l'androcée et celui du pistil ; la plante est dite alors *dichogame*. Tantôt les étamines devancent les carpelles, la fleur est *protandre* ; tantôt c'est le contraire, la fleur est *protogyne*. Dans les fleurs protandres, qui sont aussi les plus nombreuses, les sacs polliniques s'ouvrent à une époque où les stigmates ne sont pas encore développés, ou du moins sont encore inaptes à recevoir utilement le pollen. Plus tard, quand s'épanouiront les surfaces stigmatiques, les anthères auront déjà perdu et disséminé leur pollen. La pollinisation ne pourra donc plus s'opérer ici à l'intérieur de la fleur. Le pollen de la fleur devra porter son action en dehors d'elle sur le stigmate d'une fleur plus âgée, et, par contre, son stigmate devra recevoir du dehors le pollen d'une fleur plus jeune (Ombellifères, Composées, Campanulacées, Labiées, Digitale, Épilobe, Géraine, Mauve, etc.). Dans les fleurs protogynes, au contraire, le stigmate s'épanouit à une époque où les anthères voisines ne sont pas encore mûres. Plus tard, quand elles s'ouvriront pour émettre leur pollen, le stigmate aura déjà accompli sa fonction, ou se sera flétri. La pollinisation ne pourra donc pas s'opérer non plus à l'intérieur de la fleur. Le stigmate devra recevoir du dehors le pollen d'une fleur plus âgée, et, par contre, le pollen devra porter son action au dehors sur le pistil d'une fleur plus jeune (Plantain, Hellébore, Mandragore, Scrofulaire, Globulaire, diverses Graminées, etc.). Protandre ou protogyne, une plante dichogame n'est donc hermaphrodite qu'en apparence et seulement au point de vue morphologique ; en réalité, au point de vue physiologique, ses fleurs sont unisexuées et elle est monoïque. La pollinisation s'y opère d'une fleur à l'autre ; elle y est indirecte.

Dans les végétaux monoïques, la pollinisation a lieu nécessairement d'une

fleur à l'autre; elle est forcément indirecte. Elle l'est plus encore dans les espèces dioïques, où elle s'opère d'une plante à l'autre.

Quand la pollinisation est indirecte, le transport du pollen entre deux fleurs, séparées souvent par de grandes distances, a lieu par l'atmosphère et souvent uniquement par cette voie. Projetés dans l'air, quelquefois avec force par la brusque détente des filets staminaux repliés dans le bouton (Ortie, Pariétaire, Mûrier), les grains de pollen sont charriés par l'atmosphère, portés par le vent à des distances souvent considérables, puis déposés çà et là à la surface des corps environnants, notamment sur les stigmates des fleurs. La majeure partie se perd en route; aussi les plantes à fleurs unisexuées produisent-elles du pollen en bien plus grande abondance que les plantes à fleurs hermaphrodites. Le sol des campagnes, ou les champs de neige des Alpes, se montrent quelquefois sur de grands espaces tout couverts du pollen enlevé aux arbres de forêts lointaines, et comme saupoudrés d'une couche de soufre. La pluie qui balaye ces nuages de pollen est connue sous le nom de *pluie de soufre*.

Les chances de pollinisation sont parfois augmentées dans les plantes monoïques par certaines dispositions spéciales, comme le rapprochement des fleurs mâles et femelles dans le même groupe (beaucoup d'Aroïdées, fig. 157, p. 349), ou la situation sur la plante des fleurs mâles au-dessus des fleurs femelles (Maïs, Laiche, etc.). Parmi les plantes dioïques, la Vallisnérie spirale (*Vallisneria spiralis*) mérite sous ce rapport une mention spéciale. La plante est submergée et forme ses fleurs mâles et femelles sur des individus différents au fond de l'eau. Quand elles sont mûres, les premières rompent leurs courts pédicelles, et, allégées par une bulle d'air au centre du bouton, elles montent comme de petits ballons à la surface de l'eau, où elles s'épanouissent. En même temps, les fleurs femelles allongent leur pédicelle jusqu'à venir au-dessus de la surface, où elles s'ouvrent au milieu des fleurs mâles qui flottent librement tout autour. Une fois la pollinisation opérée dans l'air, la fleur femelle contracte son pédicelle en une spirale à tours serrés et se trouve ainsi ramenée au fond de l'eau, où elle mûrira son fruit.

**Rôle des insectes dans la pollinisation** (1). — Le vent est souvent le seul moyen de transport du pollen, comme on le voit dans les arbres de nos forêts (Chêne, Bouleau, Hêtre, etc.) et dans les herbes de nos prairies (Graminées, Cypéracées, Joncées, etc.). Mais fréquemment aussi les insectes viennent jouer un rôle actif dans la pollinisation. Un grand nombre d'insectes, surtout les Abeilles, les Bourdons et les Guêpes, se nourrissent en effet du nectar et du pollen des fleurs, et y font de fréquentes et rapides visites. En une minute, par exemple, un Bourdon peut visiter 24 fleurs de Linaire (*Linaria*), une Abeille 22 fleurs de Lobélie (*Lobelia*), 17 fleurs de Dauphinelle (*Delphinium*). En se posant sur la fleur pour en sucer le nectar, ces insectes provoquent de diverses manières la pollinisation du stigmate, soit directement dans la même fleur, soit indirectement de fleur à fleur.

(1) Darwin : *De la fécondation des Orchidées par les insectes*. Trad. franç. Paris, 1870. *Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe dans le règne végétal*. Trad. franç. Paris, 1878. — Delpino : *Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetabile* (Att. della soc. ita sc. nat. XI, 1868, XII, 1869, XIII, 1870-75). — H. Müller : *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten*. Leipzig, 1873.

Dans les fleurs hermaphrodites et non dichogames, tantôt l'insecte en se posant sur la fleur y détermine une agitation des parties, qui à son tour projette le pollen sur le stigmate, comme on le voit dans le Haricot multiflore (*Phaseolus multiflorus*), par exemple ; tantôt en entrant dans la fleur il frotte les anthères par une certaine partie de son corps qui se charge de pollen, puis en sortant il touche le stigmate par la même partie de son corps, et y laisse adhérer les grains. L'insecte est donc, dans certains cas, un agent de pollinisation directe.

Mais bien plus souvent, c'est la pollinisation indirecte de fleur à fleur et même de plante à plante qui se trouve provoquée par la visite de l'insecte. Il en est naturellement ainsi dans les fleurs dichogames et unisexuées. En entrant dans la fleur mâle, l'insecte touche par une certaine partie de son corps les anthères ouvertes et s'y charge de pollen ; en pénétrant dans la fleur femelle, il touche les stigmates par cette même partie et y abandonne le pollen.

**Pollinisation par les insectes dans les fleurs dichogames.** — Parmi les plantes dichogames protogynes, l'Aristolochie clématite (*Aristolochia Clematitis*) se distingue sous ce rapport par une série de dispositions très singulières. La figure 296 A montre en coupe longitudinale une jeune fleur de cette plante ; la surface stigmatique *n* vient d'y arriver à maturité, mais les anthères y sont encore fermées. Une petite mouche *i*, portant sur le dos un petit amas de pollen provenant d'une fleur plus âgée, vient de s'introduire par la gorge étroite de la fleur et s'agite dans la portion dilatée *k* du calice ; il n'est pas rare de rencontrer six à dix de ces mouches dans la même fleur. Elles y sont prisonnières désormais et tous leurs efforts pour s'échapper demeurent vains, car la gorge du périanthe est toute hérissée de longs poils *r*, mobiles comme autour d'une charnière, qui permettent bien l'entrée de l'insecte, mais l'empêchent ensuite de sortir et le tiennent enfermé comme dans une nasse.

Pendant que l'animal s'agite dans sa prison, son dos chargé de pollen effleure la surface stigmatique et y dépose ses grains, après quoi les lobes du stigmate s'incurvent vers le haut comme le montre la figure 296 B, *n*. Les anthères, jusque-là fermées, s'ouvrent ensuite ; elles sont maintenant découvertes par le relèvement des lobes stigmatiques et rendues accessibles latéra-

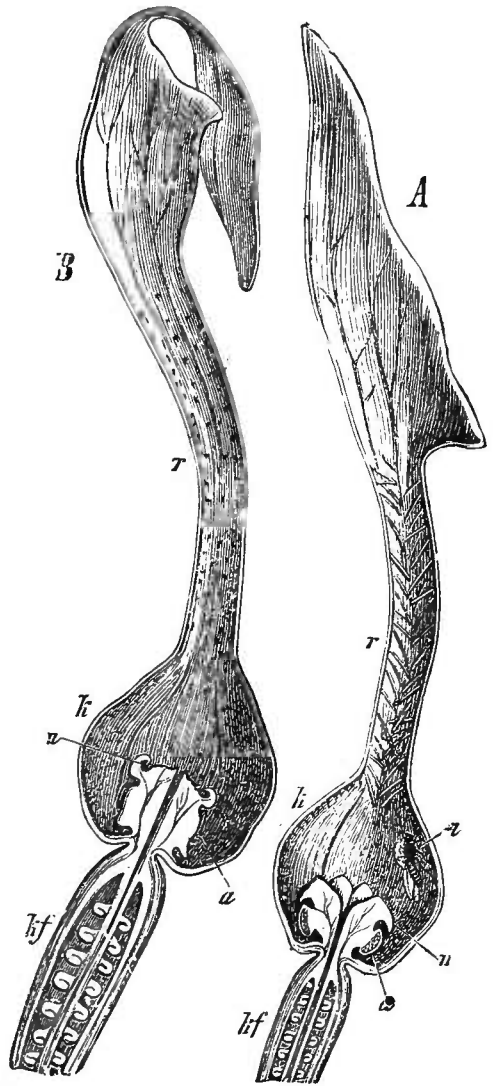


Fig. 296. — Fleur de l'Aristolochie clématite (*Aristolochia Clematitis*), en coupe longitudinale grossie : A avant, B, après la pollinisation (Sachs).

lement par la collabescence des poils dans le fond du calice, qui s'est en même temps élargi. Les mouches, qui ont déposé sur le stigmate le pollen qu'elles

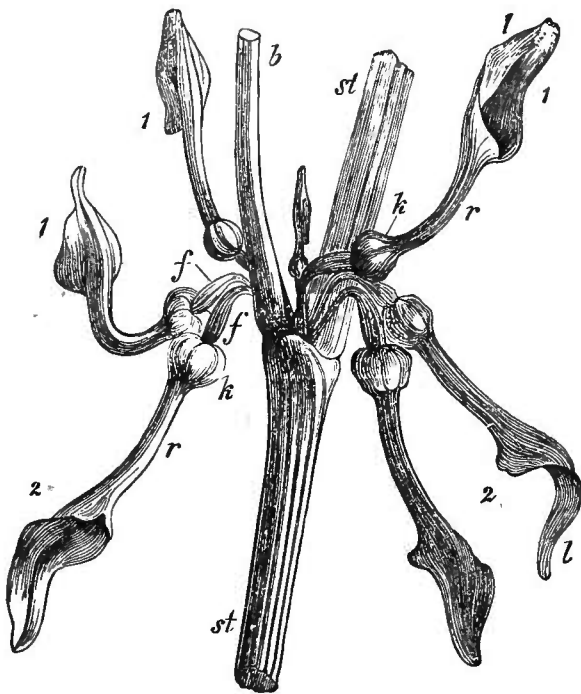


Fig. 297. — Aristoloche clématite (*Aristolochia Clematidis*). Une portion de la tige *st*, avec un pétiole *b*, ayant côte à côte à son aisselle plusieurs fleurs d'âge différent. 1, 1, fleurs jeunes non encore pollinisées et dressées; 2, 2, fleurs pollinisées et rejetées vers le bas; *k*, dilatation en forme de bassin du tube du calice *r*; *f*, ovaire infère (Sachs).

avaient apporté dans la fleur, peuvent donc venir ramper jusqu'au-dessous des anthères ouvertes, dont le pollen ne manque pas de s'attacher à leurs corps. A ce moment, le tube du calice se trouve largement ouvert vers l'extérieur; à la suite de la pollinisation du stigmate, en effet, les poils feutrés qui y formaient nasse se sont flétris et desséchés, laissant la voie libre. L'insecte s'échappe donc maintenant de sa prison et bientôt, malgré l'expérience acquise, il s'introduit dans une fleur plus jeune, pour y céder de nouveau son pollen au stigmate encore frais.

Pendant que ces changements s'opèrent dans son intérieur, la fleur change de position. Aussi longtemps que le stigmate y est vierge, le pédicelle floral est dressé, le périanthe béant vers le ciel (fig. 297, 1, 1),

et les mouches qui arrivent trouvent largement ouverte une porte hospitalière; mais aussitôt la pollinisation opérée, le pédicelle se recourbe brusquement

vers le bas au-dessous de l'ovaire infère (fig. 297, 2, 2) et quand la mouche s'est envolée avec sa nouvelle charge de pollen, le lobe en forme d'étendard se replie sur la bouche du calice et en défend l'entrée aux autres mouches, qui n'ont plus rien à y faire désormais (fig. 296, B).

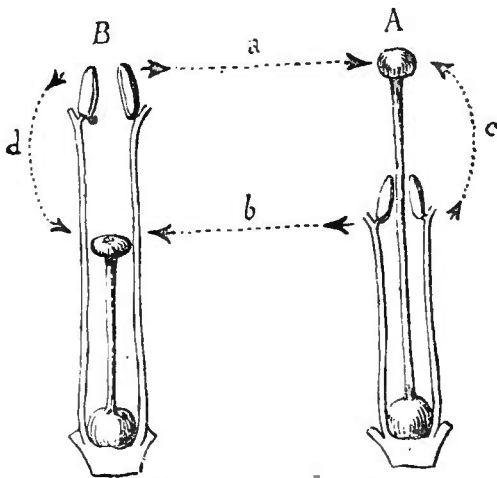


Fig. 298. — Fleur de Primevère (*Primula*). A, forme à style long; B, forme à style court. La pollinisation par les insectes s'opère suivant les flèches *a* et *b*; la pollinisation directe suivant les flèches *c* et *d* (d'après Darwin).

**Pollinisation par les insectes dans les fleurs isogames hétérostylées.** — Dans les fleurs hermaphrodites non dichogames qui sont hétérostylées, dimorphes comme celles des Primevères (*Primula*), ou trimorphes comme celles du Lythre salicaria (*Lythrum Salicaria*), la pollinisation opérée par les insectes est tout aussi indirecte que dans les plantes dichogames. L'insecte, en effet, donnant nécessairement le pollen comme il l'a reçu, ne peut le déposer sur le stigmate d'une fleur à style long, court ou moyen, que s'il l'a pris dans une fleur à étamines

ment le pollen comme il l'a reçu, ne peut le déposer sur le stigmate d'une fleur à style long, court ou moyen, que s'il l'a pris dans une fleur à étamines



respectivement longues, courtes ou moyennes. La pollinisation s'y opère donc de plante à plante, pour les Primevères dans le sens des flèches *a* et *b* de la fig. 298, pour le Lythre salicaire dans le sens des flèches de la figure 286, page 423, tout comme si l'espèce était dioïque.

**Pollinisation par les insectes dans les fleurs isogames homostylées.** — Enfin les fleurs hermaphrodites non dichogames et homostylées elles-mêmes, sont souvent visitées par les insectes, de manière à ce qu'il en résulte une pollinisation indirecte. Il arrive même quelquefois que, dans ces sortes de fleurs, la pollinisation directe ou indirecte n'est pas possible, tant qu'elles sont livrées à elles-mêmes hors du concours des insectes, comme dans l'Iride (*Iris*), le Safran (*Crocus*), la Pédiculaire (*Pedicularis*), beaucoup de Labiées, de Mélastomacées, de Passiflorées et de Papilionacées. Ce double résultat est atteint par un ensemble de dispositions souvent très remarquables, qui varient dans chaque cas particulier et dont il suffira de citer ici quelques exemples.

Considérons d'abord la Sauge des prés (*Salvia pratensis*). La figure 299 *A* nous montre une fleur de Sauge, vue de côté; *n* est le stigmate bilobé prêt à recevoir le pollen; à l'intérieur de la lèvre supérieure de la corolle, la position de l'une des deux étamines est indiquée par une ligne ponctuée. Si l'on enfonce une aiguille dans la gorge de la fleur, en suivant la direction de la flèche, les deux étamines se rabattent aussitôt comme en *a*. Qu'un Bourdon fasse de même avec sa trompe pour sucer le nectar au fond de la fleur, les anthères ouvertes se rabattent sur son dos et y déposent leur pollen en une place déterminée. L'insecte, venant ensuite à pénétrer dans la même position au sein d'une autre corolle, effleure le stigmate avec son dos chargé de pollen et le pollinise. La cause de l'abaissement des anthères est d'ailleurs suffisamment indiquée par la figure 299 *B*. Cette figure montre les courts filets des deux étamines *f, f*, soudés par leur base au côté de la gorge de la corolle; ils portent un long connectif en forme de fléau de balance *cx*, qui peut osciller autour du point d'attache. Seul le bras supérieur très allongé *c* de chaque connectif porte une demi-anthère *a*; le bras inférieur fort court *x* est au contraire dépourvu d'anthère, très dilaté et accolé à celui de l'autre étamine, de manière à former avec lui une sorte de fauteuil. Les choses étant en cet état, si une trompe d'insecte cherchant le nectar vient à pénétrer dans cet appareil en suivant la direction de la flèche, les bras élargis et stériles se trouvent repoussés en arrière, et par conséquent les bras anthérifères se rabattent en avant.

C'est par une disposition mécanique toute différente que la pollinisation directe est rendue impossible, et que la pollinisation indirecte se trouve au contraire réalisée par les insectes dans la Violette tricolore (*Viola tricolor*), vulgairement Pensée.

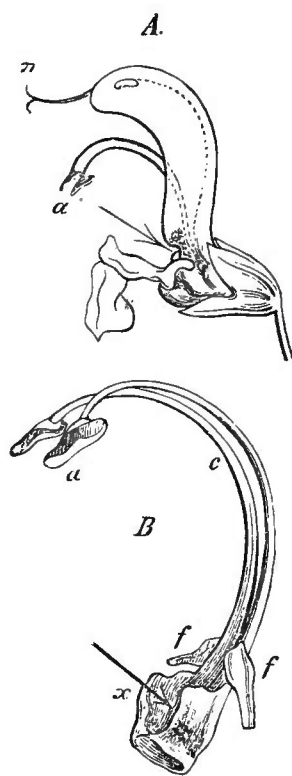


Fig. 299. — Fleur de Sauge des prés (*Salvia pratensis*) (Sachs).

La figure 300 montre en *A* et *B* la disposition des diverses parties de la fleur de cette plante. Le fond de la fleur est complètement rempli par l'ovaire

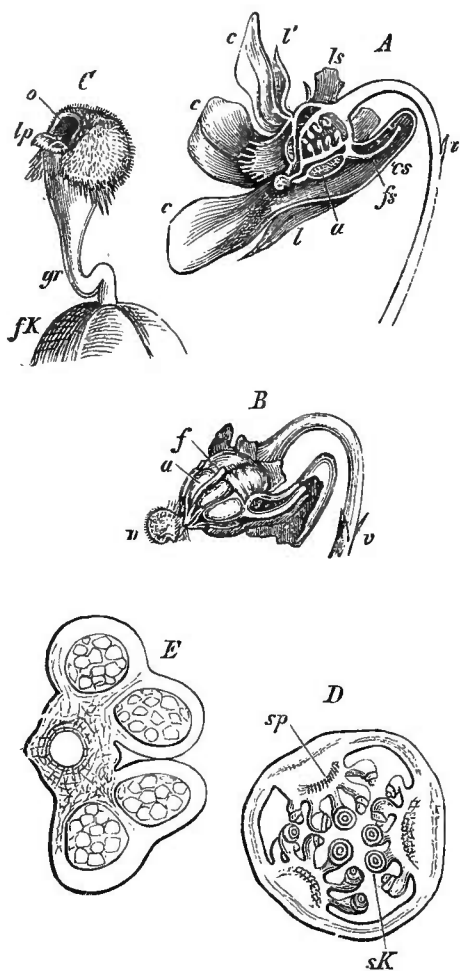


Fig. 300. — Fleur de *Violette tricolore* (*Viola tricolor*). *A*, en section longitudinale. *B*, ovaire en voie de transformation en fruit, avec les anthères qui l'enveloppent, mais débarrassé des sépales et des pétales. *C*, la tête stigmatique avec son orifice *o* et sa languette *lp*; *fk*, ovaire; *gr*, style. *D*, section transversale de l'ovaire, avec ses trois placentes pariétaux *sp* et ses ovules *sk*. *E*, section transversale d'une anthère non mûre. *l*, sépales avec leurs appendices *ls*; *c*, pétales; *rs*, éperon creux du pétale inférieur, formant un réservoir pour le nectar sécrété par les appendices *fs* des deux étamines inférieures (Sachs).

et par les étamines qui l'entourent, excepté pourtant l'éperon du pétale inférieur, dans lequel vient se rassembler le nectar sécrété par les appendices des deux étamines antérieures. L'accès vers ce récipient de nectar, ainsi caché derrière les organes sexuels, n'est possible que par un profond sillon garni de poils qui se trouve creusé dans le pétale inférieur. De leur côté, les pétales latéraux et supérieurs se rapprochent, en avant de l'ovaire et des anthères qui l'enveloppent et au-dessus de ce sillon, de telle façon que l'entrée de la fleur soit complètement bouchée par la tête stigmatique *n*. Celle-ci termine un style flexible (*gr* en *C*), est creuse et s'ouvre par un orifice tourné vers le sillon velu du pétale inférieur; le bord antérieur de cette ouverture est pourvu d'un petit appendice en forme de lèvre, *lp*. Les anthères s'ouvrent d'elles-mêmes et le pollen, s'accumulant au-dessous et en arrière de la tête stigmatique, forme une poussière jaune entre les poils du sillon.

Ceci posé, un insecte, portant déjà attaché à sa trompe le pollen enlevé à une autre fleur, vient se poser sur celle-ci, et, pour atteindre le nectar, glisse sa trompe par le sillon sous la tête stigmatique, jusque dans l'éperon nectarifère. Le pollen étranger appendu à la trompe est arrêté au passage et comme râclé par la languette du stigmate; il y est ensuite retenu par le suc gommeux qui remplit la cavité de la tête. D'un autre côté, pendant que l'insecte aspire le nectar, le pollen situé dans le sillon derrière le stigmate s'attache à sa trompe. Quand il la retire, les grains ne sont pas arrêtés par le stigmate, parce que la languette *lp* s'est repliée vers le haut et recouvre maintenant l'orifice stigmatique. Ainsi extrait de cette fleur, le pollen sera reporté de la même manière sur le stigmate d'une fleur différente.

Chez la plupart des Orchidées, la fleur présente aussi des arrangements très variés et très compliqués, d'où résulte à la fois l'impossibilité d'une pollinisation directe et la réalisation d'une pollinisation indirecte par les insectes.

Bornons-nous à citer comme exemple une de nos Orchidées indigènes les plus

communes, l'Épipacte latifoliée (*Epipactis latifolia*), qui est visitée par la Guêpe commune.

Grâce à une torsion de son pédicelle, la fleur épanouie est disposée de manière que le pétale postérieur, ou labelle, pende en avant; à sa base, ce labelle est creusé en forme de bassinnet où se rassemble le nectar qu'il sécrète (fig. 301, *B* et *D*, *l*). L'appareil sexué, porté par le gynostème *s* (dans *C*), se dresse obliquement au-dessus de ce nectaire. Le stigmate forme un disque lobé, glutineux et creusé en son milieu, dont la surface est penchée obliquement au-dessus du bassinnet nectarifère du labelle. A droite et à gauche du stigmate, se trouvent les deux étamines avortées et glanduleuses *xx*; sur le stigmate même proémine en forme de toit l'unique étamine fertile, qui est elle-même recouverte par son connectif en forme de coussinet *cn*. Les parois latérales des deux moitiés d'anthère se fendent en long à droite et à gauche, de manière que les masses polliniques sont partiellement mises en liberté. Dans chaque masse les grains de pollen sont unis ensemble par une matière visqueuse. Immédiatement en avant de l'anthère et au-dessus de la surface stigmatique, se trouve ce qu'on appelle le *rostelle*, *h*, qui n'est autre chose que le lobe stigmatique postérieur métamorphosé (voir en *A*). Le tissu du rostelle est transformé en une substance gommeuse qui n'est plus revêtue que par une mince membrane.

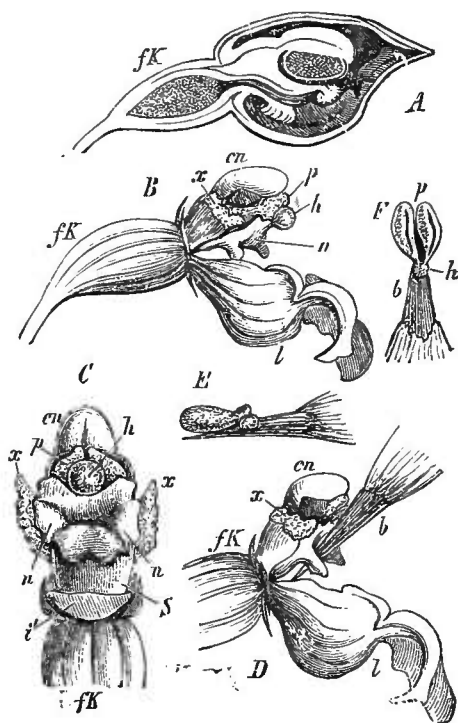


Fig. 301. — Épipacte latifoliée (*Epipactis latifolia*). *A*, section longitudinale d'un bouton. *B*, fleur fraîchement épanouie, dont on a enlevé le périanthé, à l'exception du labelle *l*. *C*, l'appareil sexué, vu d'avant et d'en bas. *D*, comme *B*, mais après qu'on y a introduit une pointe de crayon *b*, à la manière d'une trompe d'insecte. *E* et *F*, la pointe du crayon retirée, avec les pollinies adhérentes. *fk*, ovaire; *l*, labelle dont l'excavation en bassinnet fonctionne comme nectaire; *n*, le large stigmate; *cn*, connectif de l'anthère fertile; *p*, pollinies; *h*, rétinacle; *xx*, deux étamines latérales avortées; *i'*, insertion du labelle coupé; *s*, gynostème (Sachs).

Laissée à elle-même, la fleur de l'Épipacte ne se pollinise pas; les pollinies ne tombent pas d'elles-mêmes hors des anthères. Il faut qu'elles soient extraites des anthères par les insectes et portées par eux sur le stigmate d'une autre fleur. Comment ce résultat est-il atteint? On peut se l'expliquer clairement en introduisant une pointe de crayon dans la fleur, vers le fond du labelle et sous la surface stigmatique. Si l'on presse légèrement la pointe contre le rostelle et qu'on la retire lentement (comme en *D*), la masse gommeuse du rostelle, ce qu'on appelle le *réтинacle*, demeure adhérente au crayon, avec les deux pollinies qui y sont attachées. A mesure qu'on retire le crayon, ces dernières sont complètement extraites des deux demi-anthères, comme le montrent les fig. *E* et *F*. Que l'on introduise maintenant la pointe du crayon portant les pollinies dans une autre fleur en la dirigeant vers le fond du labelle, les pollinies viennent nécessairement se mettre en contact avec la partie gommeuse du stigmate et s'y attachent solidement. Si l'on retire ensuite le crayon, elles se

séparent totalement ou en partie de la pointe et demeurent fixées au stigmate. Grâce à la forme et à la disposition de la fleur, un insecte posé sur la partie antérieure du labelle peut donc se glisser jusqu'au fond du nectaire sans toucher le rostelle; mais quand il se retire après avoir aspiré le nectar, il heurte le rostelle qui s'applique sur lui en entraînant les pollinies. L'insecte va se poser ensuite sur une autre fleur, au stigmate visqueux de laquelle les masses polliniques s'attachent et demeurent fixées.

**La pollinisation n'est pas le résultat nécessaire de la visite des insectes** — Comme on le voit par ces divers exemples, les insectes, en se nourrissant du nectar des fleurs, provoquent ordinairement la pollinisation du stigmate. Il faut remarquer cependant que ce n'est pas là un effet nécessaire de la visite des insectes. Sans parler du cas où ils vont puiser le liquide sucré sur les feuilles,

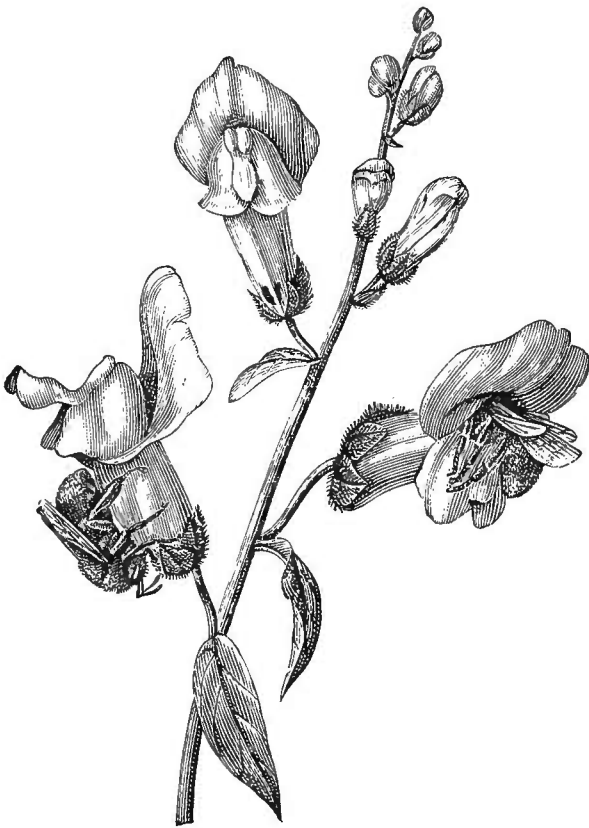


Fig. 302. — Fleurs de Mûssier majeur (*Antirrhinum majus*), visitées par les Abeilles de deux manières différentes. A droite, l'Abeille à la recherche du nectar pénètre dans la fleur; elle pollinise. A gauche, l'Abeille aspire le nectar par les trous que les Bourdons ont percés à la base de la corolle, en face du nectaire; elle ne pollinise pas. En haut, une fleur montre les deux trous pratiqués à la base de la lèvre inférieure.

comme on l'a vu p. 339, fig. 143, les insectes savent extraire le nectar des fleurs sans y pénétrer et sans en amener par conséquent la pollinisation. Les Bourdons, par exemple, percent souvent des trous à la base de la fleur, exactement en face du nectaire (fig. 302). Ils perforent le calice ou la corolle, quelquefois en même temps le calice et la corolle, et, passant leur trompe par ces trous, ils aspirent le liquide sucré sans exercer aucune influence sur la pollinisation. Les Abeilles aussi perforent quelquefois les fleurs, mais le plus souvent elles profitent des trous percés par les Bourdons (fig. 302). Ce mode de succion est bien plus rapide que l'autre et, dans le même temps, l'insecte peut visiter de la sorte deux fois plus de fleurs.

**Résumé.** — En résumé, la pollinisation du stigmate s'opère, suivant les cas, de quatre manières différentes : 1° par le contact direct des anthères avec le stigmate ;

**Pollinisation artificielle.** — Imitant les procédés naturels, l'homme inter-

vient quelquefois pour polliniser le stigmate. C'est ainsi que, de temps immémorial, les Arabes recueillent le pollen sur le Phénice dattier mâle et en saupoudrent les fleurs du Phénice dattier femelle, en ouvrant la spathe encore close qui les renferme. La récolte des dattes est alors assurée. On procède de même par pollinisation artificielle, quand on veut étudier comparativement l'action exercée sur un pistil donné par le pollen de la même fleur, d'une fleur différente de la même plante, d'une plante différente de la même espèce, ou enfin par un pollen étranger.

**Absence de pollinisation.** — Chez certaines plantes, le pollen ne quitte jamais le sac pollinique où il s'est formé, pour se poser sur le stigmate; la pollinisation proprement dite n'a pas lieu, bien que les œufs se forment normalement. Il en est ainsi dans la plupart des fleurs cléistogames. Il en est de même dans une Orchidée, la Céphalanthère grandiflore (*Cephalanthera grandiflora*), quand on protège ses fleurs contre la visite des insectes. Nous aurons à revenir tout à l'heure sur ce sujet.

**2° Germination du pollen sur le stigmate.** — Déposé ainsi sur le stigmate soit de la même fleur, soit d'une autre fleur de la même plante, soit d'une fleur d'une plante différente de même espèce, et retenu à la fois par ses aspérités superficielles et par le liquide gommeux sécrété par les papilles stigmatiques, le grain de pollen germe aussitôt, comme nous avons vu qu'il germe quand on le place sur une surface humide ou dans un liquide convenablement choisi (p. 379).

Absorbant de l'oxygène et dégageant de l'acide carbonique, en un mot respirant, puisant dans le liquide stigmatique l'eau et les aliments dont il a besoin pour compléter ceux

qu'il tient en réserve dans son protoplasme, il pousse un tube qui va s'allongeant rapidement. La poussée du tube pollinique a lieu en un de ces points où la membrane du grain est demeurée le plus molle et le plus extensible, c'est-à-dire à l'endroit d'un pore ou d'un pli. En ce point, la membrane est parfois

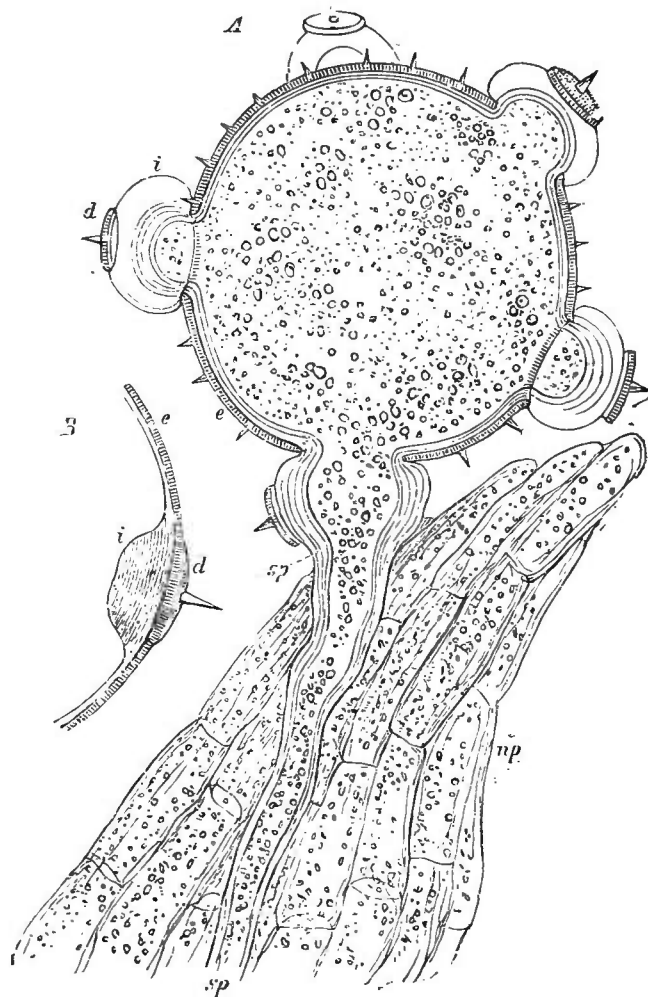


Fig. 303. — Un grain de pollen de Courge pépon (*Cucurbita Pepo*), en voie de germination sur le stigmate *np*. *B*, la membrane du grain est formée de deux couches; l'interne présente çà et là des épaissements vers l'intérieur *i*, en face desquels l'externe se trouve découpée en rond en forme de couvercle, *d*. *A*, quand la germination commence, les places épaissies se développent en tubes *sp*, en détachant et poussant devant elles les couvercles épineux *d* (Sachs).

épaissie vers l'intérieur (fig. 205 et 303, *B*). Quelquefois, comme dans la Courge (*Cucurbita*) (fig. 303), vis-à-vis de chacun de ces épaisissements internes, la zone externe de la membrane forme un couvercle arrondi, qui est soulevé par la poussée du tube.

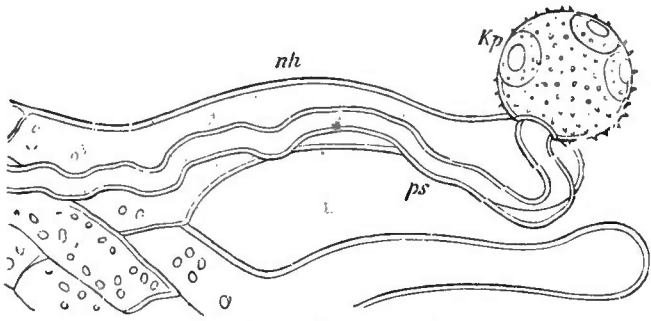


Fig. 304. — Grain de pollen de Campanule (*Campanula rapunculoides*), en voie de germination sur le stigmate. Sorti par un des pores *kp*, le tube pollinique *ps* s'applique étroitement sur le poil stigmatique *nh* (Sachs).

En s'allongeant, le tube tantôt s'enfonce directement dans le stigmate, tantôt rampe d'abord à la surface des papilles en se moulant sur leurs inégalités (fig. 304) et parfois en en

perforant la membrane. A mesure qu'il s'allonge, son protoplasme se creuse d'espaces occupés par le suc cellulaire et se montre animé de mouvements actifs. Le stigmate n'est donc pas seulement un appareil récepteur pour le pollen, c'est surtout un sol nutritif approprié à son développement parasitaire.

Quelquefois les grains de pollen germent à l'intérieur du sac pollinique et projettent leurs tubes au dehors tout autour de l'anthere. En s'allongeant, quelques-uns de ces tubes onduleux viennent à rencontrer le stigmate ; désormais abondamment nourris, ils s'y enfoncent, et se comportent ensuite comme s'ils avaient pris naissance à sa surface. Les choses se passent ainsi dans la Céphalanthère (*Cephalanthera grandiflora*) et surtout dans la plupart des fleurs cléistogames.

**3° Développement du tube pollinique depuis le stigmate jusqu'au sac embryonnaire.** — Si le style est creusé d'un canal (voir fig. 249, p. 395), le tube pollinique y pénètre et s'allonge en rampant entre les papilles mucilagineuses qui souvent revêtent la paroi de ce canal et en obstruent plus ou moins la cavité. Si le style est plein, sa partie centrale est occupée par des cellules allongées à membranes épaisses et molles, comme gélatineuses, formant ce qu'on appelle le *tissu conducteur*. Le tube pollinique s'allonge entre ces cellules dans l'épaisseur même des membranes ramollies qui les séparent ; il en dissout la cellulose et s'en nourrit. En même temps, il se remplit quelquefois de grains d'amidon, et en conséquence bleuit fortement par l'iode, ce qui permet d'en suivre aisément le cours sinueux à travers le style, comme dans la Ketmie (*Hibiscus*), etc. D'une manière ou d'une autre, son extrémité inférieure parvient ainsi dans la cavité ovarienne.

Il arrive quelquefois que le micropyle de l'ovule est appliqué assez étroitement contre la base du style pour que le tube pollinique, en continuant sa marche descendante, y pénètre directement (fig. 251, p. 396), comme dans l'Ortie (*Urtica*), la Renouée (*Polygonum*), etc. Mais ordinairement les tubes polliniques continuent à s'accroître dans la cavité ovarienne en suivant dans chaque cas particulier un chemin déterminé, nettement tracé par des séries de papilles ou de poils, qui les conduit fatalement, et par la voie la plus courte, aux micropyles des ovules (fig. 305). Le plus souvent c'est à la surface des placentes, toute couverte de papilles et de poils, qu'ils s'allongent en rampant.

Dans nos Euphorbes indigènes, un pinceau de poils les conduit depuis la base du style jusqu'au micropyle voisin; dans les Plombaginées, le tissu conducteur du style forme une excroissance conique descendante, qui introduit le tube pollinique jusque dans le micropyle.

Rien n'est plus variable que ces dispositions, mais aussi rien n'est plus instructif que d'en suivre le mécanisme dans un certain nombre de cas particuliers.

Une fois parvenu au micropyle d'un ovule, le tube pollinique s'y engage. Si, à ce moment, le sommet du nucelle existe encore, en tout ou en partie, le tube le rencontre, le traverse en s'insinuant entre ses cellules et vient appliquer fortement son extrémité contre celle du sac embryonnaire, au point où sont fixées, comme on sait, l'oosphère et les deux synergides (p. 406). Il en est ainsi, par exemple, chez les Liliacées, diverses Légumineuses (fig. 267 et 268), la Violette (*Viola*), la Renouée (*Polygonum*) (fig. 266), etc. Mais le plus souvent le sac embryonnaire, en s'agrandissant vers le haut, a résorbé tout le nucelle; son sommet se présente alors à nu au fond du canal micropylaire, dans lequel il s'allonge

souvent plus ou moins, comme dans les Orchidées, les Viciées, la Scabieuse (*Scabiosa*), le Monotrope (*Monotropa*), etc.; parfois même il dépasse l'orifice externe du micropyle et s'avance librement dans la cavité ovarienne, comme dans le Santal (*Santalum*), la Torénie (*Torenia*), etc. Tantôt la membrane du sac ainsi dénudé persiste au-dessus des synergides, mais ramollie, très réfringente, comme grumeuse, et c'est contre elle que vient s'appuyer l'extrémité du tube pollinique, comme dans l'Orchide (*Orchis*), l'Ornithogale (*Ornithogalum*), la Dauphinelle (*Delphinium*), le Monotrope (*Monotropa*), etc. Tantôt elle est complètement résorbée au sommet par les synergides et l'oosphère, qui font saillie au dehors à travers l'orifice et sur la pointe desquelles le tube pollinique vient s'appliquer directement, comme dans les Crucifères, le Safran (*Crocus*), le Ricin (*Ricinus*), le Santal (*Santalum*), etc.; dans ce dernier cas, les synergides ont souvent leur extrémité recouverte d'une calotte de cellulose (Safran, Santal, etc.).

Comme chaque ovule s'approprie de la sorte un tube pollinique, le nombre

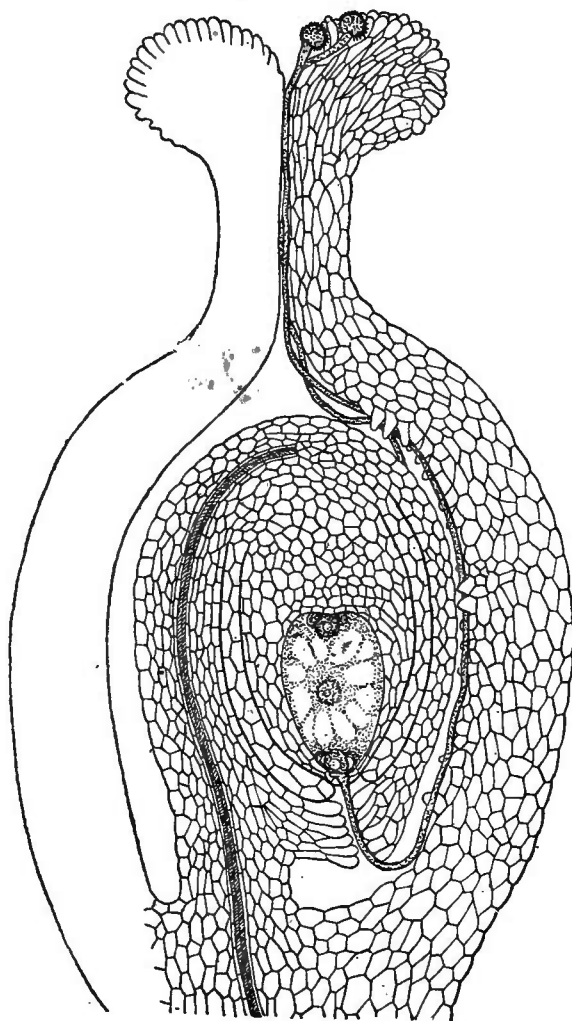


Fig. 305. — Section longitudinale théorique d'un pistil uniovulé à placentation basilaire, montrant la course du tube pollinique depuis le stigmate jusqu'au sommet du sac embryonnaire au-dessus de l'oosphère. L'ovule anatrophe à deux téguments y est inséré comme dans les Composées (d'après Luerissen).

de ces tubes qui pénètrent dans un ovaire donné se règle, d'une façon générale, sur le nombre des ovules que cet ovaire renferme. Il s'introduit même ordinairement plus de tubes polliniques qu'il n'y a d'ovules. Quand ces derniers sont très nombreux, le nombre des tubes qui cheminent en même temps à travers le style et qui viennent ramper dans l'ovaire est donc très considérable. Dans l'ovaire des Orchidées, par exemple, ils forment, de chaque côté des trois placentes pariétaux, un faisceau soyeux d'un blanc brillant que l'on distingue à l'œil nu.

Le temps qui s'écoule entre la pollinisation du stigmate et la rencontre du tube pollinique avec le sac embryonnaire ne dépend pas seulement de la longueur, souvent très considérable (Maïs, Safran, Colchique), du chemin à parcourir, mais aussi des propriétés spécifiques de la plante. Ainsi les tubes polliniques du Safran (*Crocus*), pour traverser un style long de 5 à 10 centimètres, n'exigent que de un à trois jours, tandis qu'il faut cinq jours à ceux de Gouet (*Arum*) pour fournir une course de 2 à 5 millimètres seulement. Les tubes polliniques des Orchidées mettent quelquefois dix jours, souvent des semaines et des mois entiers, pour arriver à l'ovaire.

**4<sup>e</sup> Fécondation.** — Une fois le contact opéré et la soudure faite entre le sommet souvent dilaté du tube pollinique et la membrane du sac embryonnaire, que se passe-t-il? L'extrémité du tube pollinique est occupée à ce moment par un protoplasme dense dans lequel est plongé le plus petit des deux noyaux du grain de pollen, c'est-à-dire le noyau de la plus petite des deux cellules issues de sa bipartition (p. 379); l'autre noyau a disparu depuis longtemps. A travers la double membrane ramollie qui l'en sépare, ce noyau avec la portion du protoplasme qui l'entoure passe dans l'oosphère; là, il s'unit au noyau de l'oosphère pour former un noyau nouveau; en même temps le protoplasme qui l'accompagne s'unit un protoplasme de l'oosphère pour former un protoplasme nouveau. Ce noyau nouveau et ce protoplasme nouveau constituent une cellule nouvelle, qui ne tarde pas à se recouvrir d'une membrane de cellulose et qui est l'*œuf*, première cellule d'une plante nouvelle (p. 26). Devant revenir plus tard sur les détails intimes du phénomène, bornons-nous ici à cette notion sommaire.

Le passage de la substance qui remplit l'extrémité du tube pollinique à travers la membrane close du tube et à travers celle du sac embryonnaire est dû vraisemblablement à la même force qui, peu d'instant auparavant, faisait progresser cette substance dans le tube en voie de croissance. Cette croissance se trouve brusquement arrêtée, mais la poussée qui la provoquait continue et fait franchir l'obstacle.

En même temps les deux synergides, demeurées inactives dans le phénomène, disparaissent. L'œuf est seul désormais, appendu sous la voûte du sac embryonnaire, où nous aurons plus tard à suivre son développement.

C'est à ce passage de la substance mâle dans la substance femelle, suivi d'une pénétration et d'une combinaison protoplasme à protoplasme et noyau à noyau, qu'il convient d'appliquer et de limiter le mot de *fécondation*. En y introduisant son noyau et son protoplasme, le tube pollinique *féconde*



l'oosphère; en recevant ce noyau et ce protoplasme, et en s'y combinant terme à terme, l'oosphère fécondée produit l'œuf.

**Action du pollen sur les ovules chez les Gymnospermes.** — Rappelons que les fleurs des Gymnospermes sont unisexuées et que les fleurs femelles, réduites chacune à un carpelle dépourvu à la fois de style et de stigmate et formé d'un ovaire ouvert, y exposent directement à l'air les micropyles de leurs ovules dont le tégument se prolonge en tube (fig. 306).

Projetés dans l'air au moment de la déhiscence des sacs polliniques, les grains de pollen pluricellulaires de ces plantes sont donc déposés directement par l'atmosphère sur le micropyle des ovules, où les retient une gouttelette liquide. Ils parviennent ensuite facilement à travers le large canal micropylaire sur le sommet du nucelle dans la chambre pollinique.

Là ils germent; leur grande cellule s'allonge en un tube pollinique qui ne s'enfonce d'abord que d'une petite longueur dans le tissu du nucelle (fig. 307). Il se fait ensuite un temps d'arrêt plus ou moins long, pendant lequel l'ovule achève son développement. Dans les Conifères qui mûrissent leurs fruits en une année, cette interruption dans la croissance du tube

pollinique ne dure que quelques semaines ou quelques mois; mais dans celles où la graine exige deux ans pour mûrir, comme le Genévrier commun (*Juniperus communis*) et le Pin sylvestre (*Pinus silvestris*), elle se prolonge jusqu'au mois de juin de la seconde année. A ce moment, les tubes polliniques recommencent à s'allonger à travers le nucelle, en élargissant de plus en plus leur extrémité inférieure et en y épaisissant uniformément leur membrane. Ils atteignent enfin la membrane, maintenant ramollie, du sac embryonnaire, la traversent, pénètrent dans l'entonnoir de l'endosperme et appliquent fortement leurs sommets contre les rosettes des corpuscules.

Chez les Pinées et les Taxées, chaque corpuscule, isolé de ses voisins au fond de son entonnoir spécial, exige un tube pollinique, et par conséquent

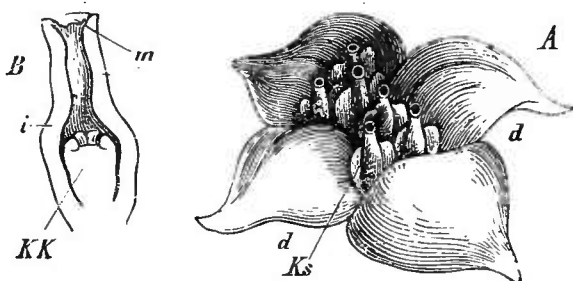


Fig. 306. — Callitride (*Callitris quadrivalvis*). A, groupe de quatre fleurs femelles en deux paires croisées; chacune d'elles se compose d'un carpelle ouvert *d* concretescent avec la bractée mère, et portant à sa base deux ovules orthotropes dressés *ks*. — B, un ovule coupé en long; *k*, nucelle encore dépourvu de sac embryonnaire; *i*, tégument allongé en tube au-dessus du sommet du nucelle, avec le micropyle *m* (Sachs).

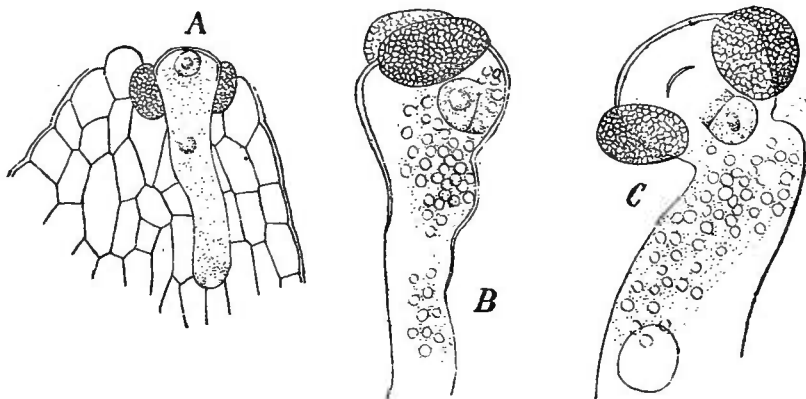


Fig. 307. — A, grain de pollen de Pin (*Pinus Pumilio*), germant sur le nucelle. B et C, grains de pollen d'Épicéa (*Picea vulgaris*), en germination, montrant que les deux petites cellules demeurent sans changement (d'après Strasburger).

plusieurs tubes polliniques pénètrent à la fois dans le sac embryonnaire

(fig. 308). Dans les Cupressées, au contraire, un seul tube pollinique suffit à couvrir tout le faisceau de corpuscules serrés côte à côte sous le large entonnoir commun de l'endosperme, comme on l'a vu fig. 269, p. 411; cependant il peut aussi s'en introduire deux dans cet entonnoir (fig. 309). Dans les premières, chaque tube pollinique dissocie les cellules de la rosette correspondante, laquelle comprend parfois trois étages

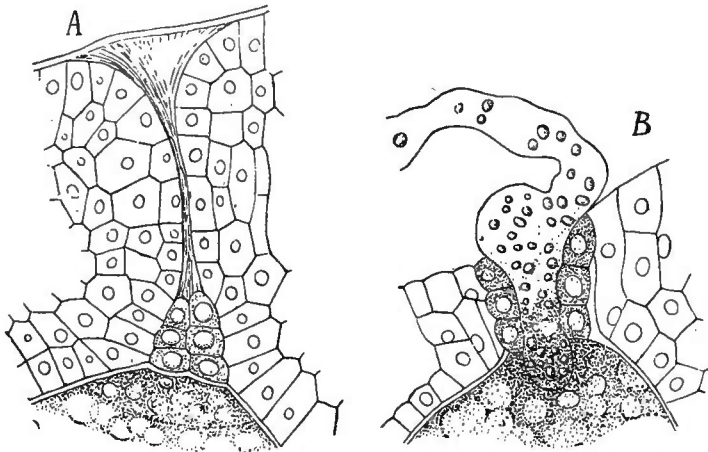


Fig. 308. — Section longitudinale de la région supérieure de l'endosperme et d'un corpuscule, dont la rosette est formée de trois étages de quatre cellules. *A*, dans le Pin (*Pinus maritima*), avant l'arrivée du tube pollinique. *B*, dans l'Épicéa (*Picea vulgaris*), après la pénétration du tube jusque dans le haut de la cellule centrale (d'après Strasburger).

de cellules superposées (fig. 308) et pénètre un peu dans la grande cellule inférieure du corpuscule, dont le protoplasme tout entier, avec son noyau, constitue l'oosphère. Dans les secondes, l'unique tube pollinique remplit tout l'entonnoir, étale sa large extrémité sur toutes les rosettes et projette au centre de chacune d'elles un court et mince prolongement, qui pénètre jusque dans l'oosphère (fig. 309). Au sommet de chaque prolongement, l'épaisse membrane du tube présente une place mince, qui facilite évidemment le passage du protoplasme et du noyau mâle dans l'oosphère, et la formation de l'œuf.

La formation de l'œuf s'opère donc essentiellement dans les Gymnospermes comme dans les Angiospermes. Les différences ne sont que secondaires et c'est plus tard seulement que nous pourrions les étudier. Bornons-nous à dire qu'il se fait ici des divisions dans le noyau du tube pollinique, qu'il se fait aussi des divisions dans les cellules filles du sac embryonnaire, et que c'est entre les produits de même ordre de ces divisions que l'acte fécondateur

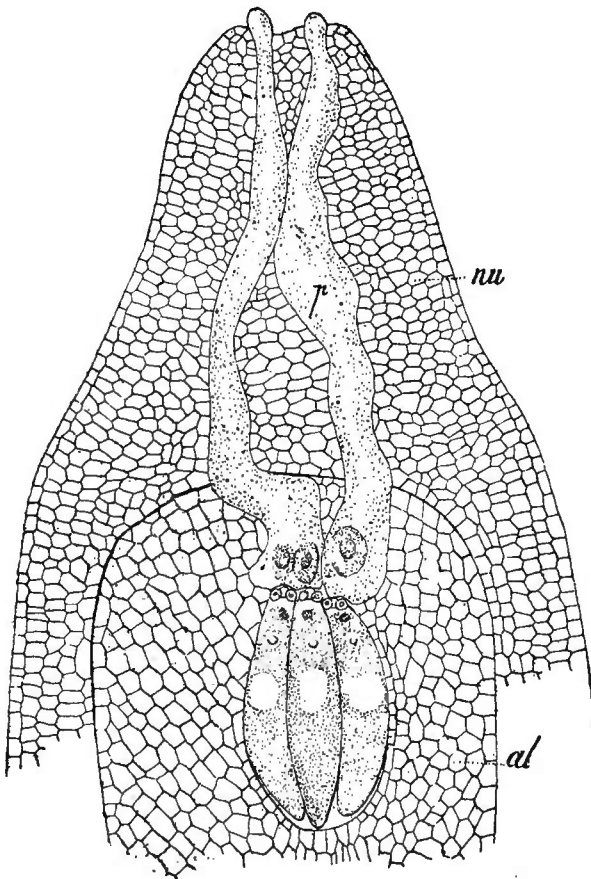


Fig. 309. — Genévrier (*Juniperus virginiana*). Marche des tubes polliniques *p*, à travers le nucelle *nu* et l'entonnoir de l'endosperme *al*, jusque sur les rosettes des corpuscules (d'après Strasburger).

se fait aussi des divisions dans les cellules filles du sac embryonnaire, et que c'est entre les produits de même ordre de ces divisions que l'acte fécondateur

s'accomplit. Ces divisions sont supprimées chez les Angiospermes; il en résulte chez ces plantes un raccourcissement et une simplification des phénomènes.

**Caractères généraux de la formation de l'œuf chez les Phanérogames.** — Chez toutes les Phanérogames, l'œuf résulte donc, en définitive, de la fusion, de la combinaison de deux corps protoplasmiques pourvus de noyau, combinaison qui porte séparément sur les protoplasmes et sur les noyaux. Ces deux corps, ces deux *gamètes*, comme on dit en général (p. 26), diffèrent à la fois par leur origine, par leur forme et par la manière dont ils s'unissent; il y a donc *hétérogamie* ou *sexualité*. Celui qui fait tout le chemin pour s'unir à l'autre est dit *mâle*, celui qui reste en place est dit *femelle*. Mais il faut remarquer qu'ici le gamète femelle, qui est l'oosphère, est seul nettement différencié; le gamète mâle, qui est une portion du protoplasme du tube pollinique avec le noyau qu'elle enveloppe, n'a ni forme, ni dimension déterminées. En remontant de proche en proche, on dit aussi mâle: le tube pollinique, le grain de pollen, le sac pollinique, l'étamine, l'androcée, la fleur staminée, enfin la plante tout entière quand elle ne porte que des fleurs staminées. De même, on dit femelle: le sac embryonnaire, l'ovule, le carpelle, le pistil, la fleur pistillée et enfin la plante tout entière quand elle ne porte que des fleurs pistillées.

Aux caractères de la plante ancienne, qui lui sont transmis puisqu'ils sont déposés à la fois dans le protoplasme et le noyau de l'oosphère, dans le protoplasme et le noyau du tube pollinique, s'ajoutent dans l'œuf des caractères nouveaux, acquis à l'instant même de la fécondation et par le fait seul de la combinaison des deux protoplasmes et des deux noyaux différents. Virtuellement présents, ces caractères nouveaux se manifesteront plus tard peu à peu pendant le développement de l'œuf. Pleinement épanouis dans la plante adulte, ils constitueront la personnalité de cette plante, par où elle diffère de celle qui lui a donné naissance. ce qu'on appelle sa *variation*, comme il a été dit en général à la p. 29.

**Conséquences de la formation de l'œuf.** — Les œufs formés, le rôle de la fleur est rempli. Aussi les diverses parties qui la composent, en dehors du pistil, n'attendent-elles pas l'entier accomplissement du phénomène pour se détacher ou se flétrir. Déjà la pollinisation du stigmate entraîne de grands changements dans la fleur. Le calice et la corolle tombent le plus souvent avec les étamines, et le pistil demeure seul. Dans les Orchidées, c'est même seulement à la suite et comme conséquence de la pollinisation du stigmate que les ovules se forment à la surface des placentes, ou du moins qu'ils y acquièrent leur développement complet.

Une fois les tubes polliniques parvenus dans la cavité ovarienne, le stigmate et le style, qu'ils ont épuisés sur leur parcours pour se nourrir, se flétrissent, se dessèchent et bientôt de la fleur tout entière il ne subsiste que l'ovaire. Quand plus tard les œufs se développeront en embryons et les ovules en graines, l'ovaire deviendra le fruit.

## LIVRE SECOND

### MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE INTERNES

---

On s'est borné jusqu'ici à considérer le corps de la plante dans sa forme extérieure et dans ses fonctions externes. Il faut maintenant s'appliquer à connaître sa forme intérieure et ses fonctions internes. Cette forme intérieure est ce qu'on appelle la *structure* du corps (p. 9) et l'étude de la structure porte le nom d'*anatomie*. L'anatomie n'est donc pas autre chose que la Morphologie interne. On sait déjà que si l'on met à part certaines Thallophytes inférieures, le corps de la plante est, à tout âge, composé de cellules (voir p. 14). Ces cellules se différencient souvent par groupes, de manière à former des ensembles, de forme et de propriétés différentes, mais dans chacun desquels tous les éléments ont même forme et même propriété ; ces ensembles homogènes sont des *tissus* (p. 22). A leur tour, les tissus différents se groupent de manière à constituer des ensembles plus compliqués, doués chacun d'une forme et d'une propriété spéciales, dans lesquels chaque tissu apporte sa part d'action ; ces ensembles hétérogènes sont des *appareils*. Enfin les différents appareils s'ajustent diversement pour former les divers membres : racine, tige et feuille, qui composent le corps différencié de la plante.

C'est cette marche, du général au particulier, que nous suivrons dans notre exposition. Nous étudierons d'abord la structure générale du corps, et ses fonctions internes, indépendamment de toute différenciation et de toute division du travail entre ses membres, c'est-à-dire la Morphologie et la Physiologie de la cellule, des tissus et des appareils. Puis nous verrons comment se groupent les tissus et les appareils pour composer les quatre membres fondamentaux du corps : la racine, la tige, la feuille et la fleur.

Les cinq chapitres de ce second Livre correspondent donc exactement à ceux du premier, ce qui est pour faciliter les recherches de l'élève.

## CHAPITRE PREMIER

### LA CELLULE, LES TISSUS ET LES APPAREILS

On étudiera d'abord la cellule, les tissus et les appareils en eux-mêmes, à l'état passif, dans leur forme et leur structure, dans leur origine, leur développement et leur fin : c'est la Morphologie de la cellule, des tissus et des appareils. On les considérera ensuite à l'état actif, pour connaître les phénomènes dont ils sont le siège et ceux qui s'accomplissent entre eux et le milieu extérieur : c'est la Physiologie de la cellule, des tissus et des appareils.

#### SECTION I

##### MORPHOLOGIE DE LA CELLULE, DES TISSUS ET DES APPAREILS

Nous considérerons d'abord la cellule en elle-même, indépendamment de toute différenciation ; puis nous étudierons les résultats de la différenciation progressive des cellules, c'est-à-dire les tissus ; enfin nous verrons comment les tissus se groupent pour former les appareils. Cette section se subdivise donc en trois articles.

#### ARTICLE I

##### MORPHOLOGIE DE LA CELLULE

On sait déjà (voir p. 14, fig. 4) qu'une cellule complète, parvenue à l'état moyen de son développement, se compose de cinq parties distinctes : la membrane, le protoplasme, le noyau, les leucites et le suc cellulaire (fig. 310). On sait aussi que le protoplasme et le noyau sont les deux parties fondamentales de la cellule et que le protoplasme y est plus essentiel encore que le noyau (p. 14). C'est donc par lui qu'il convient de commencer. On étudiera ensuite, dans autant de paragraphes distincts, le noyau, les leucites et le suc cellulaire.

#### § 1

##### Le protoplasme et ses dérivés inclus.

Le protoplasme est, comme on le verra tout à l'heure, un mélange, avec une certaine quantité d'eau, de plusieurs principes immédiats différents : les uns azotés et albuminoïdes, d'autres ternaires, d'autres minéraux, tous en voie de continuelle transformation chimique. Quelquefois toutes ces matières sont

répandues sous une forme invisible dans la masse générale; le protoplasme possède alors la transparence et la parfaite homogénéité du cristal. Mais sou-

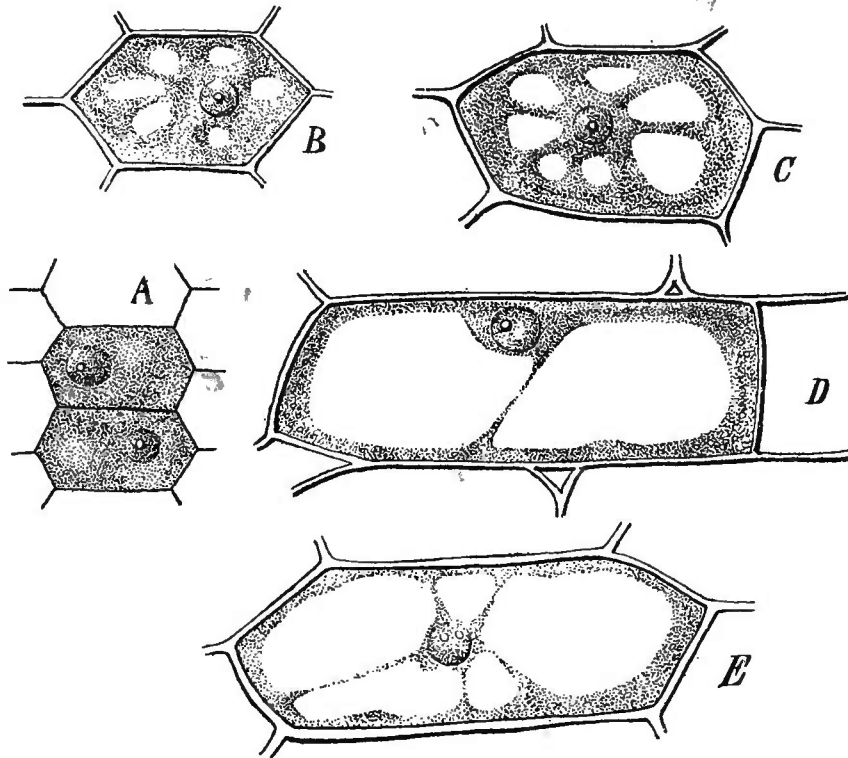


Fig. 310. — États successifs d'une cellule complète. A, au début, quand le suc cellulaire est encore peu apparent membrane, protoplasme, noyau avec nucléole. B, C, développement du suc cellulaire sous forme de vacuoles. D, fusion des vacuoles, commencement de rupture des bandelettes, noyau ramené dans la couche pariétale du protoplasme. A, B, C, D, sont pris dans la racine du Haricot (*Phaseolus*); E, dans la feuille de la Jacinthe (*Hyacinthus*).

vent certaines substances, issues de l'activité chimique du protoplasme, y sont insolubles et se déposent dans la masse fondamentale hyaline sous forme de nombreux petits granules, qui le rendent plus ou moins opaque et dont la nature est difficile à apprécier. Parfois cependant ces granules atteignent peu à peu une grande dimension et en même temps acquièrent une forme, une structure, des réactions et même une couleur déterminées, qui permettent de les caractériser et de les nommer.

Aussi l'étude du corps protoplasmique de la cellule comprend-elle celle du protoplasme fondamental et celle des diverses formations qui en sont dérivées et qui y demeurent incluses.

**Le protoplasme fondamental** (1). — Considérons d'abord les propriétés physiques du protoplasme: sa consistance, sa perméabilité et ses mouvements, puis sa composition chimique et ses réactions, enfin son mode de croissance et de division.

(1) Mohl: *Botanische Zeitung*, 1844, p. 273 et 1855, p. 689. — Nägeli: *Pflanzenphysiologische Untersuchungen*, I, Zurich, 1855. — Brücke: *Die Elementarorganismen* (Sitzungsberichte der Wiener Akad., 1861, p. 408). — Max Schultze: *Ueber das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen*, Leipzig, 1863. — De Bary: *Die Mycetozoen*, Leipzig, 1864. — Kühne: *Untersuchungen über das Protoplasma*, Leipzig, 1864. — Hofmeister: *Die Lehre von der Pflanzenzelle*, Leipzig, 1869. — Velten: *Botanische Zeitung*, 1872, p. 645. — Strasburger: *Studien über das Protoplasma*, 1876. — Pfeffer: *Osmotische Untersuchungen*, 1877 et *Pflanzenphysiologie*, 1884. — Hanstein: *Das Protoplasma*, 1880. — Reinke et Rüdewald: *Studien über das Protoplasma* (Untersuchungen aus dem bot. Labor. der Univ. Göttingen,

**Consistance du protoplasme. Couche membraneuse.** — La consistance du protoplasme varie d'une cellule à l'autre, au même âge et dans la même région. Il est ordinairement mou, plastique, tenace, très extensible et non élastique. Parfois il est plus gélatineux; souvent même il prend tout l'aspect d'un liquide et ses fragments s'arrondissent en gouttelettes sphériques (fig. 311). D'autres fois, au contraire, il est raide et cassant, comme dans la plupart des cellules qui sont à l'état de vie latente, celles des graines, par exemple.

Elle varie aussi avec l'âge dans la même cellule et dans la même région. Plus ferme et plus compact dans la jeunesse, le protoplasme devient peu à peu plus mou et plus fluide dans le cours du développement, pour reprendre plus tard sa solidité, si la cellule traverse une période de repos.

Elle varie enfin dans une même cellule, prise à l'état adulte, avec la région considérée. Il se forme, en effet, à la périphérie du protoplasme une couche hyaline plus solide et plus réfringente que le reste, le plus souvent très mince, échappant même quelquefois aux plus forts grossissements; elle entoure la masse intérieure en demeurant avec elle en parfaite continuité, et par conséquent sans présenter de contour interne. Si le corps protoplasmique vient à se diviser ou à être divisé, chaque portion se recouvre aussitôt d'une pareille couche transparente (fig. 311). Dans quelques cas, où elle est plus épaisse, elle

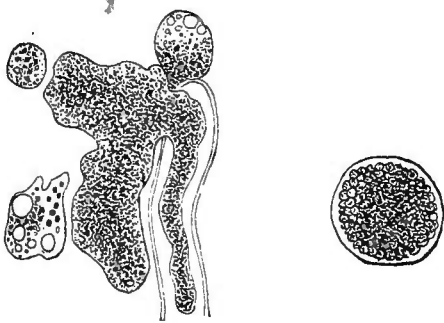


Fig. 311. — Protoplasme s'écoulant d'un tube percé de Vauchérie terrestre (*Vaucheria terrestris*); il se sépare en gouttelettes arrondies. A droite, une de ces masses sphériques s'est revêtue d'une membrane hyaline (d'après Sachs).

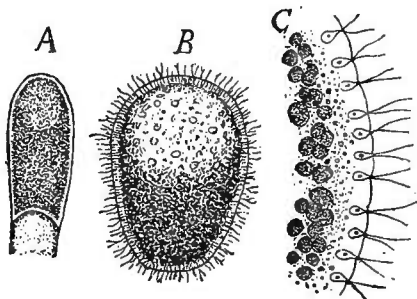


Fig. 312. Vauchérie sessile (*Vaucheria sessilis*). A, cellule mère de la zoospore. B, zoospore ciliée, avec sa couche membraneuse striée radialement. C, une portion de la couche périphérique, plus fortement grossie, montrant les nombreux noyaux avec nucléole rangés côte à côte sous la couche membraneuse; en face de chaque noyau, sur un petit bouton saillant, s'attachent deux cils (d'après Strasburger).

se montre nettement marquée de stries radiales, comme dans les zoospores de la Vauchérie (*Vaucheria*) (fig. 312), et quelquefois aussi de lignes concentriques, comme dans le plasmode du Fulige septique (*Fuligo septica*). Quand le protoplasme est revêtu d'une membrane de cellulose, il faut, pour y voir nettement cette couche, le détacher de la membrane cellulosique en le contractant par l'alcool, la glycérine, l'eau sucrée ou l'acide sulfurique.

Cette couche périphérique membraneuse joue un rôle très important dans les phénomènes osmotiques dont la cellule est le siège. Elle appartient à la substance fondamentale du protoplasme, qui, homogène et dépourvue de gra-

II, 1881. — H. de Vries : *Plasmolytische Studien* (Pringsheim's Jahrbücher, XVI, 1885). — Berthold : *Studien über Protoplasma-mechanik*, 1886. — Schwarz : *Die chemische und morphologische Zusammensetzung des Protoplasmas* (Cohn's Beiträge, V, 1887).

nules, s'étend dans toute la masse, mais qui se trouve masquée à partir d'une certaine profondeur par les granules qu'elle enferme; elle n'est autre chose que la bordure externe, plus solide, plus dense et plus réfringente de cette substance fondamentale. A partir de cette couche membraneuse, la densité et la réfringence du protoplasme vont ordinairement en diminuant vers le centre.

**Perméabilité du protoplasme.** — Ces différences de consistance dépendent essentiellement de la quantité d'eau que le protoplasme a absorbée et qu'il s'est incorporée. Il est, en effet, très perméable à l'eau. Sous une consistance assez ferme, comme celle du plasmode du *Fuligo* (*Fuligo*), par exemple, il en contient déjà environ 70 p. 100 du poids total. Au delà d'une certaine limite, une partie de cette eau d'imbibition se sépare de la masse et s'accumule dans ce qu'on appelle les vacuoles. Nous y reviendrons plus tard à propos du suc cellulaire dont elles sont le premier état.

Aussi peut-on facilement augmenter ou diminuer à volonté la consistance du protoplasme en diminuant ou en augmentant artificiellement la proportion d'eau d'imbibition qu'il renferme. Pour extraire du protoplasme, sans le tuer, une partie de l'eau qu'il contient, il suffit de plonger la cellule dans une dissolution saline ou sucrée. Le volume du corps protoplasmique diminue alors, en même temps que sa consistance augmente; il se contracte et, s'il est enveloppé d'une membrane de cellulose, il s'en sépare et s'en écarte de plus en plus. Si l'on remplace la dissolution par de l'eau pure, il reprend de l'eau et revient peu à peu à l'état primitif; son volume augmente, en même temps que sa consistance diminue; il se dilate et vient appuyer de nouveau sa couche hyaline périphérique contre la face interne de la membrane cellulosique. Très faibles si le protoplasme ne contient qu'un petit nombre de petites vacuoles, se réduisant par exemple à 2 ou 3 p. 100 de la valeur primitive dans les grains de pollen, ces changements de volume sont beaucoup plus marqués s'il renferme beaucoup de grandes vacuoles, et ils résultent principalement du rétrécissement et de la dilatation de ces vacuoles. Par une simple contraction dans l'eau sucrée, le corps protoplasmique peut alors se réduire à la moitié de son volume primitif, par exemple dans la *Spirogyra* (*Spirogyra*), dans l'*OEdogone* (*OEdogonium*), etc.

Mais si la couche membraneuse du protoplasme est très perméable à l'eau, elle l'est beaucoup moins aux diverses substances que l'eau tient en dissolution. Pour certaines d'entre elles: sucre, chlorure de sodium, nitrate de potasse et autres sels neutres, diverses matières colorantes, elle se montre même souvent tout à fait imperméable, aussi bien de dehors en dedans, que de dedans en dehors. Plongé à l'état de contraction dans une dissolution de ces substances, le protoplasme n'y prend que l'eau; si elles se trouvent déjà dissoutes dans l'eau des vacuoles, et qu'on vienne à le contracter, il ne laisse également passer au dehors que de l'eau. La chose est directement appréciable quand la substance en dissolution est colorante. Ainsi quand le liquide des vacuoles est coloré, le protoplasme qu'il baigne demeure parfaitement incolore, et si l'on vient à le contracter par l'eau sucrée, il ne laisse sortir que de l'eau pure, tandis que la couleur se concentre dans les vacuoles rétrécies. De même quand on plonge une cellule, dont le protoplasme vient d'être con-



tracté, dans de l'eau colorée par diverses matières colorantes végétales : safran, bois de Campêche, etc., il n'y reprend, en se dilatant, que de l'eau pure et demeure parfaitement incolore.

Au contraire, la couche membraneuse du protoplasme se laisse facilement traverser par diverses autres substances soit incolores comme les acides, les alcalis et les carbonates alcalins en solution très étendue, soit colorantes comme la fuchsine, l'éosine, le brun d'aniline, le bleu de quinoléine, etc. Après avoir franchi la couche membraneuse, ces matières pénètrent avec l'eau dans toute l'étendue du corps protoplasmique.

Ce n'est pas seulement pour l'eau et certaines substances dissoutes que la couche membraneuse du protoplasme se montre perméable. Elle est si molle et si extensible que, sous l'influence d'une légère pression, un corps solide quelconque, un cristal, un grain d'amidon, une Bactérie, peut la traverser, aussi bien pour entrer dans le protoplasme que pour en sortir, sans y faire aucune ouverture. Mais cette propriété ne se manifeste qu'autant que le protoplasme est vivant. Dès qu'il a été tué par une cause quelconque, sa couche membraneuse devient rigide et se déchire sous le moindre effort. Tant qu'elle est sans fissure, elle conserve néanmoins ses propriétés osmotiques et ne laisse entrer dans le protoplasme mort aucune des substances qu'elle refusait d'admettre pendant la vie. Mais une fois qu'il s'y est fait la moindre déchirure, ces mêmes substances pénètrent par la fente et bientôt imprègnent tout le protoplasme. Si c'est une matière colorante, du carmin, par exemple, le protoplasme la fixe et prend alors une couleur plus vive que celle de la dissolution où il plonge. La différence entre le protoplasme vivant et le protoplasme mort ne se traduit donc pas, comme on l'a dit souvent, par un changement dans ses propriétés osmotiques, mais seulement par l'état d'extensibilité ou de rigidité de sa couche membraneuse (1).

**Mouvements du protoplasme.** — Si grande que puisse être la proportion d'eau qu'il renferme et par conséquent sa ressemblance avec un liquide, le protoplasme n'est cependant jamais un liquide. De même, quand il est solide ou pâteux, sa ressemblance avec les corps ordinaires à l'état solide ou pâteux est toute superficielle. Le protoplasme vivant ou capable de vivre est animé, en effet, par des forces internes, et ces forces lui impriment, quand les conditions sont favorables, des mouvements intérieurs et des déplacements extérieurs qui manquent à tous les autres corps connus; on en a déjà constaté l'existence (p. 12). Les forces moléculaires qui résident et agissent en lui ne peuvent donc pas, sans autre explication, être assimilées à celles qui sont en jeu dans toute autre substance non vivante.

Si l'on considère la cellule à un âge convenable et dans les conditions de milieu favorables que nous déterminerons plus loin, les mouvements qui animent son protoplasme se montrent très actifs et paraissent rapides à de forts grossissements. Tantôt la disposition interne des particules et le contour externe de la masse entière se modifient à la fois; il y a en même temps mouvement interne et déplacement extérieur. Tantôt la disposition interne

(1) Pfeffer : *Osmotische Untersuchungen*, 1877 et *Pflanzenphysiologie*, I, p. 31 et 50, 1881.

demeure sensiblement la même, le contour externe change seul; il y a seulement locomotion. Tantôt enfin c'est la disposition intérieure des particules qui se modifie seule, le contour externe ne changeant pas; le mouvement est alors tout intérieur, il n'y a pas déplacement. De là trois modes, que nous allons étudier successivement.

**1° Mouvement à la fois interne et externe.** — Ce double mode de mouvement se manifeste avec le plus d'évidence quand le corps protoplasmique est dépourvu de membrane de cellulose, comme il l'est par exemple chez les Myxomycètes pendant toute la période végétative. Aussi est-ce dans ces plantes que nous l'étudierons tout d'abord.

En un point de sa surface, le corps protoplasmique pousse un prolongement que la substance fondamentale hyaline forme seule tout d'abord, mais où les granules affluent à leur tour un peu plus tard, et où se rend en définitive une plus ou moins grande partie de la masse primitive (fig. 315, E). Cette branche en produit d'autres à sa surface, celles-ci forment à leur tour des rameaux; branches et rameaux se rencontrent souvent et s'unissent en réseau. Et comme à chaque fois la masse primitive passe dans les prolonge-

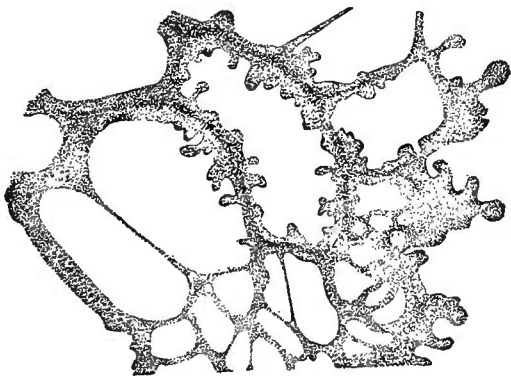


Fig. 313. — Un fragment du plasmode réticulé du Physare pied-blanc (*Physarum leucopus*), en voie de progression vers la droite (d'après Cienkowski).

ments nouveaux, l'ensemble ramifié ou réticulé, changeant incessamment de forme, rampe en coulant pour ainsi dire à la surface du support (fig. 313). Il peut accomplir ainsi de longs voyages, parcourir par exemple, même en montant, une distance de plusieurs mètres.

La vitesse du déplacement, dans les cas moyens, peut atteindre  $0^{\text{mm}},3$  par minute dans un Physare (*Physarum*) et  $0^{\text{mm}},4$  dans le Didyme serpule (*Didymium Serpula*). Elle est d'autant plus grande que la couche membraneuse

est plus mince, d'autant plus petite qu'elle est plus épaisse et plus résistante. La progression s'accomplit par une série d'oscillations; le bord avance d'une certaine quantité, recule d'une quantité moindre, avance de nouveau, pour reculer encore et ainsi de suite. Après huit oscillations, le bord d'un plasmode de Fulige (*Fuligo*), par exemple, a parcouru: en avant 21,5; en arrière 12,5; il a donc avancé réellement de 9.

Parfois des prolongements plus grêles se rétractent et rentrent sans laisser de trace dans la masse générale, et cela, tantôt avant d'avoir reçu les granules, tantôt après les avoir admis; les granules se retirent alors les premiers et plus tard seulement la substance hyaline se rétracte à son tour. Si tous les prolongements étaient ainsi rétractiles, le corps protoplasmique, tout en changeant sans cesse de contour, ne déplacerait pas son centre de gravité.

Parfois aussi la couche membraneuse devient assez épaisse, assez dure et assez distincte du protoplasme granuleux qui la remplit, pour ne pas le suivre dans ses mouvements et rester en place derrière lui en formant un tube vide quand il a disparu; ces tubes marquent sur le support la route suivie par le pro-

toplasme dans sa locomotion. Quand elle est ainsi épaissie, elle offre des stries radiales et plus rarement des couches concentriques, provenant de ce qu'elle est formée de parties renfermant alternativement plus et moins d'eau de constitution.

Quand les branches issues de sa ramification sont très divergentes, la matière tendant toujours à s'accumuler vers leurs extrémités, le corps protoplasmique se divise forcément, à mesure qu'il progresse, en plusieurs masses séparées.

En même temps que le protoplasme se déplace ainsi en changeant de forme, on voit s'accomplir en lui d'actifs mouvements intérieurs. Sa masse générale immobile est toute sillonnée de courants, rendus visibles par le déplacement rapide des granules qu'ils charrient. Ces courants traversent en divers sens la substance fondamentale, de manière à confluer vers le point où le mouvement a pris son origine ; chemin faisant, ils se divisent, ou bien ils se réunissent, plusieurs petits en un plus gros, comme des ruisseaux pour former une rivière. Ici, le courant se creuse et s'élargit davantage en entraînant avec lui des parties voisines d'abord immobiles ; là, il se comble au contraire et se rétrécit parce que ses bords entrent en repos. C'est dans l'axe du courant que sa vitesse est la plus grande, elle va en diminuant vers les bords. Elle est de 10 millimètres par minute dans le Didyme Serpule (*Didymium Serpula*), de 5<sup>mm</sup>,4 dans un Physare (*Physarum*) ; elle est beaucoup plus grande, on le voit, que la vitesse de locomotion de la même masse au même instant. Après avoir coulé quelques minutes dans une certaine direction, le courant se ralentit et cesse tout à fait. Mais bientôt un nouveau courant s'établit dans une direction différente, vers un point d'origine souvent opposé au premier, et qui ramène en définitive les granules vers le lieu d'où ils sont partis, en leur faisant suivre à peu près les mêmes sentiers.

C'est au milieu de ce flux et reflux incessant, que le corps protoplasmique change de forme et se déplace continuellement. Entre ce changement de forme et ce déplacement d'une part, et les courants internes d'autre part, il n'y a cependant pas de dépendance nécessaire. Nous avons vu déjà que la vitesse des deux mouvements est très différente, celle des courants pouvant être 25 fois plus grande que celle de la locomotion. En outre, le corps protoplasmique peut être immobile, conserver sans changement sa forme sphérique et cependant le flux et le reflux des courants internes s'y montrer aussi rapides et aussi abondants que s'il se déplaçait rapidement avec une forme ramifiée. Il peut aussi être en voie de déplacement rapide pendant que tout est en repos dans son sein.

Observé pour la première fois dans les Amibes, ce mouvement est souvent appelé *amiboïde*. On le retrouve çà et là dans des cellules dépourvues de membrane cellulosique, ailleurs que chez les Myxomycètes. On l'observe par exemple dans les spores de certaines Floridées, comme l'Helminthore (*Helminthora*) et la Bangie (*Bangia*) (fig. 314).

Quand le corps protoplasmique a sa couche hyaline recouverte d'une membrane de cellulose, on peut y retrouver aussi le double mouvement que nous venons d'étudier chez les Myxomycètes. Il en est ainsi dans le tube rameux et non cloisonné qui, chez les Algues de la famille des Siphonées et

chez les Champignons appartenant aux familles des Mucorinées (fig. 318),

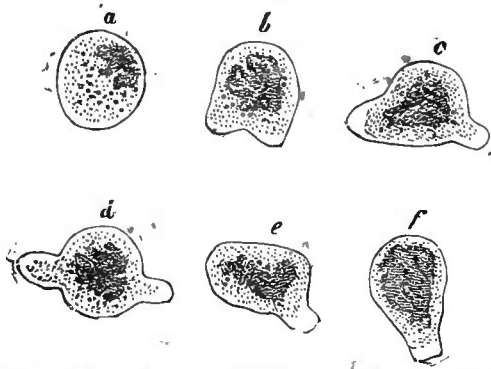


Fig. 314. — Spores de Bangie (*Bangia atropurpurea*), en voie de reptation (d'après Reinke).

Saprolégniées, Péronosporées, etc., forme, comme on sait (p. 9), tout le thalle de la plante ; il en est de même dans le tube pollinique des Phanérogames. Seulement, comme il doit vaincre la résistance de la membrane cellulosique qu'il pousse devant lui, le protoplasme se déplace ici plus lentement, et comme la membrane subsiste en forme de tube vide à l'endroit qu'il vient de quitter, l'observateur peut croire qu'il y est encore, qu'il n'y a pas eu déplacement, mais seulement croissance. Les

choses s'y passent cependant de la même manière que dans les Myxomycètes.

En un point de sa surface, le corps protoplasmique forme, en effet, une protubérance qui, poussant devant elle la membrane cellulosique extensible dont elle demeure recouverte, s'allonge en une branche. Celle-ci est d'abord formée par la matière fondamentale hyaline, mais les granules y pénètrent bientôt. A son tour elle forme des rameaux et il naît ainsi peu à peu un système ramifié, dont les branches peuvent s'anastomoser aux points de contact, en formant un réseau, comme dans les Syncéphales (*Syncephalis*), etc. En même temps le protoplasme se rend dans les branches nouvelles, en quittant progressivement les anciennes ; il se déplace par conséquent tout entier et réellement voyage. Mais comme la route qu'il a suivie demeure indéfiniment occupée derrière lui par le tube vide formé par la membrane, on pourrait, à voir les choses de loin, croire qu'il occupe toujours toutes les voies anciennes et qu'il s'étend seulement de plus en plus en s'accroissant. Nous avons vu que cette illusion pourrait se produire aussi chez certains Myxomycètes, où la couche membraneuse du protoplasme, quand elle est suffisamment résistante, demeure en place.

Ici aussi, d'ailleurs, certaines branches, une fois formées, simples ou déjà rameuses, sont abandonnées bientôt par le protoplasme, qui se retire dans le corps principal, laissant la membrane pleine d'eau ; elles demeurent grêles et correspondent aux prolongements rétractiles des Myxomycètes ; tandis que les autres continuent de se développer et reçoivent en elles une plus ou moins grande partie de la masse totale.

En même temps que le protoplasme s'accumule ainsi dans des directions divergentes vers le sommet des branches du système ramifié, il se partage naturellement en nombreuses portions distinctes, comme on a vu que cela s'opère dans les mêmes conditions chez les Myxomycètes.

Pendant ce déplacement et ce changement de forme, la masse est agitée aussi par des mouvements intérieurs. On voit des courants de granules la traverser dans divers sens, s'arrêter au bout d'un certain temps, pour reprendre ensuite leur route en sens contraire, par un mouvement de va-et-vient comparable en rapidité à ceux qu'on observe chez les Myxomycètes.

En résumé, qu'il soit recouvert seulement de sa membrane propre ou

enveloppé en outre d'une membrane de cellulose, si l'on met à part la vitesse du déplacement et certaines apparences trompeuses, le protoplasme se montre, dans les exemples que nous venons de citer, doué des mêmes mouvements à la fois internes et externes. C'est le mouvement protoplasmique dans sa réalisation la plus générale et la plus complète. Et puisque les deux modes de mouvement y sont indépendants, on comprend que, dans certaines conditions, l'un ou l'autre se trouvant empêché, on puisse observer les deux autres manières d'être dont il nous reste à parler.

**2° Mouvement seulement extérieur.** — Supposons qu'un corps protoplasmique de forme déterminée et constante, dépourvu de granules ou les conservant tous immobiles dans sa masse, soit animé de contractions légères et alternatives. Il se déplacera en nageant dans l'eau ou en rampant sur les supports, à la façon d'un poisson ou d'un ver. Il y a dans cette locomotion deux cas à distinguer, suivant que le corps protoplasmique jouit dans toute son étendue de cette contractilité, ou que cette propriété réside exclusivement dans un prolongement aminci et hyalin qu'on appelle un *cil* ; chacun de ces deux modes peut d'ailleurs se manifester aussi bien avec ou sans membrane cellulosique.

a. *Locomotion par contractilité générale.* — Chez un grand nombre d'Algues : Oscillaires (fig. 315, *F*) et Bactéries, Desmidiées et Diatomées, le protoplasme en se contractant entraîne la membrane cellulosique qui le recouvre, et la cellule ou la rangée de cellules se meut ainsi à travers le liquide ou à la surface des supports, en parcourant de grands espaces. Si la rangée de cellules est contournée en hélice, comme dans le Spirille (*Spirillum*) ou la Spiruline (*Spirulina*), le mouvement oscillatoire est accompagné d'un mouvement de rotation autour de l'axe.

b. *Locomotion par contractilité ciliaire.* — Le corps protoplasmique des zoospores des Champignons et des Algues (fig. 315, *A*, *B*, *D*), celui des anthérozoïdes (fig. 315, *C*), est dépourvu de couche cellulosique et muni de prolongements en forme de cils, en nombre divers et diversement disposés ; ces prolongements, qui appartiennent à la couche membraneuse, sont éminemment contractiles et leurs ondulations rapides font progresser la masse tout entière, en la faisant en même temps tourner rapidement autour de son axe. Ils peuvent se détacher ou se rétracter dans la masse ; le corps devient alors immobile, ou bien il se meut par contractilité générale.

Tantôt il n'y a qu'un seul cil, qui est en avant, comme dans les zoospores des Myxomycètes, des Euglènes (*Euglena*), du Botryde (*Botrydium*), ou en arrière, comme dans les zoospores des Monoblépharidées et des Chytridiacées. Tantôt il y a deux cils attachés latéralement et dont l'un, dirigé en avant, sert de rame, pendant que l'autre traîne en arrière et forme gouvernail (zoospores et anthérozoïdes des Algues brunes ou Phéophycées), ou tous deux semblables et attachés en avant, comme dans les zoospores des Sapro-lègnes (*Saprolegnia*), des Cladophores (*Cladophora*) (fig. 315, *A*), dans les anthérozoïdes des Muscinées (fig. 315, *C*), etc. Ailleurs, il y a quatre cils, comme dans les zoospores des Ulotriches (*Ulothrix*) (fig. 315, *B*), etc., ou une couronne de cils disposée soit autour d'un plateau antérieur, comme dans

les zoospores des OEdogones (*OEdogonium*) (fig. 315, *D*), soit le long de la partie antérieure du corps hélicoïde (anthérozoïdes des Cryptogames vasculaires). Enfin les cils revêtent parfois toute la surface du corps protoplasmique,

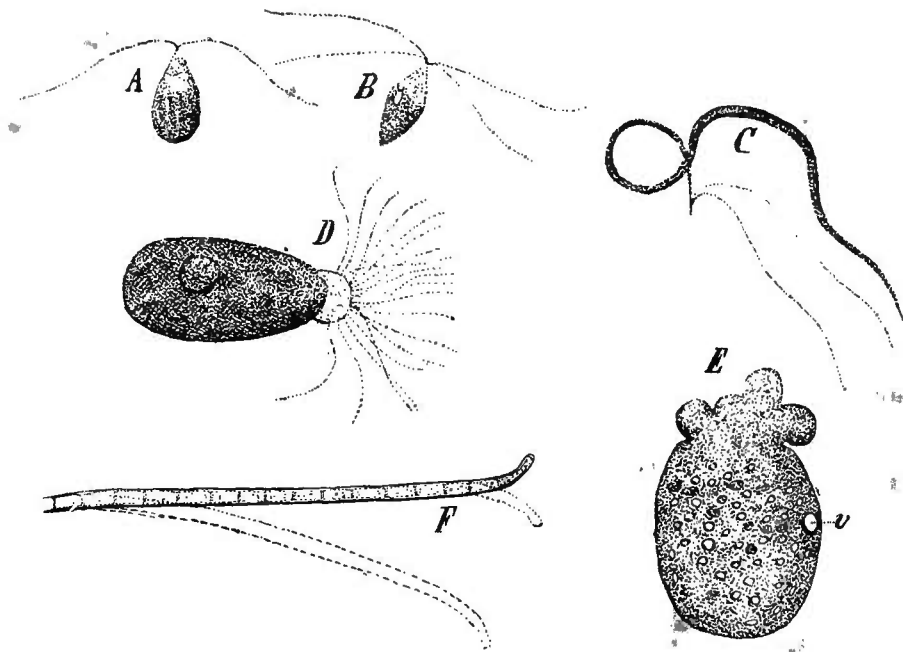


Fig. 315. — Mouvement ciliaire : *A*, zoospore de Cladophore (*Cladophora glomerata*); *B*, zoospore d'Ulothrix (*Ulothrix rorida*); *D*, zoospore d'OEdogone (*OEdogonium vesicatum*); *C*, anthérozoïde de Pellie (*Pellia epiphylla*). — Mouvement amiboïde : *E*, jeune myxamibe de Physare (*Physarum leucopus*). — Mouvement de contractilité générale : *F*, filament d'Oscillaire (*Oscillaria*); les lignes pointillées indiquent la contraction en crochet de l'extrémité, et le mouvement oscillatoire de l'ensemble.

comme dans les zoospores des Vauchéries (*Vaucheria*) (fig. 312, *B*). Dans ce dernier exemple, on les voit attachés deux par deux vis-à-vis de chacun des noyaux situés au-dessous de l'épaisse couche membraneuse (fig. 312, *C*).

Le mouvement ciliaire est en général rapide : ainsi les zoospores du Fulige septique (*Fuligo septica*) parcourent  $0^{\text{mm}},70$  à  $0^{\text{mm}},90$  par seconde; celles de l'OEdogone (*OEdogonium*),  $0^{\text{mm}},20$  à  $0^{\text{mm}},15$ ; celles de la Vauchérie (*Vaucheria*),  $0^{\text{mm}},14$  à  $0^{\text{mm}},10$ . Le sens de la rotation autour de l'axe est tantôt constamment vers la gauche (Vauchérie), tantôt constamment vers la droite (OEdogone), tantôt variable (Volvocinées). Si le corps cilié rencontre un obstacle, il recule jusqu'à une certaine distance, et en rétrogradant il tourne autour de son axe en sens contraire du mouvement primitif; puis il reprend sa course en avant dans une autre direction, en même temps que sa rotation normale.

Quand il est revêtu d'une membrane de cellulose, le corps protoplasmique peut aussi pousser au dehors des cils vibratiles, qui passent par une ouverture ménagée dans cette membrane. C'est ce que l'on voit dans le Chlamydocoque (*Chlamydococcus pluviialis*), par exemple, et les autres Volvocinées.

*c. Locomotion à la fois par contractilité générale et par contractilité ciliaire.* — Le mouvement ciliaire est quelquefois accompagné d'une contractilité générale; en nageant, le corps se déforme alors plus ou moins fortement. C'est ce qu'on voit par exemple dans les zoospores des Vauchéries (*Vaucheria*) et des Cladophores (*Cladophora*) pendant qu'elles s'échappent par l'étroite

ouverture de la membrane de la cellule mère, et dans celles des Myxomycètes vers la fin de leur natation. Ce phénomène est très remarquable chez les Euglènes (*Euglena*) et les Astasies (*Astasia*); il ne l'est pas moins dans les anthérozoïdes du Volvoce (*Volvox globator*), dont la moitié antérieure se prolonge en un appendice grêlé en forme de col de cygne. Cet appendice se courbe, se redresse, se recourbe de nouveau, s'enroule et se meut en forme d'anguille. C'est de sa base que partent deux longs cils vibratiles.

**3<sup>o</sup> Mouvement seulement intérieur.** — Nous avons dit plus haut que, dans le corps protoplasmique nu des Myxomycètes, il pouvait y avoir des courants internes fort actifs, sans aucun changement dans le contour extérieur. Mais c'est surtout quand il est, comme chez la plupart des plantes à structure cellulaire, enfermé dans une membrane de cellulose relativement rigide, que le protoplasme est réduit à ne présenter que ce genre de mouvement purement interne (p. 16).

Tant que dans la jeune cellule le protoplasme est plein ou ne contient que quelques petites vacuoles (fig. 311, A), il est très peu mobile. Mais dès qu'il renferme de nombreuses vacuoles et que ces vacuoles agrandies forment les mailles d'un réseau (fig. 310, B, C, E), on le voit s'animer de mouvements très actifs. C'est d'abord un changement continu dans la forme du réseau. En un point, une bandelette rayonnante s'amincit, se brise, se rétracte ensuite ou dans la couche pariétale, ou dans celle qui enveloppe le noyau, et disparaît; ou bien deux ou plusieurs bandelettes se rapprochent et se fondent en une seule. En un autre point, il pousse au contraire un bras nouveau qui se ramifie et s'anastomose avec les autres; ou bien c'est une branche persistante qui émet un prolongement pour s'unir à ses voisines. Le développement des nouveaux bras est souvent assez rapide; dans l'Ecballe (*Ecballium agreste*), par exemple, il est de  $0^{\text{mm}},24$  en 1 minute.

En même temps la couche pariétale, celle qui enveloppe le noyau, et toutes les bandelettes qui les unissent en un système unique, se montrent traversées en divers sens par des courants actifs (fig. 317). Dans une bandelette, les granules peuvent cheminer tous dans le même sens; mais souvent il y a deux courants en sens inverse sur les deux bords, avec une ligne de repos au milieu, et il n'est pas rare de voir un granule passer d'un courant à la ligne de repos, ou de celle-ci au courant inverse; quelquefois le même cordon est traversé par trois courants, un médian dans un sens et deux latéraux en sens contraire. La vitesse de ces courants de granules varie suivant les plantes; ils parcourent en une minute:  $0^{\text{mm}},8$  dans les poils staminaux de la Tradescantie (*Tradescantia virginica*),  $0^{\text{mm}},7$  dans les poils de la Jusquiame (*Hyoscyamus niger*),  $0^{\text{mm}},6$  dans ceux de la Courge (*Cucurbita Pepo*),  $0^{\text{mm}},3$  dans ceux

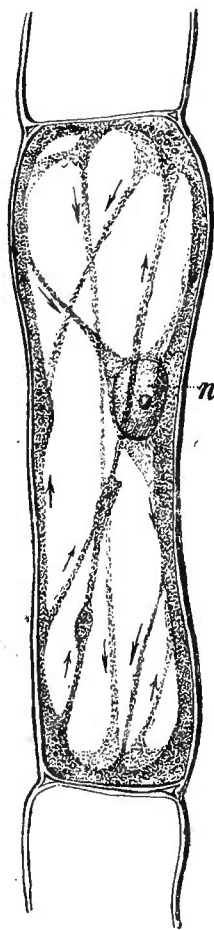


Fig. 316. — Une cellule d'un poil de Chélidoine. Les flèches indiquent le sens du mouvement des granules protoplasmiques dans les bandelettes et dans la couche pariétale; n, noyau avec son nucléole (d'après Dippel).

de l'Ortie (*Urtica urens*). La couche membraneuse du protoplasme, immédiatement appliquée contre la membrane, ne participe ni aux mouvements d'ensemble, ni aux courants.

En un mot, nous reconnaissons ici, à part le déplacement extérieur rendu impossible par la rigidité de la membrane, le même double mouvement que chez les Myxomycètes : changement dans la forme du réseau et courants traversant en directions diverses toutes ses parties.

Plus tard, quand le protoplasme ne forme plus dans la cellule qu'une couche pariétale où est niché le noyau (fig. 310, *D*), sa configuration ne change plus, ou seulement très peu. Les courants continuent seuls à traverser cette couche pariétale, à l'exception de sa portion la plus externe immobile; mais ils y rampent de deux manières.

Ou bien il y a plusieurs courants, la plupart parallèles à la plus grande dimension de la cellule, et dirigés soit tous ceux d'une moitié dans un sens, tous ceux de l'autre moitié en sens contraire, soit alternativement dans un sens et dans l'autre; courants qui tantôt se partagent en plusieurs bras, tantôt au contraire se réunissent plusieurs ensemble, en laissant entre eux des îlots immobiles.

Ou bien il n'y a dans la couche pariétale qu'un seul courant fermé, doué d'une direction constante, déterminée par l'organisation de la plante. Ainsi dans les poils radicaux de l'Hydrocharide (*Hydrocharis Morsus-ranæ*), du Stratiote (*Stratiotes aloides*), etc., le courant va toujours, sur la face inférieure vers le sommet du poil et sur la face supérieure vers le corps de la racine. Il entraîne avec lui le noyau et les leucites. Les deux bords du courant se touchent presque; aussi arrive-t-il souvent qu'un leucite, dépassant un peu la limite du courant auquel il appartient, soit pris en même temps par le courant inverse, et dès lors reste en place en pirouettant sur lui-même. Dans les cellules vertes des feuilles de la Vallisnérie (*Vallisneria spiralis*), de l'Elodée (*Elodea canadensis*), etc., non seulement le noyau mais aussi les chloroleucites sont charriés par le courant. Dans les cellules des Charagnes (*Chara*), la couche externe et immobile du protoplasme est beaucoup plus épaisse; tous les chloroleucites, qui y sont logés, sont par conséquent immobiles. Le noyau au contraire est entraîné. Le courant est parallèle au grand axe de la cellule, montant toujours du côté correspondant à la première feuille du verticille suivant, descendant du côté opposé. Entre les deux bords, il laisse une bande mince en repos; le long de cette bande, la couche externe ne renferme pas de chloroleucites.

A température égale, la vitesse de ce courant unique varie suivant les plantes; vers 15° par exemple, elle est de 1<sup>mm</sup>,630 à la minute dans la Nitelle (*Nitella flexilis*), de 0<sup>mm</sup>, 543 dans les poils radicaux de l'Hydrocharide (*Hydrocharis Morsus-ranæ*), de 0<sup>mm</sup>, 225 dans les cellules des feuilles de la Vallisnérie (*Vallisneria spiralis*), de 0<sup>mm</sup>,094 dans celles du Cornifle (*Ceratophyllum demersum*), de 0<sup>mm</sup>,009 dans celles du Potamot (*Potamogeton crispus*).

Quand la cellule s'allonge beaucoup, le courant protoplasmique la contourne en hélice; cette hélice fait cinq ou six tours pour parcourir tout un



poil radical d'Hydrocharide, trois tours pour monter jusqu'au sommet d'une cellule internodale de Charagne.

Par tout ce qui précède, on voit que le protoplasme est une substance essentiellement et de toutes les façons mobile. La prétendue immobilité de la plante n'est qu'une apparence, due à ce que la membrane cellulosique, par sa rigidité, interdit en général au protoplasme qu'elle enferme toute déformation de contour, tout déplacement d'ensemble, toute harmonisation avec les cellules voisines. Le mouvement ne peut donc avoir pour objet que des portions plus ou moins grandes du protoplasme au sein de la masse générale et pour champ d'action que l'étroite enceinte cellulaire.

**Composition chimique et réactions du protoplasme.** — Le protoplasme est un mélange avec l'eau d'un plus ou moins grand nombre de principes immédiats différents, en voie de transformation continuelle.

Certains de ces principes contiennent du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène et de l'azote. Parmi ces substances quaternaires, les unes, fort complexes, font partie du groupe des matières dites albuminoïdes, comme l'albumine, la caséine, etc. ; d'autres, analogues aux premières, sont des diastases, comme la diastase proprement dite ou amylase, la pepsine, l'invertine, etc. ; d'autres, plus simples, appartiennent à la classe des amides, comme l'asparagine, la glutamine, etc., et à celle des alcaloïdes, comme la morphine, la quinine, etc. Aussi le protoplasme offre-t-il toujours les réactions générales des composés albuminoïdes. Il dégage, en brûlant, des vapeurs ammoniacales. Il se coagule par la chaleur. A l'état de vie active, la coagulation paraît d'ordinaire commencer déjà vers 50° ; cependant certaines Bactériacées peuvent croître et se multiplier dans l'eau jusque vers 75°. A l'état de vie latente, le protoplasme supporte sans périr une température beaucoup plus élevée, qui peut, dans les spores de certains Bacilles (*Bacillus*), par exemple, atteindre jusqu'à 105°. Il se colore : en jaune par l'iode, en jaune brun par l'action successive de l'acide nitrique et de la potasse, en rose par l'acide sulfurique concentré en présence du sucre, en rouge par le nitrate acide de mercure, en violet par l'action successive du sulfate de cuivre et de la potasse. Il se dissout dans l'acide acétique cristallisable, dans la potasse étendue et parfois aussi dans l'ammoniaque ; tout au moins il y perd sa forme et devient homogène et transparent. Dans la potasse concentrée, au contraire, il conserve sa forme pendant longtemps, mais une simple addition d'eau la détruit immédiatement. L'alcool, l'éther, les acides étendus et notamment les acides picrique, osmique et chromique, le coagulent et le durcissent ; les bichromates alcalins agissent de même.

D'autres principes constitutifs du protoplasme ne contiennent que du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène. Ces composés ternaires appartiennent soit à la série des glucosides, comme le tannin, soit à celle des hydrates de carbone, comme l'amidon soluble, les dextrines, les sucres, soit à celle des corps gras et des cires. D'autres enfin, en petite quantité, sont de nature minérale. Aussi, quand on le brûle sur une lame de platine, le protoplasme laisse-t-il toujours des cendres.

Dépourvu de membrane cellulosique et contenant peu de suc cellulaire, le

plasmode adulte des Myxomycètes, notamment celui du Fulige (*Fuligo septica*) dont il est facile de se procurer des kilogrammes, se prête bien à l'étude chimique du protoplasme. Il faut remarquer seulement, qu'ayant achevé sa croissance et se préparant à la reproduction, il renferme une très forte proportion de matériaux de réserve. L'analyse de ce plasmode a donné, pour 100 de matière sèche : 30 de substances azotées, 41 de substances ternaires et 29 de cendres (1). Les matières azotées sont : la plastine (substance albuminoïde insoluble voisine de la fibrine), la vitelline, la myosine, des peptones, la pepsine, la lécithine, la guanine, la sarcine, la xanthine et le carbonate d'ammoniaque. Les matières ternaires sont : la paracholestérine, une résine spéciale, un principe colorant jaune, l'amylo-dextrine, un sucre non réducteur, des acides gras (oléique, stéarique, palmitique) et des corps gras neutres. Les substances minérales sont : la chaux combinée aux acides gras et aux acides lactique, acétique, formique, oxalique, phosphorique, sulfurique et carbonique, les phosphates de potasse et de magnésie, le chlorure de sodium, le fer. La chaux, dont la plus grande partie est à l'état de carbonate, forme 54 pour 100 des cendres; cette abondance de calcaire est une propriété particulière au Fulige et à quelques autres Myxomycètes.

**Croissance du protoplasme.** — Le protoplasme croît vivement pendant la jeunesse de la cellule et de manière à acquérir souvent plusieurs centaines de fois le volume qu'il avait au début. Cette croissance est soumise, dans des conditions extérieures constantes, à la loi de périodicité étudiée page 40 et suiv.; tout ce qui a été dit au § 4 du chap. 1 du Livre I au sujet de la croissance du corps de la plante s'applique directement à celle du protoplasme.

La croissance du protoplasme a toujours lieu par interposition de particules nouvelles entre les anciennes à la fois dans toute la profondeur de la masse; mais, suivant la nature des particules nouvelles ainsi incorporées, on peut y distinguer deux modes. Ou bien la substance étrangère est elle-même déjà un protoplasme vivant, appartenant à une cellule voisine, et qui vient se fondre dans le corps protoplasmique pour en accroître la masse : c'est la croissance par adjonction; ou bien les substances étrangères sont de nature minérale, et c'est dans la cellule même qu'elles s'unissent en composés de plus en plus complexes, qui finalement s'assimilent au protoplasme dont ils augmentent le volume : c'est la croissance par assimilation. Ces deux modes sont très répandus et ils peuvent se rencontrer l'un et l'autre, successivement ou simultanément, dans une seule et même cellule. Ils sont reliés d'ailleurs par une foule d'intermédiaires.

C'est par adjonction libre et directe que s'accroît, à partir d'une certaine époque, le corps protoplasmique des Myxomycètes et que se constitue leur plasmode, qui est, comme on sait (p. 19), un symplaste; c'est par adjonction bilatérale à travers les membranes voisines que s'accroissent les œufs des Mucorinées, et en général tous les corps protoplasmiques qui se constituent aux dépens de réserves albuminoïdes accumulées au préalable dans des cellules voisines de celles qui se développent. C'est par assimilation, au con-

(1) Reinke : Botanische Zeitung, 1880.

traire, qu'une spore de *Mucor*, par exemple, ou de *Pénicille*, placée dans une solution convenablement préparée de sucre et de sels minéraux (p. 100 et suiv.), accroît son corps protoplasmique et le développe finalement en une plante nouvelle.

**Formes diverses du corps protoplasmique.** — Quoi qu'il en soit, cette croissance détermine la forme que revêt à un moment donné le corps protoplasmique et par suite la cellule tout entière (fig. 317). Rarement elle a lieu

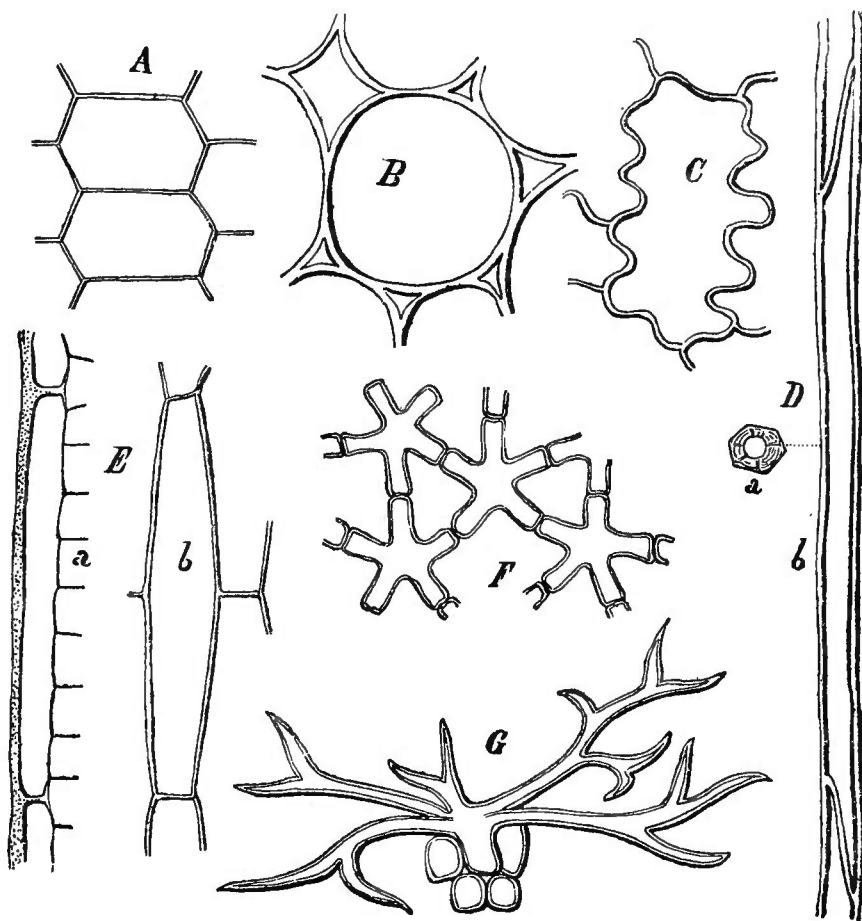


Fig. 317. — Diverses formes de cellules : *A*, polyédrique ; *B*, sphérique avec méats aérifères ; *C*, aplatie et sineuse ; *D*, allongée et pointue aux deux bouts (fibre), avec membrane cellulosique épaissie et ponctuée (*a*) ; *E*, aplatie en table, à membrane épaissie en dehors (*a*, en section ; *b*, de face) ; *F*, étoilée à cinq branches avec lacunes aérifères ; *G*, rameuse. Le double contour de la membrane cellulosique est seul indiqué.

également dans tous les points de la masse : la cellule en grandissant conserve alors son contour primitif, polyédrique ou sphérique. Le plus souvent elle est diversement localisée et la forme primitive subit en conséquence des modifications plus ou moins profondes. Une cellule cubique, par exemple, s'étire en un long prisme ou s'aplatit en une large table, suivant que la croissance du corps protoplasmique se localise sur les faces latérales ou sur les faces inférieure et supérieure. Elle s'arrondit en sphère, si la croissance est plus forte sur les faces que sur les angles. Elle devient une étoile à six branches, si le centre de chaque face s'accroît seul. Elle se ramifie, enfin, s'il se forme çà et là sur ses flancs de nouveaux centres de croissance. Quand cette ramification se répète un grand nombre de fois, la cellule prend une forme extrê-

mement compliquée (fig. 317). Ces diverses manières d'être dépendent de la

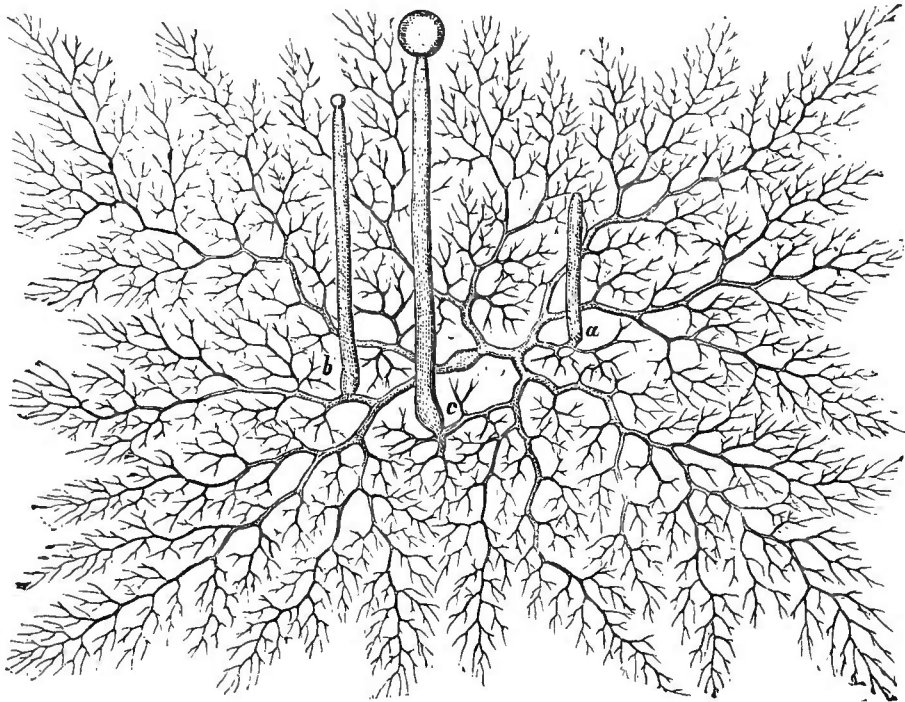


Fig. 319. — Tube ramifié à structure continue constituant le thalle en voie de fructification du *Mucor* moisissure (*Mucor Mucedo*); *a, b, c*, branches dressées qui formeront plus tard les spores dans leur extrémité renflée (d'après Kny).

nature propre des cellules et de la place qu'elles occupent dans l'ensemble. C'est par cette croissance inégale et diversement localisée du protoplasme que les nombreuses cellules qui composent une tige, une racine ou une feuille, toutes semblables à l'origine, arrivent à se différencier de plus en plus profondément.

**Division du protoplasme.** — A mesure qu'il croît, le corps protoplasmique demeure rarement continu avec lui-même dans toutes ses parties; la plante offre alors une structure continue (p. 9, fig. 2), comme on le voit parmi les Algues chez la Valonie (*Valonia*), le Caulerpe (*Caulerpa*), la Vauchérie (*Vaucheria*), le Bryopse (*Bryopsis*), etc., et parmi les Champignons chez le *Mucor* (fig. 318), le Saprologne (*Saprolegnia*), etc. Ordinairement il découpe sa masse, perpendiculairement à la ligne des centres de deux noyaux consécutifs, par des cloisons d'abord de même nature que sa couche membraneuse, mais qui produit habituellement en son milieu une lame de cellulose; la plante possède alors une structure cellulaire (p. 14, fig. 4, 5 et 6).

Dans l'un et l'autre cas, il arrive presque toujours un moment, celui de la reproduction, où en de certains points du corps de la plante le protoplasme, dont la croissance a pris fin, se divise en un certain nombre de portions qui s'isolent et forment autant de corps reproducteurs (spores, oosphères, anthérozoïdes, etc.). Quelquefois la partie séparée renferme plusieurs noyaux et est un article (p. 18). Ainsi, par exemple, vers le sommet de certaines branches du thalle continu des Vauchéries (*Vaucheria*), une scission transversale sépare du reste du tube une portion de protoplasme contenant de nombreux noyaux; dans l'article ainsi constitué se forme bientôt la zoospore (fig. 312,

p. 457). Le plus souvent, le corps protoplasmique se divise tout entier en un nombre plus ou moins grand, quelquefois énorme, de petites portions sem-

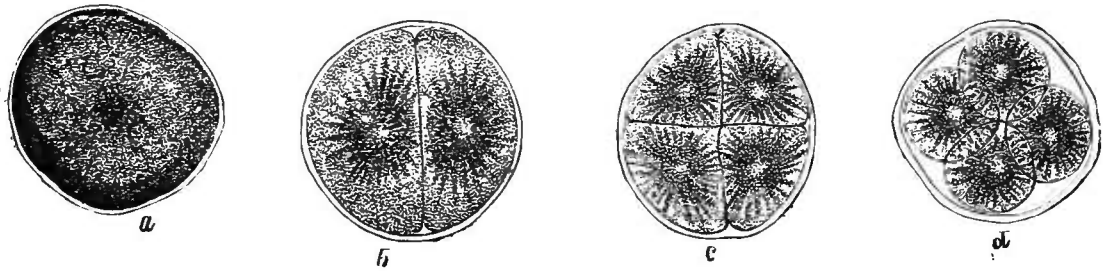


Fig. 319. — Formation des spores de la Padine (*Padina Pavonia*); par deux bipartitions successives à angle droit. Le protoplasme a au centre, autour du noyau, une structure radiée (Reinke).

blables, qui ne contiennent chacune qu'un seul noyau, constituant ainsi autant de cellules d'abord polyédriques, qui s'isolent bientôt et s'arrondissent. Ce résultat est atteint, tantôt par une série de bipartitions successives à angle droit (fig. 319), tantôt par une multipartition simultanée (fig. 320).

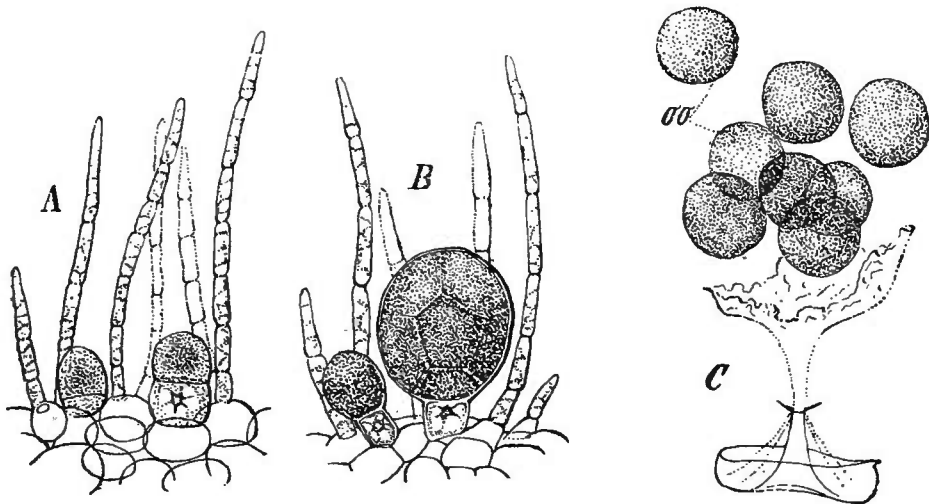


Fig. 320. — Formation des oosphères du Varec vésiculeux (*Fucus vesiculosus*). A, la cellule mère, à droite, est séparée par une cloison de la cellule sous-jacente; B, elle a grandi et, quand sa croissance a pris fin, son protoplasme s'est divisé par des scissions simultanées en huit masses polyédriques; C, les huit cellules nouvelles oo, encore dépourvues de membranes cellulosiques, se sont arrondies en sphères et s'échappent à travers la membrane déchirée (d'après Thuret).

Dans le premier cas, la scission médiane s'opère ordinairement à la fois dans toute l'étendue de la section transversale; quelquefois elle commence à la périphérie par un étranglement annulaire, qui devient de plus en plus profond et finit par atteindre le centre, comme dans l'œuf des *Volvox* (*Volvox*), etc. Nous aurons à revenir plus loin sur cette division du protoplasme quand nous traiterons de l'origine des cellules.

**Réunion de plusieurs protoplasmes en un seul.** — Si le protoplasme a la faculté de se cloisonner et de se séparer, il a aussi celle de se réunir, et ces deux propriétés trouvent à se manifester successivement dans le cours de l'existence d'une même plante. C'est en fusionnant ensemble un grand nombre de corps protoplasmiques distincts, issus d'un protoplasme primitif par voie de bipartition et de séparation répétée (fig. 313, E), que les Myxomycètes

constituent en définitive leur plasmodé (fig. 313). C'est également par fusion de deux corps protoplasmiques, produits par une division antérieure, que se forme l'œuf des plantes. En étudiant le mode de formation des cellules, on reviendra plus tard sur ce sujet.

Connaissant les principaux caractères du protoplasme, nous allons étudier maintenant les divers corps qui en dérivent directement et qui, étant insolubles, prennent forme dans sa masse. Ces substances sont des albuminoïdes, des pigments, des hydrates de carbone, des corps gras et des matières minérales.

**Les albuminoïdes cristallisés du protoplasme.** — Dans certaines circonstances, il se forme dans le protoplasme de la cellule, ou dans les leucites, des principes albuminoïdes déterminés qui y cristallisent. A en juger par la diversité de forme de ces cristaux et par les conditions différentes où ils prennent naissance, il semble bien qu'ils correspondent à plusieurs substances différentes et qu'il existe toute une catégorie de matières albuminoïdes jouissant en commun de la propriété de cristalliser dans la cellule. On ne sait jusqu'ici les distinguer l'une de l'autre que par leur forme cristalline, les propriétés optiques liées à cette forme et les circonstances de leur production. On ignore leurs caractères chimiques particuliers, leur composition chimique propre, et par conséquent le moment ne paraît pas encore venu de donner à chacune d'elles un nom spécial.

**Caractères généraux des albuminoïdes cristallisés (1).** — D'autre part, ces cristaux de substance albuminoïde diffèrent à certains égards des cristaux ordinaires, dont ils partagent les caractères géométriques, les propriétés optiques, les clivages, ainsi que le mode d'accroissement par apposition de particules nouvelles à l'extérieur des anciennes. D'abord, ils ont des angles un peu inconstants, mais surtout ils sont perméables à l'eau, qui les gonfle. S'ils appartiennent au système cubique, l'accroissement de volume s'opère également dans toutes les directions, et le cristal, en se gonflant, demeure semblable à lui-même; sinon, le gonflement, inégal suivant les directions, modifie les angles sans troubler toutefois la symétrie optique. Dans l'eau pure, la modification est déjà de 2° à 3°; dans une solution étendue de potasse, qui les gonfle bien davantage, le changement des angles peut atteindre 14° à 16° environ.

L'eau d'imbibition n'est pas répartie uniformément dans l'épaisseur de la masse; on y observe une stratification parallèle aux faces. Le cristal est formé de couches alternativement plus brillantes et plus ternes, plus dures et plus molles, plus sèches et plus aqueuses. A l'extérieur est toujours une couche dure; au centre est toujours un noyau mou. En outre, si l'on considère les couches de même nature, la quantité d'eau y décroît régulièrement du centre à la périphérie. La couche externe est la partie la plus dure, le noyau central la plus molle du cristal. Dans toute l'étendue d'une couche donnée, la densité n'est pas non plus la même; on y voit un réseau de matière plus résistante et plus sèche, dont les mailles sont remplies par une matière plus molle et plus aqueuse. Le cristal est donc formé par un squelette réticulé de matière plus dure, en-

(1) W. Schimper : *Untersuchungen über die Proteinkristalloïde der Pflanzen*. Thèse, Strasbourg, 1879. On y trouve l'histoire de la question.

fermant dans ses mailles une matière plus molle. La dessiccation efface toute cette stratification; un gonflement modéré la met en pleine évidence; un gonflement exagéré la fait disparaître de nouveau.

Cette constitution particulière, qui les distingue des cristaux ordinaires, a fait appliquer à tous ces corps le nom de *cristalloïdes*, dénomination évidemment provisoire, mais qu'il y a lieu de leur maintenir pour le moment. Seulement, comme des composés chimiques de nature très différente, des combinaisons ternaires par exemple, peuvent, comme on le verra plus loin, affecter ce même mode de cristallisation et former aussi des cristalloïdes, il faudra, pour achever de définir ceux-ci, ajouter une épithète qui exprimera leur nature albuminoïde ou protéique; on les nommera *cristalloïdes protéiques*.

Toujours insolubles dans l'eau, les cristalloïdes protéiques jouissent en commun de toutes les réactions bien connues des corps albuminoïdes: coloration jaune par l'iode et par l'action successive de l'acide nitrique et de l'ammoniaque, rouge par le nitrate de mercure, violette par le sulfate de cuivre et la potasse, etc. Ils se forment tantôt directement dans le protoplasme, tantôt dans le noyau, le plus souvent à l'intérieur de leucites particuliers. Il n'est question ici que des premiers; les autres seront étudiés plus loin.

**Exemples de cristalloïdes protéiques libres dans le protoplasme.** — Le meilleur exemple de cristalloïdes nés directement dans le protoplasme nous est offert par les tubercules de Morelle tubéreuse (*Solanum tuberosum*), vulgairement Pomme de terre. Les cristalloïdes s'y rencontrent, avec plus ou moins d'abondance selon les variétés, à l'intérieur des cellules pauvres en amidon de la périphérie, au-dessous de la couche subéreuse. Il s'en forme aussi dans les poils à la surface des pousses étiolées. Il n'y en a pas dans les régions profondes, où s'accumulent les réserves nutritives. Ce sont ordinairement des cubes parfaitement développés; rarement des formes dérivées du cube, des octaèdres ou des tétraèdres, par exemple. Cette forme cristalline les rapproche des cristalloïdes des Mucorinées.

**Les pigments du protoplasme.** — Le protoplasme est habituellement incolore. Pourtant il renferme quelquefois des substances colorantes qui en imprègnent uniformément toute la masse ou qui y sont disséminées sous forme de très fins granules. Ainsi le plasmode des Myxomycètes est parfois coloré en jaune, comme dans le Fulige septique (*Fuligo septica*), le Didyme serpule (*Didymium Serpula*), le Léocarpe fragile (*Leocarpus fragilis*), etc., en rouge, comme dans le Lycogale épidendre (*Lycogala epidendron*), le Physare perroquet (*Physarum psittacinum*), etc., ou en violet, comme dans les Cribraires (*Cribraria*), les Dictydes (*Dictydium*), etc. Diverses Algues du groupe des Bactériacées produisent dans leur protoplasme des principes colorants solubles dans l'eau et offrant une remarquable analogie avec les couleurs d'aniline; le pigment est rouge dans le Microcoque miraculeux (*Micrococcus prodigiosus*), le Bacille rouge (*Bacillus ruber*), etc., jaune dans le Microcoque orangé (*Micrococcus aurantiacus*) et la Bactérie jaune (*Bacterium synxanthum*), vert dans le Microcoque vert (*Micrococcus chlorinus*), bleu dans la Bactérie bleue (*Bacterium cyanogenum*) et le Microcoque du pus bleu (*Micrococcus pyocyanus*), etc. La plupart des Algues de l'ordre des Cyanophycées ont leur protoplasme coloré

uniformément à la fois par la chlorophylle, qui est soluble dans l'alcool et insoluble dans l'eau, et par une matière colorante bleue insoluble dans l'alcool et soluble dans l'eau, la *phycocyanine*. Aussi la couleur verte de leur thalle est-elle diversement nuancée de bleu, caractère d'où l'ordre tout entier a tiré son nom.

Le plus souvent les pigments sont renfermés non dans le protoplasme, mais dans des leucites spéciaux, que nous étudierons plus loin.

**Les hydrates de carbone du protoplasme.** — Outre la dextrine et les sucres, qui y demeurent en dissolution et échappent à l'observation directe, le protoplasme renferme quelquefois des hydrates de carbone qui y apparaissent sous forme de fins granules disséminés, sous forme de grains plus gros et moins nombreux composés de couches concentriques, ou sous forme d'une gelée très réfringente imprégnant tout ou partie de la masse.

Quelquefois la substance se colore en bleu par l'iode; c'est de l'*amidon*. Ainsi dans l'appareil sporifère en voie de développement de certains Champignons de l'ordre des Ascomycètes, comme les Ascoboles (*Ascobolus*), etc., le protoplasme contient un grand nombre de fins granules amylicés. De même, chez certaines Algues incolores de la famille des Bactériacées, notamment dans le Bacille amylobacter (*Bacillus Amylobacter*) et le Spirille amylicifère (*Spirillum amyliciferum*), pendant la période qui précède la formation des spores, les cellules grossissent notablement et produisent de l'amidon, qui imprègne à l'état de gelée amorphe la plus grande partie et parfois même la totalité du protoplasme. A mesure que la spore se forme, cet amidon disparaît, consommé peu à peu en même temps que le protoplasme de la cellule : c'est une réserve nutritive. Partout ailleurs, l'amidon prend la forme de grains à couches concentriques et prend naissance, non dans le protoplasme, mais dans les leucites, comme on le verra plus loin.

Le plus souvent l'hydrate de carbone se colore par l'iode en jaune rougeâtre ou en rouge brun; c'est de l'*amylo-dextrine*. Ordinairement cette substance imprègne le protoplasme à l'état amorphe où y est disséminée en très fins granules, comme on le voit dans la plupart des Champignons. Parfois elle prend la forme de grains volumineux à couches concentriques offrant la même structure que les grains d'amidon. Il en est ainsi notamment dans les Algues rouges ou Floridées; les cellules du thalle y contiennent, dans leur protoplasme, un grand nombre de grains que l'iode colore ordinairement en rouge cuivreux.

Enfin l'hydrate de carbone ne prend quelquefois aucune coloration par l'iode et se comporte sous ce rapport comme la cellulose : c'est le *paramylon*. On le trouve en forme de petits granules dans l'appareil sporifère en voie de développement de divers Champignons, comme les Sapro-légniées, par exemple. On le rencontre en gros grains à couches concentriques dans le thalle de certaines Algues vertes, notamment des Euglènes.

**Les corps gras du protoplasme.** — Parmi les substances ternaires issues de l'activité du protoplasme et qui prennent forme dans sa masse, les plus importantes et les plus répandues sont celles qui appartiennent à la série des corps gras. Dans les graines notamment, les corps gras s'accumulent



parfois en énorme quantité dans les cellules, jusqu'à former la moitié et même les deux tiers de leur poids. Ils sont tantôt solides à la température ordinaire, tantôt et le plus fréquemment liquides. Solides, ils peuvent se présenter dans le protoplasme sous forme de cristaux en aiguilles, comme dans la graine de la Berthollétie (*Bertholletia excelsa*) ; mais le plus souvent ce sont de petits granules irréguliers, réunis en masses amorphes de consistance plus ou moins molle, qu'on appelle, suivant les cas, du *suif*, comme dans la graine de Stillingie (*Stillingia sebifera*), du *beurre*, comme dans le fruit de Peckée (*Peckea butyrosa*), ou de la *cire*, comme dans les graines de Sumac (*Rhus succedaneum*). Liquides, ils forment, dans la masse protoplasmique, des gouttelettes plus ou moins volumineuses qu'on appelle de l'*huile grasse* ou simplement de l'*huile*, comme dans les graines oléagineuses.

**Propriétés physiques des corps gras.** — S'ils sont solides à la température ordinaire, les corps gras fondent le plus souvent au-dessous de 50° ; ainsi le beurre de coco, provenant de la graine du Cocotier (*Cocos nucifera*), entre en fusion vers 26° ; celui de cacao, provenant de la graine du Théobrome (*Theobroma Cacao*), vers 30° ; celui de muscade, provenant de la graine du Muscadier (*Myristica fragrans*), vers 46° ; celui de la graine de Sumac (*Rhus succedaneum*) improprement appelé *cire du Japon*, le plus résistant de tous, seulement vers 52°. S'ils sont liquides à la température ordinaire, ils se solidifient souvent à des températures peu inférieures à 0° ; ainsi l'huile d'olives, provenant du fruit de l'Olivier (*Olea europæa*), est congelée déjà à 0°, l'huile de la graine d'Arachide (*Arachis hypogæa*) vers — 3°, l'huile de la graine du Chou champêtre var. oléifère (*Brassica campestris*, var. *oleifera*), vulgairement Colza, vers — 6°, tandis que l'huile de la graine du Lin (*Linum usitatissimum*) ne se congèle qu'à — 20°. Ce que nous appelons du *suif* ou du *beurre* dans nos climats est donc souvent de l'huile dans les contrées tropicales, et ce qui est de l'huile chez nous s'appelle souvent du suif ou du beurre dans les régions septentrionales.

On extrait les corps gras des tissus qui les renferment, s'ils sont liquides, directement par la pression, s'ils sont solides, par la pression aidée de la chaleur qui les rend d'abord liquides.

Les corps gras sont toujours très réfringents et plus légers que l'eau. Le plus lourd des beurres, celui du Sumac (*Rhus succedaneum*), a pour densité 0,97 ; le plus léger, celui de cacao, 0,90. La plus pesante des huiles, celle de Ricin, a pour densité 0,98 ; la plus légère, celle de Colza, 0,91.

Les corps gras sont tous insolubles dans l'eau, peu solubles dans l'alcool froid (à l'exception de l'huile de Ricin), solubles dans l'alcool chaud, l'éther, la benzine, le sulfure de carbone, l'alcool méthylique, l'acétone et les huiles essentielles. Ils laissent sur le papier une tache durable.

Ils sont quelquefois du blanc le plus pur (beurre de coco) ou incolores (huile d'olives), mais le plus souvent colorés en jaune ou en jaune verdâtre, parfois en orangé (huile de palme) ou en rouge, comme dans la graine d'Astrocaryum (*Aströcaryum*).

L'huile tient en dissolution de l'oxygène et de l'azote à peu près dans les proportions où ces deux gaz se trouvent mélangés dans l'atmosphère. Elle doit à cette propriété de pouvoir entretenir la vie et le développement de

divers Champignons inférieurs comme la Levure de l'huile (*Saccharomyces olei*), le Pénicille glauque (*Penicillium glaucum*), etc., capables de lui enlever l'oxygène qu'elle renferme, ce que ne peuvent faire les végétaux supérieurs(1).

**Composition et propriétés chimiques des corps gras.** — Les corps gras sont des éthers de la glycérine, c'est-à-dire des combinaisons neutres de glycérine  $C^6H^8O^6$  et d'un, deux ou trois équivalents d'un acide organique, le plus souvent de formule  $C^{2n}H^{2n}O^4$ , avec élimination de deux équivalents d'eau par équivalent d'acide combiné. Déjà fort nombreuses par elles-mêmes, ces combinaisons se mélangent en diverses proportions pour former les corps gras naturels, dont on comprend dès lors l'infinie variété.

Les plus répandus de ces éthers végétaux, qui contiennent en général trois équivalents d'acide sont : la trimargarine ou tripalmatine, solide, formée de trois équivalents d'acide margarique ou palmitique  $C^{32}H^{32}O^4$  et d'un équivalent de glycérine  $C^6H^8O^6$  avec élimination de six équivalents d'eau :  $C^6H^2(C^{32}H^{32}O^4)^3$ ; la tristéarine, solide aussi, formée de même avec l'acide stéarique :  $C^6H^2(C^{36}H^{36}O^4)^3$ ; et enfin la trioléine, liquide, formée de même avec l'acide oléique :  $C^6H^2(C^{36}H^{34}O^4)^3$ . Quelques autres sont moins répandus, comme la triacétine :  $C^6H^2(C^4H^4O^4)^3$ , la trilaurine :  $C^6H^2(C^{12}H^{24}O^4)^3$ , la trimyristine :  $C^6H^2(C^{28}H^{28}O^4)^3$  et la triarachine :  $C^6H^2(C^{40}H^{40}O^4)^3$ . Les huiles contiennent surtout de la trioléine, les beurres et les suifs renferment principalement de la trimargarine, de la tristéarine et autres principes solides.

Vers 220° sous l'influence de l'eau seule, à 100° en présence soit des alcalis ou des oxydes métalliques, soit des acides, tous les corps gras neutres se dédoublent en glycérine et en acide gras correspondant, avec fixation d'autant de fois deux équivalents d'eau qu'ils contenaient d'équivalents d'acide. Ainsi pour la tristéarine, par exemple, on a :  $C^6H^2(C^{36}H^{36}O^4)^3 + 6HO = C^6H^8O^6 + C^{36}H^{36}O^4$ . Le dédoublement par les alcalis libres ou carbonatés et par les oxydes métalliques (plomb, zinc, argent, etc.) porte spécialement le nom de *saponification* et l'on appelle *savon* le sel formé par la combinaison de l'acide gras avec la base ; avec les alcalis, la saponification est précédée par une *émulsion*, c'est-à-dire par un mélange très intime entre l'eau, l'alcali et le corps gras, et le savon est soluble ; avec les oxydes métalliques, cette émulsion n'a pas lieu et le savon est insoluble.

Exposés à l'air, les corps gras en absorbent peu à peu l'oxygène et s'altèrent, mais d'une manière bien différente suivant leur nature. Ainsi certaines huiles s'épaississent à l'air et se changent peu à peu en une masse transparente jaune, un peu élastique, ayant l'apparence d'un vernis ; on les dit *siccatives*. Elles doivent cette propriété à l'existence d'une oléine spéciale, la *linoléine*, correspondant à l'*acide linoléique* (huiles de Lin, de noix, de Chanvre, d'œillette et de Ricin). Les autres huiles, dites *non siccatives*, demeurent liquides en s'oxydant ; elles rancissent et dégagent de l'acide carbonique (huiles d'olives, d'amandes douces, de faines, de noisettes, etc). Les beurres rancissent de la même manière.

**Fonction diverse des matières grasses : élimination, réserve.** — Suivant

(1) Ph. Van Tieghem : *Recherches sur la vie dans l'huile* (Bulletin de la Soc. botanique, XXVIII, p. 70, 137 et 300, 1881.

le temps et le lieu où ils se développent, les corps gras jouent un rôle très différent dans la vie de la plante. S'ils se forment dans l'enveloppe charnue d'un fruit à noyau pendant sa maturation, comme dans l'Olivier (*Olea*), l'Éléide (*Elæis*) et le Peckée (*Peckea*), ou dans le tégument de la graine, comme dans la Stillingie (*Stillingia*), ils sont désormais sans utilité pour l'alimentation de la plante, ils ne subissent dans les cellules aucune transformation ultérieure, ils font partie des substances éliminées. De même pour les corpuscules huileux qui se forment dans la tige, les feuilles et les poils radicaux des Hépatiques. Il en est tout autrement si, comme c'est de beaucoup le cas le plus général, ils se forment et s'accumulent soit dans les organes de végétation, soit dans l'amande des graines, soit dans les spores et dans les œufs, au moment où ces divers organes passent de la vie manifestée à la vie latente. Ils constituent alors une réserve pour les développements ultérieurs et, au réveil de la végétation, ils se dissolvent peu à peu dans les cellules et disparaissent en se transformant.

**Redissolution des corps gras de réserve dans la cellule vivante.** — Le dédoublement en glycérine et acide gras avec fixation d'eau, que l'on a vu tout à l'heure s'opérer à température élevée sous l'influence de l'eau seule, ou bien à 100° sous l'influence des alcalis ou des acides étendus, s'accomplit aussi à de certaines époques dans la cellule vivante, mais à la température ordinaire et par un mécanisme différent.

A ce moment, par exemple pendant la germination des graines ou des spores oléagineuses, le protoplasme produit une substance azotée, neutre, soluble, une diastase, qui a la propriété d'abord d'émulsionner les matières grasses, puis de les dédoubler avec fixation d'eau en glycérine et en acide gras correspondant, en un mot de les saponifier; on y reviendra plus loin. Ainsi séparés, ces deux corps subissent bientôt des transformations ultérieures. Ils s'oxydent notamment et, par une série d'intermédiaires encore inconnus, ils donnent enfin naissance à divers hydrates de carbone et en particulier à des grains d'amidon.

C'est sans doute par le même mécanisme que les Champignons inférieurs qu'on cultive dans l'huile la saponifient. Ici l'agent de dédoublement traverse la membrane et étend progressivement son action à tout le liquide extérieur. La glycérine ainsi produite est consommée en grande partie pour l'alimentation de la plante.

**Nature et proportion des principales substances grasses végétales.** — Terminons en indiquant brièvement la nature des corps gras neutres qui composent quelques-uns des principaux mélanges naturels et la quantité de ces mélanges que l'homme peut retirer des divers organes qui les produisent.

Les graisses d'élimination sont peu nombreuses. C'est le suif de Chine, qui forme une couche à la surface des graines de la Stillingie à suif (*Stillingia sebifera*), une Euphorbiacée, et dont les Chinois font des chandelles; il est surtout formé de palmitine. C'est le beurre du Peckée à beurre (*Peckea butyrosa*), renfermé dans le péricarpe du fruit à noyau, jaune, fondant sous le doigt, avec lequel on assaisonne les légumes à la Guyane. C'est le beurre ou cire du Japon, contenu dans le péricarpe des fruits du Sumac succédané (*Rhus*

*succedaneum*) et dont le principe constituant paraît être la margarine. C'est le suif des fruits mûrs du Cylicodaphné à suif (*Cylicodaphne sebifera*), une Lauracée, qui est employé à Java, presque entièrement formé de trilaurine. C'est l'huile des fruits mûrs du Persée agréable (*Persea gratissima*), vulgairement Avocatier, une autre Lauracée, composée de 70 p. 100 d'oléine et de 30 p. 100 de margarine. C'est l'huile de palme, contenue dans le péricarpe du fruit à noyau d'un Palmier, l'Eléide de Guinée (*Elæis guineensis*) ; liquide dans les contrées tropicales, elle est solide chez nous et forme un beurre jaune-orangé qui se décolore en vieillissant ; elle est composée d'oléine et de margarine. C'est enfin l'huile d'olives, contenue dans le péricarpe des fruits à noyau de l'Olivier d'Europe (*Olea europæa*) ; verdâtre quand elle est fraîche, elle devient bientôt d'un beau jaune d'or. Elle est surtout composée d'oléine dont elle renferme 73 p. 100 ; le reste est formé de margarine et d'arachine. On retire des olives 50 p. 100 de leur poids d'huile ; un Olivier de taille moyenne donne chaque année 20 à 30 litres d'huile.

Les graisses de réserve sont beaucoup plus nombreuses et plus répandues ; c'est surtout dans l'amande des graines, aussi bien dans l'albumen, quand il en existe un, que dans l'embryon, qu'elles se trouvent accumulées. Le beurre de muscade du Muscadier odorant (*Myristica fragrans*), de couleur jaune brun, marbré de rouge, est composé de 90 p. 100 de trimyristine, avec un peu d'oléine et de butyrine. Le beurre d'Illipé de la Bassie longifoliée (*Bassia longifolia*), d'un blanc verdâtre, est composé surtout de tristéarine avec un peu d'oléine. Le beurre de cacao du Théobrome cacoyer (*Theobroma Cacao*), blanc avec une structure cristalline, est formé principalement d'une stéarine particulière, la *cacaostéarine*, correspondant à l'acide *cacaostéarique* ; la graine en renferme jusqu'à 56 p. 100. Le beurre de coco du Cocotier à noix (*Cocos nucifera*), d'un blanc pur et d'aspect cristallin, contient au moins six corps gras différents parmi lesquels dominent la trilaurine, la trimyristine et la trimargarine. Les huiles contenues dans les graines : de Pavot somnifère (*Papaver somniferum*) pour 50 à 60 p. 100 de leur poids, de Lin commun (*Linum usitatissimum*) pour 20 à 30 p. 100, de Chanvre cultivé (*Cannabis sativa*) pour 25 p. 100, de Noyer royal (*Juglans regia*) pour 50 p. 100, de Hêtre des bois (*Fagus sylvatica*) pour 25 p. 100, toutes ces huiles sont siccatives et formées en presque totalité de linoléine. L'huile de Ricin commun (*Ricinus communis*), dont on retire 40 à 50 p. 100 du poids de la graine, siccative aussi, est presque entièrement constituée par une oléine particulière, qui se solidifie en absorbant l'oxygène comme la linoléine, mais qui est complètement soluble dans l'alcool à froid ; c'est la *ricinoléine*, correspondant à l'acide *ricinoléique* :  $C^{26}H^{34}O^6$ . Les huiles contenues dans les graines de Colza (*Brassica campestris*, var. *oleifera*) pour 66 p. 100 environ, d'Amandier commun (*Amygdalus communis*) pour 50 à 55 p. 100, de Sésame indien (*Sesamum indicum*) pour 56 p. 100, de Coudrier aveline (*Corylus Avellana*) pour 60 p. 100, toutes non siccatives, renferment jusqu'à 75 p. 100 d'oléine. L'huile des graines d'Arachide hypogée (*Arachis hypogæa*), dont le rendement est de 45 à 50 p. 100, contient, outre l'oléine et le palmitine, deux corps gras particuliers, la triarachine et la trihyogéine.

**Les essences et résines du protoplasme. Constitution générale de ces corps.** — Dans certaines cellules spéciales, d'ailleurs extrêmement répandues dans les plantes, le protoplasme produit des composés binaires exclusivement formés de carbone et d'hydrogène, des carbures d'hydrogène qui prennent forme dans sa masse. Ces carbures d'hydrogène se présentent quelquefois à l'état solide et en cristaux à la température ordinaire, dans les pétales des roses, par exemple; mais ils sont généralement liquides, et se manifestent dans le protoplasme sous forme de petites gouttelettes très réfringentes, huileuses, volatiles et odorantes; on les appelle alors des *essences* ou des *huiles essentielles*. Ce sont eux qui donnent aux divers organes des plantes, et surtout aux fleurs et aux fruits, les parfums qu'ils exhalent. Quand les cellules qui les forment sont isolées, superposées en files, ou groupées en massifs arrondis, ces corps restent au lieu de formation; mais quand elles sont disposées en une assise autour d'une lacune intérieure arrondie en poche ou allongée en canal, l'essence s'écoule par la face libre à travers la membrane et s'accumule peu à peu dans la poche ou le canal.

Au fur et à mesure de leur production, ces carbures d'hydrogène fixent plus ou moins rapidement une certaine quantité d'oxygène ou d'eau et donnent naissance à un composé oxygéné doué de propriétés analogues, mais plus fixe, quelquefois solide à la température ordinaire, comme le camphre, et qui reste dissous dans le carbure d'hydrogène. Une essence naturelle est donc en général un mélange de deux huiles volatiles, l'une sans oxygène, l'autre oxygénée. Mais l'oxydation ou l'hydratation peut ne pas se produire du tout; l'essence est alors tout entière formée de carbure d'hydrogène: telle est l'essence de citron. Ou bien elle peut porter rapidement sur la totalité du produit; l'essence est alors tout entière oxygénée: tel est le camphre, qui est et demeure solide jusqu'à 174°.

Une oxydation plus avancée donne naissance à des composés plus fixes et plus différents, tous solides à la température ordinaire, qu'on appelle des *résines*. La résine demeure dissoute dans l'essence tant qu'une notable partie de celle-ci a résisté à l'oxydation; l'ensemble est encore liquide et s'appelle une *oléorésine*. Si l'oxydation porte rapidement sur la totalité de l'essence, il se forme alors dans le protoplasme des grains et plus tard des masses solides qui sont de la *résine* pure. On observe naturellement tous les intermédiaires entre les carbures d'hydrogène les plus volatils et les résines les plus fixes.

Les essences s'accumulent parfois en proportion considérable dans les organes des plantes surtout dans les fleurs et les fruits. On les extrait par expression ou par distillation. Ainsi les fruits du Boucage anis (*Pimpinella Anisum*) donnent 25 à 70 p. 100 de leur poids d'essence, ceux du Cumin (*Cuminum cyminum*) 9 p. 100, ceux du Fenouil (*Foeniculum vulgare*) 3 p. 100, etc.

**Propriétés physiques des essences.** — Les essences sont en général des liquides volatils et odorants; leur point d'ébullition varie entre 140° et 250°. Elles sont très peu solubles dans l'eau, assez cependant pour donner leur arôme à l'eau distillée qui les touche. Elles sont solubles dans l'alcool, l'éther, le sulfure de carbone et les huiles grasses. Elles se distinguent tout d'abord des huiles grasses par leur volatilité, ainsi que par leur solubilité dans l'alcool froid et

dans l'essence de térébenthine. La tache qu'elles laissent sur le papier disparaît bientôt. Elles sont ordinairement plus légères que l'eau, et leur densité varie entre 0,74 et 0,99; quelques-unes, comme les essences de cannelle et de girofle, sont plus lourdes que l'eau. Tantôt elles sont incolores, tantôt colorées en jaune, en brun, ou même en bleu ou en vert. Elles dévient d'ordinaire avec plus ou moins d'intensité le plan de polarisation de la lumière, les unes vers la droite, les autres vers la gauche; quelques-unes, comme celle d'anis et de cannelle, sont inactives.

**Composition et propriétés chimiques des essences.** — Les essences sont, comme on l'a vu, principalement formées de carbures d'hydrogène, qui en sont la partie fondamentale et primitive. Ces carbures forment plusieurs classes de nombreux isomères ou polymères. La classe la plus répandue a la composition exprimée par la formule  $C^{20}H^{16}$  (Conifères, Rutacées, Myrtacées, etc.). D'autres renferment moins d'hydrogène :  $C^{20}H^{14}$  (essence de Cumin<sup>3</sup>); d'autres en contiennent davantage :  $C^{20}H^{18}$  ou  $C^{20}H^{20}$  (essence de rose) Souvent la même essence renferme [plusieurs isomères ou polymères, mélangés en diverses proportions.

A l'air, les essences s'oxydent facilement et se transforment peu à peu en résines. L'essence de térébenthine est, de toutes, celle qui absorbe ainsi le plus d'oxygène. L'iode agit énergiquement sur elles et sa réaction est assez violente pour être explosive; il se produit beaucoup de chaleur et il se forme, suivant les cas, des vapeurs violettes ou jaunes.

Les essences oxygénées dérivent des carbures d'hydrogène, soit par hydratation, par exemple par fixation de deux équivalents d'eau, soit par oxydation ou par substitution. Ainsi les carbures  $C^{20}H^{16}$  donnent les essences oxygénées  $C^{20}H^{18}O^2$ , comme le camphre de Bornéo, provenant du Dryobalan camphrier (*Dryobalanops Camphora*); les carbures  $C^{20}H^{14}$  donnent les essences  $C^{20}H^{16}O^2$ , comme le camphre du Japon, provenant du Cannellier camphrier (*Cinnamomum Camphora*); les carbures  $C^{20}H^{18}$  donnent les essences  $C^{20}H^{20}O^2$ , comme l'essence de Rue (*Ruta*) et le camphre de Menthe (*Mentha*). Les essences oxygénées sont moins volatiles que les carbures d'hydrogène; certaines sont même solides à la température ordinaire, comme les camphres.

Les essences sont le plus souvent neutres, quelques-unes cependant ont une réaction acide, comme celles de Menthe (*Mentha*) et d'Origan (*Origanum*).

Parfois le carbure d'hydrogène, au lieu de se combiner avec de l'oxygène ou de l'eau, se combine à une certaine quantité de soufre et donne ainsi une huile essentielle sulfurée. On en voit un exemple dans l'Ail (*Allium*), où l'essence a pour composition  $C^6H^5S$ .

**Propriétés des résines.** — Les résines sont des corps solides plus ou moins colorés, le plus souvent durs et cassants, parfois cristallisés, insolubles dans l'eau, solubles en tout ou en partie dans l'alcool, l'éther, les essences. Elles fondent à une température peu élevée, mais ne sont pas volatiles. Une résine naturelle est souvent un mélange de plusieurs résines de composition et de propriétés différentes. On les obtient, soit directement par incision, soit par distillation des oléorésines.

Au point de vue chimique, les résines sont mal connues; elles dérivent des

carbures d'hydrogène et des essences oxygénées par hydratation ou oxydation. Elles sont en général neutres. Quelques-unes cependant se comportent comme des acides faibles et, par leur combinaison avec les alcalis, donnent des savons insolubles, dits *savons de résines*. Certaines d'entre elles doivent leur acidité à l'acide benzoïque  $C^7H^6O^2$  et à l'acide cinnamique  $C^9H^8O^2$  qu'elles renferment : telles sont la résine de l'Aliboufier benjoin (*Styrax Benzoin*) (benjoin), celle de l'Aliboufier officinal (*Styrax officinale*) (styrax), l'oléorésine du Myroxyle toluifère (*Myroxylon toluiferum*) (baume de Tolu).

**Caoutchouc.** — Un autre carbure d'hydrogène, assez fréquemment répandu dans les plantes, se distingue des huiles essentielles par des propriétés bien différentes. Il se présente dans le protoplasme de certaines cellules spéciales en petits globules solides, qui y demeurent en suspension et donnent au contenu un aspect laiteux. En laissant reposer ce suc laiteux étendu d'eau, tous ces globules surnagent et s'unissent en une masse amorphe, élastique, le *caoutchouc*, l'une des substances les plus précieuses que le règne végétal ait offertes à l'industrie humaine. On l'obtient aussi en laissant le suc laiteux se dessécher à l'air. Le caoutchouc est soluble dans le sulfure de carbone, la benzine et le chloroforme. Sa composition est exprimée par la formule  $C^{10}H^8$ . Le caoutchouc de l'Inde provient surtout du Figuier élastique (*Ficus elastica*), une Urticacée, celui d'Amérique surtout du Siphonier élastique (*Siphonia elastica*), une Euphorbiacée.

Les Sapotées produisent une substance toute semblable au caoutchouc, mais plus lourde que l'eau : c'est la *gutte* ou *gutta-percha*, qui vient de Bornéo, Sumatra, et qui est extraite surtout du Palaque gutte (*Palaquium Gutta*); c'est aussi la *balate* ou *balata*, de couleur rouge, plus élastique que la gutta-percha, qui vient de la Guyane, et qui est extraite du Mimosope balate (*Mimusops Balata*).

**Rôle physiologique des carbures d'hydrogène et de leurs dérivés.** — Les carbures d'hydrogène et leurs dérivés : essences oxygénées ou sulfurées, oléorésines et résines, issus de l'activité du protoplasme dans certaines cellules spéciales, ne paraissent pas réemployés plus tard dans la vie de la plante. Ce sont des produits d'élimination, non des matériaux de réserve. L'homme, en revanche, les utilise dans les arts, l'industrie et la médecine.

**Les corps minéraux du protoplasme.** — Outre les composés précédents (quaternaires, ternaires ou binaires), où dominent le carbone et l'hydrogène, le protoplasme sépare assez fréquemment dans sa masse des substances minérales diverses, souvent cristallisées, quelquefois amorphes.

Dans le plasmode des Myxomycètes, par exemple, il se dépose souvent du carbonate de chaux, sous forme de très fins granules dont la nature cristalline n'apparaît que dans la lumière polarisée. L'acide acétique les dissout en dégageant des bulles d'acide carbonique.

Ailleurs c'est du soufre qui se trouve mis en liberté et se dépose sous forme cristalline dans le protoplasme. Ces cristaux, le plus souvent incomplets, se dissolvent dans le sulfure de carbone. Il en est ainsi par exemple dans les Oscillariées incolores qui forment le genre Bégiate (*Beggiatoa*), dans certains Bacilles (*Bacillus*), etc., plantes qui pullulent dans les eaux sulfureuses et

auxquelles on donne souvent le nom collectif de *sulfuraires*. Le soufre s'y redissout plus tard dans le protoplasme; il paraît y constituer une réserve pour le développement ultérieur.

La silice se dépose aussi parfois dans le protoplasme sous forme de concrétions ou de nodules amorphes. Ainsi dans les divers organes de la plupart des Orchidées exotiques (*Pholidota*, *Stanhopea*, etc.), des Palmiers, des Marantes (*Maranta*), des Arondinaires (*Arunđinaria*), dans les feuilles des Galipées (*Galipea macrophylla*), etc., on voit se former de très bonne heure, dans le protoplasme de certaines cellules spéciales, des masses arrondies, plus ou moins mamelonnées, qui en remplissent peu à peu presque toute la cavité et qui sont formées de silice pure.

## § 2.

### Le noyau et ses dérivés inclus.

A l'exception de certaines Thallophytes, notamment des Algues de l'ordre des Cyanophycées, la cellule possède toujours, comme on sait (p. 14), dans son protoplasme, un noyau doué de propriétés spéciales. Ce noyau est primitif, comme on le verra plus tard, c'est-à-dire antérieur à l'individualisation de la cellule à laquelle il appartient et qui s'est formée autour de lui. Quelquefois il produit dans sa masse diverses substances accessoires, qui y prennent une forme déterminée. Etudions d'abord le noyau en lui-même, puis ses dérivés inclus.

**Forme, dimension et position du noyau dans la cellule.** — Toujours nettement limité du côté du protoplasme qui l'enveloppe, le noyau est tantôt sphérique, tantôt ovoïde ou lenticulaire (fig. 4, 310 et 316). Sa forme dépend parfois de celle de la cellule. Courbé en croissant dans certaines cellules stomatiques, il s'étire fortement dans certaines cellules très allongées, comme les fibres de l'Ortie (*Urtica*), comme les tubes polliniques en voie de développement, etc. Dans la cellule jeune, il occupe une place considérable, mais comme il s'accroît peu par la suite, sa dimension relative diminue de plus en plus et souvent son volume devient en définitive très petit par rapport à celui de la cellule entièrement développée. En grandeur absolue, il est d'ordinaire compris entre 0<sup>mm</sup>,004 et 0<sup>mm</sup>,038. C'est chez les Monocotylédones, notamment dans les Liliacées, les Commélinées et les Orchidées, et aussi chez les Gymnospermes, qu'on trouve les noyaux les plus grands. C'est chez les Thallophytes, notamment parmi les Algues dans la Vauchérie (*Vaucheria*), etc., parmi les Champignons dans le Pénicille (*Penicillium*), le Mucor (*Mucor*), etc., qu'on rencontre les plus petits.

La position du noyau dans la cellule développée dépend de la disposition même du protoplasme, au sein duquel il est et demeure plongé. Tantôt il est au centre, enveloppé par une couche de protoplasme elle-même reliée par des bandelettes rayonnantes à la couche pariétale (fig. 4, *B, C*; fig. 310, *E*); il fait alors l'effet d'une araignée dans sa toile, comme dans les Spirogyres (*Spirogyra*), etc. Mais le plus souvent, le protoplasme se trouvant tout entier



accumulé contre la paroi, le noyau est lui-même pariétal, niché dans l'épaisseur de la couche protoplasmique (fig. 4, *D*; fig. 310, *D*; fig. 316). Il est alors entraîné passivement par le mouvement de rotation qui anime cette couche, comme dans l'Élodée (*Elodea*), la Vallisnérie (*Vallisneria*), etc.

**Structure du noyau (1).** — Le noyau offre une structure fortement différenciée. Sa couche externe, plus dense et plus réfringente, forme une sorte de membrane. Vers le centre se voit un corpuscule arrondi, de même densité et réfringence que la membrane, qu'on nomme le *nucléole* (fig. 310 et 316); il peut y avoir plusieurs nucléoles dans le même noyau (fig. 323, *A*). Quand le nucléole est volumineux, il peut offrir au centre une partie moins réfringente, une vacuole, qu'on nomme *nucléolule*. Dans l'espace compris entre la membrane et le nucléole, se trouve un filament replié, pelotonné sur lui-même, dont les replis sont anastomosés en réseau (fig. 323 et 324). Ce filament est composé d'une substance hyaline et homogène, dans laquelle on distingue, disposées en série, des granulations plus réfringentes, de grosseur variable, jouissant de la propriété de fixer énergiquement les matières colorantes. Enfin dans les interstices laissés entre le filament pelotonné et la membrane, entre lui et le nucléole, entre ses propres replis et dans les mailles du réseau, est répandue une substance hyaline, peu réfringente, très aqueuse, qu'on nomme souvent le *suc* du noyau. La membrane et le suc du noyau ne fixent pas les matières colorantes et sous ce rapport se comportent comme le protoplasme. Le filament pelotonné, au contraire, se colore fortement, mais seulement dans les granulations qu'il renferme. Le nucléole se colore aussi.

La proportion de ces diverses parties constitutives, et par conséquent l'aspect du noyau, varie beaucoup suivant les plantes. Il y a des noyaux où le filament est très long, fortement pelotonné et formant, par ses anastomoses, un réseau à mailles très fines (fig. 321); la membrane est alors très mince, dépourvue de contour interne et le suc est très peu abondant. Il y en a d'autres où le filament est court, peu replié et constituant un réseau à larges mailles remplies de suc; la membrane est alors plus distincte. Dans ce dernier cas, il arrive que ces mailles se creusent de véritables vacuoles pleines d'un liquide clair, qui rendent le noyau écumeux. On constate alors, le long des bandelettes qui séparent ces vacuoles, dans la substance molle qui revêt en dedans la couche périphérique et dans celle qui entoure le nucléole, des courants de granules analogues à ceux qui animent le corps protoplasmique lui-même. Avec sa couche périphérique plus dense

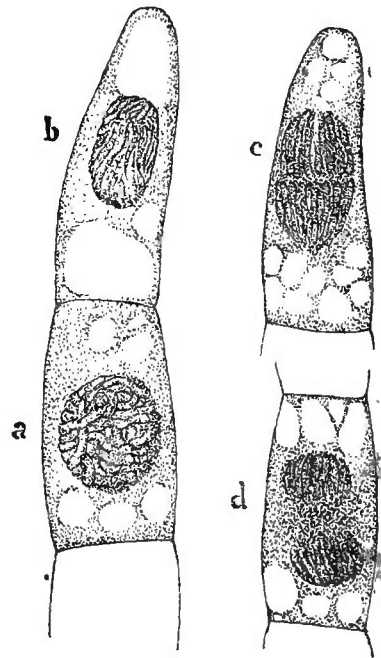


Fig. 321. — Poil staminal de *Tradescantia virginica*. A gauche, noyau montrant la disposition des filaments de chromatine, pelotonnés dans tous les sens en *a*, rangés parallèlement en *b*. A droite, bipartition du noyau, commençant en *c*, s'achevant en *d* (d'après Baranetzky).

(1) Strasburger : *Zellbildung und Zelltheilung*, 3<sup>e</sup> édition, 1880 — *Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche*, 1888. *Das botanische Prakticum*, 2<sup>e</sup> édition, 1888 — Baranetzky :

et plus résistante, son nucléole, sa substance intermédiaire creusée de vacuoles et agitée de mouvements internes, le noyau fait alors l'effet d'une petite cellule emboîtée dans la grande.

**Mouvements propres du noyau (1).** — Le noyau n'est pas seulement animé quelquefois de mouvements internes, comme on vient de le voir; il n'est pas seulement transporté quelquefois passivement dans la cellule par les divers déplacements du corps protoplasmique; il possède aussi un mouvement propre de translation à travers la masse du protoplasme qui l'enveloppe. On le voit, s'il est central, traverser la cellule, venir à la périphérie, ramper quelque temps dans la couche pariétale, puis traverser de nouveau la cavité cellulaire soit jusqu'au centre, soit de part en part. Son mouvement est tantôt plus lent, tantôt plus rapide, toujours entrecoupé par des repos plus ou moins longs. Il est tout à fait indépendant du déplacement propre du corps protoplasmique et peut, à un moment donné, s'opérer en sens inverse de ce déplacement. Il ne commence toutefois que lorsque le protoplasme lui-même est devenu capable de se mouvoir.

En même temps qu'il se meut ainsi, le noyau change incessamment de forme. Son contour irrégulier se modifie à tout instant et le nucléole ou les nucléoles s'y déplacent constamment. Tout ce qu'on peut dire, c'est qu'il est toujours allongé dans le sens de son mouvement actuel.

En résumé, le noyau se meut comme un amibe à l'intérieur du corps protoplasmique de la cellule. C'est donc seulement quand il n'a pas encore commencé, ou quand il a cessé de se mouvoir, ou encore dans ses intervalles de repos, qu'il prend cette forme stable, sphérique ou ovoïde, qu'on lui assignait tout à l'heure.

**Composition et propriétés chimiques du noyau (2).** — Comme le protoplasme, le noyau est composé de diverses matières albuminoïdes, mélangées avec une certaine quantité d'eau et une petite proportion de sels. Aussi présente-t-il toutes les réactions générales du protoplasme : coloration en jaune par l'iode, en violet par le sulfate de cuivre et la potasse, en rouge par le nitrate acide de mercure, etc. Il semble d'abord qu'on ait affaire à une simple portion du protoplasme, différenciée morphologiquement au sein de la masse générale. Mais on ne tarde pas à y apercevoir des propriétés spéciales. Souvent, surtout dans les jeunes cellules, il est attaqué par l'eau : tantôt on le voit se gonfler, diffuser ou éclater au contact de ce liquide; tantôt, au contraire, il se contracte sous son influence et se réduit à un volume plus petit.

Diverses matières colorantes se fixent sur lui avec une grande énergie et le colorent fortement au sein du protoplasme incolore ou faiblement coloré : en

*Die Kerntheilung* (Botanische Zeitung, 1880) — Guignard : *Recherches sur la structure et la division du noyau* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XVII, 1884). *Nouvelles recherches sur le noyau* (Ibid., XX, 1885). — Schmitz : *Untersuchungen über das Structur des Protoplasmas und der Zellenkerne der Pflanzenzellen*, 1880 — Berthold : *Studien über Protoplasmamechanik*, 1886.

(1) Hanstein : *Bewegungserscheinungen des Zellkerns* (Botanische Zeitung, 1872, p. 22).

(2) Zacharias : *Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns* (Botan. Zeitung, 1881). *Ueber Eiweiss, Nuclein und Plastin* (Bot. Zeit., 1883). *Ueber den Nucleolus* (Bot. Zeit., 1885). *Ueber Kern- und Zelltheilung* (Bot. Zeit., 1888) — Schwarz : *Die chemische und morphologische Zusammensetzung des Protoplasmas* (Cohn's Beiträge, V, 1887).

rouge (fuchsine, carmin), en vert (vert de méthyle), en violet (violet de Paris, hématoxyline), en bleu (bleu d'aniline), etc. L'acide osmique le colore en noir.

Ce sont seulement ou principalement les granulations du filament qui fixent ainsi les matières colorantes, et cette propriété démontre qu'elles sont constituées par une substance albuminoïde spéciale, à laquelle on a donné le nom de *chromatine*. La chromatine contient du phosphore. Elle n'est pas attaquée par le suc gastrique ou par une dissolution de pepsine acidulée à l'acide chlorhydrique, qui digère facilement le protoplasme et les divers leucites. Elle est, au contraire, aisément digérée par une solution de trypsine. Elle est presque insoluble dans l'eau, insoluble dans les acides étendus et dans le sulfate d'ammoniaque, très soluble, au contraire, dans les alcalis étendus, dans l'ammoniaque, ainsi que dans les acides concentrés. Une solution de sel marin, de sulfate de cuivre, de ferro-cyanure de potassium, de phosphate de potasse, la dissout aussitôt. Ces diverses réactions distinguent la chromatine de toutes les autres matières albuminoïdes du noyau et du protoplasme.

La substance fondamentale du filament nucléaire, qui relie entre eux les granules de chromatine, a reçu le nom de *linine*. Elle ne fixe pas les matières colorantes; elle se gonfle et se transforme en une gelée cohérente et élastique dans une solution de sel marin à 20 p. 100; elle résiste, au contraire, au sulfate de magnésie, au phosphate de potasse et au sulfate de cuivre. Elle se distingue donc nettement de la chromatine. L'ensemble de ces deux substances, c'est-à-dire la matière constitutive du filament nucléaire, a reçu le nom de *nucléine*. La nucléine jouit donc à la fois des propriétés de la chromatine et de la linine.

La matière qui, mêlée à une forte proportion d'eau, constitue le suc du noyau, et qui se rapproche beaucoup chimiquement de la linine, a été nommée *paralinine*. Elle est soluble dans le sulfate de magnésie et le phosphate de potasse, ce qui la distingue de la linine.

La substance constitutive du nucléole ou des nucléoles a reçu le nom de *pyrénine*. Elle se rapproche de la chromatine et se distingue de la paralinine qui l'entoure par la faculté qu'elle a de fixer les matières colorantes. Mais elle est insoluble dans la dissolution de sel marin à 20 p. 100, dans le sulfate de magnésie, dans le sulfate de cuivre, dans le phosphate de potasse, dans l'eau de chaux, toutes substances qui dissolvent la chromatine. Au contraire, elle se dissout dans l'acide acétique à 50 p. 100 et dans une solution concentrée de bichromate de potasse, qui n'attaquent pas la chromatine.

Enfin la membrane du noyau est constituée par une substance spéciale, voisine de la pyrénine, et qu'on nomme *amphipyrénine*. Elle ne fixe pas les matières colorantes, ce qui la distingue aussitôt de la pyrénine, dont elle partage d'ailleurs les autres propriétés.

**Bipartition du noyau.** (1). — Quand la cellule est en voie de croissance, son noyau grandit et, lorsqu'il a atteint une certaine dimension, il se divise en deux. Cette bipartition comprend toute une série de phases dont le point de

(1) Strasburger : *loc. cit.*, 1880 à 1888. — Voir en outre les autres mémoires cités p. 483 et p. 484.

départ se trouve, non dans le noyau lui-même, mais dans le protoplasme environnant.

En deux points opposés, celui-ci subit, en effet, tout d'abord une condensation locale et bientôt, autour de chacun de ces points, se montrent des stries rayonnantes: ce sont les pôles de la division. Puis, la membrane du noyau se ramollit et se dissout dans le protoplasme, avec lequel le suc du noyau entre ainsi en communication directe et se fusionne à son tour. En même temps, le nucléole, ou les nucléoles, se ramollissent et se dissolvent dans la masse ainsi fusionnée. Du noyau, il ne subsiste plus alors que le filament pelotonné. Celui-ci se raccourcit et s'épaissit, écarte ses replis en rompant leurs anastomoses et se développe dans l'espace libre qui lui est offert par la

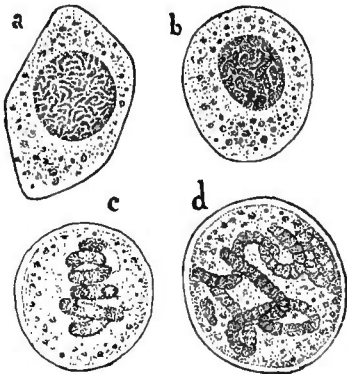


Fig. 322. — Cellule-mère du pollen de *Tradescantia virginica*, montrant les premières phases de la bipartition du noyau. *a*, noyau en repos; *b*, contraction et épaississement du filament; *c*, disparition de la membrane et déroulement du filament; *d*, le filament se développe dans toute l'étendue du protoplasme (d'après Baranetzky).

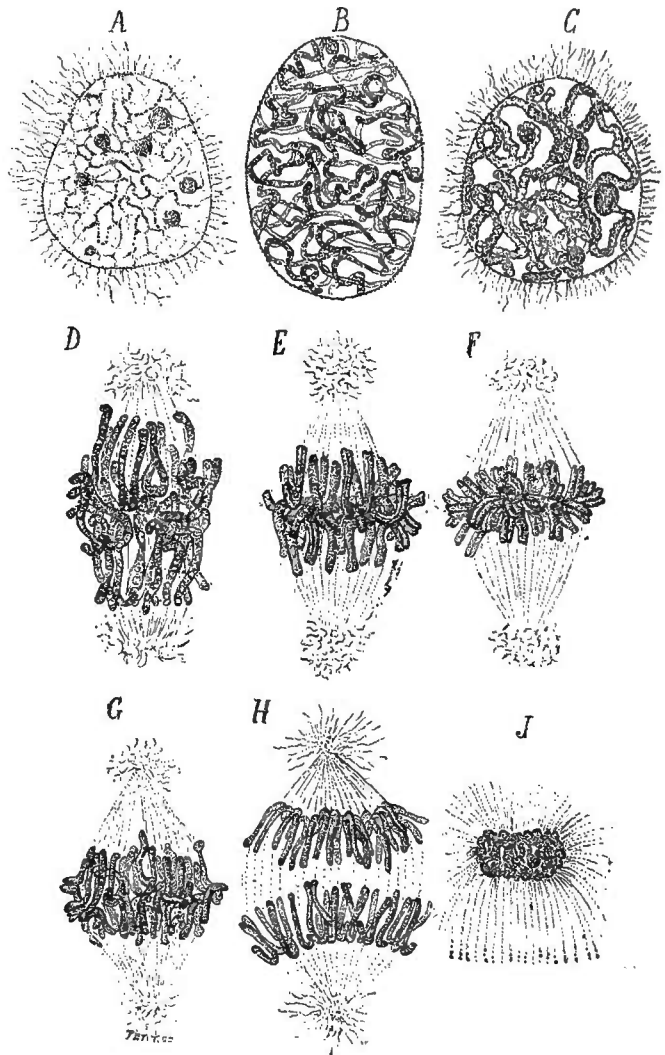


Fig. 323. — Phases successives de la bipartition du noyau dans l'albumen du *Lilium Martagon*. *A*, noyau en repos, avec plusieurs nucléoles. *B*, épaississement et déroulement du filament, qui se rompt çà et là. *C*, le filament est rompu en segments tortillés où commence le dédoublement transversal des granules chromatiques discoïdes. *D*, disparition de la membrane et des nucléoles, rassemblement des baguettes courbes vers l'équateur pour former la plaque. *E*, formation du fuseau, commencement du dédoublement longitudinal des baguettes courbes. *F*, la scission longitudinale est complète. *G*, séparation et direction inverse des moitiés de chaque baguette. *H*, glissement vers les pôles, sur les fils du fuseau, des moitiés de baguettes. *J*, rassemblement, avec contraction et soudure bout à bout, des baguettes à l'un des pôles (d'après Guignard).

dissolution de la membrane; en même temps, les granulations chromatiques s'y rapprochent, s'y accollent, s'y fusionnent même dans la linine qui les renferme. A vrai dire, le noyau a dès lors morphologiquement disparu, et le filament nucléaire auquel il se réduit est plongé directement dans le protoplasme, où il peut même, en écartant de plus en plus ses replis, se répandre assez loin (fig. 322).

Puis, le filament ainsi étalé se rompt transversalement en de certaines places déterminées, et se coupe en un certain nombre de tronçons ou de baguettes, droites ou courbées en arc ou en fer à cheval (fig. 323 et 325, C). Le nombre de ces bâtonnets a paru fixe dans les divers cas où l'on a pu les compter; il y en a toujours douze, par exemple, dans le noyau primaire du sac embryonnaire (fig. 324) et dans celui des cellules mères du pollen (fig. 325) du Lis (*Lilium*), huit dans l'Alstrémère (*Alstrœmeria*), seize dans le Listère (*Listera*), etc. Par l'action ménagée de l'eau de Javel, on peut d'ailleurs réduire le filament dans ses tronçons constitutifs, alors que le noyau est encore à l'état de repos. Ces deux circonstances portent à croire que les baguettes préexistent dans le filament, où elles ne sont que rapprochées ou accolées bout à bout; de même que le filament préexiste dans le réseau, où ses anastomoses apparentes ne sont que des contacts ou des accolements locaux.

Quoi qu'il en soit, dès avant cette séparation, ceux des filets rayonnants qui, des deux pôles protoplasmiques, se dirigeaient vers le noyau, se sont étendus dans la substance qui sépare les replis du filament et se sont rejoints, formant ainsi d'un pôle à l'autre, à travers l'espace primitivement occupé par le noyau, une sorte de fuseau qui dérive du protoplasme ambiant (fig. 323 et 324, E). Les fils délicats de ce fuseau sont en nombre déterminé, en rapport avec celui des bâtonnets chromatiques; il y en a douze, par exemple, dans le noyau primaire du sac embryonnaire du Lis (*Lilium*), où il y a également douze segments chromatiques (fig. 324).

Bientôt les bâtonnets, qui ont continué à se raccourcir un peu et par suite

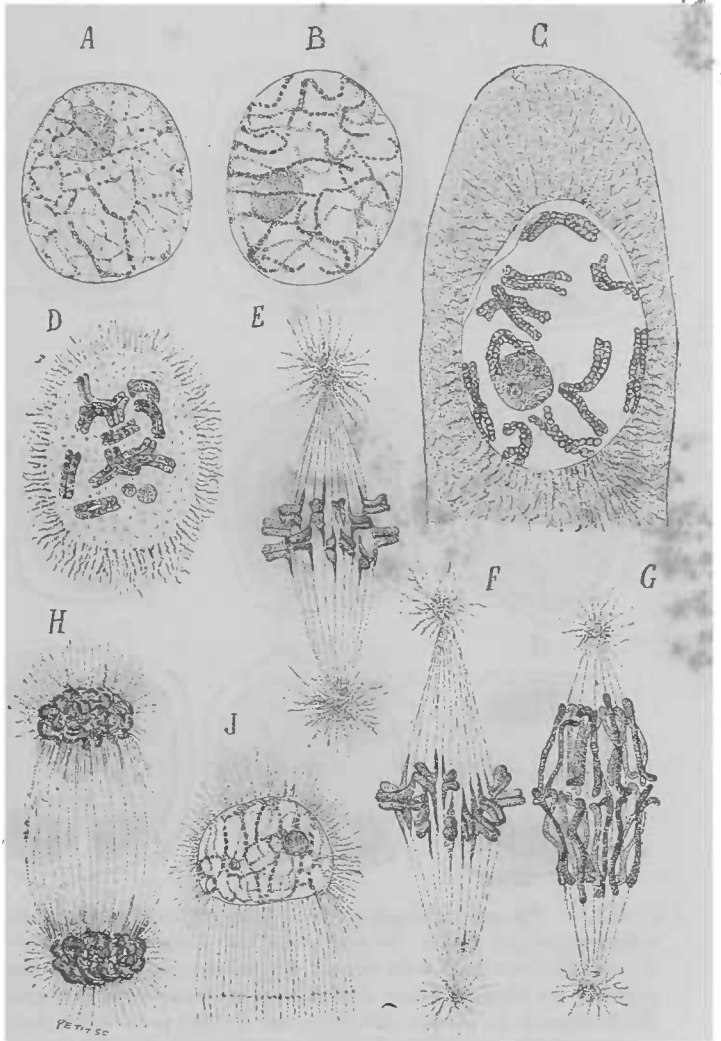


Fig. 324. — Phases successives de la bipartition du noyau primaire du sac embryonnaire du Lis (*Lilium candidum*). A, noyau à l'état de repos. B, le même pendant la contraction du filament. C, sommet du sac avec le noyau; le filament s'est rompu en douze bâtonnets courbes, dans chacun desquels les granules de chromatine se sont divisés transversalement. D, dissolution de la membrane et pénétration du protoplasme dans l'enceinte du noyau. E, formation du fuseau reliant les pôles et rapprochement des bâtonnets dédoublés longitudinalement en plaque équatoriale. F, commencement de la séparation des deux moitiés de chaque bâtonnet. G, séparation complète et glissement vers les pôles, le long des fils du fuseau, des moitiés de bâtonnets. H, rassemblement et contraction, avec torsion et ajustement bout à bout, des bâtonnets aux deux pôles. I, achèvement des noyaux nouveaux, par formation de la membrane, du nucléole et du suc, avec élargissement des mailles du réseau; les fils du fuseau se sont multipliés; chacun d'eux commence à s'épaissir en son milieu (d'après Guignard).

à devenir plus épais, disposent chacun une de leurs extrémités s'ils sont droits, leur coude s'ils sont courbés en arc, sur l'un des fils du fuseau. Ils se rapprochent finalement le plus possible du plan passant par l'équateur du

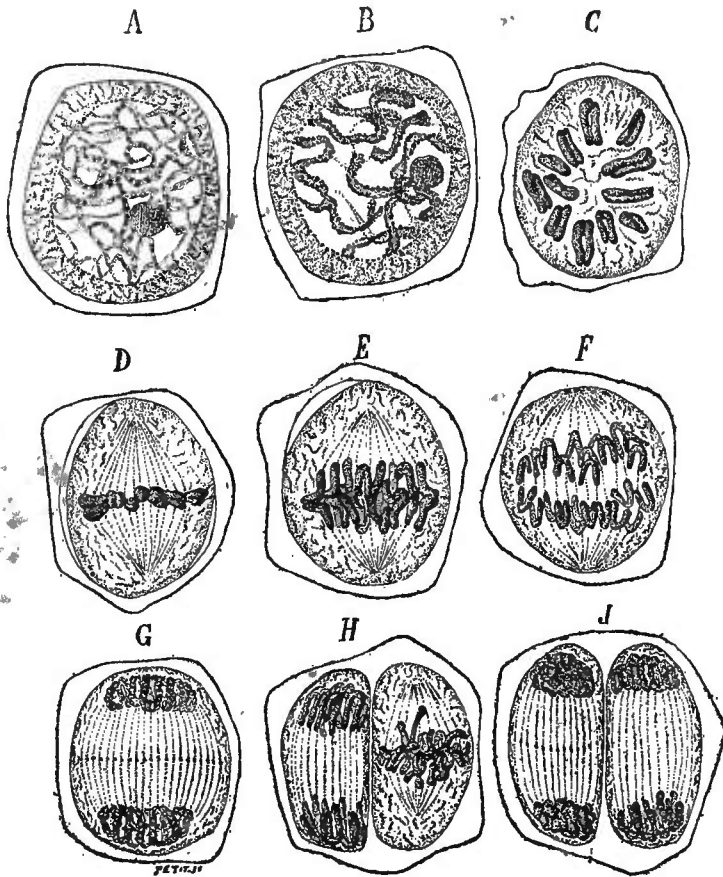


Fig. 325. — Phases successives de la bipartition du noyau dans la cellule-mère des grains de pollen du Lis (*Lilium chalcedonicum*). A, cellule avec noyau au repos. B, contraction, épaississement et rupture du filament, avec dédoublement transversal des granules chromatiques. C, plaque nucléaire, vue de face par le pôle, montrant les douze bâtonnets dédoublés; la membrane et le nucléole ont disparu. D, fuseau et plaque, vus de profil. E, les deux moitiés de chaque bâtonnet se séparent et divergent en sens contraire, le long des fils. F, séparation complète et glissement vers les pôles des douze moitiés de bâtonnets, courbées en U. G, rassemblement aux pôles et soudure bout à bout des bâtonnets; épaississement médian des fils du fuseau. H, la cloison cellulaire est complète; le noyau de droite est à la phase de la plaque nucléaire, celui de gauche à une phase plus avancée de son nouveau dédoublement. J, le noyau de droite a ses deux moitiés concentrées aux pôles; à gauche, la membrane commence à se constituer (d'après Guignard).

fuseau, en s'écartant l'une de l'autre et en se rapprochant de plus en plus des pôles (fig. 323, G, H; fig. 324, G; fig. 325, E, F). A chacun de ceux-ci viennent donc en définitive s'accumuler en un groupe compact toutes les moitiés de même sens des bâtonnets primitifs. Là, ces nouveaux bâtonnets se contractent, s'enchevêtrent, rapprochent, accolent ou soudent leurs extrémités libres, d'abord du côté du pôle, puis du côté de l'équateur, et reconstituent de la sorte un filament serré et pelotonné (fig. 323, J; fig. 324, H; fig. 325, G).

Enfin autour de chaque filament ainsi reconstitué au pôle, le protoplasme se condense en une membrane continue; la matière comprise entre cette membrane et le filament, ainsi que celle qui sépare les replis de ce dernier,

rayonnent autour du centre, ce que l'on voit bien en regardant le fuseau dans la direction de l'axe; ils forment ainsi tous ensemble une sorte de plaque (fig. 323 et 324, E et F; fig. 325, C et D).

Puis, dans chaque bâtonnet, les granulations chromatiques se dédoublent transversalement et se disposent en deux séries parallèles (fig. 324, C, D; fig. 325, B); après quoi, la linine se fend à son tour dans le sens de la longueur entre les deux séries de granulations (fig. 323, fig. 324, E, F; fig. 325, C, D). La scission longitudinale commence au point le plus rapproché du centre de figure de la plaque, c'est-à-dire au bout central du bâtonnet s'il est droit, à son coude s'il est courbe; puis elle marche progressivement vers l'extérieur. Après leur isolement complet, les deux moitiés de chaque bâtonnet glissent sur le fil correspondant du

prend les caractères du suc du noyau primitif; et dans cette matière, vers le centre, une portion sphérique se condense, acquiert des propriétés analogues à celles de la membrane et régénère un nucléole (fig. 326, *J*).

C'est ainsi qu'au lieu du noyau primitif la cellule possède maintenant deux noyaux nouveaux, tout pareils au noyau primitif, à part leur dimension, et renfermant chacun exactement la moitié du filament du noyau primitif, notamment la moitié de la chromatine qu'il contenait. Ce qu'il faut bien remarquer toutefois c'est que l'initiative du phénomène vient du protoplasme, comme l'atteste la formation préalable des pôles, c'est aussi qu'une partie du noyau primitif se refond d'abord dans le protoplasme, et que celui-ci cède ensuite une partie de sa substance aux deux nouveaux noyaux pour les reconstituer. Le protoplasme prend donc une part active à la division du noyau.

**Cas où la bipartition du noyau n'est pas suivie du cloisonnement de la cellule.** — D'ordinaire, la bipartition du noyau est bientôt suivie de la formation dans le protoplasme d'une cloison perpendiculaire à la ligne des centres des deux nouveaux noyaux, c'est-à-dire de la bipartition du protoplasme, et par conséquent de la division de la cellule tout entière en deux cellules nouvelles (fig. 325, *G, H*); nous reviendrons plus tard sur ce point. Mais il n'en est pas toujours ainsi.

Dans les Algues de la famille des Siphonées, comme la Vauchérie (*Vaucheria*), le Caulerpe (*Caulerpa*), etc., dans les Champignons de l'ordre des Oomycètes, comme le Mucor (*Mucor*), le Péronospore (*Peronospora*), le Saprologne (*Saprolegnia*), etc., la cellule primitive, spore ou œuf, s'accroît indéfiniment sans se cloisonner et produit ainsi un thalle à structure continue (p. 9).

Le noyau primitif subit aussi indéfiniment le phénomène de bipartition que l'on vient de décrire et le thalle adulte renferme dans son protoplasme des millions de noyaux (fig. 2, p. 10, et fig. 326). Chez d'autres Thallophytes,

comme les Cladophores (*Cladophora*) parmi les Algues, le thalle se cloisonne seulement de temps en temps et se compose de compartiments plus ou moins volumineux, renfermant aussi chacun un plus ou moins grand nombre de noyaux issus de la bipartition répétée du noyau primitif (fig. 327). Chez les plantes à structure continue, le thalle découpe aussi, à une certaine

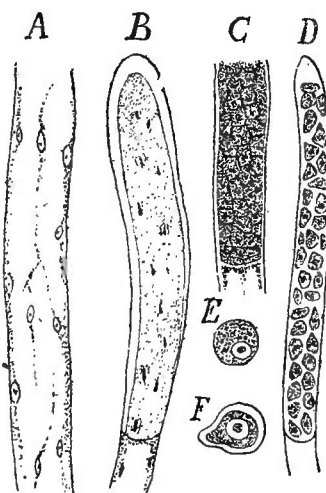


Fig. 326. — Portion du thalle d'un Saprologne (*Saprolegnia ferax*), avec ses nombreux noyaux en *A*. *B*, un sporange, avec ses multiples noyaux. *C*, formation des zoospores autour de chaque noyau. *D*, zoosporange mûr. *E*, zoospore devenue immobile et revêtue d'une membrane de cellulose. *F*, la même commençant à germer (d'après Strasburger).

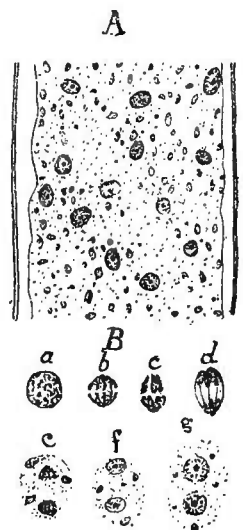


Fig. 327. — Portion médiane d'un article du thalle d'une Cladophore (*Cladophora luteo-virens*), montrant, en *A*, les nombreux noyaux. *B*, phases successives de la bipartition d'un de ces noyaux (d'après Strasburger).

époque, çà et là un compartiment à nombreux noyaux, dans lequel se forment les spores (fig. 326, *B*, *C* et *D*).

Dans les plantes supérieures, où la structure est ordinairement cellulaire (p. 14, fig. 4), il arrive cependant que, dans certains points du corps, le cloisonnement n'ait pas lieu. Là, une cellule primitive grandit pendant longtemps en faisant subir à son noyau des bipartitions répétées, toujours suivant le mode qu'on vient d'étudier, mais sans jamais se cloisonner dans l'intervalle. Elle renferme donc à la fin un grand nombre de noyaux. On la regarde quelquefois comme étant une *cellule à noyaux multiples*; mais en réalité elle ne mérite plus le nom de cellule. Elle correspond, en effet, non pas à une cellule ordinaire, mais à un groupe de pareilles cellules, à un tissu, où le cloisonnement aurait avorté. C'est ce que nous avons nommé un article (p. 18).

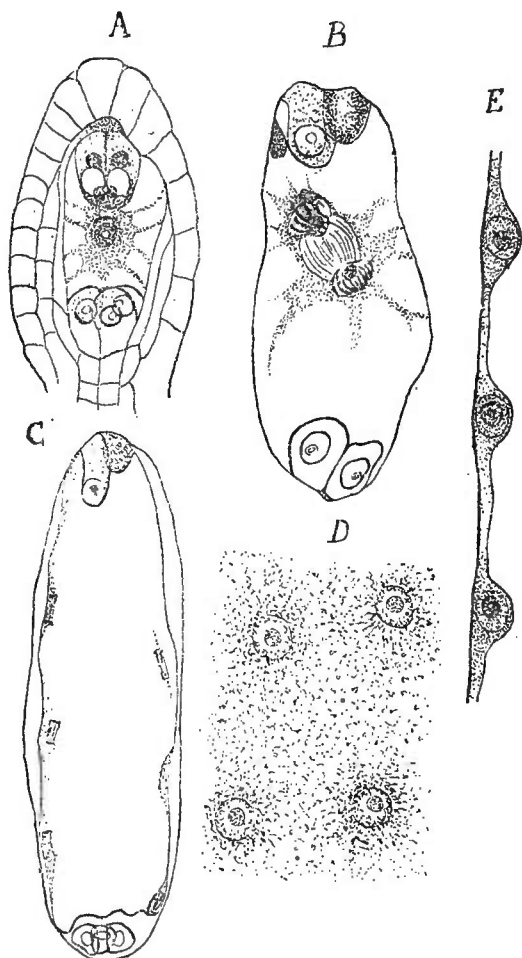


Fig. 328. — Myosure (*Myosurus minimus*). *A*, section longitudinale du nucelic, montrant le sac embryonnaire avec son noyau secondaire; en haut, l'oosphère et les deux synergides; en bas, les trois antipodes. *B*, première bipartition du noyau secondaire. *C*, noyaux multiples en voie de bipartition dans la couche pariétale. *D*, noyaux, après la multiplication, régulièrement espacés dans la couche pariétale, vus de face. *E*, les mêmes, vus dans la section longitudinale (d'après Strasburger).

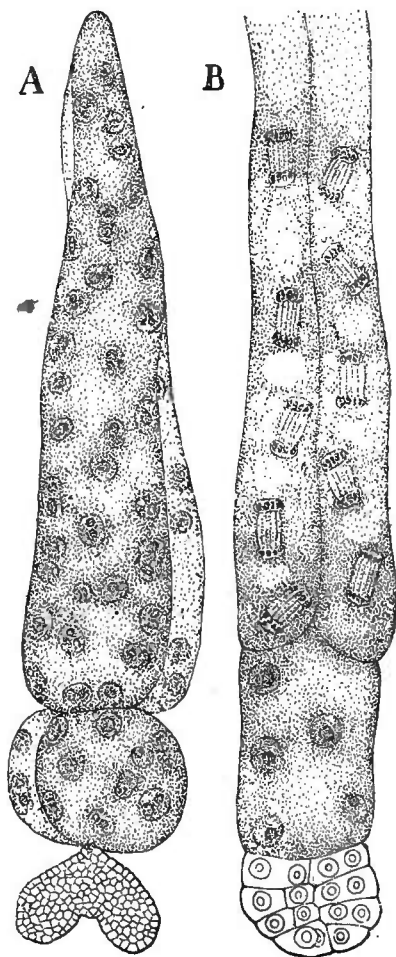


Fig. 329. — Suspenseur de l'embryon des Viciées. *A*, de l'Orobe (*Orobus angustifolius*). *B*, du Pois (*Pisum sativum*); les noyaux y sont en voie de bipartition (d'après Guignard).

des Mucors, des Saprologènes, etc., sont aussi des articles. On connaît d'assez nombreux exemples de pareils articles dans des plantes à structure d'ailleurs cellulaire. Quelquefois l'article n'a qu'une existence temporaire, due à un simple

Nous dirons donc que le thalle des Cladophores, etc., est tout entier cloisonné en articles, et que les sporanges



retard dans le cloisonnement cellulaire. Il en est ainsi, par exemple, dans le sac embryonnaire des Angiospermes, dans le temps qui suit la formation de l'œuf (fig. 328). Le plus souvent il est définitif, par l'avortement complet du cloisonnement. C'est ce qu'on observe dans le suspenseur de l'embryon chez diverses Phanérogames, notamment parmi les Légumineuses chez les Viciées (fig. 329), comme le Pois (*Pisum*), l'Orobe (*Orobus*), etc., chez certains Corydalles (*Corydallis ochroleuca*), etc. C'est ce qu'on rencontre aussi dans les fibres libériennes du Houblon (*Humulus*), de

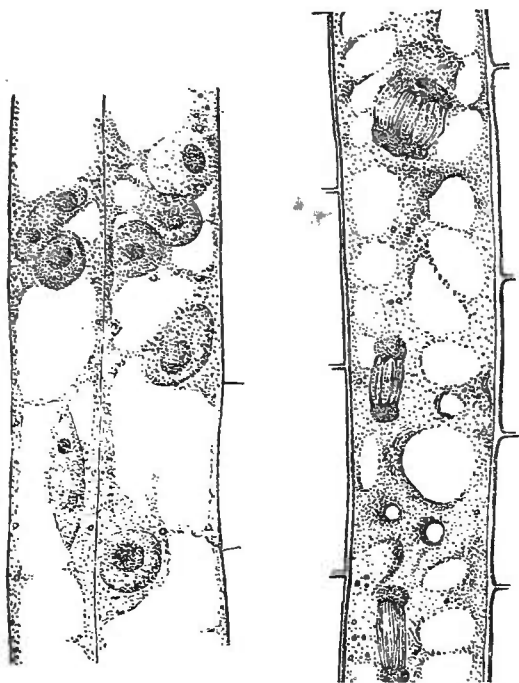


Fig. 330. — Portions de tubes laticifères d'Ortie (*Urtica dioica*). A droite, noyaux en voie de bipartition. A gauche, les deux tubes en contact ont de nombreux noyaux en repos, arrondis ou fusiformes (d'après Treub).

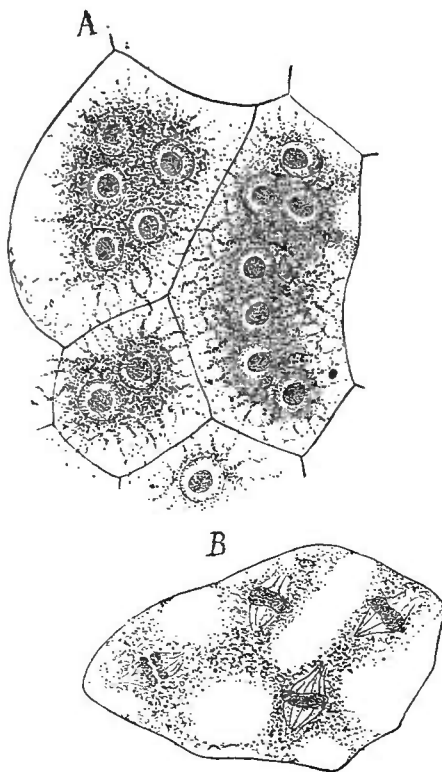


Fig. 331. — Compartiments à noyaux multiples de l'albumen du Corydalle creux (*Corydallis cava*); en B, il sont en voie de bipartition (d'après Strasburger).

l'Ortie (*Urtica*), de la Pervenche (*Vinca*), etc., dans les tubes sécréteurs ramifiés qui renferment le latex chez les Euphorbiacées, Urticacées (fig. 330), Apocynées, Asclépiadées, etc., quelquefois même dans l'albumen des graines, au milieu des cellules ordinaires (fig. 331), comme dans certains Corydalles (*Corydallis cava*), etc.

**Fragmentation du noyau.** — Il existe pourtant de véritables grandes cellules à noyaux multiples; mais ces noyaux dérivent alors du noyau primitif par un procédé bien différent, et beaucoup plus simple. Le noyau s'allonge, s'étrangle en son milieu et enfin se partage en deux moitiés, qui s'isolent l'une de l'autre. Bientôt chacun des noyaux nouveaux s'allonge à son tour, s'étrangle, se découpe en deux moitiés et ainsi de suite (fig. 332). Parfois les étranglements successifs demeurent incomplets et les noyaux restent unis en chapelet. Aucune disparition du contour propre du noyau, aucune fusion de sa substance molle avec le protoplasme de la cellule n'accom-

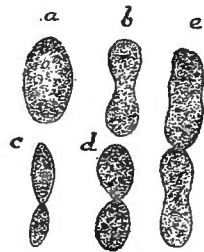


Fig. 332. — Fragmentation progressive d'un noyau dans une cellule internodale d'un Charagne (*Chara*) (d'après Strasburger.)

pagne ce mode de division; il paraît donc utile de le distinguer de la bipartition normale, sous le nom de *fragmentation*. Les choses se passent ici comme dans la bipartition de la plupart des leucites en général et notamment des corps chlorophylliens.

Il en est régulièrement ainsi dans les grandes cellules internodales des Characées (fig. 332), où les noyaux en voie de division se montrent allongés,

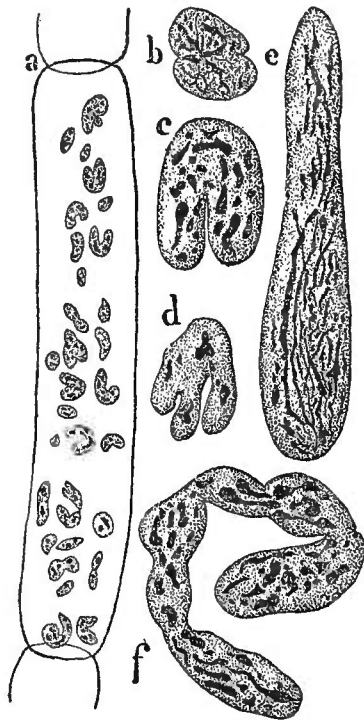


Fig. 333. — Noyaux multiples en voie de fragmentation dans un Charagne (*Chara foetida*); la chromatine y est colorée par l'hématoxyline (d'après Johow).

recourbés et lobés d'une façon très irrégulière (fig. 333), dans les parties les plus âgées du thalle tubuleux des Valonies (*Valonia*), dans les cellules âgées du parenchyme de diverses Phanérogames, comme la Tradescantie (*Tradescantia*), l'Ail (*Allium*), l'Anthure (*Anthurium*), l'Orchide (*Orchis*), etc. Il en est de même dans les cellules dont on détermine l'hypertrophie par une cause quelconque, une blessure, par exemple, ou l'action d'une trop forte chaleur. Chez les Ophioglossées, on trouve, dans les cellules âgées, des noyaux diversement entaillés et lobés; toutefois, il ne paraît pas que les étranglements se rejoignent au centre pour rendre la fragmentation complète. De pareils noyaux lobés ont été observés aussi dans les grains de pollen des Angiospermes.

**Fusion de plusieurs noyaux en un seul.** —

Dans les articles, il n'est pas rare de voir deux noyaux se rapprocher, se toucher et se confondre en un seul en fusionnant jusqu'à leurs nucléoles. C'est ainsi que le noyau qui occupe la région centrale du sac embryonnaire des Angiospermes au moment de la formation de l'œuf (fig. 266, 267,

268; fig. 305 et 328 A) résulte, comme on le verra plus tard, de la fusion de

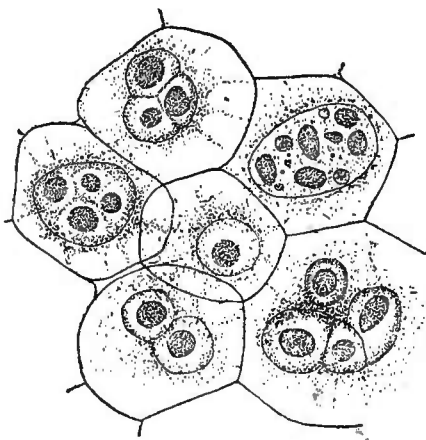


Fig. 334. — Fusion progressive des noyaux multiples en un seul dans l'albumen du Corydalle (*Corydalis cava*) (d'après Strasburger).

deux noyaux distincts. Ailleurs trois, quatre noyaux ou davantage s'unissent en un seul; celui-ci présente, tant que la fusion n'est pas complète, un contour échancré qui pourrait le faire prendre pour un de ces noyaux lobés par fragmentation incomplète dont il vient d'être question. On a des exemples de cette fusion multiple dans les cellules de l'albumen de diverses Angiospermes (fig. 334). On l'a observée aussi dans l'article qui constitue l'appareil femelle de divers Champignons oomycètes, comme le Saprolegne (*Saprolegnia*), le Pythe (*Pythium*), etc.

**Origine et fin du noyau.** —

Tout noyau dérive d'un noyau antérieur par voie de bipartition ou de fragmentation. L'apparition d'un nouveau noyau, au

sein d'un corps protoplasmique qui en aurait été jusque là dépourvu, est un phénomène qui n'a été jusqu'ici observé chez aucune plante. La substance du filament nucléaire, notamment la chromatine, a donc sa première origine cachée dans le passé le plus reculé; actuellement elle ne naît pas, elle se continue seulement. A chaque nouvelle bipartition du noyau, une partie de sa masse, le suc, la membrane et le nucléole, fait retour, comme on sait, au protoplasme général, mais son filament chromatique se conserve distinct et se retrouve tout entier dans les deux nouveaux noyaux.

Quand la cellule perd son activité et meurt comme telle, le noyau y disparaît, naturellement, en même temps que le protoplasme. Cette disparition est souvent très précoce et contemporaine de la différenciation même de la cellule, comme on le voit dans les vaisseaux, les tubes criblés et à un moindre degré dans les fibres de sclérenchyme.

**Rôle du noyau.** — Le noyau ne manque que chez les Algues de l'ordre des Cyanophycées. Son existence presque générale suffit à lui faire assigner dans la cellule un rôle très important. Mais quel est ce rôle? Quelle part prend la nucléine qui le compose essentiellement dans les phénomènes de nutrition et d'activité cellulaire? Est-il simplement le lieu de concentration et d'utilisation du phosphore? C'est ce qu'il n'est pas encore possible de préciser.

Si, dans une Spirogyre (*Spirogyra*) ou un Zygnème (*Zygnema*), on sépare le corps protoplasmique d'une cellule en deux parties, celle qui renferme le noyau peut seule reformer une membrane et régénérer une cellule complète. L'autre en est incapable et ne reforme pas de noyau; elle demeure pourtant vivante assez longtemps et produit même de l'amidon à la lumière (1). Le noyau est donc bien nécessaire au maintien de la vie de la cellule.

**Substances diverses incluses dans le noyau.** — Il se produit quelquefois dans la substance du noyau divers leucites et notamment des grains de chlorophylle, semblables à ceux du corps protoplasmique. Ces grains y sont assez nombreux pour que le noyau paraisse complètement vert dans la Blasie (*Blasia pusilla*), parmi les Hépatiques, chez diverses espèces de Poivre (*Piper*), dans les feuilles de Magnolier (*Magnolia grandiflora*), dans les jeunes fruits de Coqueret (*Physalis Alkekengi*), etc.

Il s'y forme aussi, dans quelques végétaux, une substance albuminoïde spéciale, qui cristallise et s'y dépose en nombreux cristaalloïdes, comme on le voit dans toutes les régions de la plante chez la Lathrée (*Lathræa squamaria*), l'Utriculaire (*Utricularia*) et la Grassette (*Pinguicula*). Ce sont de minces tables en forme de rectangle, de losange ou de trapèze; elles se rattachent probablement au système rhombique.

Le noyau sépare parfois dans sa masse de petits grains d'amidon comme dans la Tradescantie (*Tradescantia*), l'Emice (*Emex*), le Charagné (*Chara crinita*), etc., ou de fines gouttelettes d'huile grasse comme dans le Gouet (*Arum*), etc. Diverses matières colorantes le teignent çà et là uniformément, soit en beau bleu, comme dans certains Bugles (*Ajuga pyramidalis*) et diverses Morelles (*Solanum nigrum*), etc., soit en rouge rosé ou violacé, comme dans

(1) Klebs : *Ueber den Einfluss des Kernes in der Zelle* (Biolog. Centralblatt, 1887).

certaines Tradescanties (*Tradescantia*), diverses Morelles (*Solanum guineense*), certains Podocarpes (*Podocarpus sinensis*), etc. Il renferme quelquefois du tannin, qui se colore en vert noirâtre par le chlorure de fer.

En résumé, le noyau paraît doué dans certaines circonstances d'une activité chimique comparable à celle du protoplasme général de la cellule ou de ses divers leucites. Mais sans doute c'est qu'alors il n'est plus véritablement le noyau, et qu'en perdant ses caractères propres il a passé en réalité à l'état de leucite.

### § 3

#### Les leucites et leurs dérivés inclus.

Après le protoplasme et le noyau, nous devons étudier les leucites (p. 10), qui sont, comme le noyau, directement plongés dans le protoplasme fondamental.

Nous les considérerons d'abord dans leurs caractères généraux, puis dans les divers produits qui dérivent de leur activité.

**Caractères généraux des leucites (1).** — C'est principalement par leurs

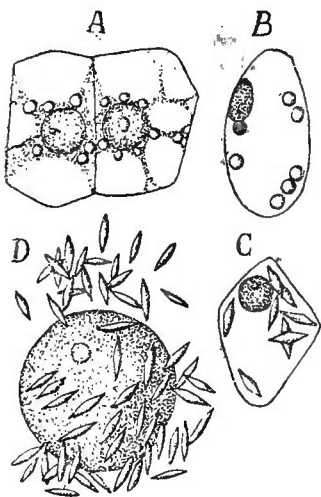


Fig. 335. — Leucites incolores, sphériques dans A et B, fusiformes dans C et D. A, cellules périphériques de la tige du Philodendron (*Philodendron grandifolium*); B et C, de la graine du Mélandre (*Melandrium macrocarpum*); D, de la racine du Phaje (*Phajus grandiflorus*): les leucites y sont amassés autour du noyau (d'après W. Schimper).

propriétés physiques, et notamment par leur réfringence, que les leucites se distinguent nettement au sein du protoplasme (fig. 335). Leur forme est sphérique ou ovale (fig. 335, A et B), comme dans la Colocase (*Colocasia*), le Philodendre (*Philodendron*), la Bette (*Beta*), etc., parfois allongée en fuseau ou en bâtonnet (fig. 335, C et D), comme dans le Phaje (*Phajus*), le Mélandre (*Melandrium*), etc. Ils commencent quelquefois par être sphériques, et plus tard s'allongent en fuseau, comme dans le Balisier (*Canna*). Leur consistance est variable et aussi leur réfringence; on les voit tantôt plus brillants, tantôt plus pâles. Dans ce dernier cas surtout, l'eau les pénètre, les gonfle fortement et enfin les dissout. L'alcool, surtout la dissolution alcoolique d'iode, les contracte légèrement, leur donne de la résistance et les rend plus faciles à étudier; en même temps, sous l'influence de l'iode, ils se colorent en jaune plus ou moins foncé, suivant la concentration. Ils se colorent aussi en jaune par l'acide nitrique et jouissent d'ailleurs de toutes les réac-

tions des matières albuminoïdes.

Ils sont diversement disposés dans le protoplasme. Tantôt on les trouve localisés dans la couche qui enveloppe le noyau, comme dans les cellules périphériques des feuilles du Philodendre (*Philodendron grandifolium*) (fig. 335, A), dans le rhizome de la Colocase (*Colocasia antiquorum*), dans la racine

(1) Trécul : *Des formations vésiculaires dans les cellules végétales* (Ann. des sc. nat., 4<sup>e</sup> série, t. X, p. 20, 1858). — W. Schimper : *Botanische Zeitung*, 1880, p. 881.

du Phaje (*Phajus grandiflorus*) (fig. 335, *D*), etc. Tantôt ils sont distribués à la fois autour du noyau, dans la couche pariétale et dans les bandelettes rayonnantes, comme dans la graine de la Bette (*Beta trigyna*), etc. Tantôt enfin ils se trouvent tous nichés dans le protoplasme pariétal, comme dans la graine du Mélandre (*Melandrium macrocarpum*) (fig. 335, *B* et *C*). Ils demeurent toujours plongés dans le protoplasme; on ne les voit jamais ni dans le suc cellulaire, ni dans le noyau.

Pendant que la cellule s'accroît, les leucites qu'elle possédait à l'origine grandissent en même temps chacun pour son compte et, quand ils ont acquis un certain volume, ils se divisent par le milieu en deux leucites nouveaux, qui à leur tour croissent et plus tard subissent une nouvelle bipartition. Il vont ainsi se multipliant au sein du protoplasme. La bipartition s'opère ordinairement de dehors en dedans par un étranglement progressif et ressemble alors à la fragmentation du noyau; quelquefois cependant elle a lieu par une scission simultanée dans toute la masse. De leur côté, les leucites qui se trouvaient renfermés dans le protoplasme au moment où il s'est séparé d'un protoplasme voisin pour constituer la cellule considérée, proviennent tous, ainsi que ceux du protoplasme voisin, de la bipartition d'un certain nombre de leucites antérieurs, et ainsi de suite en remontant dans le passé. Comme les noyaux, les leucites procèdent donc toujours, par voie de bipartition, d'un leucite préexistant. Pas plus que le noyau, ils ne naissent jamais directement du protoplasme.

Les leucites demeurent souvent incolores, même en pleine lumière, comme dans l'assise périphérique de la feuille des Philodendres (*Philodendron*) ou dans la graine des Caryophyllées. Leur activité est alors principalement consacrée à la formation des grains d'amidon; ce sont des *amyloleucites*. Tous les exemples cités plus haut ont été pris à dessein parmi ces leucites incolores, ou *leucileucites*, qui sont les plus simples de tous. Plus fréquemment encore ils produisent des principes qui les colorent, et ils passent ainsi, dans des conditions favorables, à l'état de *chromoleucites*. C'est en eux notamment que se produit d'ordinaire le plus important de tous les principes colorants des plantes, la chlorophylle. En se colorant, ils ne perdent pas la propriété de former des grains d'amidon et même ils acquièrent celle de produire plusieurs autres substances, comme il sera dit plus loin. Étudions d'un peu plus près ces leucites colorés.

**Leucites diversement colorés ou chromoleucites (1).** — Dans les tiges et les feuilles des plantes étiolées, les leucites sont d'abord incolores. Mais bientôt il s'y forme un principe colorant jaune, qui les imprègne et les colore uniformément: c'est la *xanthophylle*, nommée aussi *étioline*. Les leucites passent ainsi à l'état de grains jaunes pâles, qu'on peut nommer *xantholeucites*. Si la plante étiolée est soumise à l'action de la lumière à une température assez

(1) Meyer : *Ueber Chlorophyllkörner, Stärkekügelchen und Farbkörper* (Bot. Centralblatt, XII, 1883). — Schimper : *Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde* (Jahrbücher f. wiss. Bot., XVI, 1885). — Courchet : *Recherches sur les chromoleucites* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VII, 1888).

basse, vers 2°-4° pour l'Avoine (*Avena*), vers 6°-10° pour l'Artichaut (*Cynara*) et l'Hélianthe (*Helianthus*), vers 9°-10° pour le Haricot (*Phaseolus*) et la Courge (*Cucurbita*), la production de xanthophylle est rapidement augmentée dans les grains, les feuilles de viennent d'un jaune plus foncé, et même d'un jaune orangé. Ce sont les radiations de la moitié la moins réfrangible du spectre qui sont les seules actives dans ce phénomène (1).

La xanthophylle est insoluble dans l'eau et soluble dans l'alcool. Pour la préparer, on fait bouillir dans l'eau les feuilles étiolées, on les dessèche, on les pulvérise et on les traite par l'alcool fort. La dissolution alcoolique est mise en contact avec du noir animal en grains qui s'empare de la xanthophylle et laisse dans le liquide les matières grasses, cireuses, etc., qui s'y trouvaient mélangées. On décante, puis on lave le noir avec de l'alcool faible, qui reprend et entraîne le principe colorant et qui le laisse cristalliser par évaporation.

Le spectre d'absorption de la xanthophylle contient trois larges bandes noires dans la moitié la plus réfrangible, comme on le voit dans la partie inférieure de la figure 49, p. 170. Ni la composition chimique, ni les propriétés de cette substance n'ont encore été fixées avec quelque précision. On sait seulement que ses dissolutions ne sont pas fluorescentes et sont peu altérables à la lumière, que les acides sulfurique et chlorhydrique la décomposent en la faisant passer d'abord au vert émeraude, puis au bleu et que les alcalis ne l'altèrent pas.

Un grand nombre de fleurs doivent la coloration jaune ou orangée qui dore leurs pétales, comme dans l'Éranthe (*Eranthis hiemalis*), l'Hélianthe (*Helianthus annuus*), etc., ou leurs anthères, comme dans le Safran (*Crocus*), le Colchique (*Colchicum*), etc., à des leucites jaunes permanents. Les xantholeucites peuvent provenir aussi, comme on le dira plus loin, de la dégradation de leucites plus compliqués.

Dans la racine de Dauce carotte (*Daucus Carota*), dans quelques fruits, comme ceux du Gouet vulgaire (*Arum vulgare*), du Concombre melon (*Cucumis Melo*), de la Passiflore limbée (*Passiflora limbata*), de la Tomate comestible (*Lycopersicum esculentum*), et dans certaines fleurs, par exemple dans les poils du pédicelle du Géraïne brun (*Geranium phæum*), dans les bractées de la Strélitzie (*Strelitzia reginæ*), dans la couronne du Narcisse des poètes (*Narcissus poeticus*), etc., les cellules renferment des leucites qui se colorent bientôt en orangé ou en rouge par un principe uniformément répandu dans leur masse. Ce principe y cristallise souvent en forme de fuseaux, de tables à trois pointes, etc., dérivant du prisme rhomboïdal oblique. Il est chimiquement différent de celui qui colore les xantholeucites et qui est toujours à l'état amorphe. Il est plus soluble dans l'éther que dans l'alcool, et l'acide sulfurique le colore d'abord en rouge, puis en bleu. Le pigment jaune amorphe est, au contraire, plus soluble dans l'alcool que dans l'éther, et l'acide sulfurique le colore d'abord en vert, puis en bleu. Il offre toutes les réactions de la carotène.

On ne connaît pas jusqu'ici de chromoleucites colorés autrement qu'en jaune par la xanthophylle et en orangé ou en rouge par la carotène, si l'on

(1) Elfving : Ueber eine Beziehung zwischen Licht und Etiolin (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II, p. 495, 1880).

met à part, bien entendu, les leucites verts qui vont nous occuper maintenant.

**Leucites verts ou chloroleucites (1).** — De tous les chromoleucites, les plus importants sont les leucites verts ou chloroleucites. Quelquefois, comme dans certaines Algues, sous l'influence de la lumière, les leucites, d'abord incolores, se teignent bientôt et directement en vert par de la chlorophylle et deviennent immédiatement des chloroleucites. Mais le plus souvent, surtout chez les Angiospermes, ce sont des leucites déjà colorés en jaune, des xantholeucites, qui, sous l'influence de la lumière quand la température est suffisante, produisent en outre de la chlorophylle et se transforment de la sorte en chloroleucites. On obtient ainsi ces leucites colorés par deux pigments à la fois, qu'on appelle souvent corps chlorophylliens ou assez improprement « grains de chlorophylle », et qui donnent aux feuilles leur couleur verte. En raison de leur extrême importance, nous devons les étudier d'un peu plus près.

**Forme diverse des chloroleucites.** —

Chez certaines Algues, les chloroleucites offrent une assez grande diversité de formes. Tantôt ce sont des disques transversaux parallèles, séparés par d'assez larges zones incolores et formant dans la cellule autant de diaphragmes verts, comme dans la Sphéroplée annelée (*Sphæroplea annulina*); tantôt une seule plaque longitudinale axile, comme dans le Mésocarpe (*Mesocarpus*); tantôt plusieurs lames longitudinales rayonnantes, unies suivant l'axe de manière à dessiner une étoile sur la section transversale de la cellule, comme dans les Clostères (*Closterium*); tantôt un ou plusieurs rubans spiralés (fig. 336), ac-

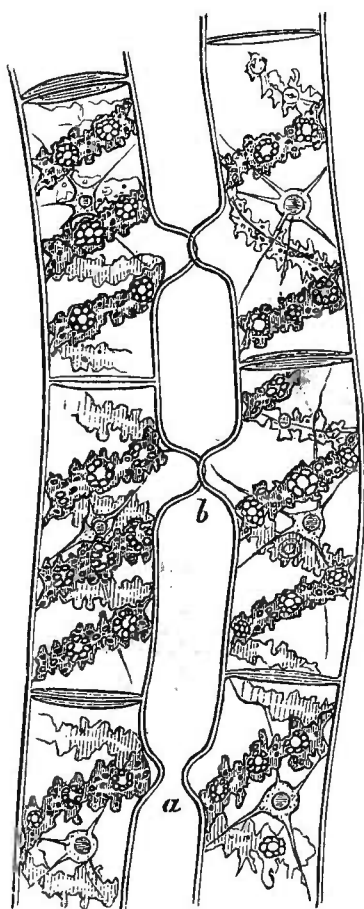


Fig. 336. — Quelques cellules de deux filaments rapprochés de Spirogyre (*Spirogyra longata*), montrant les chloroleucites en forme de rubans spiralés; ils renferment des grains d'amidon groupés en cercle autour d'un pyrénoïde et des gouttelettes d'huile (Sachs).

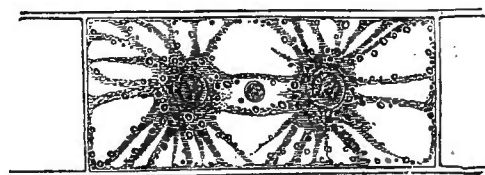


Fig. 337. — Une cellule de Zygnème (*Zygnema cruciatum*), avec ses deux chloroleucites étoilés, contenant chacun au centre un gros grain d'amidon (Sachs).

colés à la paroi, comme dans les Spirogyres (*Spirogyra*); tantôt enfin des corps étoilés (fig. 337), flottant dans la masse générale, comme dans les Zygnèmes (*Zygnema*).

(1) Mohl : *Ueber den Bau des Chlorophylls* (Botanische Zeitung, 1855). — A. Gris : *Ann. des sc. nat.*, 4<sup>e</sup> série, VII, p. 179, 1857. — Trécul : *Ibid.*, X, p. 135, 1858. — Sachs : *Physiologie végétale*, p. 341, 1868. — Hofmeister : *Die Lehre von der Pflanzenzelle*, Leipzig, 1867. —

Mais ces formes compliquées sont, pour ainsi dire, des exceptions. Dans la

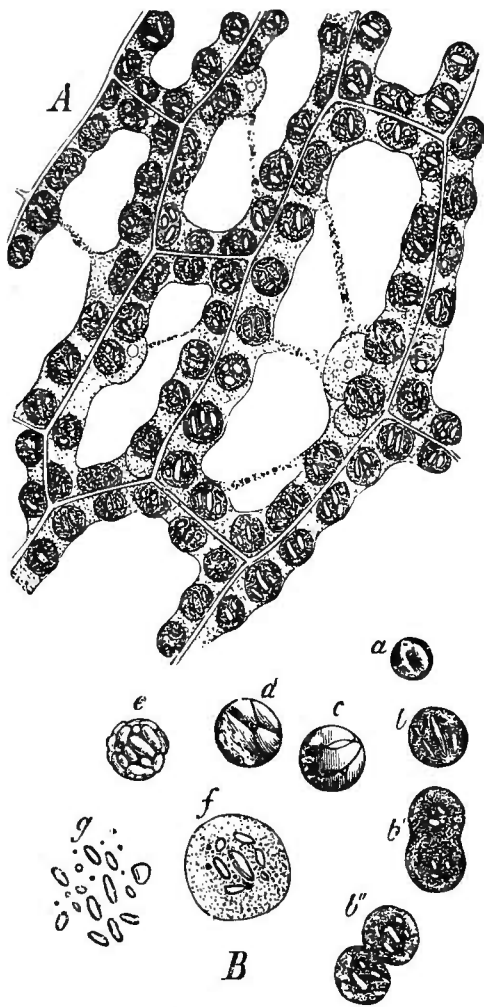


Fig. 338. — Chloroleucites de Funaire (*Funaria hygrometrica*). A, en place dans les cellules de la feuille; ils sont plongés dans la couche pariétale du protoplasme, qui contient aussi le noyau, et ils renferment des grains d'amidon. B, chloroleucites isolés, avec leur contenu amylicé; a, jeune leucite; b, leucite plus âgé; b', b'', leucite en voie de bipartition; c, d, e, leucites âgés où l'amidon occupe tout le volume du grain; f, leucite gonflé par l'eau; g, le même après l'action prolongée de l'eau; la substance est détruite, il ne reste que les grains d'amidon (Sachs).

absorbe et se gonfle. Le plus souvent le liquide y forme des vacuoles, qui vont

plupart des Algues, et dans toutes les autres plantes vertes, les chloroleucites sont tout simplement de petites masses arrondies ou polyédriques; c'est sous cette forme que, pour abrégé, on les appelle souvent des « grains de chlorophylle ». Il y en a d'ordinaire un grand nombre dans chaque cellule verte et ils sont petits (fig. 338); quelquefois pourtant ils sont très peu nombreux et beaucoup plus grands, comme dans les Sélaginelles (*Seiaginella*); dans l'Anthocère (*Anthoceros*), une des Hépatiques les plus simples, on ne trouve même dans chaque cellule qu'un seul chloroleucite relativement énorme, qui renferme le noyau dans son intérieur.

**Composition des chloroleucites.** — Par son mode même de formation, un chloroleucite ordinaire se compose d'au moins trois matières différentes: la substance fondamentale incolore, qui est le leucite primitif, et les deux principes colorants qui l'imprègnent dans toute son étendue, la xanthophylle et la chlorophylle.

Débarrassé par l'alcool ou l'éther des deux principes qui le colorent, le leucite primitif se retrouve avec sa forme et son volume originels. Sa consistance est assez ferme et son contour très vif; il est mou cependant et onctueux quand on l'écrase. Il est sensiblement homogène, dépourvu aussi bien de granules que de vacuoles; sa couche externe est seulement un peu plus dense. Mis en contact avec l'eau, il en

Kraus : *Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe*, Stuttgart, 1872 — Wiesner : *Entstehung des Chlorophylls*, Wien, 1877. — Frémy : *Comptes rendus*, LXXXIV, p. 983, 1877. — Gautier : *Bull. de la Soc. chimique*, 1877 — Mikosch : *Ueber die Entstehung der Chlorophyllkörner* (*Sitzungsberichte der Wiener Akademie*, t. LXXVIII, 1878 et t. XCII, 1885). — Pringsheim : *Jahrbücher für wiss. Botanik*, XII, 1881. — Schimper : *Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper* (*Bot. Zeit.*, 1883 et *Jahrb. für wiss. Bot.*, XVI, 1885). — Schmitz : *Die Chromatophoren der Algen* (*Verh. der nat. Ver. d. pr. Rheinlande*, XL, 1883). — Meyer : *Das Chlorophyllkorn*, Leipzig, 1883. — Tschirch : *Untersuchungen über das Chlorophyll*, Berlin, 1884. — Hansen : *Das Chlorophyllfarbstoff* (*Arb. des bot. Instit. Würzburg*, III, 1884). — Belzung : *Recherches sur l'amidon et les grains de chlorophylle* (*Ann. des sc. nat.*, 7<sup>e</sup> série, V, p. 179, 1887) — Schimper : *Sur l'amidon et les leucites* *Ibid.*, VI, p. 77, 1887).



grandissant jusqu'à faire éclater la couche externe plus résistante ; quelquefois il demeure plein, mais s'arrondit en se gonflant et présente alors nettement, suivant plusieurs directions, une division en couches alternativement plus ou moins denses, c'est-à-dire plus ou moins aqueuses, qui dessinent en lui des stries radiales et des cercles concentriques, comme dans le Bryopse (*Bryopsis plumosa*).

En décolorant les chloroleucites, l'alcool a formé une dissolution d'un beau vert qui renferme, outre les deux principes colorants, toutes les autres matières solubles des grains. Si l'on agite cette dissolution avec un volume égal de benzine et qu'on laisse reposer, le liquide se sépare en deux couches : la supérieure vert foncé, où la benzine tient en dissolution surtout de la chlorophylle ; l'inférieure jaune, où l'alcool retient la xanthophylle mêlée aux substances étrangères. Pour isoler, à l'état de pureté, la xanthophylle d'une part, la chlorophylle de l'autre, on met la dissolution alcoolique en contact avec du noir animal en grains, qui s'empare à la fois des deux matières colorantes, mais laisse toutes les impuretés dans le liquide. On décante, puis on lave le noir avec de l'alcool à 65°, qui entraîne la xanthophylle et la laisse cristalliser par évaporation, comme il a été dit plus haut. En versant ensuite sur le charbon de l'éther anhydre ou mieux de l'huile légère de pétrole, on obtient une liqueur verte très foncée qui est une dissolution de chlorophylle pure. On fait évaporer lentement cette liqueur à l'obscurité et l'on voit apparaître la chlorophylle cristallisée.

**Composition chimique et propriétés de la chlorophylle.** — C'est une substance un peu molle, d'un vert intense lorsqu'elle vient d'être préparée. Elle cristallise en petites aiguilles aplaties, souvent rayonnantes, qui paraissent appartenir au système du prisme rhomboïdal oblique. Ces cristaux sont dichroïques, vert foncé par réflexion, rouge brun par transmission. Elle est insoluble dans l'eau, soluble dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, la benzine, le sulfure de carbone et l'huile de pétrole. Contrairement à ce qui est généralement admis, elle ne renferme pas trace de fer. Elle laisse seulement une petite quantité de cendres, 1,8 pour 100 environ, formées de phosphates alcalins et de magnésie avec trace de chaux. L'analyse élémentaire a donné :

|                         | Epinard ( <i>Spinacia</i> ) | Graminées |
|-------------------------|-----------------------------|-----------|
| Carbone.....            | 73,97.....                  | 73,40     |
| Hydrogène.....          | 9,80.....                   | 9,70      |
| Azote.....              | 4,15.....                   | 5,62      |
| Oxygène.....            | 10,33.....                  | 9,57      |
| Cendres. Phosphates.... | 1,75.....                   | 1,71      |
|                         | 100,00                      | 100,00    |

Ce qui correspond sensiblement à la formule  $C^{36}H^{36}AzO^4$ .

La chlorophylle a les propriétés d'un acide faible ; elle forme avec les alcalis des sels solubles, avec les autres bases des sels insolubles.

En présence de l'oxygène, soit en cristaux, soit en dissolution, elle s'altère à la lumière, même diffuse ; elle s'oxyde, jaunit d'abord, puis lentement se décolore. Le produit d'oxydation a reçu le nom de *chlorophyllane* ou

d'*hypochlorine* (1). C'est une matière huileuse, incolore et cristallisable.

On la sépare en faisant agir directement sur les grains de chlorophylle soit de l'eau chaude, soit de l'acide chlorhydrique étendu de quatre fois son

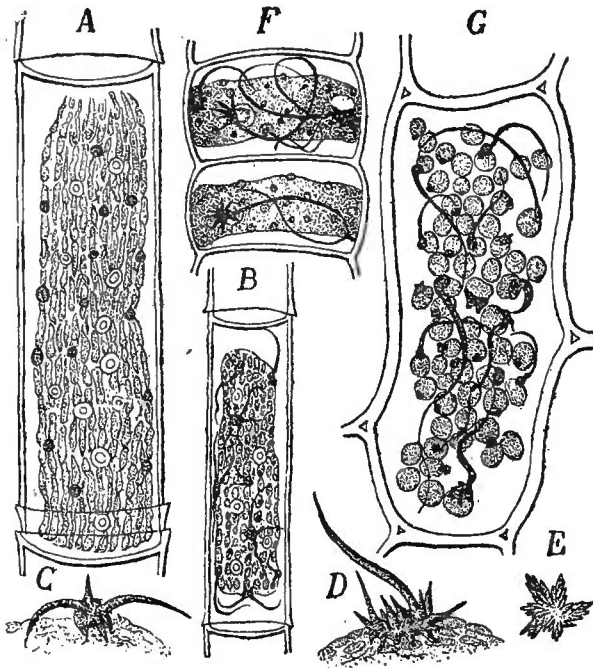


Fig. 339. — Hypochlorine : A, une cellule d'*Oedogone* (*Edogonium*), quelques heures après l'action de l'acide chlorhydrique; B, la même quelques jours après; C, D, E, cristallisations plus avancées et plus fortement grossies. F, deux cellules de *Draparnaldia* (*D. aparnaldia*), un mois après l'action de l'acide. G, une cellule d'*Elodée* (*Elodea*), après cinq mois de séjour dans l'acide (d'après Pringsheim).

volume d'eau. Au bout de quelques heures, on voit déjà perler çà et là, à la surface des grains, de fines gouttelettes qui se réunissent en gouttes pâteuses (fig. 339, A). Après plusieurs jours ou plusieurs semaines, celles-ci finissent par cristalliser en groupes de bâtonnets ou d'aiguilles d'un rouge brun (fig. 339, B, C, D, E). Bâtonnets ou aiguilles sont souvent très effilés, contournés ou même enroulés sur eux-mêmes en tire-bouchon (fig. 339, F, G). La coloration brune est due à une oxydation; elle s'efface peu à peu et à la longue les cristaux se décolorent.

Ainsi obtenue, l'hypochlorine est insoluble dans l'eau et les solutions salines, soluble dans l'alcool, l'éther, le sulfure de carbone, l'es-

sence de térébenthine et la benzine. Elle est très riche en carbone; mais sa composition chimique n'a pas encore été fixée. Elle paraît se rattacher au groupe des corps gras ou résineux, Elle est un dissolvant énergique de la chlorophylle. La lumière intense l'oxyde et l'altère plus rapidement encore que la chlorophylle.

Dans le chloroleucite, la chlorophylle se détruit aussi et se décolore rapidement en présence de l'oxygène, sous l'influence de la lumière solaire concentrée au moyen d'une lentille. Dans un milieu dépourvu d'oxygène, la lumière solaire, même concentrée, n'exerce au contraire aucun effet sur la chlorophylle.

Traitée par l'acide chlorhydrique concentré et chaud, la chlorophylle cristallisée se dédouble en deux substances: l'une vert bleuâtre, qui se dissout dans l'acide chlorhydrique, c'est l'*acide phyllocyanique*,  $C^{19}H^{22}Az^2O^3$ ; l'autre insoluble, qui se dissout en jaune brun dans l'alcool chaud dont elle se sépare en cristallisant, c'est la *phylloxanthine*, dont la formule n'a pas encore été fixée.

L'influence de la lumière sur la production de la chlorophylle, le mode d'action de la chlorophylle sur les radiations incidentes, dont elle absorbe certaines en laissant passer les autres, le nombre, la disposition, la largeur et

(1) Hoppe-Seyler : Ber. d. deutsch. chem. Gesellschaft, 1879. — Pringsheim : Jahrb. f. wiss. Bot., XII, 1881.

l'intensité relatives des bandes d'absorption dans son spectre, la manière dont l'absorption varie avec le degré de concentration de la dissolution, tout cela a été étudié et figuré avec assez de détails (p. 163 et suiv., fig. 49, 50, 51 et 52) pour qu'il soit inutile d'y revenir ici.

**Croissance et division des chloroleucites.** — Comme il a été dit plus haut pour tous les leucites en général, les chloroleucites ne naissent pas. Ils ne font que croître et se multiplier par division. Quand ils ont une forme compliquée, la forme d'un ruban spiralé par exemple, comme dans les Spirogyres, ils croissent continuellement en longueur comme le protoplasme qui les renferme, en se divisant par le milieu toutes les fois que la cellule elle-même se cloisonne. Sous leur forme habituelle de grains multiples et isolés, ils croissent aussi à mesure que s'agrandit la cellule qui les renferme; mais leur croissance est toujours limitée et bien inférieure à l'agrandissement de la cellule, dans laquelle ils occupent un espace relatif de plus en plus restreint. Si la cellule grossit également dans toutes les directions, les chloroleucites font de même et demeurent sphériques ou polyédriques. Si elle s'allonge plus fortement dans un sens, ils se développent dans le même sens et prennent la forme d'ellipsoïdes aplatis. Il n'est pas rare que leur longueur dépasse alors vingt fois leur diamètre primitif. Comme celle du protoplasme fondamental, la croissance a toujours lieu par interposition de particules nouvelles à l'intérieur des anciennes dans toute l'épaisseur du leucite.

Quand ils se sont accrus de la sorte jusqu'à acquérir un certain volume, les chloroleucites se partagent par le milieu en deux leucites nouveaux et vont ainsi se multipliant. La division des rubans spiralés des Spirogyres ne s'accomplit qu'au moment où le protoplasme fondamental se cloisonne pour former deux cellules au lieu d'une; la bande demeure donc toujours continue dans toute la longueur d'une cellule. La bipartition des chloroleucites ordinaires a lieu quand le diamètre longitudinal du grain a atteint un certain nombre de fois son plus petit diamètre transversal. Le rapport des deux diamètres au moment de la division est  $\frac{4}{3}$  dans diverses espèces de Fissident (*Fissidens*), de Sphaigne (*Sphagnum*) et de Metzgerie (*Metzgeria*),  $\frac{5}{4}$  dans la Nitelle (*Nitella flexilis*),  $\frac{6}{5}$  dans les paraphyses de la Funaire (*Funaria hygrometrica*),  $\frac{20}{7}$  dans le protonème de la même plante,  $\frac{60}{7}$  et au delà dans les Zygnémées et les Desmidiées.

La division s'opère ordinairement par un étranglement qui, partant de la périphérie du grain perpendiculairement à sa plus grande longueur, atteint peu à peu le centre (fig. 338, *b'*, *b''*). Quelquefois elle a lieu par une scission simultanée dans le plan équatorial. Les deux modes peuvent d'ailleurs se rencontrer dans la même plante, comme on le voit, par exemple, dans les racines aériennes de l'Hartwégie (*Hartwegia comosa*).

Quand les deux leucites ainsi produits ont, en grandissant à leur tour, atteint la limite de leur croissance longitudinale, ils se divisent de nouveau en deux, et ainsi de suite indéfiniment. Dans la cellule terminale en voie de croissance de la Nitelle syncarpe (*Nitella syncarpa*), par exemple, on voit à tout âge les grains de chlorophylle disposés sur environ 80 séries verticales; le

nombre de ces séries n'augmente donc pas. Mais tandis que dans la jeune cellule chaque série contient environ 40 grains, elle en renferme jusqu'à 2000 dans la cellule complètement allongée et devenue 75 fois plus grande qu'au début. Le nombre total des grains de la cellule a passé de 3200 à 160 000. Ainsi, pendant que la cellule devenait 75 fois plus longue, les grains de chlorophylle y devenaient 50 fois plus nombreux. Cette multiplication est due tout entière à la bipartition répétée des grains primitifs.

Parfois tous les grains qui proviennent des divisions successives d'un leucite primitif demeurent unis ensemble en forme de chapelets, qui s'allongent toujours davantage par des divisions intercalaires et qui peuvent se ramifier quand certains grains isolés s'allongent et se dédoublent transversalement. On voit un exemple de cette disposition dans les cellules faiblement éclairées et pauvres en chlorophylle du prothalle de l'Osmonde (*Osmunda regalis*).

**Position et déplacement des chloroleucites dans la cellule.** — Les chloroleucites qui ont une forme déterminée ont et gardent dans la cellule une position également déterminée, comme dans la Spirogyre (*Spirogyra*) (fig. 336), le Zygnème (*Zygnema*) (fig. 337), etc. La disposition de ceux qui sont à l'état de grains, au contraire, dépend de la disposition du protoplasme fondamental où ils sont toujours plongés, et change avec elle. Le plus souvent ils sont situés dans la couche pariétale (fig. 338, A), ou dans la couche qui enveloppe le noyau demeuré central; souvent aussi dans les fines bandelettes rayonnantes et rameuses qui relient ensemble ces deux couches. Les courants qui traversent, avons-nous dit (p. 465), en tous sens le protoplasme de la cellule, ou le courant unique de sens constant qui s'établit dans la couche pariétale (p. 466), les entraînent généralement avec eux. Dans les Characées, cependant, ils sont enfermés dans la zone externe du revêtement pariétal, laquelle est parfaitement immobile.

On a vu (p. 137 et suiv.) comment les déplacements provoqués dans le protoplasme par un éclairage unilatéral modifient la disposition des chloroleucites, et comment leur situation dans la cellule dépend de la direction, de l'intensité et de la réfrangibilité des rayons incidents.

**Dissolution et altération temporaire ou permanente des chloroleucites.** — Dans le cours normal du développement de la plante, les chloroleucites subissent des altérations diverses, qui ont parfois pour effet de les dissoudre dans le protoplasme fondamental.

Ainsi, quand les feuilles des plantes supérieures s'apprêtent à tomber, à l'automne s'il s'agit des arbres et des arbrisseaux de nos pays, on voit les chloroleucites se dissoudre peu à peu dans le protoplasme fondamental, pour abandonner bientôt avec lui les cellules et venir se concentrer dans les parties vivaces. Les phénomènes qui accompagnent cette redissolution sont très divers, mais on peut les rattacher à trois types. C'est tantôt la forme du grain qui se détruit la première comme dans la Vigne (*Vitis*), tantôt sa couleur comme dans le Mûrier (*Morus*), ou bien tout disparaît à la fois comme dans le Marronnier (*Æsculus*). En définitive, il ne reste, dans les cellules remplies d'eau et souvent de gouttes d'huile et d'aiguilles cristallines, qu'une certaine quantité de granules jaunes, brillants, qui n'ont aucune relation avec

la chlorophylle, mais dont la nature est encore inconnue. Si les feuilles sont rouges au moment de leur chute, comme dans l'Ampélopse (*Ampelopsis*) ou Vigne-vierge et le Sumac (*Rhus*), la coloration rouge y est produite par une substance dissoute dans le suc cellulaire; mais on y retrouve aussi les granules jaunes.

C'est une altération d'un autre genre qui détermine, dans les Conifères et dans le Buis (*Buxus*), la coloration particulière que les feuilles persistantes de ces arbres prennent pendant l'hiver sous l'influence du froid et qu'elles perdent au printemps. Ici la substance fondamentale du chloroleucite et la xanthophylle qui l'imprègne demeurent inaltérées. Seule la chlorophylle se modifie; elle se transforme en une substance particulière de couleur brune, pour reprendre au printemps sa couleur primitive.

Ailleurs, c'est encore la chlorophylle seule qui s'altère dans le grain, en se transformant en une substance jaune ou rouge qui s'y superpose à la xanthophylle; mais la dégradation est sans retour. C'est ainsi que les chloroleucites des parois de l'anthéridie des Mousses et des Characées deviennent d'un beau rouge au temps de la fécondation, que les pétales de certaines fleurs comme celles de Capucine (*Tropæolum majus*), de Courge (*Cucurbita Pepo*), d'Adonide (*Adonis vernalis*), etc., de verts qu'ils étaient, deviennent jaunes ou orangés, et que certains fruits comme ceux du Lyciet (*Lycium barbarum*), de la Morelle faux-capsic (*Solanum pseudocapsicum*), etc., verts au début, deviennent jaunes ou rouges en mûrissant. En même temps, les chloroleucites se désagrègent souvent en fragments anguleux.

**Pigments surnuméraires contenus dans les chloroleucites de certaines Algues.** — Dans un grand nombre d'Algues, les chromoleucites contiennent dans leur substance protoplasmique incolore, outre la chlorophylle, un principe colorant surnuméraire, assez intense pour masquer plus ou moins complètement la chlorophylle et pour donner à la plante tout entière sa couleur propre. Ce principe est toujours soluble dans l'eau, insoluble dans l'alcool et dans l'éther. On le sépare en épuisant par l'eau le tissu broyé et faisant évaporer la dissolution. Ainsi lavés et devenus verts, les corps chlorophylliens traités par l'alcool donnent une dissolution de chlorophylle ordinaire.

Tantôt le principe colorant surnuméraire est rose vif, comme dans les Floridées, c'est la *phycoérythrine*; tantôt brun, comme dans les Phéophycées notamment les Fucacées, les Diatomées, etc., c'est la *phycophéine*; tantôt bleu, et l'Algue est d'un vert bleu, comme dans les Cyanophycées, notamment les Oscillaires (*Oscillaria*) et les Nostocs (*Nostoc*), c'est la *phyco-cyanine*.

**Grande diffusion de la chlorophylle. Plantes sans chlorophylle.** — La grande majorité des plantes développent de la chlorophylle dans certaines de leurs cellules. Presque toujours c'est, comme on vient de le voir, dans les leucites, sous forme de chloroleucites; quelquefois, notamment chez les Algues inférieures du groupe des Cyanophycées (Oscillaire, Nostoc, etc.), plantes qui sont dépourvues à la fois de noyaux et de leucites, c'est directement au sein du protoplasme fondamental, à l'état amorphe. Surtout très abondante dans les feuilles, la production des chloroleucites peut avoir lieu aussi dans

les tiges, les racines, les diverses parties de la fleur, dans le fruit et jusque dans l'embryon au sein de la graine.

Parmi les Phanérogames, quelques plantes soit parasites comme l'Orobanche (*Orobanche*) et la Cuscuta (*Cuscuta*), soit humicoles comme la Néottie (*Neottia nidus-avis*) et le Limodore (*Limodorum abortivum*), sont presque entièrement dépourvues de chlorophylle et paraissent blanches ou brunâtres dans toutes leurs parties. Elles en renferment pourtant çà et là une petite quantité. Chez la Cuscuta, c'est dans la fleur qu'on rencontre quelques chloroleucites; dans la Néottie, les leucites bruns renferment en outre un peu de chlorophylle.

Parmi les Thallophytes, la chlorophylle manque à tous les Champignons, y compris les Myxomycètes, tandis que la plupart des Algues en sont pourvues; pourtant plusieurs Cyanophycées sont complètement incolores, comme les Bégiates (*Beggiatoa*), le Leuconostoc (*Leuconostoc*), etc., et si quelques Bactériacées ont de la chlorophylle, par exemple le Bacille vert (*Bacillus virens*) et la Bactérie verte (*Bacterium viride*), la plupart n'en ont pas.

**Autres substances produites et incluses dans les leucites : amidon, huile, cristalloïdes protéiques et pyrénoides.** — L'activité des leucites ne se borne pas à former les divers principes colorants que nous venons d'étudier, et notamment la chlorophylle. Ils peuvent produire et renfermer plusieurs autres substances, qui prennent forme dans leur masse et s'y aperçoivent directement, ou qui y demeurent dissoutes et ne peuvent être mises en évidence que par des moyens appropriés.

Parmi les premières, la plus importante est, sans contredit, l'amidon, qui apparaît sous forme de grains solides, aussi bien dans les leucites incolores que dans les chloroleucites et notamment dans les leucites verts (fig. 338). La production des grains d'amidon paraît être la fonction la plus générale des leucites. Nous y reviendrons tout à l'heure avec détail.

A côté des grains d'amidon, les leucites incolores et les leucites colorés, notamment les chloroleucites, produisent très fréquemment des gouttelettes d'huile grasse, soit dans leur profondeur, comme chez les Phanérogames, soit à leur périphérie comme chez les Algues. On n'en a pas observé jusqu'ici chez les Fougères et chez les Mousses. Ces leucites oléifères peuvent être nommés *éléileucites*. Ainsi chez certaines Cactées, comme les Rhipsalides (*Rhipsalis*), les Cierges (*Cereus*), etc., un grain de chlorophylle contient parfois jusqu'à vingt sphérules brillantes, relativement grosses, qui sont solubles dans l'alcool absolu. Les *éléileucites* sont aussi très faciles à observer dans les Orchidées tropicales, dans la Funkie (*Funkia*), dans l'Iride (*Iris*), la Vallisnérie (*Vallisneria*), l'Agave (*Agave*), la Ficoïde (*Mesembrianthemum*), etc. Les gouttelettes d'huile sont ordinairement plus petites et il est plus difficile de les mettre en évidence chez les Dicotylédones que chez les Monocotylédones. Les chloroleucites volumineux des Desmidiées et des Zygnémées sont souvent parsemés, tout le long de leurs bords, de petites gouttes d'huile (fig. 336).

Chez les Phanérogames, les leucites, surtout les leucites incolores et les chloroleucites, renferment quelquefois un cristalloïde protéique. On rencontre

très fréquemment ces leucites cristalligènes chez les Orchidées et les Borraginées, chez les Scitaminées, les Colchicacées, et çà et là dans les plantes les plus diverses : Gouet (*Arum*), Yuque (*Yucca*), Lychnide (*Lychnis*), Renoncule (*Ranunculus*), Chrysanthème (*Chrysanthemum*), Chèvrefeuille (*Lonicera*), etc. Le plus souvent les cristalloïdes sont prismatiques, allongés en bâtonnets ou en aiguilles, et biréfringents. Quelquefois ils sont isodiamétriques ou tabulaires, en forme de cubes ou d'octaèdres aplatis, et monoréfringents : Balisier (*Canna*) (fig. 345, *D*), Strélitzie (*Strelitzia*).

Chez la plupart des Algues vertes, chez les Diatomées parmi les Algues brunes, chez les Némaliées et les Bangiées parmi les Algues rouges, et chez l'Anthocère (*Anthoceros*) parmi les Hépatiques, les chloroleucites renferment un corpuscule incolore auquel on a donné le nom de *pyrénoïde* : c'est autour de lui que se forment les grains d'amidon (fig. 336). Ces corpuscules paraissent, au moins dans certains cas (Bryopse, Spirogyre, Cladophore, Ulothriche, etc.), n'être autre chose que des cristalloïdes protéiques de forme octaédrique, aplatis, pareils à ceux du rhizome de Balisier (*Canna*).

Dans un petit nombre de plantes, les chloroleucites renferment des granules solides, insolubles dans l'alcool, qui ne sont pas de l'amidon, mais dont la nature est encore inconnue, comme dans l'Ail (*Allium Cepa*, *A. fistulosum*), l'Asphodèle (*Asphodelus luteus*), l'Orchide (*Orchis militaris*), la Laitue (*Lactuca sativa*). Ailleurs, ils contiennent des granules d'un vert beaucoup plus foncé que le reste du grain, quoique de même constitution, comme dans les stomates de beaucoup de plantes, dans le parenchyme foliaire de beaucoup de Crassulacées, par exemple de la Joubarbe (*Sempervivum Wulfenii*), de la Crassule (*Crassula arborea*), etc.

**Diffusion des grains d'amidon.** — Nous avons vu que les leucites produisent très souvent des grains d'amidon dans leur masse. Reprenons l'étude de ces grains (1).

Ils s'accumulent parfois dans les divers réservoirs nutritifs de la plante en une telle abondance qu'ils forment une partie considérable du poids total de l'organe : 13,5 pour 100, par exemple, dans la racine tuberculeuse du Jatrope manioc (*Jatropha Manihot*), qui fournit le tapioca, 25 pour 100 dans les tiges tuberculeuses de Morelle tubéreuse (*Solanum tuberosum*) et de Dioscorée batate (*Dioscorea Batatas*), 32 pour 100 dans les graines de la Lentille (*Lens*), 50 pour 100 dans celles du Pois (*Pisum*), 60 pour 100 dans celles de l'Avoine (*Avena*) et du Seigle (*Secale*), 70 pour 100 dans celles du Blé (*Triticum*) d'été, 77 pour 100 dans celles du Blé d'hiver, 81 pour 100 dans celles du Maïs (*Zea*), enfin jusqu'à 85 pour 100 dans celles du Riz (*Oryza*) de Caroline. On extrait l'amidon de ces divers organes en les triturant et les lavant avec de l'eau, qu'on laisse ensuite reposer. Les grains se déposent sous forme d'une poudre blanche qui, desséchée, craque sous le doigt. L'amidon de Pomme de terre a pour densité : séché à l'air, 1,50 ; complètement desséché, 1,63.

(1) C. Nägeli : *Die Stärkekörner*, Zurich, 1858. On y trouve signalés les travaux antérieurs. — Trécul : *Ann. des sc. nat.* 4<sup>e</sup> série, X, p. 205, 1858. — Sachs : *Physiologie végétale*, p. 430, 1868. — W. Nägeli : *Die Stärkegruppe*, Leipzig, 1874. — W. Schimper : *Botanische Zeitung*, 1880 et 1881.

**Forme et dimension des grains d'amidon. Grains simples et composés.** —

La forme des grains d'amidon est très variable. Ordinairement sphériques au début, ils demeurent quelquefois tels, comme dans le rhizome de Vétrate (*Veratrum*) et de Rumice (*Rumex*), dans les graines d'Acanthe (*Acanthus*) et de Rossolis (*Drosera*). Mais le plus souvent ils prennent, en s'accroissant inégalement, les formes les plus diverses : ovales (tubercule de Pomme de terre); lenticulaires : graines de Blé (*Triticum*), d'Orge (*Hordeum*); triangulaires; écailles du bulbe de Tulipe (*Tulipa*), de Lis (*Lilium*), de Narcisse (*Narcissus*); rhizome de Fougères; polyédriques : graines de Maïs (*Zea*); linéaires-lancéolées : rhizome d'Alpinie (*Alpinia*), latex des Euphorbes (*Euphorbia*); ou tout à fait irrégulières : tige de Cierge (*Cereus variabilis*), latex d'Euphorbe (*Euphorbia*), graine de Marronnier (*Æsculus*).

Le plus souvent les grains d'amidon sont simples et isolés l'un de l'autre. Il arrive pourtant que plusieurs grains, d'abord isolés, se rejoignent en s'accroissant et se soudent intimement pour former un grain *composé* (beaucoup de Graminées, Chénopodiacées, Caryophyllées, etc.). Le nombre des grains ainsi soudés varie de 2 à 30 000 et au-delà; ils sont d'autant plus petits qu'ils sont plus nombreux. On en compte plus de 4 000 dans le Poivre (*Piper*), plus de 5 000 dans la Ficoïde (*Mesembrianthemum*), plus de 8 000 dans la Fétuque (*Festuca*), plus de 9 000 dans le Phytolaque (*Phytolacca*), plus de 14 000 dans l'Ansérine (*Chenopodium*), plus de 20 000 dans la Pitcairnie (*Pitcairnia*), plus de 30 000 dans l'Épinard (*Spinacia*).

La dimension des grains d'amidon est plus variable encore que leur forme. C'est dans certains organes souterrains qu'on trouve les plus grands, comme dans la Morelle (*Solanum*), le Balisier (*Canna*), la Lathrée (*Lathræa*); c'est dans certaines graines, celles du Brome (*Bromus*), de l'Acacier (*Acacia*), du Galange (*Galanga*), etc., qu'on rencontre les plus petits (1).

**Structure et propriétés physiques des grains d'amidon.** — Les grains d'a-

(1) Voici quelques dimensions moyennes :

| GRAINS SIMPLES                            |                      | GRAINS COMPOSÉS.                       |                            |
|---|----------------------|--|----------------------------|
| <i>Bromus confertus</i> (graine)....      | 0 <sup>mm</sup> ,002 | <i>Valeriana officinalis</i> (tuberc.) | 0 <sup>mm</sup> ,008 45    |
| <i>Panicum miliaceum</i> (graine).....    | 0 <sup>mm</sup> ,010 | <i>Arundo Donax</i> (rhizome).....     | 0 <sup>mm</sup> ,010 200   |
| <i>Canna indica</i> (graine).....         | 0 <sup>mm</sup> ,020 | <i>Hedychium Gardnerianum</i> (gr.)    | 0 <sup>mm</sup> ,021 8000  |
| <i>Zea Mays</i> (graine).....             | 0 <sup>mm</sup> ,030 | <i>Smilax Salsaparilla</i> (racine).   | 0 <sup>mm</sup> ,023 8     |
| <i>Dioscorea Batatas</i> (rhizome).....   | 0 <sup>mm</sup> ,036 | <i>Oryza sativa</i> (graine).....      | 0 <sup>mm</sup> ,025 100   |
| <i>Triticum vulgare</i> (graine).....     | 0 <sup>mm</sup> ,050 | <i>Corydallis solida</i> (rhizome)..   | 0 <sup>mm</sup> ,032 6     |
| <i>Pisum sativum</i> (graine).....        | 0 <sup>mm</sup> ,065 | <i>Avena orientalis</i> (graine)....   | 0 <sup>mm</sup> ,050 300   |
| <i>Solanum tuberosum</i> (tubercule)..... | 0 <sup>mm</sup> ,090 | <i>Chenopodium Quinoa</i> (graine)     | 0 <sup>mm</sup> ,054 14000 |
| <i>Chara hispida</i> (spores).....        | 0 <sup>mm</sup> ,100 | <i>Phytolacca esculenta</i> (graine).  | 0 <sup>mm</sup> ,065 9000  |
| <i>Lathræa squamaria</i> (rhizome) .....  | 0 <sup>mm</sup> ,125 | <i>Pisum sativum</i> (graine).....     | 0 <sup>mm</sup> ,075 2     |
| <i>Canna lanuginosa</i> (rhizome) .....   | 0 <sup>mm</sup> ,170 | <i>Spinacia glabra</i> (graine) .....  | 0 <sup>mm</sup> ,106 30000 |

La dimension des grains simples varie donc de 0<sup>mm</sup>,002 à 0<sup>mm</sup>,170; dans la grosse Pomme de terre de Rohan, elle atteint jusqu'à 0<sup>mm</sup>,185. Celle des grains composés varie de 0<sup>mm</sup>,008 à 0<sup>mm</sup>,106; si les grains fragmentaires y sont peu nombreux, ils peuvent atteindre jusqu'à 0<sup>mm</sup>,050, comme dans le Pois (*Pisum*); s'ils sont très nombreux, ils descendent au-dessous de 0<sup>mm</sup>,0005, comme dans l'Épinard (*Spinacia*). La dimension des grains d'amidon varie d'ailleurs, entre des limites assez étendues, dans une seule et même plante : entre 0<sup>mm</sup>,014 et 0<sup>mm</sup>,082, par exemple, dans la Dioscorée ailée (*Dioscorea alata*), entre 0<sup>mm</sup>,087 et 0<sup>mm</sup>,058 dans le Bananier de paradis (*Musa paradisiaca*), entre 0<sup>mm</sup>,003 et 0<sup>mm</sup>,027 dans la Colocase comestible (*Colocasia esculenta*).



midon sont toujours formés de couches alternativement plus dures et plus molles, plus brillantes et plus ternes, disposées autour d'un noyau (fig. 340). C'est dans la couche externe que la substance est la plus dure et la plus brillante, c'est dans le noyau qu'elle est la plus molle et la plus terne; de dehors en dedans, sa densité et sa réfringence vont décroissant régulièrement, aussi bien dans la série des couches dures que dans la série des couches molles. Les couches sont quelquefois toutes également épaisses et complètes en tous les points; le grain est alors sphérique et le noyau central. Mais le plus souvent elles sont toutes plus épaisses et plus nombreuses d'un certain côté, tandis qu'elles s'amincissent progressivement et se réunissent les unes aux autres du côté opposé; le noyau est alors excentrique (fig. 340). Quand le noyau est central, il est parfois allongé, comme dans le Haricot (*Phaseolus*); il est toujours arrondi quand il est excentrique, comme dans la Pomme de terre.

Dans les grains composés, chaque grain partiel a son noyau propre et son système de couches indépendant (fig. 340, *D*). Parfois les grains partiels sont enveloppés tous ensemble par un certain nombre de couches communes; on dit alors que le grain est *demi-composé* (fig. 340, *B*, *E*).

Les grains d'amidon contiennent toujours une assez forte proportion d'eau de constitution, en moyenne  $\frac{2}{3}$  et jusqu'à  $\frac{1}{2}$  de leur poids. Cette eau est loin d'être uniformément répartie dans la masse, et c'est précisément cette inégalité qui explique la structure du grain. En effet, la proportion d'eau subit, de dehors en dedans, de brusques alternatives. Après la couche externe, qui est de toutes la moins aqueuse, vient, séparée par une limite très nette, une couche très aqueuse, à laquelle succède de nouveau une couche moins aqueuse, et ainsi de suite jusqu'à ce qu'on arrive à la couche la plus interne, toujours pauvre en eau, laquelle enveloppe enfin le noyau qui est la région la plus aqueuse du grain. La cohésion de la substance, sa densité et son pouvoir réfringent diminuent ou augmentent naturellement à mesure qu'augmente ou diminue l'eau de constitution, et suivant les mêmes brusques alternatives: d'où la netteté des couches concentriques. Aussi la stratification disparaît-elle dès qu'on extrait l'eau des grains, soit par l'évaporation, soit par l'alcool absolu, parce qu'alors les couches les plus riches en eau étant ramenées à l'état des plus pauvres, toute différence s'efface dans la densité et dans le

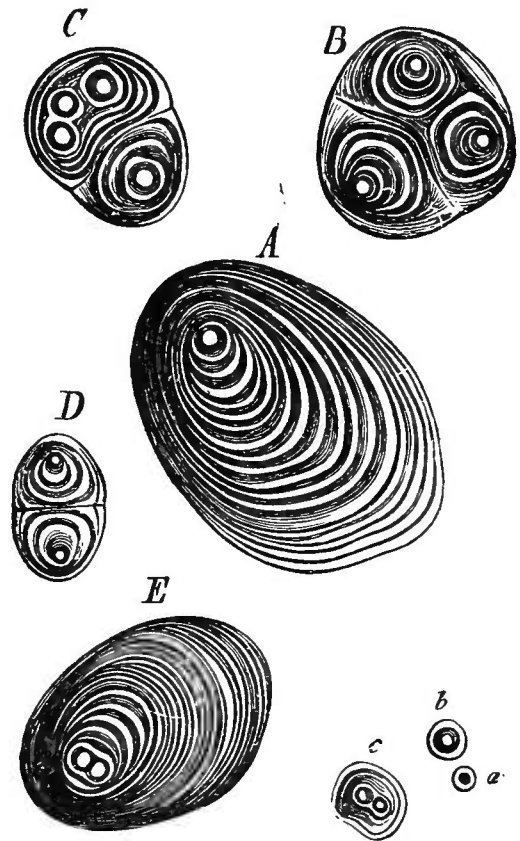


Fig. 340. — Grains d'amidon de la Pomme de terre : *A*, un grain simple ; *D*, un grain composé ; *B*, un grain demi-composé ; *C*, un grain composé, dans lequel l'un des grains partiels est à son tour demi-composé ; *E*, un grain demi-composé à soudure très précoce ; *a*, *b*, deux grains simples très jeunes ; *c*, un grain demi-composé en voie de croissance (Sachs).

pouvoir réfringent. Elle disparaît encore si, par divers moyens, par l'action de la potasse étendue, par exemple, on fait absorber au grain une très forte proportion d'eau; les couches les plus denses, absorbant relativement plus d'eau que les autres, leur deviennent bientôt semblables sous ce rapport, et aussitôt toute distinction de couches s'évanouit.

En outre, aussi bien dans la série des couches denses que dans la série des couches molles, la proportion d'eau va croissant constamment de la périphérie, où s'étend la couche la moins hydratée, jusqu'au noyau, qui est le point le plus hydraté du grain. Il en résulte que les couches dures et brillantes le sont de moins en moins, et que les couches molles et ternes le sont de plus en plus, à mesure qu'on s'approche du centre. Aussi, quand le grain vient à se dessécher, sa région interne perd-elle plus d'eau et se contracte-t-elle davantage; il s'y fait une cavité, d'où partent des fentes rayonnantes qui s'amincissent vers la périphérie et se terminent sans l'atteindre. La formation de ces fentes radiales amincies montre aussi que, dans chaque couche, la proportion d'eau de constitution est plus grande dans le sens de la tangente que dans le sens du rayon.

Le grain d'amidon se gonfle dans l'eau, mais inégalement dans les divers sens. Il absorbe beaucoup plus d'eau et se distend beaucoup plus dans le sens des couches que dans la direction perpendiculaire. En favorisant le gonflement par un acide, par un alcali ou par la chaleur, on rend la différence très frappante. Dans ces conditions un grain d'amidon de Balisier (*Canna*), par exemple, se dilate de 971 pour 100 suivant les couches, et seulement de 64 pour 100 dans la direction perpendiculaire (fig. 341).

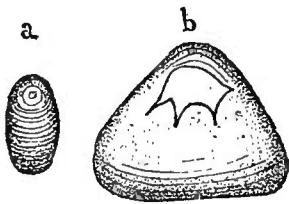


Fig. 341. — Grain d'amidon de Balisier (*Canna*): a, avant; b, après le gonflement dans la potasse étendue (d'après W. Schimper).

Enfin, quand on comprime les grains d'amidon, il s'y fait, comme lorsqu'on les dessèche, des fentes radiales, sans aucune fissure tangentielle.

Tout cela montre que la cohésion et l'élasticité de la substance amyglacée, très faible dans le sens des couches, où elle est à son minimum, est très grande dans le sens perpendiculaire, où elle est à son maximum.

Les grains d'amidon réfractent fortement la lumière. Ceux du Balisier (*Canna*), par exemple, ont pour indice de réfraction 1,507. Ils sont nettement biréfringents dès qu'ils dépassent environ  $0^{\text{mm}},004$ , même alors qu'on n'y observe encore aucune trace de stratification. Dans la lumière polarisée, ils présentent une croix noire, dont les branches se croisent toujours au noyau: d'où un moyen de trouver la place de celui-ci quand il n'est pas directement visible. Le plan de polarisation du rayon extraordinaire émergent est perpendiculaire aux couches; celui du rayon ordinaire leur est parallèle. Une compression artificielle ne changeant rien aux propriétés optiques des grains, on voit que leur biréfringence n'est pas due à quelque phénomène de tension intérieure, mais bien à leur constitution propre.

**Les grains d'amidon sont des groupes de cristoalloïdes.** — Les différences de cohésion dans le sens des couches et dans le sens perpendiculaire, ainsi

que les propriétés optiques que l'on vient de constater, concordent à démontrer la structure cristalline des grains d'amidon. Tout se passe, en effet, sous ces deux rapports, comme si le grain était composé de fins cristaux prismatiques à un axe, disposés côte à côte en rayonnant autour du noyau, parallèlement aux fentes, c'est-à-dire perpendiculairement aux couches. Quand le noyau est central, les éléments prismatiques sont droits ; quand il est excentrique, ils se courbent de manière à demeurer en tout point perpendiculaires aux couches. En un mot, les grains d'amidon ont la structure de ce qu'on appelle souvent des sphéro-cristaux. Il y a une différence pourtant. Les grains d'amidon, et par conséquent les éléments cristallins dont ils se composent, se gonflent par l'eau, ce que ne font pas les sphéro-cristaux ordinaires. Ils ressemblent par là aux cristaux de matière albuminoïde étudiés plus haut (p. 472) ; et, comme c'est cette propriété qui fait désigner ces derniers sous le nom de cristalloïdes, les éléments cristallins du grain d'amidon sont aussi des cristalloïdes ; ce sont des cristalloïdes de matière amylacée.

La matière amylacée, dont on étudiera tout à l'heure la composition et les propriétés chimiques, cristallise donc dans les cellules sous forme de sphéro-cristalloïdes, qui sont les grains d'amidon. Cette forme constante paraît due à la faible solubilité de la matière amylacée et à la viscosité du milieu protoplasmique où la cristallisation s'opère. On sait que c'est toujours dans de pareilles conditions que se forment les sphéro-cristaux. C'est ce qui explique aussi que la matière amylacée ne se rencontre jamais dans les cellules en cristalloïdes isolés.

**Naissance des grains d'amidon (1).**— Ainsi constitués, les grains d'amidon prennent naissance, avons-nous dit, dans des leucites et sont le produit principal de l'activité de ces corps. Tantôt ce sont des leucites incolores qui les engendrent, tantôt des leucites colorés et notamment des chloroleucites.

**1<sup>o</sup> Formation des grains d'amidon dans les leucites incolores.** — Les grains d'amidon qui se forment dans les cellules dépourvues de chlorophylle sont renfermés dans des leucites incolores, sphériques ou fusiformes, qui sont des *amyloleucites* (fig. 342 et 343). Ils y naissent, tantôt dans un point quelconque de la masse du leucite, tantôt seulement dans sa couche superficielle.

Dans le premier cas, comme ils sont enveloppés de toutes parts par la substance du leucite et également nourris de tous les côtés, il prennent et conservent une structure concentrique. Ils sont souvent petits et fort nombreux ; ils se soudent alors de manière à for-

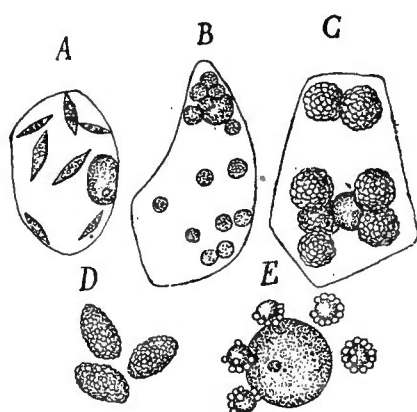


Fig. 342. — Cellules de l'albumen de la graine du Mélandre (*Melandrium macrocarpum*). Les leucites incolores, fusiformes en A, sphériques en B, contiennent dans toute leur masse des petits grains d'amidon isolés. Plus tard les leucites disparaissent et sont remplacés par autant de grains d'amidon composés, sphériques en C qui provient de B, ovoïdes en D qui provient de A. E, leucites incolores disposés autour du noyau dans une cellule périphérique de la tige du Philodendron (*Philodendron grandifolium*) ; ils produisent des grains d'amidon, à la périphérie seulement (d'après W. Schimper).

(1) W. Schimper : *Untersuchungen über die Entstehung der Starkekörner* (Botanische Zeitung, p. 881, 1880).

mer un grain composé (fig. 342, A, B, C), en même temps que la matière constitutive du leucite disparaît peu à peu, comme dans la Colocase (*Colocasia*), la Bette (*Beta*), le Lychnide (*Lychnis*), etc.

Dans le second cas (fig. 342, E), ils ne tardent pas à faire saillie à la surface du leucite, auquel ils demeurent attachés par la base pendant que l'extrémité opposée s'avance librement vers l'extérieur. Ils atteignent alors une plus grande dimension, surtout s'ils sont solitaires ou du moins peu nombreux, et ils prennent une structure excentrique parce que le côté par où ils s'appuient sur le leucite croît beaucoup plus que le côté opposé (fig. 343). Le noyau est donc toujours rejeté à l'opposé du leucite, comme dans le Philodendre (*Philodendron*), l'Amome (*Amomum*), le Balisier (*Canna*), le Phaje (*Phajus*), la Morelle tubéreuse, etc. Si le grain d'amidon, pendant cette croissance externe, vient à toucher par quelque point un autre leucite, une nouvelle croissance s'y opère en ce point, et il s'y forme une protubérance ou une sorte de bras, comme dans la Dieffenbachie (*Dieffenbachia*) (fig. 345, C). Si plusieurs grains d'amidon se forment ainsi en des points rapprochés à la périphérie du leucite, ils se soudent en un grain composé dont les noyaux sont rapprochés côte à côte (fig. 342). Si deux grains naissent sur un leucite en des points diamétralement opposés, ils pourront se toucher et se souder par leurs bases à l'intérieur du leucite et produire ainsi un grain composé à noyaux opposés.

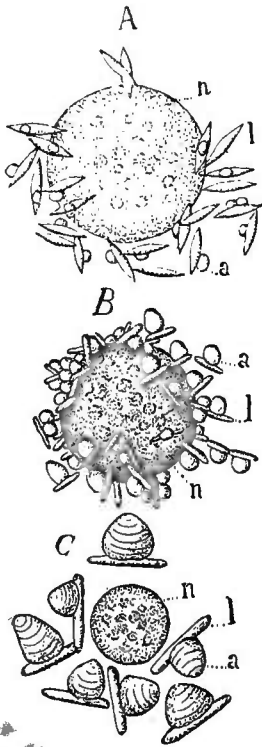


Fig. 343. — Moelle de la racine du Phaje (*Phajus grandiflorus*). A, les leucites incolores fusiformes *l*, disposés autour du noyau *n*, produisent chacun en un point de la périphérie un grain d'amidon *a*. — B, les grains d'amidon ont grossi, en même temps que les leucites se sont amincis en bâtonnets. — C, état plus avancé; chaque gros grain d'amidon repose par sa base sur son leucite formateur (d'après W. Schimper).

Qu'ils soient nés dans la profondeur du leucite ou au voisinage de sa périphérie, qu'ils soient solitaires ou groupés, à mesure que les grains d'amidon grandissent, le leucite périphérique ou basilaire se réduit de plus en plus, s'use et enfin disparaît, laissant le grain simple ou composé désormais libre dans le protoplasme fondamental (fig. 350).

**2° Formation des grains d'amidon dans les chloroleucites.** — La production de grains d'amidon dans les chloroleucites est un phénomène extrêmement répandu : c'est à peine si l'on y rencontre çà et là quelques exceptions, par exemple chez certaines Liliacées : Ail (*Allium Cepa*), Lis (*Lilium Martagon*), Asphodèle (*Asphodelus luteus*), etc. Les choses s'y passent d'ailleurs comme dans les leucites incolores. Quand le chloroleucite est doué d'une forme spéciale, comme dans les Spirogyres, les grains d'amidon y occupent aussi des places déterminées, par exemple autour des cristalloïdes protéiques (fig. 336). Dans les chloroleucites ordinaires, ils se développent en plus ou moins grand nombre, tantôt à l'intérieur de la masse, tantôt seulement dans sa couche périphérique.

Dans le premier cas, le leucite vert ne produit quelquefois qu'un seul grain

d'amidon assez gros, comme dans l'épiderme de l'Aspide (*Aspidium exaltatum*), de la Richardie (*Richardia africana*) et dans le parenchyme foliaire du Pin (*Pinus alba*), du Sapin (*Abies pectinata*), du Camélier (*Camellia japonica*). Le plus souvent il en forme plusieurs plus petits (fig. 338 et 344); on peut en compter de 50 à 100 à la fois dans le gros chloroleucite de l'Anthocère (*Anthoceros*). Quand ils demeurent très petits, ils ne modifient pas la forme du leucite où ils sont plongés; celui-ci paraît alors tout simplement parsemé de granules, que l'iode colore en bleu tant que leur dimension ne descend pas au-dessous de  $0^{\text{mm}}, 001$ . S'ils sont plus fins encore, l'iode est impuissant à en révéler directement la nature; il faut alors décolorer le grain de chlorophylle par l'alcool, le traiter par la potasse qui fait gonfler les granules amylacés, neutraliser avec l'acide acétique et enfin ajouter l'iode, qui colore alors nettement en bleu les grains d'amidon gonflés. Ce procédé, qui s'applique d'ailleurs tout aussi bien aux leucites incolores, a permis de démontrer la présence de l'amidon dans la plupart des chloroleucites qui paraissaient au premier abord n'en pas renfermer. Quand, au contraire, comme il arrive fréquemment, surtout dans les Cactées, dans la Vanille (*Vanilla*), etc., les grains d'amidon grandissent de plus en plus en se comprimant et en se soudant en un grain composé, ils envahissent tellement le chloroleucite que la substance verte, distendue et comme mucilagineuse, ne forme plus autour d'eux qu'un mince revêtement à peine coloré (fig. 338, *c, d, e*; fig. 344, *B*). Ils imposent alors au leucite vert, moulé sur eux, leur propre configuration. Ce revêtement peut même disparaître tout à fait et on ne trouve alors, en place des grains de chlorophylle, que leur contenu amylacé (fig. 344, *C*).

Quand le leucite vert ne produit de grains d'amidon que dans sa couche superficielle, celle-ci se trouve bientôt déchirée et les grains sont mis à nu. Si le leucite est sphérique, tous les points de la périphérie forment des grains d'amidon; s'il est discoïde, comme il arrive le plus souvent, leur formation est localisée sur la zone équatoriale, et ils entourent parfois le leucite comme

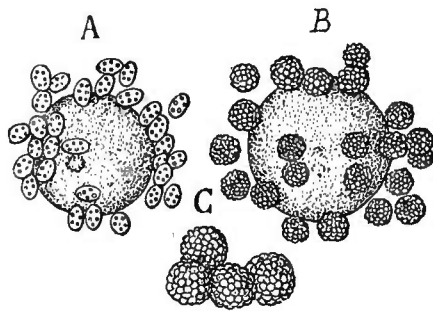


Fig. 344. — Moelle de la tige de la Vanille (*Vanilla planifolia*). A, jeunes grains de chlorophylle ovales, disposés autour du noyau et produisant chacun dans toute sa masse un grand nombre de petits grains d'amidon. B, les mêmes plus âgés, devenus sphériques et presque complètement envahis par les grains d'amidon. C, la substance verte a disparu et chaque leucite vert est remplacé par un grain d'amidon composé (d'après W. Schimper).

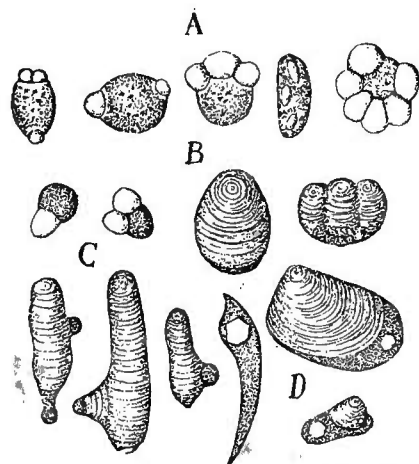


Fig. 345. — A, grains de chlorophylle discoïdes du Philodendron (*Philodendron grandifolium*), produisant à leur surface des grains d'amidon localisés sur l'équateur. B, production périphérique des grains d'amidon et résorption correspondante du chloroleucite vert dans la Bégonie (*Begonia cucullata*). C, croissance ultérieure et latérale du grain d'amidon venu au contact d'un second leucite vert, dans la Dieffenbachie (*Dieffenbachia Seguine*). D, grain d'amidon formé dans un leucite vert déjà pourvu d'un cristalloïde protéique, dans le Balisier (*Canna gigantea*) (d'après W. Schimper).

d'une couronne (fig. 345, A). Ces grains périphériques atteignent souvent de grandes dimensions, surtout s'ils sont peu nombreux ou isolés (fig. 345, B), comme dans la tige de la Pépéromie (*Peperomia*), de la Bégonie (*Begonia*), du Pélargone (*Pelargonium*), de l'Oxalide (*Oxalis*), de la Dieffenbachie (*Dieffenbachia*), du Coste (*Costus*), etc. S'ils sont voisins, ils se pressent et se soudent en un grain composé. Ils sont toujours excentriques et le côté le plus développé est, sans exception, celui par où le grain est attaché au leucite vert. Il en résulte aussitôt que l'inégale croissance du grain est la conséquence d'une nutrition inégale par le leucite formateur. Aussi, quand le grain d'amidon arrive à toucher un autre grain de chlorophylle, voit-on au point de contact une nouvelle croissance se produire et une protubérance se former (fig. 345, C). A mesure que le grain d'amidon grossit, le leucite vert se réduit et quand il a disparu le grain cesse de croître.

Vert ou incolore, le leucite renferme quelquefois un cristalloïde, comme dans le Balisier (*Canna*); il n'en produit pas moins comme d'habitude son grain d'amidon (fig. 345, D).

En résumé, produire les grains d'amidon est une des fonctions principales des leucites chlorophylliens, comme c'est le rôle essentiel des leucites incolores.

**Croissance des grains d'amidon (1).** — Puisque les grains d'amidon sont des sphéro-cristalloïdes, c'est-à-dire des groupes de cristaux, ils doivent croître, comme tous les cristaux, par l'extérieur, par apposition de molécules nouvelles en dehors des anciennes. C'est en effet ce qui a lieu. On en a immédiatement la preuve dans le fait suivant.

Dans les cellules en voie de croissance, les grains d'amidon, subissant une dissolution locale et progressive, comme il sera expliqué plus loin, se montrent corrodés plus ou moins profondément à la surface, et parfois même percés de part en part. Quand la croissance des cellules se ralentit et s'arrête, en même temps qu'il s'y forme de nouveaux grains d'amidon, les anciens grains corrodés grandissent peu à peu. Il se dépose à leur surface une couche brillante et fortement réfringente, de plus en plus épaisse; elle suit d'abord les inégalités du grain, mais bientôt elle s'épaissit davantage dans les creux, moins sur les saillies, de manière à égaliser la surface. Au milieu du grain nouveau, quand il a cessé de croître, on aperçoit nettement, à l'aide d'un éclairage convenable, le grain corrodé primitif avec son contour irrégulier (fig. 346). Deux grains corrodés voisins peuvent se trouver enveloppés à la fois par une couche commune (fig. 346, B). Le phénomène est facile à observer dans les cotylédons des Légumineuses, comme le Haricot (*Phaseolus*), la Fève (*Faba*), le Dolic (*Dolichos*), et dans la moelle des Cactées (*Cereus speciosissimus*).

Ceci posé, quand on compare entre eux un grand nombre de grains diversement âgés, depuis leur première apparition jusqu'à leur état définitif, on voit que les phases du développement se succèdent de la manière suivante. Le granule primitif, souvent sphérique, quelquefois de forme différente, est toujours homogène, brillant et pauvre en eau. Puis, de l'eau s'accumule vers le

(1) W. Schimper : *Untersuchungen über das Wachstum der Stärkekörner* (Botanische Zeitung, p. 185, 1881).

centre ; il se forme un noyau mou entouré d'une couche dense. Plus tard, le noyau mou se trouve entouré de trois couches, deux couches denses séparées par une couche molle ; celle-ci prend naissance dans la couche dense comme le noyau mou dans le grain dense primitif. Puis, le nombre des couches alternativement molles et denses à partir du centre va croissant de plus en plus. Enfin, à mesure que le grain grossit, la densité de ses couches internes va diminuant, de telle sorte que cette portion interne est moins dense, plus riche en eau, qu'un grain plus jeune de même dimension.

Il s'agit maintenant, étant donné le fait de la croissance par apposition, d'expliquer à la fois les diverses phases du développement et la structure définitive du grain d'amidon. Pour cela, il est nécessaire de se rappeler deux choses : 1° le grain d'amidon absorbe beaucoup plus d'eau dans le sens tangentiel que dans le sens radial, ce qui détermine en lui une tension ; sa partie interne est distendue par sa couche externe ; 2° toute pression ou traction exercée sur le grain ou sur une portion du grain augmente,

au lieu où elle s'exerce, la faculté que possède la matière amylicée d'absorber de l'eau et diminue sa densité. Dans le grain primitif homogène il existe donc, entre la couche externe et la partie centrale, une tension qui va croissant ; une fois dépassée la limite d'élasticité, la substance du centre se trouve distendue et amenée ainsi à cet état où elle absorbe plus d'eau et où sa densité et sa réfringence sont amoindries : d'où la formation du noyau mou, suivie d'un équilibre transitoire. Mais bientôt, la matière continuant à se déposer à l'extérieur, la tension renaît et va croissant dans la couche dense jusqu'à dépasser la limite d'élasticité ; à ce moment il s'opère dans le milieu de cette couche une distension qui y provoque une plus grande absorption d'eau et une diminution correspondante de réfringence et de densité ; en d'autres termes, la couche dense se sépare en deux couches denses isolées par une couche molle : d'où un nouvel équilibre transitoire. L'apposition continuant avec les mêmes conséquences, la tension renaît dans la couche dense périphérique, au milieu de laquelle il se fait bientôt une nouvelle couche molle, et ainsi de suite. D'autre part, pendant que le grain va grossissant ainsi, l'ensemble des couches internes subit peu à peu de la part des couches périphériques une traction croissante. Il en résulte, d'abord que les couches molles y deviennent plus molles et plus hydratées, et ensuite que les couches denses elles-mêmes perdent peu à peu de leur réfringence en devenant plus aqueuses.

En résumé, comme tout cristal ou groupe de cristaux, le grain d'amidon croît par apposition. Les propriétés physiques qui dérivent de sa structure cristalline et les actions mécaniques qu'elles mettent en jeu suffisent à expli-

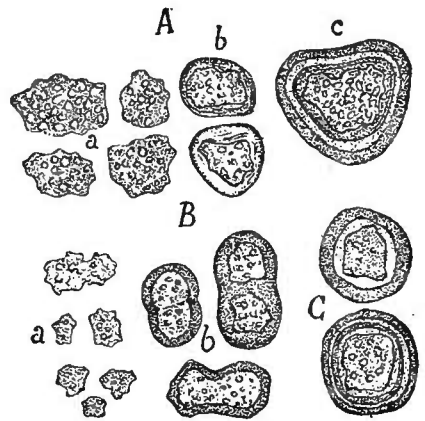


Fig. 346. — Grains d'amidon corrodés en voie de croissance. A, des cotylédons du Dolich (*Dolichos Lablab*) : a, grains diversement corrodés d'une graine jeune; b, les mêmes en voie de croissance; c, état définitif dans la graine mûre; il y a trois couches nouvelles autour du grain primitif. B, de la moelle du Cierge (*Cereus speciosissimus*) : a, grains corrodés des jeunes cellules; b, les mêmes en voie de croissance, deux d'entre eux sont enveloppés par une couche commune; c, état définitif (d'après W. Schimper).

quer les diverses modifications qu'il subit par les progrès de l'âge et son aspect définitif.

La formation des grains composés a lieu par soudure de tous les grains simples, plus ou moins nombreux, qui sont nés côte à côte dans le même leucite. Dans les grains demi-composés (fig. 340, *B*), les grains simples subissent, après leur soudure, une croissance commune qui les enveloppe dans une couche stratifiée plus ou moins épaisse, absolument comme les grains corrodés dont il a été question plus haut (fig. 346, *B, b*).

**Composition et propriétés chimiques du grain d'amidon.** — L'amidon est un composé de carbone, d'hydrogène et d'oxygène, où ces deux derniers corps sont unis dans les proportions qui constituent l'eau; c'est donc un hydrate de carbone. L'analyse a donné, pour l'amidon du Blé (*Triticum*) desséché à 140° : 44,5 de carbone, 6,2 d'hydrogène et 49,2 d'oxygène, ce qui conduit à la formule  $C^{12}H^{10}O^{10}$ , ou à un multiple  $(C^{12}O^{10}O^{10})^n$ . Ce multiple ne paraît pas devoir être inférieur à 10, et dès lors on peut écrire la formule probable de l'amidon :  $(C^{12}H^{10}O^{10})^{10}$ . Les grains d'amidon renferment aussi une petite quantité de substances minérales; ils laissent, en effet, 0,2 à 0,6 pour 100 de cendres.

Ainsi composée, la substance amylacée est colorée en bleu par l'iode en présence de l'eau. Les couches denses du grain se colorent moins fortement en bleu par l'iode que les couches molles. Aussi l'action ménagée de l'iode rend-elle plus visible la stratification des grains d'amidon; l'acide chromique agit de la même manière. La combinaison bleue de l'iode avec l'amidon, l'*iodure d'amidon*, présente un phénomène singulier; elle se dissocie et se décolore par la chaleur, pour se reformer et se colorer de nouveau par le refroidissement.

Si l'on expose à sec les grains d'amidon pendant quelque temps à une température de 100°, la substance subit une modification qui la rend soluble dans l'eau. L'alcool, où elle est insoluble, la précipite de sa solution aqueuse sous forme de flocons blancs, amorphes. L'eau de chaux ou de baryte la précipite aussi en formant des composés particuliers. La dissolution d'*amidon soluble* est colorée en bleu par l'iode; si l'on ajoute à la liqueur bleue quelques gouttes d'une solution de sulfate de soude ou de chlorure de calcium, on précipite l'iodure d'amidon sous la forme de flocons bleus (1). L'amidon soluble dévie énergiquement vers la droite le plan de polarisation de la lumière; son pouvoir rotatoire est + 218°. Si l'on broie vivement dans un mortier les grains d'amidon avec du sable fin, ils s'échauffent assez pour qu'une partie de la substance subisse la transformation dont nous venons de parler et devienne soluble dans l'eau.

Au contact de l'eau chauffée vers 55° à 65°, les grains d'amidon se gonflent énormément sans se dissoudre et absorbent de l'eau jusqu'à acquérir plusieurs centaines de fois leur volume primitif. Si la quantité d'eau est insuffisante, ils

(1) Dans la préparation du tapioca, les grains d'amidon du Jatrope manioc (*Jatropha Manihot*) ont subi l'action de la chaleur, qui a rendu soluble une partie de leur substance. Aussi suffit-il de laver du tapioca dans l'eau froide et de filtrer, pour obtenir une dissolution d'amidon soluble.



se touchent bientôt et se soudent en une masse gélatineuse et transparente qu'on appelle l'*empois*. Si l'on porte l'eau à l'ébullition, la substance passe peu à peu à l'état soluble. Le même gonflement a lieu à froid dans la potasse ou la soude étendue. Ce sont toujours les couches les plus internes et les moins denses du grain qui se gonflent d'abord; la couche la plus externe et la plus dense se dilate à peine et de bonne heure elle éclate sous la pression de la masse interne.

**Transformation progressive de l'amidon sous l'influence des acides étendus.** — A sec vers  $160^{\circ}$ , par une ébullition prolongée dans l'eau, plus rapidement par l'ébullition dans la potasse étendue, ou dans les acides minéraux dilués, les grains d'amidon subissent une altération plus profonde et progressive. En premier lieu, l'amidon devient soluble, transformation isomérique qui n'en altère pas la formule chimique  $(C^{12}H^{10}O^{10})^{10}$ . Puis, l'amidon soluble fixe un équivalent d'eau sur deux de ses molécules et se dédouble en *amylo-dextrine*  $(C^{12}H^{10}O^{10})^8$  et *maltose*  $C^{24}H^{22}O^{22}$ . L'amylo-dextrine est cristallisable, soit en aiguilles isolées, soit en prismes groupés concentriquement en forme de disque. Fraîchement préparés et aqueux, ces cristaux se dissolvent facilement dans l'eau froide; desséchés, ils y sont peu solubles, mais se dissolvent aisément dans l'eau vers  $50^{\circ}$  à  $60^{\circ}$ . Ils ne se colorent pas par l'iode, mais leur dissolution est colorée par l'iode en rouge cuivreux. Le pouvoir rotatoire de l'amylo-dextrine est  $+ 213^{\circ}$ . Elle réduit très faiblement le tartrate cupro-potassique; son pouvoir réducteur est 6, celui du glucose étant 100. Le maltose est un sucre fermentescible; son pouvoir rotatoire est  $+ 139^{\circ}$ , son pouvoir réducteur 66.

L'amylo-dextrine, fixant un nouvel équivalent d'eau sur deux de ses molécules, se dédouble à son tour en *érythro-dextrine*  $(C^{12}H^{10}O^{10})^6$  et en maltose. L'érythro-dextrine se distingue de l'amylo-dextrine, dont elle partage le grand pouvoir rotatoire et le faible pouvoir réducteur, en ce qu'elle ne devient jamais insoluble dans l'eau froide et en ce qu'elle se colore toujours en beau rouge par l'iode aussi bien à l'état solide qu'en dissolution. C'est elle qui forme la majeure partie de la dextrine du commerce.

Par une nouvelle hydratation et un nouveau dédoublement, l'érythro-dextrine produit ensuite de l'*achroo-dextrine*  $(C^{12}H^{10}O^{10})^4$  et du maltose. L'achroo-dextrine ne se colore par l'iode ni en dissolution, ni à l'état solide. Son pouvoir rotatoire est  $+ 210^{\circ}$ ; son pouvoir réducteur 12.

En absorbant un nouvel équivalent d'eau, l'achroo-dextrine se dédouble à son tour en *dextrine*  $(C^{12}H^{10}O^{10})^2$  et maltose. La dextrine, beaucoup plus résistante à l'action de l'acide que les composés précédents plus condensés, ne se colore pas par l'iode. Son pouvoir rotatoire est beaucoup plus faible:  $+ 150^{\circ}$ ; son pouvoir réducteur plus fort: 28.

La même influence continuant à agir, la dextrine absorbe deux équivalents d'eau et se transforme en maltose  $C^{24}H^{22}O^{22}$ . Enfin le maltose séparé à chacun de ces dédoublements successifs, et celui qui résulte en dernier lieu de la simple hydratation de la dextrine, s'hydrate à son tour et se dédouble en deux équivalents de *glucose*  $C^{12}H^{12}O^{12}$ . Le glucose est un sucre fermentes-

cible comme le maltose, mais son pouvoir rotatoire est beaucoup plus faible : + 57°, et son pouvoir réducteur plus fort : 100.

En résumé, sans changer de composition chimique élémentaire, l'hydrate de carbone qui forme les grains d'amidon, sous diverses influences chimiques, notamment par l'ébullition avec les acides étendus, d'abord devient soluble, puis subit une série d'hydratations et de dédoublements successifs. Chaque fois, il se fait du maltose et une nouvelle dextrine à poids moléculaire plus faible, à pouvoir rotatoire plus faible et à pouvoir réducteur plus fort. Enfin, par une première hydratation, la dernière dextrine se change en maltose, par une seconde hydratation, le maltose se change en glucose, et toujours le pouvoir rotatoire va diminuant, en même temps que le pouvoir réducteur augmente. Le glucose est le produit définitif et stable de toutes les transformations subies de la sorte par les grains d'amidon (1).

**Dissolution et transformation des grains d'amidon dans la cellule vivante** (2). — Cette dissolution, puis cette série d'hydratations et de dédoublements, toutes ces transformations enfin qu'ils éprouvent sous l'influence de la chaleur, seule ou aidée par les alcalis et les acides étendus, les grains d'amidon les subissent aussi dans la cellule vivante, mais par un mécanisme tout différent. A certains moments, en effet, par exemple quand les graines, les tubercules ou les bourgeons chargés d'amidon passent de la vie latente à la vie manifestée, on voit les grains d'amidon se dissoudre peu à peu dans les cellules et finalement y être remplacés par du maltose.

A ce moment, le protoplasme de la cellule manifeste une réaction acide; mais cette acidité est trop faible pour pouvoir à elle seule, à la température ordinaire, attaquer les grains d'amidon. En même temps, on rencontre dans le protoplasme une substance azotée, neutre, soluble dans l'eau et insoluble dans l'alcool, qui est une *diastase* (p. 156) et qu'on appelle l'*amylase*. Tantôt elle ne prend naissance qu'au début de la germination, comme dans le Haricot (*Phaseolus multiflorus*), etc.; tantôt elle existe déjà toute formée pendant la vie latente et la germination ne fait qu'en accroître la proportion, comme dans le Pois (*Pisum sativum*), le Nyctage (*Mirabilis Jalapa*), etc. Elle se développe d'ailleurs tout aussi bien dans les cellules qui n'ont pas d'amidon, comme on le voit dans les racines tuberculeuses de Dauce carotte (*Daucus Carota*), de Chou rave (*Brassica Rapa*), etc., que dans celles qui en possèdent.

L'amylase a la propriété, dans un milieu légèrement acide, cette dernière condition est nécessaire, d'attaquer lentement les grains d'amidon (fig. 347). Elle les dédouble d'abord, avec fixation d'eau, en maltose et en amylo-dextrine insoluble, qui conserve la forme et la structure du grain primitif. Puis le squelette d'amylo-dextrine est attaqué de la même manière par l'amylase, qui l'hydrate et le dédouble en dextrines successives et en maltose, comme il a été expliqué plus haut. Finalement, tout le grain d'amidon se trouve ainsi

(1) Musculus : Comptes rendus, LXX, p. 857, 1870. Ann. de Chimie et de Phys., Ve série, t. 2, p. 585, 1874. — W. Nägeli : Beiträge zur näheren Kenntniss der Stärkegruppe, 1874. — Musculus et Grüber : Comptes rendus, LXXXVI, p. 1459, 1878. — Musculus : Botanische Zeitung, 1879, p. 345. — A. Meyer : Bot. Zeit., 1886.

(2) Baranetzky : Die Stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen, Leipzig, 1878.

dédoublé en dextrine proprement dite ( $C^{12}H^{10}O^{10}$ )<sup>2</sup> et en maltose  $C^{24}H^{22}O^{22}$ . Les choses semblent en rester là. L'amylase paraît incapable d'hydrater soit cette dernière dextrine pour la transformer en maltose, soit le maltose pour le changer en glucose. C'est en quoi son action diffère de celle des acides, qui réalisent facilement, on l'a vu, ces deux transformations.

La dissolution progressive du grain d'amidon par l'amylase s'opère de diverses façons : tantôt de dehors en dedans, comme dans la Morelle tubéreuse (*Solanum tuberosum*) et le Balisier (*Canna*), tantôt de dedans en dehors, comme dans le Haricot (*Phaseolus*), la Fève (*Faba*), etc. Ces deux marches inverses peuvent d'ailleurs, suivant les circonstances, se rencontrer dans une seule et même plante ; ainsi quand une graine de Haricot germe dans les conditions ordinaires, la dissolution des grains d'amidon a lieu de dedans en dehors ; quand cette graine est plongée sous l'eau, elle s'opère au contraire de dehors en dedans. Parfois aussi l'altération a lieu par places (fig. 347) ; la dissolution commence en certains endroits de la périphérie du grain et de là progresse jusqu'au centre en suivant autant de rayons ; puis elle entame peu à peu, du centre à la périphérie, toutes les portions intermédiaires, comme dans le Blé (*Triticum*) (fig. 347. B), le Sarrasin (*Fagopyrum*), etc. Parfois le grain corrodé se montre composé de prismes très fins rayonnant autour du centre, ce qui rend plus évidente sa structure de sphéro-cristal. Tantôt la première phase du dédoublement s'achève sans que l'amylo-dextrine ne soit encore entamée ; celle-ci forme alors un squelette intact. Tantôt la seconde phase, c'est-à-dire l'attaque de l'amylo-dextrine, suit, au contraire, de très près la première. Ce sont là des différences secondaires, liées aux conditions de milieu.

Suivant les plantes, les grains d'amidon sont attaqués par l'amylase, dans les mêmes conditions, avec une facilité très inégale. Ceux du Sarrasin (*Fagopyrum*) et du Blé (*Triticum*) sont de tous les plus attaquables ; ceux du Nyctage (*Mirabilis*), du Chêne (*Quercus*) et du Marronnier (*Æsculus*) le sont déjà beau-

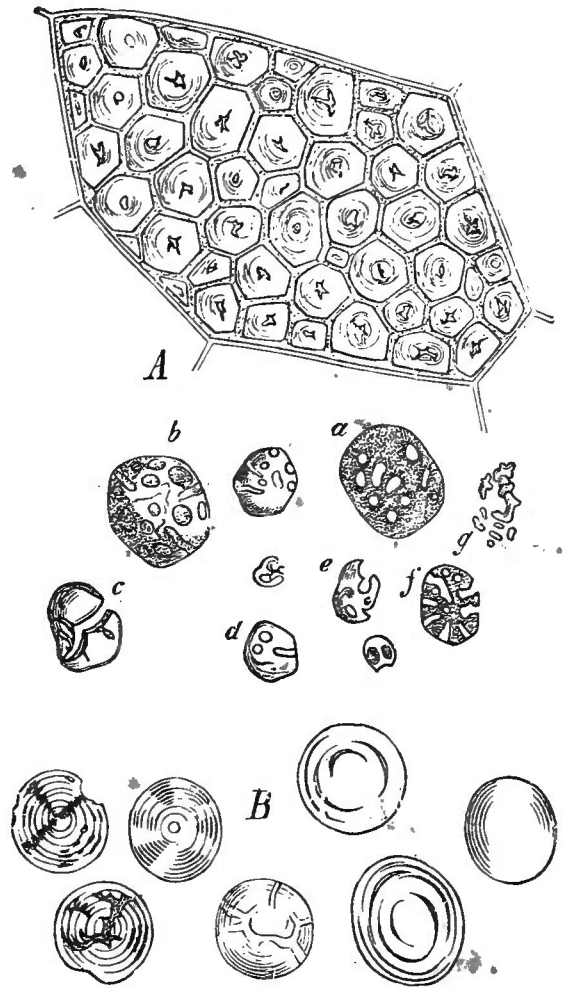


Fig. 347. — A, une cellule de l'albumen de la graine du Maïs (*Zea Mays*), remplie de grains d'amidon étroitement comprimés et par conséquent polyédriques ; entre les grains se trouve un réseau de protoplasme finement granuleux ; la dessiccation a produit à l'intérieur des grains des cavités et des fissures ; a-g, ces mêmes grains d'amidon en voie de dissolution dans une graine en germination. B, grains d'amidon lenticulaires du Blé (*Triticum sativum*), à divers états de dissolution dans une graine en germination (Sachs).

coup moins; les plus résistants sont ceux de la Pomme de terre et surtout ceux du Riz (*Oryza*).

Certaines Bactéries émettent aussi de l'amylase et, par elle, corrodent et dissolvent les grains d'amidon pour s'en nourrir (fig. 348). Ici encore, l'action d'une Bactérie donnée se montre très inégale suivant les plantes. Ainsi l'*Amylobacter* (*Bacillus Amylobacter*) corrode et dissout certains grains d'amidon, ceux du rhizome de l'*Adoxa moschatellina* (*Adoxa Moschatellina*), par exemple, mais n'attaque pas certains autres grains, ceux du tubercule de la Pomme de terre, par exemple.

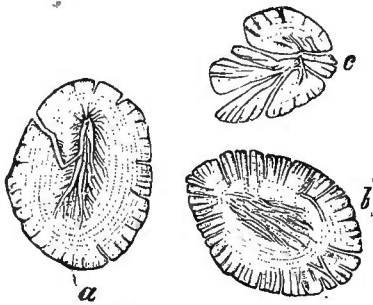


Fig. 348. — Grains d'amidon de Pomme de terre, diversement corrodés par des Bactéries (Reinke),

La salive renferme aussi une matière azotée possédant tous les caractères de l'amylase; elle lui doit d'agir sur les grains d'amidon, comme les acides étendus, pour les hydrater, les dédoubler, et les réduire enfin progressivement à l'état de maltose.

#### § 4.

#### Les hydroleucites et leurs dérivés. Suc cellulaire.

Tous les leucites dont il a été question jusqu'à présent, notamment les amyloleucites et les chloroleucites, ont sensiblement la même composition et la même densité au centre qu'à la périphérie : ils sont pleins; ils participent aussi à la réaction alcaline du protoplasme. A côté de ceux-là, le protoplasme en renferme d'autres différant des premiers parce qu'ils sont creusés chacun d'une cavité renfermant de l'eau qui tient en dissolution des matières très diverses et offre une réaction acide; ce sont des leucites aquifères ou des *hydroleucites*. La partie solide du leucite, qui entoure la cavité, est quelquefois séparée du protoplasme par un contour externe très marqué (fig. 349, *B*); mais souvent elle a sensiblement la même réfringence que le protoplasme, dont elle ne se distingue pas très nettement (fig. 349, *A* et fig. 310, p. 456). Aussi a-t-on cru longtemps que la vacuole était creusée directement dans le protoplasme et lui appartenait en propre. Dans tous les cas, on réussit à isoler l'hydroleucite en tuant le protoplasme de la cellule par l'immersion dans une dissolution de nitrate de potasse à 10 p. 100. L'hydroleucite, plus résistant, demeure vivant pendant quelque temps et si l'on traite alors la cellule par l'éosine, on voit le protoplasme, le noyau, les leucites, en un mot toutes les parties mortes, se colorer fortement en rouge, tandis que l'enveloppe solide et la vacuole de l'hydroleucite demeurent incolores.

**Caractères généraux des hydroleucites** (1). — Comme les leucites pleins, les hydroleucites d'une cellule jeune procèdent par voie de bipartition de ceux

(1) H. de Vries : *Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen* (Jahrb. für wiss. Bot. XVI, p. 465, 1885) — Went : *Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung* (Jahrb. für wiss. Bot., XIX, p. 295, 1888). — Ph. Van Tieghem : *Hydroleucites et grains d'aleurone* (Journal de botanique, décembre 1888).

de la cellule antérieure dont elle dérive et il vont à leur tour se multipliant par bipartition, à mesure qu'il grandissent dans la cellule en voie de croissance.

Pour se diviser, l'hydroleucite s'allonge, son enveloppe solide s'épaissit vers l'intérieur en deux points opposés, situés vers le milieu de la longueur; puis les deux épaississements se rejoignent en un diaphragme continu séparant deux vacuoles. Enfin une scission se fait au milieu de l'épaisseur du diaphragme et les deux hydroleucites s'arrondissent l'un vers l'autre en se séparant. L'ensemble des cavités aquifères que les hydroleucites d'une cellule renferment à un moment donné constituent le *suc* de cette cellule, le *suc cellulaire* à ce moment. En grandissant et se multipliant ainsi, les hydroleucites arrivent à se toucher (fig. 349, A) et alors se fusionnent de proche en proche, paroi avec paroi, vacuole avec vacuole. Ils forment de la sorte d'abord les mailles d'un réseau, séparées par des bandelettes de protoplasme (fig. 310, C, p. 456 et 349, A). Finalement il peuvent se fusionner tous ensemble en un seul hydroleucite très volumineux, occupant toute la partie centrale de la cellule, tandis que le protoplasme, avec son noyau et ses leucites pleins, forme une couche pariétale (fig. 310, D et fig. 349, C). Le suc cellulaire est alors tout entier réuni dans ce grand hydroleucite. Cette fusion progressive, très fréquente dans les hydroleucites, ne s'observe que très rarement dans les leucites pleins.

Après leur fusion, les hydroleucites peuvent de nouveau se partager en deux à diverses reprises et reconstituer ainsi un nombre de plus en plus grand d'hydroleucites de plus en plus petits, entièrement distincts et entre lesquels se trouve réparti de nouveau le suc cellulaire.

Plus tard, quand la couche protoplasmique pariétale s'amincit peu à peu et finalement disparaît, en même temps que le noyau, les leucites pleins et la paroi solide du grand hydroleucite lui-même, le suc cellulaire arrive à toucher de toutes parts la membrane et à remplir tout le volume qu'elle circonscrit. La cellule se trouve ainsi réduite à deux éléments : une membrane, et un liquide clair qui tient en suspension les substances insolubles produites par le protoplasme ou les leucites et demeurées sans emploi : cristaux divers, gouttes d'huile, etc. Mais alors elle est morte. Ce liquide clair des cellules mortes n'est plus le *suc cellulaire* et doit en être distingué avec soin. Nous le

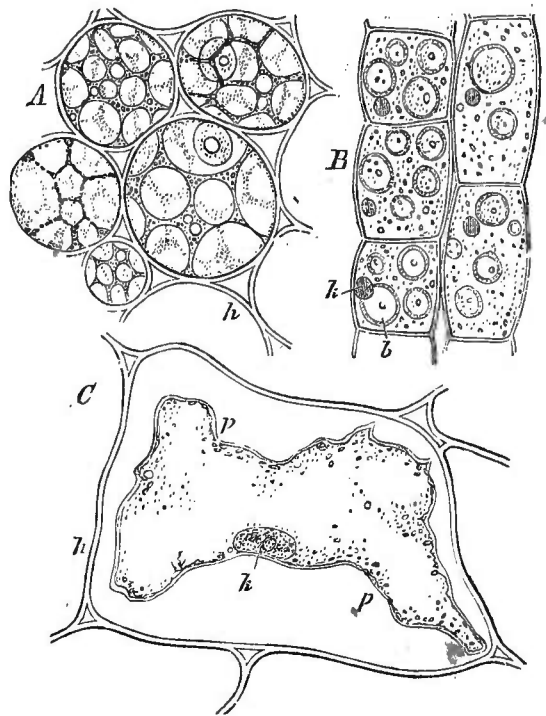


Fig. 349. — Divers aspects des hydroleucites et du suc cellulaire. A et B dans le Maïs : A, hydroleucites dans un protoplasme dense; leur limite externe n'est pas nette. B, hydroleucites dans un protoplasme plus aqueux; leur limite externe est très nette. C, cellule d'un tubercule d'Hélianthe tubéreuse; tous les hydroleucites sont fusionnés en un seul, qui, contracté par l'alcool, a entraîné le protoplasme p et l'a détaché de la membrane cellulosique (d'après Sachs).

nommerons le *liquide cellulaire*. Il constitue une provision d'eau pour les cellules vivantes d'alentour; s'il renferme en dissolution des produits utilisables, il pourra même contribuer à les nourrir.

**Changements de volume des hydroleucites.** — Ainsi réparti dans un plus ou moins grand nombre d'hydroleucites, le suc cellulaire peut, sous diverses influences, diminuer peu à peu de volume, soit que les hydroleucites qu'il occupe comblent peu à peu leur vacuole, soit qu'ils se contractent progressivement en expulsant leur liquide.

Ainsi, sous l'influence d'une nutrition abondante, on voit souvent les hydroleucites, d'abord creusés de larges vacuoles, les rétrécir peu à peu, puis les effacer et les combler presque complètement. C'est ce qu'il est facile d'observer dans la Levûre de bière et dans un grand nombre de Champignons.

Ainsi encore, on voit, à certains moments, les hydroleucites se contracter en perdant la plus grande partie de l'eau qu'ils renferment; le protoplasme qui les entoure et qui leur adhère fortement suit leur contraction, se détache de la membrane cellulosique et vient former au centre de la cellule une masse presque pleine et homogène. Ce phénomène s'observe souvent chez les Algues, dans la phase préparatoire à la formation des spores et des œufs. On peut le produire artificiellement partout en immergeant les cellules dans une solution saline ou sucrée, qui enlève de l'eau aux hydroleucites (fig. 349, *C*). Si l'on vient ensuite, après les avoir lavées, à les plonger dans l'eau ordinaire, les hydroleucites absorbent de l'eau, se dilatent et reprennent leur volume primitif; dans la même mesure, le protoplasme se distend et vient appliquer de nouveau sa surface contre la membrane; l'ordre de choses primitif se trouve ainsi rétabli et la cellule continue de vivre comme auparavant.

Si l'on plonge la cellule dans la solution saline après avoir tué le protoplasme, les hydroleucites se contractent seuls et se séparent du protoplasme ambiant. C'est un moyen de les mettre en évidence dans les cas douteux.

**Hydroleucites pulsatiles.** — Cette augmentation et cette diminution de volume de la vacuole des hydroleucites se succèdent, dans certains cas, et se reproduisent périodiquement à de courts intervalles. Il en est ainsi dans un assez grand nombre de plantes inférieures et dans leurs cellules reproductrices (Volvocinées, Desmidiées, Palmellées, Péronosporées, Myxomycètes, etc.).

En un point déterminé du corps protoplasmique, se trouve un hydroleucite dans lequel on voit poindre, à un moment donné, une petite vacuole qui va grandissant peu à peu, atteint un certain maximum, puis tout à coup s'évanouit (fig. 315, *E, v*). Après un certain temps reparait au même point, dans le même hydroleucite, une nouvelle vacuole qui grossit peu à peu, acquiert la même taille que la première, puis brusquement disparaît à son tour. De là des pulsations rythmiques, qui se succèdent indéfiniment de la même manière.

L'intervalle entre deux pulsations, compté entre deux disparitions successives de la vacuole, demeure constant pour le même hydroleucite, au moins pendant plusieurs heures de suite; mais d'une cellule à l'autre, dans la même espèce, il varie du simple au triple. C'est dans les Volvocinées que les pulsations sont le plus rapides; dans le *Gone pectoral* (*Gonium pectorale*), par exemple, elles se succèdent de dix en dix secondes. C'est dans les Myxomycètes

et les Desmidiées qu'elles sont le plus lentes. Quand il y a deux ou trois vacuoles pulsatiles dans la même cellule, comme c'est le cas pour le *Gone pectoral*, on observe une alternance régulière dans leurs éclipses et leurs apparitions.

La pulsation se réduit quelquefois à un brusque et périodique changement de volume de la vacuole de l'hydroleucite. Sans s'évanouir jamais, celle-ci se contracte tout à coup, puis reprend peu à peu son volume primitif, pour se retrécir de nouveau brusquement. Il en est ainsi aux extrémités des cellules des Desmides (*Desmidium*) et Docides (*Docidium*), où l'hydroleucite pulsatile contient dans sa vacuole de petits cristaux dans un mouvement de trépidation continuel.

**Rôle des hydroleucites** — Les hydroleucites existent dans toutes les cellules vivantes. Ils ne manquent que chez les Algues de l'ordre des Cyanophycées, plantes qui sont déjà, comme on sait, dépourvues de noyaux et de leucites pleins, notamment de chloroleucites. Aussi leur rôle est-il très important dans la nutrition et la croissance de la cellule. Ils sont d'abord les réservoirs où le protoplasme, le noyau, les leucites pleins et la membrane puisent l'eau nécessaire à leur formation et à leur croissance. En attirant l'eau du dehors par les propriétés osmotiques du suc acide qu'ils renferment, ils se dilatent et exercent ainsi de dedans en dehors sur le protoplasme et sur la membrane une pression croissante qui peut atteindre, comme on le verra plus loin, plusieurs atmosphères. Cette pression distend le protoplasme et la membrane cellulosique, jusqu'à ce que la résistance élastique de celle-ci lui fasse équilibre. La tension entre le contenu et la membrane, d'où résulte une certaine raideur, est ce qu'on appelle la *turgescence* de la cellule. Les hydroleucites sont donc les agents de la turgescence de la cellule. Tout ce qui augmente le volume d'eau qu'ils renferment accroît la turgescence, tout ce qui le diminue l'affaiblit.

Outre ce rôle mécanique qui leur est propre, les hydroleucites ont aussi, comme les leucites pleins, une grande activité chimique, qui se traduit par la production de substances de nature très diverse. Les uns forment des principes albuminoïdes dissous dans le liquide de la vacuole, où certains d'entre eux peuvent cristalliser plus tard : ce sont des hydroleucites albuminifères. D'autres produisent des diastases en dissolution dans le suc, où se dissolvent aussi les produits de l'action de ces diastases. D'autres forment des principes colorants solubles, qui colorent la vacuole ; d'autres des amides et des alcalis organiques ; d'autres des hydrates de carbone, comme des sucres, de l'inuline, des dextrines, des gommes ; d'autres des glucosides, comme les tannins ; d'autres des acides organiques, comme l'acide oxalique, qui se combine aussitôt à la chaux et cristallise dans la vacuole, ou comme l'acide glycérophosphorique, qui se combine à la chaux et à la magnésie et y prend la forme de sphéro-cristaux. Étudions de plus près ces diverses catégories d'hydroleucites.

**Hydroleucites albuminifères.** — Dans les plantes les plus diverses, on observe des hydroleucites doués de la propriété de produire diverses substances albuminoïdes ; d'abord dissoutes dans le suc de la vacuole, elles y cristallisent plus tard en prenant la même forme que les cristaux protéiques que nous

avons rencontrés déjà dans le protoplasme fondamental, par exemple dans les tubercules de la Pomme de terre (p. 472), dans le noyau, par exemple dans les Utriculaires (p. 493) et dans les leucites pleins, par exemple chez les Orchidées (p. 505). Ces hydroleucites à cristalloïdes se développent d'ailleurs tout aussi bien dans les corps à structure continue, que dans les corps à structure cellulaire.

Ainsi, ils sont très répandus dans le thalle à structure continue des Champignons de la famille des Mucorinées. On les rencontre notamment dans les grands tubes simples ou ramifiés qui portent les sporanges (fig. 319, *a, b, c*) et dans les rameaux renflés qui supportent les œufs, jamais dans les sporanges mêmes, ni dans les œufs. Les cristalloïdes qu'il renferment dans leur vacuole appartiennent au système cubique et, suivant les genres, se montrent, en octaèdres réguliers, comme dans le Pilobole (*Pilobolus*), la Sporodinie (*Sporodinia*), etc., ou en tables hexagonales à côtés alternativement plus grands et plus petits, dérivées de l'octaèdre par développement excessif de deux des faces parallèles, comme dans le Mucor (*Mucor*), le Thamnide (*Thamnidium*), etc. Les deux formes se trouvent parfois côte à côte dans la même plante, comme dans la Pilaire (*Pilaira*), etc. En raison de la constance avec laquelle elle se développe dans cette famille, on peut nommer *mucorine* la substance albuminoïde ainsi définie.

On a rencontré aussi des hydroleucites à cristalloïdes dans le Dimargarite (*Dimargaris*), Champignon à structure cellulaire parasite des Mucorinées et appartenant probablement à l'ordre des Ascomycètes. Les cristalloïdes y affectent la forme de tables rectangulaires ou rhombiques.

Les Algues rouges ou Floridées ont, dans leurs cellules végétatives, des hydroleucites albuminifères dont les cristalloïdes sont formés par une substance différente de la mucorine. Ils sont ordinairement octaédriques, par exemple dans la Bornétie (*Bornetia*), la Griffithsie (*Griffithsia*), la Laurencia (*Laurencia*), etc., toujours biréfringents et paraissant appartenir au système du prisme rhomboïdal oblique. Certaines Algues vertes ont aussi des cristalloïdes dans leurs hydroleucites : ils sont octaédriques dans le Code (*Codium*), hexaédriques dans l'Acétabulaire (*Acetabularia*).

Chez les Fougères, on a rencontré des cristalloïdes dans les hydroleucites des cellules périphériques des feuilles du Polypode irioïde (*Polypodium irioides*); ils ont la forme d'octaèdres, de prismes hexagonaux ou de pyramides hexagonales; on en ignore le système cristallin.

Le sac embryonnaire des Cycadées renferme aussi des hydroleucites qui produisent des cristalloïdes en forme d'aiguilles.

Bien que généralement incolores, les cristalloïdes des hydroleucites sont parfois colorés. L'eau ne les altère pas, mais l'alcool et les acides étendus les décolorent. On trouve, par exemple, des cristalloïdes rouges et violets dans les fruits charnus de la Morelle noire (*Solanum nigrum*) et de la Morelle d'Amérique (*Solanum americanum*); ils sont bleus dans les pétales de la Violette tricolore (*Viola tricolor*), de l'Orchide mâle (*Orchis mascula*) et dans les fruits charnus de certaines Passiflores (*Passiflora*).



**Hydroleucites albuminifères des graines. Grains d'aleurone (1).** — Dans la graine en voie de formation des Phanérogames, les cellules de l'albumen et de l'embryon renferment toujours un grand nombre d'hydroleucites, qui vont s'y multipliant par bipartition. Ces hydroleucites produisent et accumulent dans leur vacuole des matières albuminoïdes ; plus tard certaines de ces matières peuvent y cristalliser et former dans la vacuole un cristalloïde plus ou moins volumineux. Enfin, au moment où la graine mûrit et passe peu à peu, en perdant la plus grande partie de son eau, à l'état de vie latente, les hydroleucites se contractent, la matière albuminoïde de leur vacuole se solidifie autour du cristalloïde quand il en existe un, entourée elle-même par l'enveloppe solide primitive. Ils constituent ainsi, en définitive, autant de grains arrondis, nettement limités dans le protoplasme, qui en même temps s'est desséché. Ils sont connus alors sous le nom de grains d'aleurone.

Les grains d'aleurone ne sont donc pas autre chose que des hydroleucites albuminifères desséchés. Aucune graine n'en est dépourvue, mais c'est surtout dans les graines oléagineuses qu'ils abondent. Ils constituent évidemment une réserve nutritive pour les développements ultérieurs et, à ce titre, ils jouent un rôle très important dans la vie de la plante. D'autre part, on ne les observe que dans les graines, parce que la graine est le seul organe de la plante qui, en passant à l'état de vie latente, perd assez d'eau pour concréter complètement ses hydroleucites. A la germination, les grains d'aleurone absorbent de l'eau, dissolvent d'abord la matière albuminoïde amorphe qui s'y est solidifiée la dernière et reprennent ainsi leur vacuole en se gonflant ; plus tard le cristalloïde s'y redissout à son tour et finalement ils reconstituent autant d'hydroleucites, en même nombre et aux mêmes places qu'avant la maturation. Les grains d'aleurone ne sont donc qu'une forme transitoire et passive des hydroleucites albuminifères, en rapport avec la vie latente de la graine. Mis en réserve sous cette forme, ils offrent une composition et des propriétés diverses, qu'il est nécessaire d'étudier de plus près.

**Propriétés physiques des grains d'aleurone.** — La forme des grains d'aleurone est le plus souvent arrondie ou ovale (fig. 350), parfois polyédrique (fig. 351). Quand ils renferment, comme nous l'avons déjà fait pressentir et comme nous le verrons mieux tout à l'heure, de volumineuses enclaves, ils se moulent sur ces enclaves et peuvent alors prendre des angles rentrants. Leur surface est souvent inégale, comme creusée de petites fossettes ; les plus gros sont parfois hérissés de petites proéminences, comme dans la Vigne (*Vitis*). Ces inégalités de la surface sont la conséquence de la réduction que les hydroleucites ont subie en se solidifiant. Ils sont de consistance ferme et éclatent par la pression. Rien n'est variable comme leur dimension, qui peut descendre à 0<sup>mm</sup>,001 et s'élever jusqu'à 0<sup>mm</sup>,055 ; dans les graines riches en

(1) Pfeffer : *Untersuchungen über die Proteinkörner* (Jahrbücher für wiss. Botanik, VIII, p. 429, 1872). On y trouve l'historique du sujet — Wakker : *Studien über die Inthaltkörper der Pflanzenzelle* (Jahrb. für wiss. Bot., XIX, p. 433, 1888). — Werminski : *Ueber die Natur der Aleuronkörner* (Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., VI, p. 199, 1888). — Ph. Van Tieghem : *Hydroleucites et grains d'aleurone* (Journal de botanique, décembre 1888).

huile, elle se maintient ordinairement entre  $0^{\text{mm}},003$  et  $0^{\text{mm}},012$ . Il y a souvent

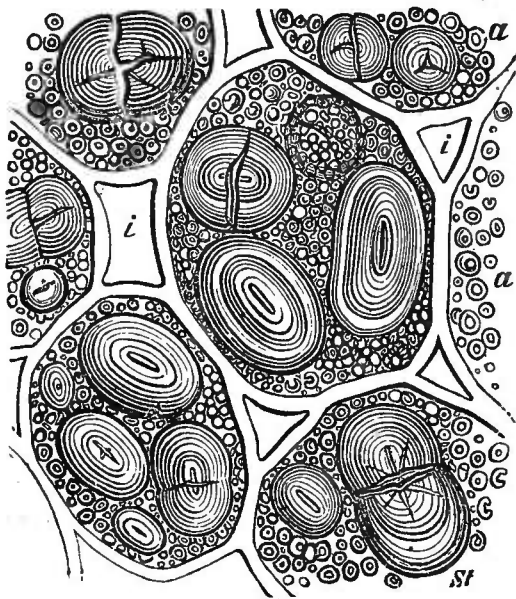


Fig. 350. — Cellules d'un cotylédon du Pois cultivé (*Pisum sativum*). Les gros grains *st*, à noyau central et couches concentriques, sont des grains d'amidon. Les petits grains arrondis *a* sont des grains d'aleurone; *i*, espaces intercellulaires (Sachs).

dans la cellule un grain beaucoup plus gros que tous les autres, par exemple dans la Vigne (*Vitis*), le Muscadier (*Myristica*), l'Éléide (*Elæis*), etc.

Généralement incolores, ils sont quelquefois colorés plus ou moins fortement en bleu, comme dans la Knautie (*Knautia*), le Panace (*Panax*), la Giroflée (*Cheranthus*), en rouge rosé, comme dans la Ketmie (*Hibiscus*), le Laurier (*Laurus*), en rouge brun, comme dans l'Arachide (*Arachis*), le Théobrome cacaoyer (*Theobroma Cacao*), le Diptérice (*Dipteryx odorata*), en jaune, comme dans le Lupin (*Lupinus*), la Bourdaine (*Rhamnus*), l'Ailante (*Ailantus*), ou en vert, comme dans le Pistachier (*Pistacia*).

Ils sont insolubles dans l'alcool, l'éther, la glycérine et les huiles grasses.

**Extraction des grains d'aleurone.** —

Pour les isoler et les obtenir en grande quantité, on coupe en tranches fines ou l'on broie des graines oléagineuses (noix, noisettes, amandes, etc.), après les avoir débarrassées de leurs téguments. On lave avec de l'huile, qu'on jette ensuite sur un tamis très fin et qu'on laisse reposer. Après quelques heures, tous les grains d'aleurone se trouvent réunis au fond du vase. On décante, on lave le dépôt avec de l'éther, jusqu'à ce qu'il soit débarrassé des dernières traces d'huile. La poudre blanche ainsi obtenue est l'aleurone. On l'observe au microscope dans l'huile ou dans la glycérine.

**Structure et composition chimique des grains d'aleurone.** — Tantôt le grain d'aleurone est homogène, tantôt il renferme dans sa masse diverses substances qui y forment des enclaves.

**1° Grains sans enclaves.** — Les grains homogènes (fig. 350) sont composés essentiellement de matière albuminoïde et partagent toutes les réactions bien connues du protoplasme. Ils proviennent d'hydroleucites dans la vacuole desquels aucune substance ne s'est déposée avant la solidification totale. Ils ne renferment jamais trace de matière grasse. Traités par une dissolution alcoolique de bichlorure de mercure, ils forment une combinaison mercurielle insoluble dans l'eau. L'ébullition dans l'eau défait cette combinaison et régénère la substance albuminoïde, sous sa modification insoluble dans les acides et les alcalis étendus.

Tantôt ils sont solubles dans l'eau, soit complètement, comme dans la Pivoine (*Pæonia*), la Capucine (*Tropæolum*), etc., soit seulement en partie, comme dans le Lupin (*Lupinus*), le Silybe (*Silybum*); tantôt ils y sont tout à fait insolubles, comme dans le Cynoglosse (*Cynoglossum*), la Camarine (*Empetrum*), etc. Ils se dissolvent toujours entièrement dans une dissolution de

potasse ou de phosphate de potasse, même très étendue. Traités par de l'alcool contenant un peu d'acide sulfurique, ils se montrent nettement formés de couches concentriques, par exemple dans la Pivoine (*Pæonia*). Ces couches alternativement solides et molles sont peu nombreuses ; la masse interne demeure amorphe.

2° **Grains avec enclaves : globoïdes, cristalloïdes, cristaux.** — Il arrive souvent que les grains d'aleurone renferment des corps qui se sont déposés dans la vacuole de l'hydreleucite avant la solidification de la matière albuminoïde amorphe, qui les a finalement englobés (fig. 351, 352, 353 et 354). Ce sont ou de petites masses arrondies appelées *globoïdes*, ou des cristalloïdes protéiques, comme ceux qui se produisent parfois aussi dans les leucites pleins (p. 504), ou des cristaux d'oxalate de chaux.

La masse fondamentale qui englobe ces diverses substances se montre toujours identique à celle qui constitue seule les grains homogènes. Elle est, comme elle, de nature albuminoïde, sans trace de matière grasse. Comme elle, tantôt elle se dissout dans l'eau et met en liberté ses enclaves, soit complètement, comme dans le Lin (*Linum*), le Ricin (*Ricinus*), l'Ethuse (*Æthusa*), soit en partie, comme dans le Pin (*Pinus*), etc. ; tantôt elle y est complètement insoluble, comme dans l'Oponce (*Opuntia*). Elle se dissout aussi toujours dans une dissolution étendue de potasse.

Les grains d'aleurone peuvent ne renfermer qu'une seule sorte d'enclaves : un ou plusieurs cristalloïdes (fig. 353, *A*), un ou plusieurs globoïdes (fig. 351, *A* et fig. 354, *B*), un ou plusieurs cristaux (fig. 353, *A* et 354, *B*). Dans ce cas, il arrive souvent que tous les grains d'une cellule ne renferment, par exemple, que des globoïdes, pendant que tous ceux d'une cellule voisine ne contiennent que des cristaux, comme dans le Sibybe (*Silybum*), les Ombellifères (fig. 354, *B*). Souvent ils contiennent à la fois deux sortes d'enclaves. Il est surtout très fréquent d'y voir à la fois un cristalloïde et un ou plusieurs globoïdes, comme dans la Berthollétie (*Bertholletia*), le Ricin (*Ricinus*) (fig. 352 et 353, *B, C, D*) ; il est très rare d'y trouver en même temps un cristalloïde et un cristal, comme dans l'Ethuse (*Æthusa*) (fig. 354, *A*), ou un globoïde et un cristal, comme dans le Coudrier (*Corylus*). Enfin ils peuvent englober à la fois les trois sortes d'enclaves, comme on le voit dans la Vigne (*Vitis*), où, à

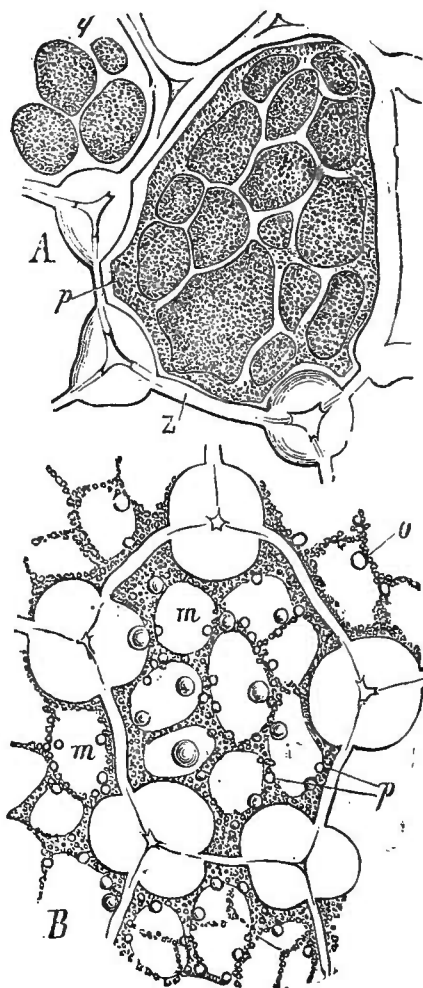


Fig. 351. — Cellules d'un cotylédon du Lupin varié (*Lupinus varius*). *A*, dans une dissolution alcoolique d'iode, montrant les gros grains polyédriques d'aleurone, enfermant d'innombrables petits globoïdes. *B*, après dissolution des grains d'aleurone par l'acide sulfurique ; *m*, places vides, naguère occupées par les grains ; *p*, protoplasme fondamental ; *z*, membrane (Sachs).

côté du cristalloïde, on voit un gros globoïde enveloppant un cristal

Quand il y a dans la cellule un grain d'aleurone beaucoup plus gros que les autres, il diffère quelquefois de ses voisins par la nature de ses enclaves. Il

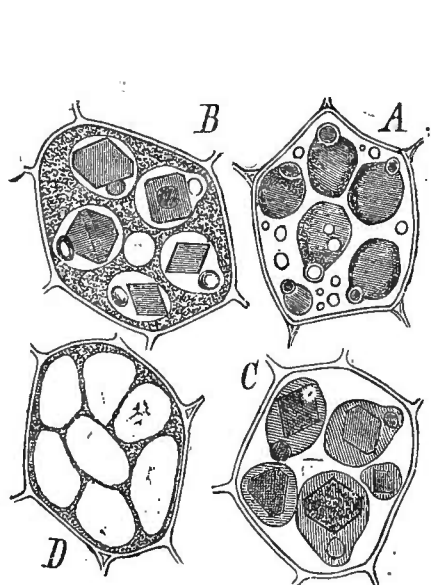


Fig. 352. — Cellule de l'albumen du Ricin (*Ricinus communis*), avec ses grains d'aleurone renfermant chacun un cristalloïde et un globoïde : A, dans la glycérine épaisse ; B, dans la glycérine étendue ; C, chauffée dans la glycérine ; D, traitée par l'acide sulfurique qui dissout les grains d'aleurone (Sachs).

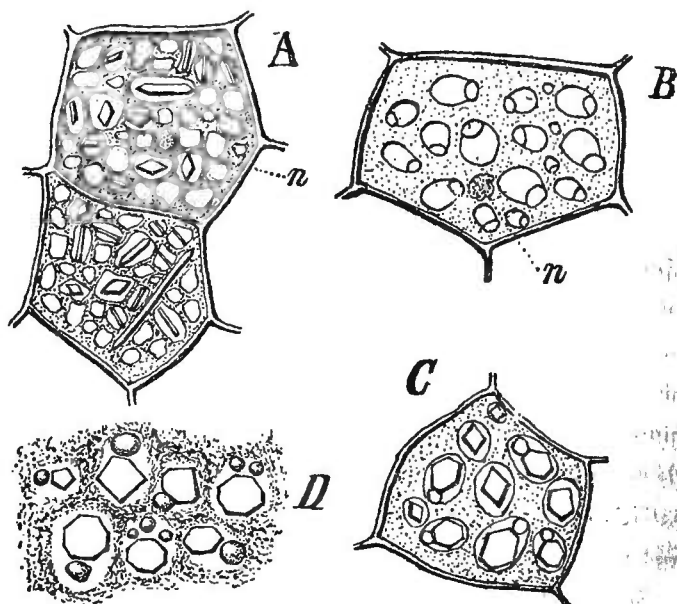


Fig. 353. — Grains d'aleurone : A, deux cellules des cotylédons de la Scorzonère (*Scorzonera hispanica*), vues dans l'huile ; n, noyau ; B, une cellule de l'albumen du Ricin (*Ricinus communis*), dans l'huile ; n, noyau ; C, la même, vue dans l'eau après l'action de la solution alcoolique de bichlorure de mercure ; le globoïde et le cristalloïde sont visibles ; D, la même au moment de la formation des grains d'aleurone par condensation autour d'un cristalloïde et d'un globoïde préexistants (d'après Pfeffer).

renferme un cristalloïde, par exemple, quand les autres en sont dépourvus, comme dans l'Eléide (*Elæis*), ou bien un cristal tabulaire, pendant que les

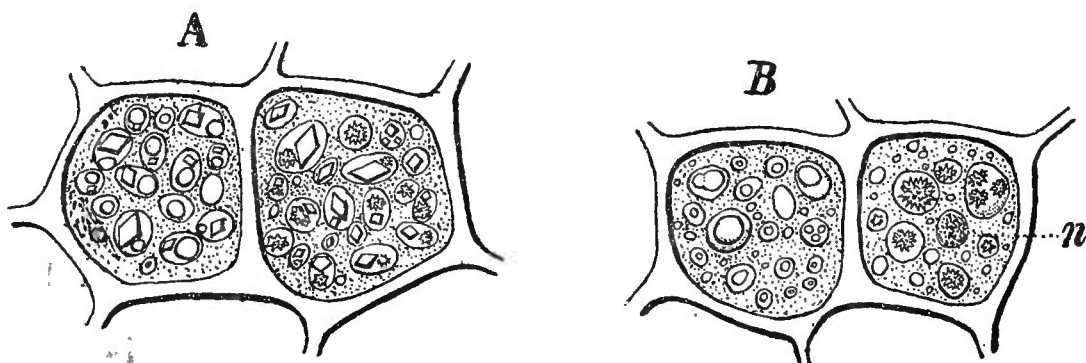


Fig. 354. — Grains d'aleurone traités par le bichlorure de mercure : A, cellules de l'albumen de l'Ethuse (*Æthusa Cynapium*) ; à gauche les grains d'aleurone contiennent un cristalloïde et un globoïde, à droite un cristalloïde et un cristal. B, cellules de l'albumen du Coriandre (*Coriandrum sativum*) ; à gauche les grains ne renferment que des globoïdes, à droite que des cristaux (d'après Pfeffer).

autres ne contiennent que de petits globoïdes, comme dans le Lupin (*Lupinus varius*), ou bien une mâcle cristalline, quand les autres ont des cristaux en aiguilles, comme dans le Silybe (*Silybum marianum*).

**Globoïdes des grains d'aleurone.** — Les globoïdes sont des corps généralement arrondis ou mamelonnés, dont la dimension dépasse rarement  $0^{\text{mm}},005$ , mais peut descendre au-dessous de toute grandeur mesurable. On ne les a

rencontrés jusqu'ici que comme enclaves dans les grains d'aleurone. Quand ils sont très petits, chaque grain d'aleurone en renferme un grand nombre (*Lupinus*, *Delphinium*) (fig. 351); quand ils sont gros, chaque grain n'en contient qu'un seul (fig. 354, *B*). C'est la Vigne qui possède les plus grands de tous.

Insolubles dans l'eau, dans l'alcool, dans la potasse étendue, ils se dissolvent au contraire dans tous les acides minéraux étendus, ainsi que dans les acides acétique, oxalique et tartrique. Quand on les traite par une solution ammoniacale de phosphate d'ammoniaque, on les voit disparaître et à leur place se former les cristaux caractéristiques du phosphate ammoniaco-magnésien. Ils renferment donc de la magnésie. Si, au lieu de phosphate d'ammoniaque, on fait agir sur eux de l'oxalate d'ammoniaque, ils disparaissent encore et il se forme à leur place des cristaux d'oxalate de chaux. Ils contiennent donc aussi de la chaux. Si, après les avoir incinérés sur le porte-objet, on ajoute une goutte d'une solution ammoniacale de chlorhydrate d'ammoniaque, on voit se produire des cristaux de phosphate ammoniaco-magnésien. Ils renferment donc encore de l'acide phosphorique, et, comme l'incinération est nécessaire pour amener ce résultat, on en conclut que l'acide phosphorique n'y est pas libre, mais copulé avec un acide organique que la chaleur a détruit, acide dont la nature est encore mal déterminée, mais qui paraît être l'acide glycérique ou l'acide saccharique. On arrive donc en définitive à cette conclusion que la substance des globoïdes est un phosphate copulé (glycérophosphate, ou saccharophosphate) de magnésie et de chaux, où la magnésie prédomine fortement sur la chaux.

**Cristalloïdes protéiques des grains d'aleurone.** — Les cristalloïdes protéiques enfermés dans les grains d'aleurone peuvent aisément en être extraits et étudiés séparément. Ainsi, pour obtenir en grandes masses les cristalloïdes qui remplissent les cellules de l'embryon de la Berthollétie (*Bertholletia excelsa*), il suffit de laver avec de l'huile ou de l'éther le tissu préalablement pulvérisé; par le repos, ils se séparent du liquide comme une fine farine. De même, en traitant par l'eau des graines de Ricin coupées en tranches, on détruit les grains d'aleurone et l'on sépare les cristalloïdes qu'ils enfermaient. Tantôt les cristalloïdes sont nombreux dans chaque grain d'aleurone: ils sont alors incomplets et ressemblent à de petits fragments de cristaux, comme dans l'Adonide (*Adonis autumnalis*), le Myrice (*Myrica cerifera*); tantôt il n'y en a qu'un seul par grain, plus grand et de forme complète, comme dans le Ricin (*Ricinus*) (fig. 352 et 353) et la Berthollétie (*Bertholletia*).

Les cristalloïdes protéiques des grains d'aleurone se rattachent à deux types qui s'excluent et qui ne se rencontrent jamais ensemble dans une même famille, ni dans des familles voisines. Les uns sont monoréfringents et présentent l'hémiédrie tétraédrique du système cubique; les autres sont biréfringents à un axe et offrent l'hémiédrie rhomboédrique du système hexagonal.

Le premier type, qui est le plus rare, se trouve réalisé dans le Ricin (*Ricinus*) (fig. 352 et 353) et l'Euphorbe (*Euphorbia*), dans le Lin (*Linum*), la Violette (*Viola*), la Passiflore (*Passiflora*), la Rue (*Ruta*), etc. Ces cristalloïdes sont solubles à divers degrés dans l'eau salée et complètement dans les acides et la potasse étendus.

Le second type, qui est de beaucoup le plus répandu, se présente sous trois modifications. Ordinairement ces cristalloïdes ont la double réfraction positive et sont solubles dans l'eau à 45°, dans l'eau salée, dans les acides et la potasse étendus (Berthollétie, Papavéracées, Fumariacées, Campanulacées, Labiées, Scrofulariacées, Solanées, Primulacées, Palmiers, Cypéracées, Conifères, etc.). Quelquefois, avec la même double réfraction positive, ils sont insolubles dans l'eau salée, l'ammoniaque et les acides étendus, solubles au contraire dans la potasse étendue, comme dans le Bananier (*Musa*). Ailleurs enfin, ils ont la double réfraction négative, comme dans le Rubanier (*Sparganium*).

En résumé, les graines renferment, cristallisés dans leurs hydroleucites, au moins deux et peut-être quatre principes albuminoïdes différents. Celui qui constitue les cristalloïdes de la Berthollétie (*Bertholletia*) a été identifié avec la vitelline.

Ces cristalloïdes des grains d'aleurone se redissolvent, on l'a vu, à la germination et sont employés au développement des tissus nouveaux; ce sont des matériaux de réserve. Ils diffèrent profondément sous ce rapport des cristalloïdes protéiques du protoplasme (p. 473), du noyau (p. 493), des leucites pleins (p. 504), et même de ceux des hydroleucites ordinaires (p. 522), qui sont tous des produits d'élimination.

**Cristalloïdes protéiques artificiels.** — Dissoute dans l'eau à 50°, la substance des cristalloïdes de l'embryon de la Berthollétie cristallise de nouveau par évaporation lente et l'on obtient de la sorte des cristalloïdes artificiels; mais ils sont souvent incomplets et mal conformés. En traitant la liqueur par la magnésie, la baryte ou la chaux, on obtient une combinaison correspondante, qui se dépose par évaporation sous forme de beaux cristalloïdes très réguliers et très gros, isomorphes entre eux, présentant tous les caractères optiques et chimiques de ceux de la Berthollétie, mais se gonflant beaucoup plus qu'eux dans les mêmes conditions.

**Mode d'observation des grains d'aleurone.** — Par tout ce qui vient d'être dit de la nature et des propriétés des grains d'aleurone, on voit que, pour les observer intacts, il faut placer les coupes de l'organe que l'on étudie, non dans l'eau, qui les altère le plus souvent, mais dans l'huile, dans la glycérine, ou dans la solution alcoolique de bichlorure de mercure; ce dernier liquide permet d'observer à l'intérieur du grain la forme et la disposition des enclaves. Colorés en rouge par la fuchsine, les grains d'aleurone, se distinguent plus nettement au milieu du protoplasme fondamental de la cellule. Si le protoplasme contient à la fois, comme il arrive souvent, des grains d'aleurone et des grains d'amidon, en traitant d'abord par la fuchsine, puis par l'iode, on colore en rouge les premiers, en bleu les seconds, et la distinction des deux substances se fait avec netteté.

**Hydroleucites oxalifères. Cristaux d'oxalate de chaux.** (1). — Dans certaines cellules, très répandues dans les divers organes des végétaux, les hydro-

(1) Sanio : Monatsberichte der Berliner Akademie, 1857, p. 254. — Holzner : *Ueber Krystalle in der Pflanzenzellen* (Flora, 1864 et 1867). — Hilgers : *Jahrbücher für wiss. Bot.*, VI 1868. — Wakker : *Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle* (Jahrb. für wiss. Bot., XIX, p. 423, 1888).

leucites produisent de l'acide oxalique, en solution dans le suc de la vacuole. Celui-ci, au contact des sels solubles de chaux qui se trouvent dans tout le corps de la plante, forme de l'oxalate de chaux, qui se dépose sur place dans la vacuole en cristaux plus ou moins volumineux (fig. 355). Ces cristaux peuvent se produire dans des cellules ordinaires, par exemple dans des cellules à chlorophylle, mais le plus souvent ils naissent dans des cellules spéciales, qui diffèrent par leur forme et par leur dimension de toutes les cellules d'alentour; ce sont des cellules oxalifères.

Suivant les conditions de milieu où il prend naissance, c'est-à-dire suivant la composition du suc de la vacuole, l'oxalate de chaux contient, soit deux, soit six équivalents d'eau, et cristallise dans deux systèmes différents : avec deux équivalents d'eau,  $2\text{CaO}, \text{C}^2\text{O}^6 + 2\text{HO}$ , dans le système du prisme rhomboïdal oblique ; avec 6 équivalents d'eau,  $2\text{CaO}, \text{C}^2\text{O}^6 + 6\text{HO}$ , dans le système du prisme droit à base carrée.

Quand il se forme dans un hydroleucite rempli d'un liquide gommeux, il ne prend que deux équivalents d'eau et cristallise soit en gros prismes purs ou tronqués (fig. 355, *e* et *f*), soit en longues aiguilles. Celles-ci sont parfois de grande dimension et solitaires dans la cellule, qui se moule sur le cristal et paraît transpercée par lui; on en voit un exemple dans les diaphragmes de la feuille des Pontédéries (*Pontederia*). Mais le plus souvent elles sont très fines et associées en grand nombre parallèlement côte à côte, en forme de paquet; on les appelle alors des *raphides* (fig. 355, *g*, *h*).

Quand il prend naissance dans une cellule où le suc des hydroleucites n'est pas épaissi par de la gomme, le sel prend six équivalents d'eau et se dépose, soit en cristaux isolés et complets : prismes, octaèdres, ou prismes avec les pointements de l'octaèdre, dont il y a ordinairement un seul par cellule (fig. 355, *a*, *b*, *c*, *d*), soit en cristaux incomplets groupés en rayonnant autour d'un centre de manière à former des mâcles arrondies ou des sphéro-cristaux (fig. 355, *a* et *i*). En faisant cristalliser l'oxalate de chaux en dehors de l'organisme soit dans un liquide épais, soit dans une liqueur fluide, on reproduit artificiellement ces deux hydrates avec leurs formes caractéristiques.

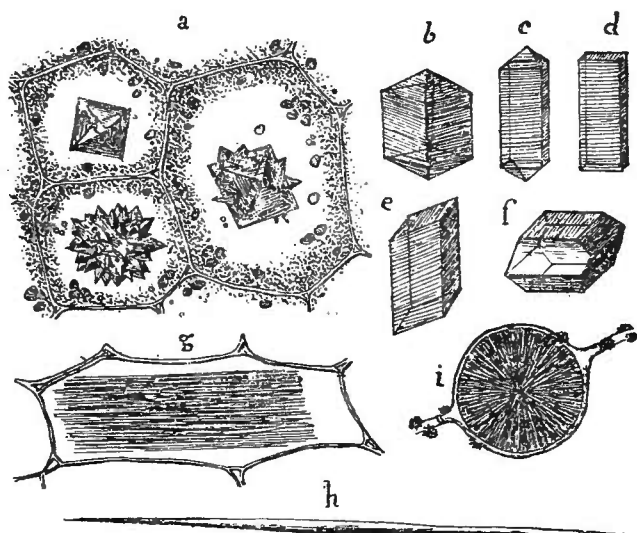


Fig. 355 — Principales formes des cristaux d'oxalate de chaux *a*, trois cellules du pétiole de la feuille d'une Bégonie (*Begonia manicata*) avec cristaux du système quadratique, contenant, l'une un octaèdre simple, l'autre un octaèdre recouvert de plusieurs petits octaèdres, la troisième une macle radiée. — *b*, combinaison du prisme à base carrée avec l'octaèdre, de la feuille d'une Tradescantie (*Tradescantia discolor*). — *c* et *d*, prisme avec octaèdre et prisme pur, de la feuille de l'Ail (*Allium Cepa*). — *e*, prisme rhomboïdal oblique de la tige du Marronnier (*Æsculus*). — *f*, le même avec troncature sur les arêtes aiguës, du pétiole du Cycade (*Cycas revoluta*). — *g*, une cellule avec un paquet de raphides, de la Lemne (*Lemna trisulca*). — *h*, une raphide isolée, plus fortement grossie. — *i*, sphéro-cristal dans une cellule renflée du thalle du Phalle (*Phallus caninus*) (d'après Kny).

Les hydroleucites oxalifères peuvent être en même temps colorés, comme dans la feuille du Lépanthe (*Lepanthes cochlearifolia*), où ils sont roses. Ils peuvent être en même temps albuminifères, comme dans les graines de diverses plantes, où ils passent à l'état de grains d'aleurone renfermant comme enclave un cristal ou une macle d'oxalate de chaux. C'est ce qu'on a vu plus haut (p. 325, fig. 353, A et 354) dans la Scorsonère, le Coriandre, l'Elhuse, la Vigne, etc.

Une fois formés, les cristaux d'oxalate de chaux ne se redissolvent pas ; ils vont donc s'accumulant sans cesse dans le corps de la plante et peuvent y atteindre une proportion considérable. Ainsi les vieilles tiges de Cactées en renferment jusqu'à 85 p. 100 du poids de leur matière sèche. L'acide oxalique, comme les carbures d'hydrogène du protoplasme étudiés plus haut (p. 479), est donc un produit d'élimination ; la formation des cristaux a évidemment pour rôle de le neutraliser et de l'immobiliser au fur et à mesure de sa production, pour l'empêcher de nuire aux cellules d'alentour ou aux parties voisines de la même cellule.

**Hydroleucites à cristaux de sulfate de chaux.** — Le sulfate de chaux se rencontre à l'état de cristaux dans les hydroleucites d'un certain nombre de plantes : dans les Musacées et les Scitaminées, par exemple, dans l'écorce du Saule et du Bouleau, dans les racines d'Aconit, de Bryone, de Rhubarbe, dans le thalle du Varec (*Fucus vesiculosus*), etc.

Les petits cristaux des hydroleucites pulsatiles des Desmidiées (p. 521) sont également du sulfate de chaux.

**Hydroleucites produisant des substances qui demeurent dissoutes dans le suc cellulaire.** — Le suc cellulaire, dont la réaction est presque toujours acide, tient en dissolution un grand nombre de substances, produites par l'activité chimique des hydroleucites où il est renfermé. Étudions-les en nous bornant aux plus généralement répandues, que nous rangerons par ordre de complication décroissante : d'abord les substances quaternaires, azotées, puis les corps ternaires, non azotés, enfin les sels minéraux.

**Diastases.** — Le suc cellulaire tient souvent en dissolution diverses substances azotées neutres, précipitables par l'alcool, douées de la propriété générale de dédoubler, en les hydratant, certaines matières complexes et de les transformer ainsi en composés plus simples. En même temps, si ces matières étaient insolubles, elles les rendent solubles sous leur nouvelle forme. De plus, il suffit d'une très petite quantité de ces substances pour transformer une très grande quantité des matières qu'elles attaquent. On les désigne sous le nom collectif de *diastases* (p. 156).

L'une d'elles attaque les grains d'amidon dans un milieu légèrement acide et les dissout en les dédoublant, comme il a été dit plus haut, en dextrine et maltose (p. 516) : c'est l'*amylase*, le plus anciennement et le mieux connu de tous ces corps, le plus répandu aussi, celui qui peut servir de type à tous les autres. C'est à l'amylase qu'on a tout d'abord attribué le nom de diastase.

Une autre agit sur le sucre de Canne, l'hydrate et le dédouble en glucose et lévulose, dont le mélange à poids égaux est souvent désigné sous le nom de *sucre interverti* : c'est l'*invertine*. On la rencontre dans les plantes les plus



diverses, chez les Phanérogames, notamment dans les cellules des nectaires, aussi bien que chez les Champignons. Elle peut cependant, dans un même genre, se développer chez certaines espèces et manquer chez les autres. Elle existe par exemple chez certaines Levûres (*Saccharomyces*) et notamment dans la Levûre de bière (*S. cerevisiae*) où elle a été découverte, tandis que d'autres Levûres, comme la L. apiculée (*S. apiculatus*), etc., en sont dépourvues. On la rencontre dans les Pénicilles (*Penicillium*); elle manque aux Mucors (*Mucor*); etc.

Une autre attaque la matière albuminoïde insoluble, dans un milieu faiblement acide, l'hydrate, la dédouble et la transforme en une substance soluble appelée *peptone* : c'est la *pepsine*. Peu recherchée jusqu'ici dans les plantes, sa présence a été récemment constatée çà et là dans les végétaux les plus différents, notamment chez certaines Bactéries, dans le plasmode de certains Myxomycètes, comme le Fulige (*Fuligo*), dans certaines graines (Lin, Chanvre, Vesce), dans les poils glanduleux et le liquide qu'ils sécrètent chez les plantes dites carnivores (Dionée, Rossolis, Grassette) (p. 328 et 339), dans le latex du Figuier (*Ficus*) et du Papayer (*Papaya*). Il existe sans doute autant de pepsines et de peptones différentes que de matières albuminoïdes distinctes.

Une autre attaque la matière grasse, l'hydrate et la dédouble; comme il a été dit plus haut (p. 477) en glycérine et acide gras correspondant, en un mot la saponifie : on peut la nommer *saponase*. Elle n'a pas encore été isolée. Elle paraît cependant très répandue; elle existe notamment dans certaines Levûres, comme la Levûre de l'huile (*Saccharomyces olei*), et dans plusieurs autres Champignons : Pénicille (*Penicillium*), Chétome (*Chaetomium*), Verticille (*Verticillium*), etc., qui en se développant dans l'huile et en y émettant des gouttelettes de liquide la saponifient plus ou moins rapidement (1).

D'autres ont une action plus limitée. Telle est l'*émulsine* que l'on rencontre chez un grand nombre de Prunées; elle hydrate l'amygdaline que contiennent les graines de beaucoup de ces plantes et notamment les amandes amères, les feuilles du Prunier laurier-cerise, les jeunes pousses de divers Pruniers et Sorbiers, et la dédouble en glucose, essence d'amandes amères et acide cyanhydrique; elle dédouble encore la salicine du Saule et du Peuplier en glucose et saligénine, l'esculine du Marronnier en glucose et esculétine, la coniférine des Conifères en glucose et alcool coniférylique, etc. Telle est aussi la *myrosine* contenue dans les graines de Moutarde; elle hydrate l'acide myronique du myronate de potasse renfermé dans les graines de Moutarde noire et le dédouble en glucose, essence de moutarde et acide sulfurique. Telle est encore la substance qui attaque certaines variétés de cellulose et dissout en les gonflant les membranes cellulaires qui en sont constituées; on peut la nommer *cellulase*, elle n'a pas encore été isolée. On la rencontre surtout dans le Bacille amylobacter, mais elle existe aussi dans les Péronosporées et autres Champignons parasites, dans les tubes polliniques, dans les racines et radicules en voie de formation, etc.

Le suc cellulaire peut renfermer sans doute beaucoup d'autres principes analogues, jusqu'à présent inconnus, doués de cette propriété d'agir en petite

(1) Ph. Van Tieghem : *Recherches sur la vie dans l'huile* (Bull. de la Soc. bot., XXVIII, 1884).

quantité sur une masse considérable d'autres substances pour les hydrater et les dédoubler, en un mot beaucoup d'autres *diastases*. Les diastases jouent, comme on le voit, un rôle des plus importants dans la chimie de la cellule. On ignore jusqu'ici leur composition chimique, ainsi que la manière dont elles dérivent des corps albuminoïdes, dont elles sont voisines. Le mécanisme de leur action est encore bien peu connu. On peut s'en faire une idée en le comparant au rôle joué par l'acide sulfurique dans l'éthérification de l'alcool.

**Peptones.** — En même temps que la pepsine, le suc cellulaire tient en dissolution les principes azotés qui résultent de l'action de cette substance sur les diverses matières albuminoïdes insolubles du protoplasme, c'est-à-dire les diverses peptones correspondantes. On les rencontre, par exemple, dans les plantules de Lupin en germination, mais on les a jusqu'ici très peu recherchées et très peu étudiées.

**Amides.** — La plupart des composés azotés en dissolution dans le suc cellulaire appartiennent à la grande classe des amides, et représentent par conséquent un degré beaucoup plus avancé dans cette hydratation et ce dédoublement des matières albuminoïdes dont les peptones sont le premier échelon.

**Asparagine.** — Le plus généralement répandu de ces corps, celui qui joue le rôle le plus important, est l'*asparagine* :  $C^8H^8Az^2O^6$ . On rencontre l'asparagine chez toutes les plantes, dans tous leurs organes et à toutes les époques de leur développement (1). Mais si la production en est constante, l'existence en est ordinairement éphémère. Dans les circonstances normales de la végétation, aussitôt formée, elle se trouve, en effet, engagée de nouveau dans des combinaisons plus complexes. Elle ne s'accumule dans les cellules de manière à y être facilement mise en évidence que dans certaines conditions. D'une façon générale, on peut dire que cette accumulation a lieu toutes les fois qu'un organe abondamment pourvu de matières albuminoïdes se développe sans renfermer et sans recevoir une quantité suffisante de substances ternaires. Cette condition générale se trouve assez fréquemment remplie dans la nature (jeunes pousses d'Asperge, plantules de Légumineuses, bourgeons s'allongeant en pousses sur une bouture, etc.). A tout moment d'ailleurs, il est facile de la réaliser pour un organe quelconque; il suffit de le détacher du végétal qui le porte et de le faire vivre à part pendant quelque temps aux dépens de ses réserves. Quand elle peut s'accumuler ainsi dans les tissus, l'asparagine y atteint souvent une proportion fort élevée: 30 p. cent du poids de matière sèche, par exemple, dans les plantules de Lupin après 12 jours de germination.

Même quand elle n'existe qu'en minime quantité dans le suc cellulaire, il est facile de mettre l'asparagine en évidence et de la caractériser. Il suffit de mouiller la coupe du tissu avec de l'alcool absolu, et de l'étudier au microscope après complète évaporation de l'alcool. Insoluble dans l'alcool, l'asparagine a

(1) Borodin : Botanische Zeitung, 20 décembre 1878. — Il est particulièrement facile de la mettre en évidence dans le développement normal des pousses végétatives ou florales, chez les Spirées (*Spiræa*), Aubépines (*Cratægus*), Ormes (*Ulmus*), etc. On y réussit, avec un peu plus de difficulté, chez les Mélézes (*Larix*), Chèvrefeuilles (*Lonicera*), Lilas (*Syringa*), Bouleaux (*Betula*), Aulnes (*Alnus*), Erables (*Acer*), etc.

été précipitée et s'est déposée sous forme de cristaux prismatiques, soit dans le tissu même, soit tout autour de la préparation. Ces cristaux, de dimension très inégale, mais souvent assez gros, appartiennent au prisme rhomboïdal droit; pour peu qu'ils ne soient pas trop petits, ils se reconnaissent facilement. Chauffés à 100°, ils perdent leur eau de cristallisation et se changent en autant de petites gouttelettes claires, homogènes, très réfringentes, ayant l'aspect de l'huile, mais facilement solubles dans l'eau. Vers 200°, ils se décomposent avec dégagement de gaz et laissent une gouttelette brune insoluble dans l'eau. Ces cristaux sont, naturellement, insolubles dans une dissolution saturée d'asparagine; ce liquide dissout, au contraire, comme fait l'eau pure, les autres corps cristallisés que l'alcool aurait pu enlever au suc cellulaire et précipiter en même temps que l'asparagine en s'évaporant. Si donc les corps précipités par l'action de l'alcool disparaissent tous dans ce liquide, c'est que le tissu ne renfermait pas d'asparagine. De là une méthode de recherche, qui peut s'appliquer à beaucoup d'autres cas.

Sous l'influence de l'eau seule à une température élevée, par l'ébullition avec les alcalis ou les acides étendus à la température ordinaire, l'asparagine absorbe deux équivalents d'eau et se dédouble en acide aspartique et en ammoniaque :  $C^8H^8Az^2O^6 + 2HO = C^8H^7AzO^8 + AzH^3$  Cette hydratation et ce dédoublement ne paraissent pas s'opérer dans la cellule vivante; l'asparagine s'y accumule, en effet, sans se transformer jamais en acide aspartique.

L'asparagine provient, au moins dans un grand nombre de cas, de la décomposition, par une série de dédoublements, des matières albuminoïdes du protoplasme. On sait que, sous l'influence de l'acide sulfurique étendu, ou mieux par l'action de l'hydrate de baryte à une température élevée, les matières albuminoïdes subissent une série d'hydratations et de dédoublements (1). Il se produit d'abord des *glucoprotéines*, amides diazotés, solubles dans l'eau, cristallisables, incolores, douées d'une saveur sucrée, et correspondant à la formule générale :  $C^{2n}H^{2n}Az^2O^4$ , dans laquelle  $n$  varie de 12 à 7 suivant la nature de la matière albuminoïde étudiée. Plus tard, les glucoprotéines elles-mêmes sont hydratées, dédoublées et donnent finalement, entre autres produits, de l'acide aspartique et de l'ammoniaque. Il est vraisemblable que cette dernière réaction comprend deux phases successives : dans la première, la glucoprotéine se dédouble en produits dont l'un est l'asparagine; dans la seconde, l'asparagine subissant une nouvelle hydratation se dédouble à son tour, comme on l'a vu tout à l'heure, en acide aspartique et ammoniaque. Dans la cellule végétale, la même série de réactions semble s'opérer, mais par un mécanisme différent qui, à partir des peptones, est encore inconnu, mais repose sans doute sur la formation de diastases spéciales continuant l'action de la pepsine. Seulement le dédoublement va moins loin, les choses en restent à l'avant-dernière étape, et c'est l'asparagine qui est et demeure mise en liberté.

En présence de substances ternaires, d'hydrates de carbone par exemple, l'asparagine paraît s'y combiner aussitôt formée pour régénérer des principes albuminoïdes; elle disparaît alors à mesure qu'elle se produit, et l'on ne peut

(1) Notamment d'après les recherches de M. Schützenberger.

que très difficilement en manifester l'existence. En l'absence de ces substances ternaires, elle va s'accumulant de plus en plus dans le suc cellulaire, dont il est facile de l'extraire en grande abondance. Si, plus tard, les matières ternaires sont amenées abondamment dans les cellules, comme cela a lieu pour les plantules de Légumineuses quand elles continuent à végéter à la lumière et qu'elles arrivent à fleurir et à fructifier, l'asparagine accumulée s'y combine peu à peu, régénère de nouvelles matières albuminoïdes, et enfin disparaît.

**Glutamine. Leucine. Tyrosine.** — Par l'action de l'hydrate de baryte à haute température, les matières albuminoïdes produisent, outre de l'acide aspartique et de l'ammoniaque correspondant à l'asparagine, de l'acide glutamique et de l'ammoniaque correspondant à la glutamine, de la leucine et de la tyrosine. Si donc, par un mécanisme différent, il est vrai, les substances albuminoïdes du protoplasme subissent dans la cellule vivante un dédoublement analogue, ce dont témoigne la production normale d'asparagine, on devra s'attendre à trouver aussi ces divers corps en dissolution dans le suc cellulaire. Et en effet, l'asparagine y est toujours accompagnée, en proportions variables suivant les cas, de glutamine, de leucine et de tyrosine.

La glutamine,  $C^{10}H^{10}Az^2O^6$ , est un corps de même constitution que l'asparagine, qui s'hydrate, comme elle, par l'ébullition avec l'acide sulfurique étendu et se dédouble en acide glutamique,  $C^{10}H^9AzO^8$  et en ammoniaque. On la rencontre notamment en assez grande abondance dans les plantules de Courge, où elle forme 2 p. 100 de la substance sèche.

La leucine,  $C^{12}H^{13}AzO^4$ , cristallise dans l'alcool en lamelles nacrées onctueuses plus légères que l'eau. Elle se trouve en abondance avec l'asparagine dans les plantules de diverses Légumineuses, notamment de Vesce.

La tyrosine,  $C^{18}H^{14}AzO^6$ , est précipitée par l'alcool agissant sur une coupe du tissu, sous forme de fines aiguilles soyeuses, isolées, ou groupées soit en pinceau, soit en étoile ; cette forme les distingue aussitôt des cristaux d'asparagine qui se forment à côté d'eux dans les mêmes conditions.

Associées à l'asparagine, ces trois substances azotées ont la même origine et la même destinée. Elles s'accumulent comme elle dans les tissus quand les substances ternaires font défaut. En présence de celles-ci, elles disparaissent, au contraire, en s'y combinant pour régénérer les substances albuminoïdes du protoplasme. Ces quatre composés peuvent d'ailleurs aussi se mettre en réserve pour les développements ultérieurs. C'est ainsi que les racines de Betterave renferment de la glutamine, les tubercules de Pomme de terre et les graines d'Amandier de l'asparagine.

**Alcalis organiques.** — Outre les amides, le suc cellulaire peut tenir en dissolution un grand nombre d'alcalis azotés, ordinairement quaternaires, doués souvent de propriétés actives qui les font utiliser en médecine. Les Papavéracées en renferment jusqu'à treize, dont les plus importants sont la *morphine*  $C^3H^{19}AzO^6$  et la *codéine*  $C^{36}H^{21}AzO^6$ . Les Quinquinas (*Cinchona*) en contiennent quatorze autres, dont les principaux sont la *quinine*  $C^{40}H^{24}Az^2O^4$  et la *cinchonine*  $C^{40}H^{24}Az^2O^2$ . Les Solanées en produisent trois, parmi lesquels l'*atropine*  $C^3H^{23}AzO^6$  et la *nicotine*  $C^{20}H^{14}Az^2$ , cette dernière remarquable parce qu'elle est dépourvue d'oxygène. Il faut y ajouter la *strychnine* des

Strychnées  $C^{12}H^{22}Az^2O^4$ , la *conine* de la Ciguë (*Conium*)  $C^{16}H^{15}Az$ , la *pipéridine* du Poivre (*Piper*)  $C^{20}H^{11}Az$ , la *cafféine* du Café (*Coffea*) et du Thé (*Thea*)  $C^{16}H^{10}Az^4O^4$ , la *theobromine* du Théobrome cacaoyer (*Theobroma Cacao*)  $C^{14}H^8Az^4O^4$ , la *bétaine* ou *oxynévrine* de la Betterave (*Beta*) et du Lyciet (*Lycium*)  $C^{12}H^{13}AzO^6$  et un très grand nombre d'autres.

**Matières colorantes.** — Le suc cellulaire de certaines cellules, qui abondent surtout dans les fleurs, tient en dissolution diverses matières colorantes azotées. La plus répandue est l'*anthocyanine*, qui est bleue si le suc cellulaire est alcalin, rouge s'il est acide. L'extrait aqueux des fleurs de Violette (*Viola*), par exemple, devient d'un rouge vif quand on l'acidifie; en le neutralisant avec précaution, puis ajoutant une trace d'alcali, on lui rend aussitôt sa couleur bleue violacée; un excès d'alcali le fait passer au vert. Les feuilles sont aussi quelquefois colorées en rouge par une substance dissoute dans le suc des hydroleucites, l'*érythrophyllé*.

**Inuline (1).** — Le suc cellulaire tient encore en dissolution un grand nombre de matières ternaires. Les plus généralement répandues sont l'inuline, la dextrine, les gommés, les sucres, les glucosides, les tannins et les acides végétaux. Nous allons les étudier séparément.

L'inuline est une substance ternaire de même composition que l'amidon, ( $C^{12}H^{10}O^{10}$ )<sup>n</sup>, mais déviant à gauche le plan de polarisation, d'où le nom de *lévuline* ou de *sinistrine* qu'on lui a donné quelquefois: son pouvoir rotatoire est — 32° dans l'Aunée (*Inula*), — 26° dans la Dahlie (*Dahlia*). On la rencontre en dissolution dans le suc cellulaire chez certaines Algues, comme l'Acétabulaire (*Acetabularia*), chez certains Champignons du groupe des Lichens, comme la Ramaline (*Ramalina*), chez certaines Ombellifères, Datiscées et Colchicées, mais surtout chez un grand nombre de Composées, comme l'Aunée, la Dahlie, l'Hélianthe tubéreux ou Topinambour et chez certaines familles voisines des Composées, telles que les Campanulacées, Lobéliées, Goodéniées, Styliidiées, etc. Partout elle a le caractère d'une matière mise en réserve pour les développements ultérieurs. Les plantes qui la produisent contiennent parfois aussi du sucre, mais jamais d'amidon, dans leurs réservoirs nutritifs.

Dans le suc de ces plantes, obtenu par expression ou décoction, l'inuline se sépare spontanément après quelque temps, sous forme d'un précipité blanc finement granuleux (fig. 356, *F*). Redissoute dans l'eau, elle cristallise en formant ce qu'on appelle des sphéro-cristaux, c'est-à-dire des amas sphériques de prismes rayonnants (fig. 356, *A*).

Par la dessiccation ou par une rapide absorption d'eau provoquée par l'addition d'alcool absolu, l'inuline se dépose à l'intérieur des cellules, sous forme de fins granules. Il suffit souvent d'immerger dans l'alcool absolu une tranche mince de l'organe étudié, pour voir l'inuline apparaître dans les cellules sous forme de petits sphéro-cristaux, qui deviennent plus nets quand on ajoute de l'eau (fig. 356, *B*). On en obtient de beaucoup plus grands en plongeant pendant longtemps dans l'alcool ou dans la glycérine un plant entier

(1) Sachs : *Botanische Zeitung*, 1864, p. 77. — Prantl : *Das Inulin*, Munich, 1870. — Dragendorff : *Materialien zu einer Monographie des Inulins*, Saint-Petersbourg, 1870. — Kraus : *Botanische Zeitung*, 1877, p. 329.

d'Acétabulaire, ou de gros fragments d'organes riches en inuline tels que des tubercules d'Aunée, de Dahlie ou de Topinambour. Dans ce dernier cas, un

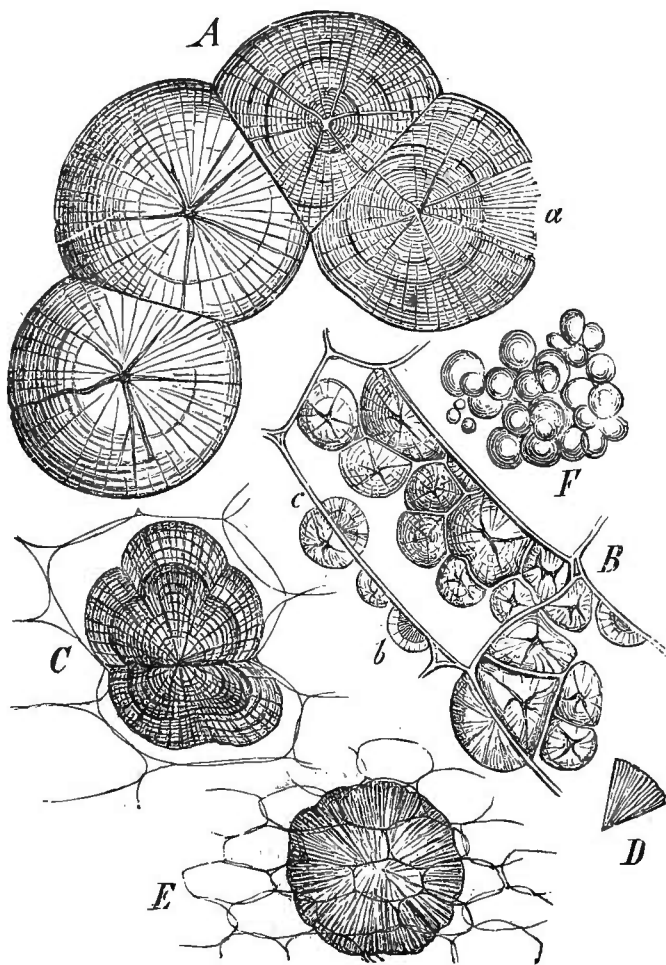


Fig. 356. — Sphéro-cristaux d'inuline. *A*, séparés d'une solution aqueuse après deux mois et demi; en *a*, commencement d'action de l'acide nitrique. *B*, cellules d'un tubercule de Dahlie, ayant séjourné vingt-quatre heures dans l'alcool à 90°. *C*, deux cellules d'une tige d'Hélianthe tubéreuse, avec deux moitiés de sphéro-cristaux ayant leur centre commun sur la membrane mitoyenne; *E*, un grand sphéro-cristal envahissant plusieurs cellules; *F*, inuline précipitée par évaporation de la solution aqueuse (Sachs).

sphéro-cristal envahit souvent plusieurs cellules du tissu (fig. 356, *C* et *E*), ce qui prouve que l'action des forces moléculaires qui détermine l'arrangement cristallin n'est pas empêchée par l'interposition d'une membrane. Des nodules semblables se produisent quand les organes chargés d'inuline se trouvent congelés; au dégel, ils ne se redissolvent pas dans le suc cellulaire.

Formés, comme on vient de le voir, d'éléments cristallins biréfringents disposés suivant les rayons d'une sphère, les sphéro-cristaux d'inuline présentent dans la lumière polarisée la croix qui caractérise ce genre de disposition. L'eau ne les gonfle pas; ce sont de vrais cristaux et non des cristalloïdes. Ils sont très peu solubles dans l'eau froide; aussi est-ce sans doute à cause de sa réaction acide que le suc cellulaire dissout facilement l'inuline. Ils se dissolvent rapidement dans l'eau chauffée vers 50-55°. Ils sont insolubles dans

l'alcool et l'éther. La potasse, les acides sulfurique et chlorhydrique les dissolvent promptement, et l'attaque progresse toujours de dehors en dedans (fig. 356, *A*, *a*). Par l'ébullition avec l'acide sulfurique ou chlorhydrique très étendu, l'inuline s'hydrate et se transforme en lévulose. La solution aqueuse ou alcoolique d'iode pénètre bien à travers les fentes étroites des sphéro-cristaux, mais sans y provoquer de coloration particulière. A ces diverses réactions et à son aspect particulier, on reconnaîtra toujours facilement et sûrement l'inuline.

**Dextrines.** — Dans tous les organes en cours de végétation active et partout où de l'amidon préalablement formé se trouve en voie de résorption sous l'influence de l'amylase, le suc cellulaire contient en dissolution diverses dextrines, et notamment la dextrine proprement dite ( $C^{12}H^{10}O^{10}$ )<sup>2</sup>, dernier terme de l'action de l'amylase sur l'amidon, comme il a été dit à la page 516. Vi-

treuse, incolore ou faiblement teintée de jaune, insoluble dans l'alcool concentré et dans l'éther, cette substance est hygrométrique et se dissout en toutes proportions dans l'eau, à laquelle elle communique une certaine viscosité. Cette dissolution dévie énergiquement à droite le plan de polarisation, comme on l'a vu p. 515 ; c'est de là que la substance tire son nom.

On peut regarder la dextrine comme la forme principale sous laquelle la matière amylacée chemine de cellule en cellule, soit pour fournir aux régions en voie de croissance les éléments nécessaires à la formation des membranes cellulaires, soit pour constituer de nouvelles réserves nutritives loin des points où l'accumulation première a eu lieu. Son rôle est très important et l'on peut s'étonner que l'étude de ses localisations ait été jusqu'à présent si négligée.

**Gommes.** — Les gommes sont très répandues dans les plantes. Elles se rencontrent en dissolution plus ou moins épaisse et mucilagineuse dans le suc cellulaire : racines tuberculeuses de beaucoup d'Orchidées, racines de Guimauve (*Althæa*), de Saponaire (*Saponaria*), de Consoude (*Symphytum*), écorce et moëlle de la tige des Cactées, etc., et c'est pourquoi nous en parlons ici ; elles peuvent alors être déversées au dehors à travers la membrane dans des espaces intercellulaires, comme on le voit dans les canaux gommifères de la tige et des feuilles des Cycadées. Mais parfois aussi elles prennent naissance dans la membrane même, par une transformation de la cellulose, et à cause de cela nous aurons à y revenir plus tard.

Ces gommes, et notamment l'*arabine* des Acacias (*Acacia*), qui en est le type principal, ont la même composition chimique que l'inuline et la dextrine. Comme l'inuline, l'arabine est lévogyre, avec un pouvoir rotatoire de  $-36^{\circ}$ . Par l'ébullition avec les acides étendus, les gommes s'hydratent et se changent en lévulose ; peut-être cette transformation s'opère-t-elle aussi par une diastase quelconque dans la cellule vivante. L'acide nitrique les oxyde à l'ébullition et produit de l'acide mucique  $C^{12}H^{10}O^{16}$ .

Des gommes on peut rapprocher la *viscine*, matière visqueuse et très collante que l'on rencontre en grande abondance dans les fruits du Gui (*Viscum*), les racines de Viorne (*Viburnum*), l'écorce du Houx (*Ilex*), les réceptacles fructifères de l'Atractyle (*Atractylis*) et d'autres Composées Tubuliflores, etc. ; elle sert à fabriquer la *glu*.

On doit en rapprocher encore les *matières pectiques* qui donnent aussi de l'acide mucique sous l'influence de l'acide nitrique. Ce sont probablement des combinaisons de l'arabine, ou d'une gomme isomère, avec quelques autres principes. La *pectine* existe en dissolution dans le suc cellulaire d'un grand nombre de fruits mûrs (poires, pommes, etc.). Sous l'influence d'une diastase spéciale, la *pectase*, elle se transforme en un acide gélatineux, l'*acide pectique*. C'est ce changement qui semble déterminer la prise en gelée des sucres de certains fruits.

**Principes sucrés.** — Les principes sucrés, qui se rencontrent si fréquemment en dissolution dans le suc cellulaire et qui y cristallisent dans certaines circonstances, forment, comme on sait, trois familles bien distinctes. Les premiers sont des *glucoses* ; les bases alcalines les détruisent à  $100^{\circ}$  et même à froid ; ils répondent à la formule  $C^{12}H^{12}O^{12}$ . Les seconds des *saccharoses* ; ils

ne sont pas altérés à 400° par les alcalis, et répondent à la formule  $C^{24}H^{22}O^{22}$ . Par l'ébullition avec les acides étendus, et dans la cellule vivante sous l'influence de l'invertine ou d'autres principes analogues, les saccharoses s'hydratent et se dédoublent en deux glucoses isomères ou identiques. Ils sont, comme on dit, *invertis*. Enfin les sucres du troisième groupe diffèrent des précédents, qui sont des hydrates de carbone, parce qu'ils renferment un excès d'hydrogène sur les proportions de l'eau ; ce sont les *mannites*. Quelques mots sur ces trois sortes de sucres.

**Glucoses.** — Parmi les glucoses, il en est deux qui sont extrêmement répandus dans les plantes : le glucose ordinaire ou sucre de raisin, nommé aussi dextrose, et le lévulose.

Le glucose ordinaire dévie à droite le plan de polarisation ; son pouvoir rotatoire est — 57°,6. Il est très soluble dans l'eau et y dépose, par un repos prolongé, des cristaux mâclés, assemblés en mamelons ou en choux-fleurs, généralement opaques et mal définis. Dans la solution alcoolique, il cristallise en prismes rhomboïdaux obliques. Il réduit le tartrate cupro-potassique. Il est produit dans la cellule de diverses manières : tantôt par le dédoublement du sucre de Canne, sous l'influence de l'invertine ; tantôt par l'hydratation du maltose sous l'action d'un agent encore inconnu ; tantôt peut-être directement à la suite de l'assimilation du carbone par la chlorophylle. Il est décomposé avec formation d'alcool, d'acide carbonique, de glycérine, d'acide succinique et de quelques autres produits, toutes les fois que la cellule est privée d'oxygène. Certaines Thallophytes, qui résistent longtemps à cette asphyxie, deviennent dans ces conditions d'énergiques agents de décomposition du glucose, ou, comme on dit, des *ferments alcooliques* ; il en est ainsi pour diverses Levures (*Saccharomyces*), pour divers Mucors (*Mucor*), etc.

Le lévulose se rencontre, associé à poids égal au glucose ordinaire, dans la plupart des fruits mûrs et acides ; on le trouve aussi, à la reprise de végétation, dans les réservoirs nutritifs qui renfermaient auparavant de l'inuline. Il dévie à gauche le plan de polarisation. Son pouvoir rotatoire est de — 106° à la température de 15° ; il diminue rapidement à mesure que la température s'élève, ce qui distingue le lévulose de tous les autres sucres connus ; à 90°, il est réduit de moitié. Le lévulose est très soluble dans l'eau, et sa saveur est plus sucrée que celle du glucose. Il cristallise en longues aiguilles brillantes dont l'aspect rappelle la mannite. Il réduit, comme le glucose, le tartrate cupro-potassique. Il est produit dans la cellule, tantôt par le dédoublement du sucre de Canne sous l'influence de l'invertine, tantôt directement par l'hydratation de l'inuline sous une influence encore inconnue. Il s'y décompose alcooliquement dans les mêmes conditions d'asphyxie que le glucose, et aussi sous l'action des mêmes ferments alcooliques, mais un peu moins facilement.

Les autres glucoses sont plus rares, comme la *sorbine* dans les baies du Sorbier (*Sorbus*), les fleurs d'Amandier (*Amygdalus*) et de Coignassier (*Cydonia*) ; l'*inosine* dans les fruits du Haricot (*Phaseolus*), les feuilles du Noyer (*Juglans*), du Frêne (*Fraxinus*), du Chou (*Brassica*), etc. La sorbine réduit le tartrate cupro-potassique, que l'inosine n'altère pas. Ni l'un ni l'autre ne subissent la décomposition alcoolique.



**Saccharoses.** — Parmi les saccharoses, le plus répandu dans les cellules, notamment dans les organes de réserve comme les racines de Betterave (*Beta*) et de Dauce carotte (*Daucus carota*), les tiges de Maïs (*Zea*), de Canne (*Saccharum*) et d'Érable (*Acer*), les graines de Blé (*Triticum*), de Châtaignier (*Castanea*) ou de Fève (*Faba*), les nectaires, etc., c'est le saccharose proprement dit ou sucre de Canne. Il est très soluble dans l'eau et cristallise en prismes rhomboïdaux obliques, munis de facettes hémihédriques, qui se montrent phosphorescents quand on les brise dans l'obscurité. Il est dextrogyre, avec un pouvoir rotatoire de  $+ 73^{\circ},8$ . Il ne réduit pas le tartrate cupro-potassique. En présence d'une cellule privée d'oxygène, notamment de certaines Levures (*Saccharomyces apiculatus*, etc.) et de certains Mucors (*Mucor spinosus*, *circinelloides*, etc.), il ne subit pas la décomposition alcoolique, qui frappe dans ces mêmes conditions le glucose et le lévulose; à moins que cette cellule ne produise en même temps de l'invertine, comme chez d'autres Levures (*Saccharomyces cerevisiæ*, etc.), chez les Pénicilles (*Penicillium*), etc. En effet, sous l'influence de l'invertine, il fixe deux équivalents d'eau et se dédouble en un équivalent de glucose et un équivalent de lévulose; ce mélange, qu'on appelle le *sucre de Canne interverti*, est lévogyre, avec un pouvoir rotatoire de  $- 25^{\circ}$  à la température de  $15^{\circ}$ , réduit le tartrate cupro-potassique et subit la décomposition alcoolique, qui frappe d'abord le glucose, puis le lévulose. Il est généralement admis que cette inversion préalable est nécessaire pour que le saccharose mis en réserve devienne assimilable au corps de la plante. Pourtant la Levûre apiculée et les Mucors, qui ne produisent pas d'invertine, se nourrissent tout aussi bien de sucre de Canne que la Levûre de bière et le Pénicille, qui en produisent abondamment.

Le maltose résulte, comme on sait (p. 515), de la dissolution et du dédoublement de l'amidon par l'amylase; il est par conséquent très répandu dans les plantes. Il est dextrogyre avec un pouvoir rotatoire de  $+ 139^{\circ},3$ . Il réduit le tartrate cupro-potassique; son pouvoir réducteur est les  $\frac{2}{3}$  de celui du glucose. Sous l'action des acides étendus, il s'hydrate et se dédouble en deux équivalents de glucose; le même dédoublement s'opère sans doute dans la cellule vivante, mais on ignore encore si c'est par l'invertine ou par quelque autre principe analogue.

Les autres saccharoses sont moins généralement répandus. Le *synanthrose* se rencontre chez diverses Composées et notamment dans les tubercules de l'Hélianthe tubéreux (*Hélianthus tuberosus*), où il accompagne l'inuline; il existe aussi dans la graine du Seigle (*Secale*), tandis que celles du Blé (*Triticum*), de l'Avoine (*Avena*), de l'Orge (*Hordeum*) et du Maïs (*Zea*) ne contiennent que du sucre de Canne. Il n'agit pas sur le plan de polarisation et ne réduit pas le tartrate cupro-potassique. Par l'ébullition avec les acides étendus, il se dédouble en glucose et lévulose. L'invertine le dédouble de même; aussi la Levûre de bière lui fait-elle subir la décomposition alcoolique. Le *mélitose* se trouve dans les Eucalyptes (*Eucalyptus*); l'invertine l'hydrate et le dédouble en glucose et eucalyne, le premier seul subissant la décomposition alcoolique. Le *tréhalose* ou *mycose* se rencontre dans les Echinopes (*Echinops*) et dans beaucoup de Champignons, seul (*Agaricus Eryngii*, *sulfureus*, etc., *Lactarius*

*viridis*, *Mucor Mucedo*, etc), ou en compagnie de la mannite (*Agaricus fusipes*, etc., *Lycoperdon pusillum*). Il est fortement dextrogyre, avec un pouvoir rotatoire de + 200° et ne subit pas la décomposition alcoolique. Le *mélèzitose* se trouve dans le Méléze (*Larix*), le *mannitose* dans le Frêne (*Fraxinus*), le *lactose* ou sucre de lait dans le Sapotilier (*Achras Sapota*), etc.

**Mannites.** — Le plus répandu de tous les principes sucrés à excès d'hydrogène est la mannite ordinaire  $C^{12}H^{14}O^{12}$ , que l'on rencontre en abondance dans l'Érable (*Acer*), le Frêne (*Fraxinus*) et l'Olivier (*Olea*), dans le Tamaris (*Tamarix*), l'Ache (*Apium*) et le Chiendent (*Cynodon*), dans beaucoup de grandes Algues brunes, notamment les Laminaires (*Laminaria saccharina*, etc.), et de Champignons, notamment les Agarics (*Agaricus campestris*, *albus*, etc), Chanterelles (*Cantharellus cibarius*), Pénicilles (*Penicillium glaucum*, etc.). Très soluble dans l'eau, elle cristallise en prismes rhomboïdaux droits, ordinairement très fins, d'un éclat soyeux, souvent groupés en rayonnant autour d'un centre. Elle est très faiblement lévogyre, ne réduit pas le tartrate cupro-potassique et subit la décomposition alcoolique, avec dégagement d'hydrogène, dans les cellules asphyxiées qui la renferment.

Avec la même composition que la mannite, la *dulcite*, qu'on rencontre en abondance dans le Mélampyre (*Melampyrum*) et le Fusain (*Evonymus*), cristallise en prismes rhomboïdaux obliques assez volumineux et n'a pas de pouvoir rotatoire. La *sorbite*, qui se rencontre notamment dans les baies du Sorbier (*Sorbus*), et l'*isodulcite*, qui résulte du dédoublement du quercitrin et se trouve dans un assez grand nombre de plantes : Chêne (*Quercus tinctoria*), Marronnier (*Æsculus Hippocastanum*), Sophore (*Sophora japonica*), Câprier (*Capparis spinosa*), Rue (*Ruta graveolens*), etc., sont aussi des isomères de la mannite, douées de propriétés semblables. Enfin la *pinite* et la *quercite*, que l'on observe notamment dans les Pins (*Pinus*) et les Chênes (*Quercus*), ont une composition un peu différente,  $C^{12}H^{12}O^{10}$ , avec des propriétés analogues.

**Glucosides.** — Aux saccharoses se rattachent les glucosides. Ce sont, en effet, des corps neutres ou faiblement acides qui, sous l'influence des acides étendus ou de certaines diastases, s'hydratent et se dédoublent comme les saccharoses; mais au lieu de produire deux glucoses, ils donnent du glucose ordinaire et un ou plusieurs corps neutres ou acides. Plusieurs de ces glucosides se trouvent en dissolution dans le suc cellulaire d'un grand nombre de plantes.

La *salicine*  $C^{26}H^{18}O^{14}$  se rencontre dans la tige du Saule (*Salix*) et du Peuplier (*Populus*), dans les bourgeons floraux de la Spirée ulmaire (*Spiræa Ulmaria*), etc. C'est une substance très amère, dextrogyre, cristallisant en aiguilles très brillantes. Par l'ébullition avec les acides sulfurique et chlorhydrique très étendus, ou par l'action de l'*émulsine* à la température ordinaire, elle s'hydrate et se dédouble en glucose et *saligénine*  $C^{14}H^8O^4$ . La *phlorizine*  $C^{32}H^{24}O^{20}$ , contenue dans l'écorce du Poirier (*Pirus*), du Pommier (*Malus*), du Prunier (*Prunus*), du Cerisier (*Cerasus*), etc., est lévogyre, légèrement amère; les acides étendus la dédoublent en glucose et *phlorétine*  $C^{30}H^{14}O^{10}$ .

L'*esculine*  $C^{30}H^{16}O^{18}$ , renfermée dans l'écorce de la tige du Marronnier (*Æsculus*), dans la racine du Gelseme (*Gelsemium sempervirens*), etc., donne

des solutions aqueuses extrêmement fluorescentes. Sous l'influence des acides ou de l'émulsine, elle s'hydrate et se dédouble en glucose et *esculétine*  $C^{18}H^6O^8$

L'*arbutine*  $C^{24}H^{16}O^{14}$ , contenue notamment dans les feuilles de Busserolle (*Arctostaphylos uva-ursi*), se dédouble, par les acides et par l'émulsine, en glucose et *hydroquinon*  $C^{12}H^6O^4$ . La *coniférine*  $C^{32}H^{22}O^{16}$ , renfermée dans la tige de diverses Conifères : Mélèze (*Larix*), Sapin (*Abies*), etc., est lévogyre, amère, et se dédouble, sous l'influence de l'émulsine, en glucose et en *alcool coniférylique*  $C^{20}H^{12}O^6$ .

Citons encore : le *rubian* de la Garance (*Rubia*), qui se résout en glucose et en un principe colorant rouge, l'*alizarine* ; la *digitaline* de la Digitale (*Digitalis*), substance amère et très vénéneuse, qui se dédouble en glucose et en un autre corps à peine entrevu ; la *saponine*, substance abondante dans les racines de Saponaire (*Saponaria*) et de Gypsophile (*Gypsophila Struthium*) qui en renferment 25 à 35 p. 100 de leur poids, dans l'écorce de la tige du Quillaje (*Quillaja smegmadermos*), une Rosacée du Chili, et du Chryso-phyll (*Chrysophyllum glycyphlæum*), une Sapotée du Brésil, etc., toxique, communiquant à l'eau la propriété de former une mousse persistante et employée à ce titre pour le nettoyage des étoffes, se dédoublant en glucose et *sapogénine* ; la *fraxine* du Frêne (*Fraxinus*) ; la *convallarine* du Muguet (*Convallaria*) ; la *daphnine* du Daphné (*Daphne*) ; la *convolvuline* du Liseron (*Convolvulus Schiedeanus*), etc., etc.

D'autres glucosides donnent, en s'hydratant par les acides ou les diastases, outre le glucose, plusieurs autres principes. Telle est l'*amygdaline*  $C^{10}H^{27}AzO^{22}$ , contenue dans la graine d'un grand nombre de Prunées, notamment de l'Amandier (*Amygdalus*), dans les feuilles du Prunier laurier-cerise et de divers autres Pruniers (*Prunus*) et Sorbiers (*Sorbus*), etc. Soumise à l'action des acides ou à celle de l'émulsine qui l'accompagne dans les amandes, elle s'hydrate et se dédouble en glucose, essence d'amandes amères  $C^{14}H^6O^2$  et acide cyanhydrique  $C^2HAz$ . Tel est encore l'acide myronique  $C^{20}H^{19}AzS^2O^{20}$ , acide azoté et sulfuré qui, renfermé dans la graine de Moutarde noire (*Sinapis nigra*) à l'état de myronate de potasse, s'hydrate sous l'influence de la myrosine contenue à côté de lui dans cette graine, et se dédouble en glucose, essence de moutarde  $C^8H^5AzS^2$  et acide sulfurique.

**Tannins** (1). — Mais, de tous les glucosides, les plus répandus dans les végétaux sont les *tannins* ou *acides tanniques*. Ce sont des acides faibles caractérisés par deux propriétés. D'une part, ils précipitent les solutions de gélatine et de matières albuminoïdes ; un morceau de peau fraîche les absorbe rapidement en formant avec eux une combinaison rigide et imputrescible ; c'est la base du procédé de tannage des peaux. D'autre part, ils communiquent aux solutions ferriques une coloration noirâtre, bleue ou verte suivant les cas ; c'est la base du procédé de fabrication de l'*encre* ordinaire.

Le tannin ordinaire  $C^{54}H^{22}O^{34}$  est le plus souvent en dissolution dans le suc cellulaire ; parfois cependant il y forme des gouttes ou de petites masses molles, comme on le voit dans les écorces du Chêne (*Quercus*), du Peuplier

(1) G. Kraus : *Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffs*, Leipzig, 1889. On y trouve les indications historiques.

(*Populus*), du Bouleau (*Betula*), ainsi que dans les renflements moteurs des feuilles des Mimoses (*Mimosa*), des Oxalides (*Oxalis*), etc. On en manifeste la présence en plongeant la section de l'organe à étudier dans une dissolution de sulfate ou de chlorure de fer; toutes les cellules qui se colorent en bleu noir ou en vert noir renferment du tannin. Le tannin est très abondant dans l'écorce et le jeune bois de beaucoup d'arbres, surtout de certaines espèces de Chêne (*Quercus pedunculata*, *sessiliflora*, *Cerris*) qui en contiennent de 16 à 20 p. 100; les galles du Chêne (noix de galles) en renferment jusqu'à 26 p. 100. Il est aussi très répandu dans les feuilles et dans les fleurs, par exemple dans le Thé (*Thea*), l'Airelle (*Vaccinium*), la Bruyère (*Erica*), l'Arbousier (*Arbutus*), la Pyrole (*Pyrola*), etc., dans certains fruits, comme dans l'Acacier (*Acacia*), le Noyer (*Juglans*), etc., dans certaines racines, comme dans l'Aspide (*Aspidium Filix-mas*), etc. Localisé dans les hydroleucites, il n'exerce aucune action coagulante sur les substances albuminoïdes du protoplasme.

Le tannin, même en dissolution concentrée, peut servir d'aliment carboné à certaines moisissures, comme le Pénicille glauque (*Penicillium glaucum*), le Stérigmatocyste noir (*Sterigmatocystis nigra*), sur le protoplasme desquelles il n'exerce aucune influence nuisible, et qui y acquièrent une vigueur extrême (1). En même temps, si le développement de ces Champignons a lieu au sein de la liqueur, le tannin se transforme peu à peu complètement sous son influence; il fixe les éléments de l'eau et se dédouble en glucose et en acide gallique  $C^{14}H^6O^{10}$ . Il faut peut-être y voir l'action d'une diastase formée en très petite quantité dans les cellules de la plante. Le même dédoublement s'opère par l'ébullition avec les acides étendus. Il est probable qu'il a lieu aussi, du moins dans certains cas, à l'intérieur des cellules tannifères par les progrès de la végétation; car on voit quelquefois ces cellules perdre peu à peu leur tannin et acquérir à mesure une proportion de plus en plus forte de glucose, transformation qui est surtout sensible pendant la maturation des fruits. Le plus souvent cependant le tannin demeure inaltéré et se comporte comme un produit d'élimination.

Aux glucosides et aux tannins se rattache la *phloroglucine*  $C^{12}H^6O^6$ , substance très répandue dans le suc cellulaire et facile à caractériser. Quand la membrane de la cellule qui la renferme est lignifiée, cette membrane se colore en rouge vif sous l'influence des acides nitrique, chlorhydrique, sulfurique, etc. Nous reviendrons plus loin sur cette réaction.

**Acides organiques.** — Le tannin, qui est un glucoside acide, nous mène à considérer les acides organiques proprement dits tenus en dissolution dans le suc cellulaire et qui lui donnent, on l'a vu, une réaction plus ou moins fortement acide. Ils sont tantôt libres, tantôt combinés avec des bases minérales ou organiques. Les plus répandus sont: l'acide gallique  $C^{14}H^6O^{10}$ , dans les feuilles de Sumac (*Rhus coriaria*) et de Busserolle (*Arctostaphylos uva-ursi*), les fleurs d'Arnica (*Arnica*), les cupules du Chêne vélani (*Quercus Aegylops*), les gousses du Brésillet (*Cæsalpinia coriaria*), les graines du Manguier

(1) Ph. Van Tieghem : *Fermentation gallique* (Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série. VIII, 1868).

(*Mangifera indica*), etc. ; l'acide citrique  $C^{12}H^8O^{11}$ , dans la plupart des fruits acides et particulièrement dans le citron, l'orange, la groseille ; l'acide tartrique  $C^8H^6O^{12}$ , dans la plupart des fruits acides et notamment dans le raisin ; l'acide malique  $C^8H^6O^{10}$ , associé aux deux précédents dans les fruits et qui domine dans les sorbes ; l'acide acétique  $C^4H^4O^2$ , que l'on rencontre dans les embryons des graines ; l'acide oxalique  $C^2H^2O^4$ , qu'on trouve libre dans les plantes grasses (Crassulacées, Mésembrianthémées et Cactées), dans les poils glanduleux du Chiche (*Cicer arietinum*), et qui est extrêmement répandu à l'état d'oxalates. D'autres sont plus rares, comme l'acide benzoïque  $C^7H^6O^2$ , dans la Vanille, le Benjoin, etc., et l'acide formique, le plus simple de tous,  $C^2H^2O^2$ , dans les poils urticants de diverses plantes (Ortie, etc.), qui lui doivent peut-être leurs propriétés irritantes, dans les feuilles du Sapin, de la Joubarbe, etc.

**Sels minéraux.** — Le suc cellulaire renfermé dans les hydroleucites tient enfin en dissolution les divers sels minéraux solubles que la plante a absorbés dans le milieu extérieur, et qui sont la source où elle puise les éléments nécessaires à l'édification de son corps : nitrates, sulfates, phosphates, silicates, chlorures de potasse, de soude, de magnésie, de chaux, de fer, etc. On y rencontre aussi des carbonates divers et des bicarbonates alcalins, provenant de l'union de ces bases avec l'acide carbonique qui est incessamment produit par l'organisme.

### § 5.

#### La membrane et ses dérivés inclus (1).

A l'origine, le corps protoplasmique de la cellule est nu, protégé seulement par sa couche périphérique plus ferme et plus résistante, qui le revêt d'une membrane albuminoïde (p. 457). Cet état persiste quelquefois assez longtemps, comme on le voit dans les zoospores et les anthérozoïdes des Algues, dans les myxamibes et les plasmodes des Myxomycètes ; la cellule se déplace alors, soit à l'aide de cils vibratiles en conservant sa forme, comme dans le premier exemple (fig. 312, 315), soit en rampant et en modifiant incessamment son contour, comme dans le second (fig. 313, 314, 315). Mais ordinairement la couche membraneuse ne tarde pas à former à sa surface externe une pellicule solide de cellulose, continue et transparente, limitée par un double

(1) Mohl : *Vermischte Schriften*, Tübingen, 1845. — Trécul : *Ann. des sc. nat.*, 4<sup>e</sup> série, II, p. 273, 1854. — Schacht : *Lehrbuch der Anat. und Physiol. der Gewächse*, 1856. — Nägeli : *Sitzungsberichte der Münch. Akademie*, 1864. — Hofmeister : *Die Lehre von der Pflanzenzelle*, 1867. — Dippel : *Abh. der Senk. Gesellsch.*, Francfort, X, 1876, XI, 1879. — De Bary : *Vergleichende Anatomie*, Leipzig, 1877. — Schmitz : *Sitzungsber. der niederrb. Gesellsch.*, Bonn, 1880. — Strasburger : *Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute*, Iena, 1882. *Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche*, Iena, 1888. *Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute*, Iena, 1889. — Wiesner : *Untersuchungen über die Organisation der Zellhaut* (*Sitzungsber. der Wien. Akad. der Wiss.*, XCIII, 1886). — Baranetzky : *Épaississement des parois des éléments parenchymateux* (*Ann. des sc. nat.*, 7<sup>e</sup> série, IV, 1886). — Noll, *Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran* (*Abh. d. deutsch. naturf. Gesellsch.* XV, 1888). — Krabbe : *Zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute* (*Jahrb. für wiss. Bot.*, XVIII, 1887)

contour : c'est la membrane cellulosique ou la membrane proprement dite. Pour la mettre en évidence, il suffit de contracter le protoplasme avec sa couche membraneuse adhérente, par l'action ménagée de l'alcool ou de la glycérine ; elle reste en place (fig. 349, C).

Une fois formée et tant qu'elle demeure étroitement appliquée contre la couche périphérique du protoplasme, la membrane croît, d'abord en surface pour suivre l'extension du corps protoplasmique, puis en épaisseur pour lui assurer une protection de plus en plus efficace. En même temps ses propriétés physiques et chimiques se caractérisent de plus en plus. Quand sa croissance est achevée, il arrive souvent qu'elle se modifie ; il se forme dans son épaisseur des substances nouvelles, issues, soit du corps protoplasmique et ne faisant alors qu'imprégner la cellulose primitive, soit d'une transformation locale de la cellulose elle-même. Ces modifications ultérieures sont très variées et le rôle en est très important. Pour étudier la membrane cellulaire, nous avons donc, comme pour le protoplasme, pour le noyau, pour les leucites et pour les hydroleucites, à considérer d'abord la membrane fondamentale, et puis ensuite ses dérivés inclus.

**Croissance de la membrane en surface. Forme de la cellule.** — La croissance superficielle de la membrane est directement liée à celle du corps protoplasmique, qui la provoque et qui la règle. Tout accroissement de volume du protoplasme exerce, en effet, contre la membrane, de dedans en dehors, une pression qui la distend. Entre les molécules ainsi écartées, viennent s'interposer de nouvelles particules similaires, c'est-à-dire cellulosiques, formées à l'état de dissolution dans le corps protoplasmique, et bientôt il en résulte un nouvel état d'équilibre où la pression est nulle. Le protoplasme continuant à grandir détermine plus tard une nouvelle distension de la membrane, suivie aussitôt d'une nouvelle interposition de particules similaires venues de l'intérieur, et ainsi de suite. A la pression due à la croissance du corps protoplasmique s'ajoute, pour distendre la membrane, celle qui naît du jeu des phénomènes osmotiques dont les hydroleucites dont le siège, et qui provoque la turgescence de la cellule, dont il a déjà été question (p. 521) et sur laquelle on reviendra plus tard. Sans se rompre jamais et sans cesser pourtant d'être toujours étroitement appliquée à sa surface, la membrane suit de la sorte pas à pas l'extension progressive du corps protoplasmique.

Quelle que soit donc la forme, sphérique ou en parallélépipède, allongée en tube ou aplatie en table, étoilée ou rameuse, etc., que prend le corps protoplasmique par l'effet de sa croissance uniforme ou diversement localisée, intercalaire ou terminale (voir page 468), en se moulant toujours sur lui la membrane fixe cette forme et la conserve ensuite indéfiniment après qu'il a disparu. Aussi, remontant de l'effet durable à la cause éphémère, c'est par la forme de la membrane qu'on juge le plus souvent de la forme de la cellule tout entière, et c'est en étudiant les diverses particularités de cette forme que l'on arrive à connaître toutes les particularités correspondantes de la croissance du protoplasme qui la détermine (fig. 317). Si donc l'accroissement superficiel de la membrane est le même en tous les points, de façon qu'en grandissant la cellule conserve sa forme primitive, c'est la preuve que la

croissance du protoplasme est elle-même uniforme. Ce cas est assez rare (spores, grains de pollen). Bien plus souvent, certaines parties de la membrane s'accroissent pendant que les autres ne s'étendent pas, ce qui modifie la forme de la cellule et indique une localisation correspondante dans la croissance du protoplasme. Cette localisation peut s'opérer de deux manières dans la membrane, dont la croissance est tantôt terminale, et tantôt intercalaire.

La croissance est terminale quand, en un point de la périphérie, l'accroissement superficiel atteint un maximum, et va décroissant de tous côtés à partir de ce point, pour devenir nul à une certaine distance. Ce point occupe alors l'extrémité arrondie d'une excroissance ou d'un tube cylindrique (poils, Algues filamenteuses, etc.). Si la cellule, primitivement ronde, possède dans sa membrane plusieurs maxima, plusieurs points de croissance terminale, elle devient étoilée (fig. 317, *F*). S'il se produit, au-dessous du sommet d'un tube en voie d'allongement terminal, de nouveaux centres de croissance dans la membrane, le tube se ramifie, comme chez beaucoup d'Algues filamenteuses : Vauchérie (*Vaucheria*), Bryopse (*Bryopsis*), etc., et dans les filaments des Champignons. Quand la croissance terminale se poursuit longtemps sur le tube principal et sur ses ramifications de divers ordres, qui vont se multipliant de plus en plus, la cellule ramifiée acquiert une grande dimension et, si elle est libre, couvre une grande surface; mais alors les noyaux s'y multiplient en même temps et la cellule devient un article (Siphonées, Mucorinées, fig. 318, p. 470). Parfois cette croissance terminale est pour ainsi dire indéfinie, et c'est alors par dizaines et centaines de mètres que l'on peut estimer la longueur de l'article, comme on le voit dans les énormes tubes lactifères des Mûriers (*Morus*), des Figuiers (*Ficus*), etc., qui dans ces arbres s'étendent sans discontinuité depuis les extrémités des racines les plus basses jusqu'aux sommets des feuilles les plus hautes.

La croissance est intercalaire quand la distension de la membrane et l'interposition consécutive de nouvelles particules de cellulose est localisée dans une certaine zone de la paroi, zone qui seule s'étend et compose peu à peu une pièce nouvelle intercalée aux anciennes (Conjuguées, Nostocacées, etc.)

Terminale ou intercalaire, la croissance superficielle de la membrane atteste et présuppose une localisation semblable dans la croissance du corps protoplasmique.

**Croissance de la membrane en épaisseur. Sculpture.** — A mesure qu'elle s'étend et surtout après qu'elle a terminé sa croissance superficielle, la membrane s'épaissit souvent et parfois jusqu'à acquérir plus de cent fois son épaisseur primitive. Tantôt l'épaississement a lieu vers l'intérieur en rétrécissant de plus en plus la cavité cellulaire, parfois jusqu'à l'oblitérer complètement, comme on le voit dans les cellules périphériques de la graine du Coignassier (*Cydonia vulgaris*), du Plantain (*Plantago Psyllium*), de la Courge (*Cucurbita Pepo*), de la Collomie (*Collomia*), dans les fibres libériennes du Lin (*Linum*), de la Corrète (*Corchorus capsularis*) (jute), du Sponier (*Sponia Wightii*), etc. : il est *centripète*. Tantôt il se produit vers l'extérieur en élargissant le contour externe de la cellule : il est *centrifuge*. Tantôt il s'opère à la fois vers l'intérieur et vers l'extérieur, avec rétrécissement de la cavité et dilatation simultanée

du contour externe : il est *mixte*. Le mode *centripète* est le plus fréquent ; il

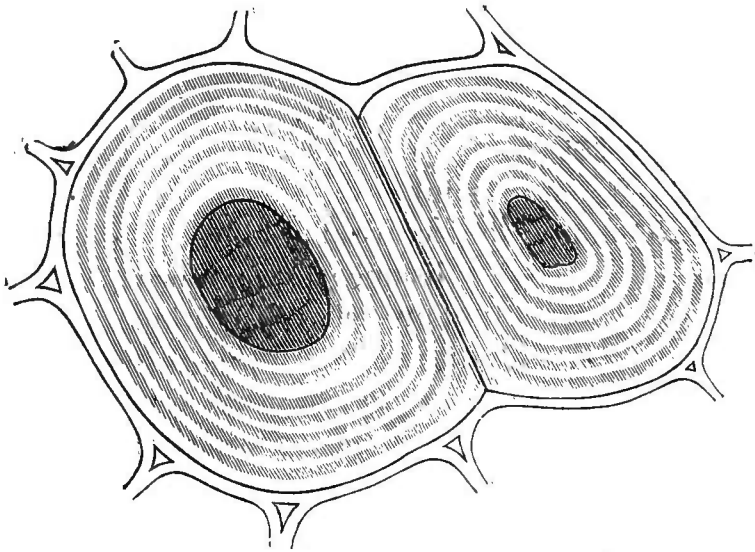


Fig. 357. — Section transversale de deux fibres libériennes de Dion (*Dioon edule*). La membrane est uniformément épaissie et composée de couches concentriques, alternativement plus denses (ombrées) et plus molles (lissées en clair) (Reinke)

s'exerce toutes les fois que la cellule est étroitement appliquée de tous côtés contre les cellules voisines. Le mode *centrifuge* et le mode *mixte* se manifestent au contraire dans les cellules qui ont leur surface libre en totalité ou en partie.

Dans chacun de ces trois modes, l'épaississement peut être uniforme et le même en tous les points (fig. 357) ; les deux contours de la membrane sont lisses (grains de pollen, spores, fibres

libériennes de diverses plantes, etc.). Mais le plus souvent il est inégal, certaines places s'épaississant beaucoup, les autres peu ou pas du tout ; de là une sculpture, qui se dessine soit en creux, soit en relief, soit à la

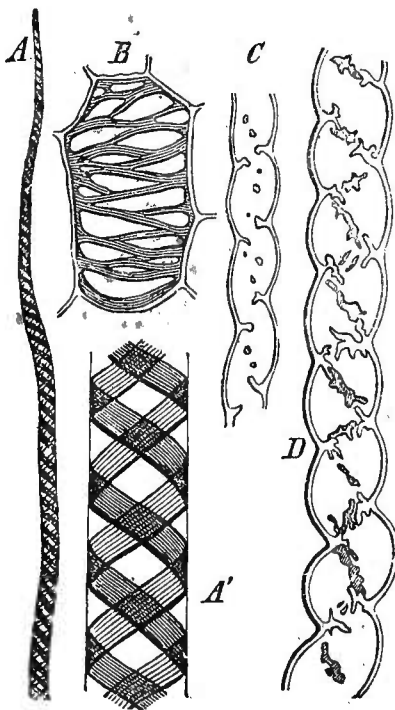


Fig. 358. — Cellule de la *Marchantia polymorpha*, diversement épaissies vers l'intérieur. A moitié d'une élatère extraite du sporange, avec deux rubans spirales ; A', portion de la même, plus fortement grossie ; B, une cellule du thalle, avec épaississements réticulés ; C et D, poils radicaux munis de proéminences disposées sur un sillon spiralé de la membrane (Sachs).

fois en creux et en relief, suivant l'étendue relative des places qui s'épaississent et de celles qui ne s'épaississent pas. Si la plus grande partie, si ce qu'on peut appeler le fond de la membrane demeure très mince, la sculpture est tout entière en relief ; elle est tout entière en creux, au contraire, si le fond s'épaissit beaucoup ; elle est partie en relief, partie en creux, si le fond prend une épaisseur moyenne. Sous l'une ou l'autre de ces trois formes, elle se dessine sur la face interne de la membrane quand l'épaississement est *centripète*, sur la face externe quand il est *centrifuge*, à la fois sur les deux faces quand il est *mixte*. D'où neuf cas à distinguer, dans chacun desquels, suivant la forme et la grandeur des places minces ou épaissies, la sculpture de la membrane peut revêtir les aspects les plus variés. Sans vouloir les décrire tous, il est nécessaire pourtant de signaler les principaux en les groupant dans l'ordre indiqué.

**Épaississement centripète.** — 1° *Sculpture en relief.* — Le fond de la membrane restant mince, si l'épaississement n'a lieu qu'en certains points



isolés, il en résulte autant de proéminences en forme de verrues, de cônes, de pointes, comme dans les poils radicaux de la Marchantie (*Marchantia polymorpha*) (fig. 358). Dans le thalle à structure continue des Caulerpes (*Caulerpa*), ces protubérances s'allongent en filaments, traversent la cavité de part en part, s'anastomosent fréquemment, s'épaississent et forment un lacis de cordons solides qui donnent au tube le soutien dont il a besoin (fig. 359). Un pareil lacis se rencontre dans le sac embryonnaire de quelques plantes: Véronique (*Veronica*), Pédiculaire (*Pedicularis*), Plantain (*Plantago*), etc. C'est encore par un épaissement local de la membrane que se forment dans la feuille du Figuier (*Ficus*), du Mûrier (*Morus*), de l'Ortie (*Urtica*), etc., ces protubérances en forme de poire où se dépose du carbonate de chaux et que nous étudierons plus tard sous le nom de *cystolithes*.

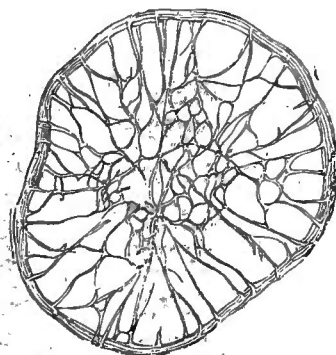


Fig. 359. — Section transversale du thalle tubuleux à structure continue du Caulerpe (*Caulerpa prolifera*), montrant le lacis de cordons cellulodiques (Reinke).

Quand la cellule est polyédrique, l'épaississement se localise parfois le long

des arêtes (fig. 360), en formant dans chaque angle une sorte de demi-colonne (cellules dites de *collenchyme* dans les Ombellifères, Aroïdées, etc.), ou le long de la ligne médiane de deux faces longitudinales opposées et des deux bases qui les reliait, de manière à envelopper la cellule d'un cadre continu (cellules de l'avant-dernière assise corticale dans la racine de l'If, du Cyprès, du Poirier, de la Viorne, de la Moutarde, etc.). Ou bien encore, il se concentre sur

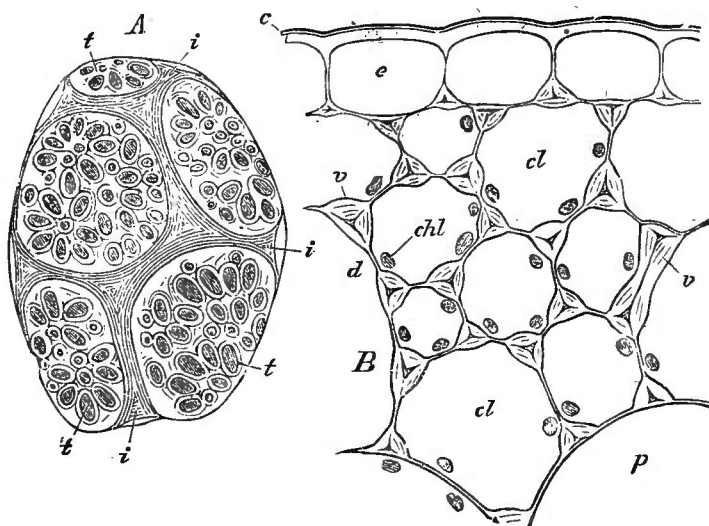


Fig. 360. — A, une cellule du parenchyme cotylédonaire du Haricot (*Phaseolus multiflorus*), isolée par la macération; t, t, arêtes épaissies; t, t, faces munies de ponctuations simples. B, e, épiderme et cl, collenchyme d'un pétiole de Bégonia (*Begonia*), montrant les épaissements v localisés dans les angles (Sachs).

chaque face en une série de bandes transversales, parallèles, équidistantes, de même longueur, qui se rattachent de chaque côté comme les barreaux d'une échelle à un montant provenant d'un épaissement le long de l'arête; c'est la sculpture dite *scalariforme* (fig. 361). Ailleurs, il forme soit une série d'anneaux parallèles (fig. 362), soit un ruban spiralé continu ou plusieurs rubans spirales parallèles (fig. 358, A), soit un réseau à mailles plus ou moins serrées (fig. 358, B). Anneaux et spires peuvent coexister et se continuer sur la même cellule. Parfois, comme dans la tige des Cactées, ils se projettent fort loin vers l'axe, sous forme d'une série de diaphragmes perforés au centre, ou d'une lame spiralée. Ils se trouvent quelquefois mis en liberté dans l'inté-

rieur de la plante, soit parce que la mince membrane qui les porte se résorbe complètement (tige de Prêle, de Maïs, etc.), soit simplement parce qu'ils se

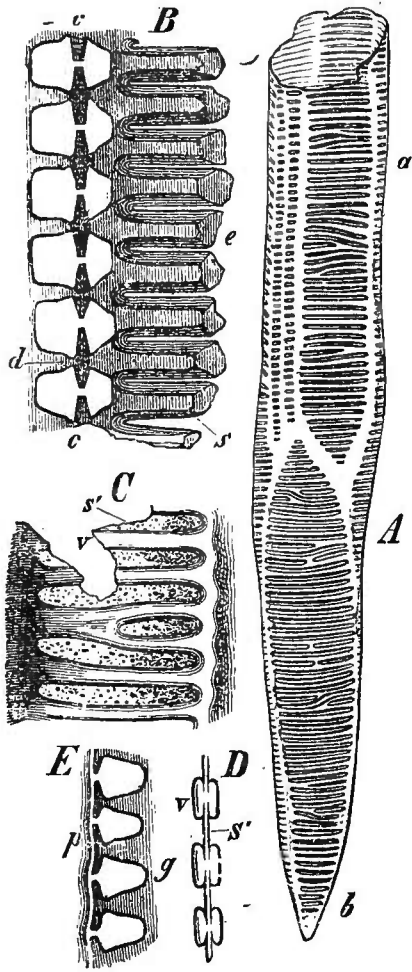


Fig. 361. — Pteride aquilina (*Pteris aquilina*). A, moitié d'une cellule à sculpture scalariforme, isolée par la macération ; B, portion de cette membrane, vue de face en *e*, en section en *c c*, pour montrer la forme d'abord élargie, puis rétrécie des bandes d'épaississement ; C, paroi d'une jeune cellule vue de face ; D, la même en section ; E, portion de membrane appliquée contre une cellule ordinaire, vue en section (Sachs).

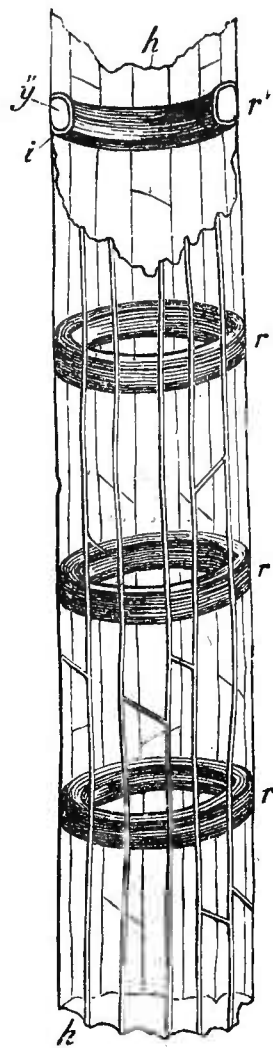


Fig. 362. — Cellule à sculpture annulée de la tige du Maïs (*Zea Mays*). Sur la mince membrane *h*, on voit nettement les lignes de séparation des petites cellules voisines ; *r, r'*, anneaux d'épaississement (Sachs).

s'épaissit uniformément sur une seule de ses faces, en demeurant mince sur toutes les autres ; il en est ainsi d'ordinaire dans les cellules périphériques de la tige et des feuilles, qui n'épaississent le plus souvent que leur face externe (fig. 360, B, e).

Quelle qu'en soit la forme particulière, ces accidents en relief ont toujours le même rôle, qui est tout mécanique. Avec la moindre dépense de matière, ils assurent à la membrane et à la cellule toute entière le soutien, la solidité qui lui est nécessaire, et cela sans nuire aux échanges osmotiques d'une cellule à l'autre, qui trouvent toujours à s'exercer largement à travers le fond de la membrane demeuré mince et très perméable.

2° *Sculpture en creux*. — A mesure qu'il rétrécit ses mailles en élargissant

décollent de la membrane sous l'influence des tractions dues à la croissance longitudinale du corps. Ainsi décollés, les rubans spiralés se déroulent sous le moindre effort, quand par exemple on vient à déchirer l'organe qui les renferme ; ils continuent à relier l'une à l'autre et sur une grande longueur les parties séparées. C'est dans le bois des plantes vasculaires que l'on observe les exemples les plus beaux et les plus variés de ces diverses sculptures : scalariforme, annulée, spiralée, réticulée ; dans les tiges à longs entre-nœuds et surtout dans les feuilles de ces plantes, on observe très fréquemment ce décollement des spires qui deviennent déroulables. Enfin c'est encore à la sculpture en relief que se rattache le cas où, dans une cellule polyédrique, la membrane

les bandes qui les séparent, qu'il rapproche et élargit ses anneaux, ses tours de spire, ses barreaux d'échelle, l'épaississement réticulé, annelé, spiralé, scalariforme, passe insensiblement à une sculpture correspondante en creux. Le plus souvent, en s'épaississant ainsi dans la majeure partie de sa surface, la membrane ne conserve sa minceur primitive que dans un certain nombre de petites places isolées qui, vues de face, tranchent en clair sur le fond terne, et qu'on appelle des *punctuations* (fig. 360, A, t, t). Elles sont arrondies ou ovales, parfois étendues transversalement en forme de *raies* qui, si elles sont très étroites, prennent l'aspect de fentes. Si ces raies ou ces fentes se trouvent disposées parallèlement les unes au-dessous des autres sur chaque face d'une cellule prismatique, on retombe sur la sculpture scalariforme en creux. Sur les cellules allongées en tube, les punctuations sont disposées d'ordinaire en une ou plusieurs séries spiralées.

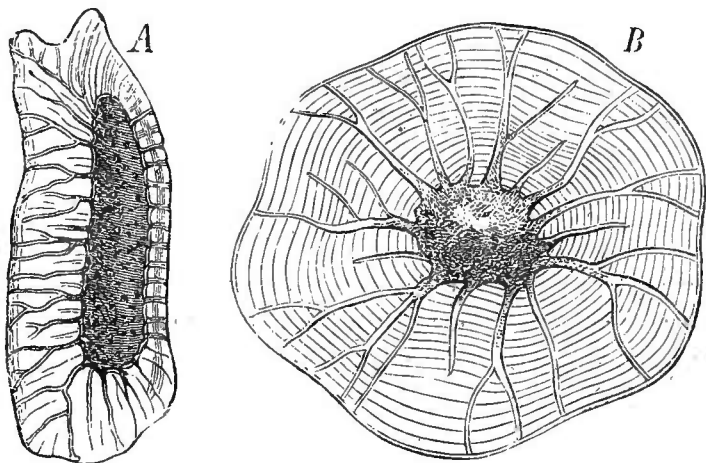


Fig. 363. — A, cellule sous-épidermique du rhizome de la Ptéride aquilina (*Pteris aquilina*), isolée par la macération ; à droite les canalicules sont simples, à gauche ils sont rameux (Sachs). B, cellule du péricarpe ligneux de la noisette (Reinke).

Quand elles sont étroites et traversent une membrane très épaisse, les punctuations deviennent autant de fins canalicules rayonnants ; à mesure qu'ils avancent vers l'intérieur, ces canalicules convergent souvent et se réunissent plusieurs ensemble (fig. 363). Il en résulte que, si l'on en suit un de dedans en dehors, il paraît se ramifier progressivement pour aller poser ses multiples extrémités en divers points de la périphérie contre la membrane primitive. Ces canalicules s'anastomosent parfois en formant un réseau très compliqué, comme dans le noyau du fruit de Berthollétie (*Bertholletia excelsa*).

Quelle qu'en soit la forme, les punctuations se correspondent toujours exactement sur les deux faces en contact des cellules voisines ; les canalicules de l'une, par exemple, continuent les canalicules de l'autre, dont ils sont seulement séparés par la mince membrane primitive. Tant que les cellules sont actives et vivantes, cette mince membrane persiste et maintient closes les punctuations ; mais quand elles vieillissent et meurent, elle se résorbe quelquefois et, par les punctuations ouvertes, les cavités cellulaires communiquent désormais librement. La même résorption peut d'ailleurs s'opérer sur les punctuations qui occupent les faces libres des cellules périphériques ; la cavité de la cellule morte communique alors directement avec le milieu extérieur, comme on le voit, par exemple, dans les feuilles des Sphaignes (*Sphagnum*).

Cette exacte correspondance des punctuations de toute forme nous montre aussitôt leur rôle et en général celui de toute sculpture en creux. Le besoin

de soutien et de protection étant ici largement assuré par l'épaississement du fond de la membrane, il s'agit de permettre aux échanges osmotiques de continuer à s'exercer entre les cellules voisines avec une intensité suffisante, malgré l'épaisseur croissante de la double muraille qui sépare leurs protoplasmes. Les ponctuations des faces libres répondent au même besoin d'échange entre la cellule et le milieu extérieur.

La mince membrane de cellulose qui sépare, à l'endroit d'une ponctuation, les deux cellules voisines est fréquemment interrompue en certains points, comme il a été dit déjà à la p. 16 (fig. 6). En ces points, qui forment les mailles d'un très fin réseau, les membranes albuminoïdes des deux cellules sont en continuité l'une avec l'autre et par conséquent les deux protoplasmes communiquent plus librement (1).

La ponctuation conserve souvent, dans toute son épaisseur, sa dimension, sa forme et sa direction primitives ; elle est cylindrique. Vue de face, elle se montre alors limitée par un contour unique ; c'est une ponctuation *simple* (fig. 363). Mais il n'est pas rare que sa largeur aille en augmentant ou en diminuant progressivement à mesure que la membrane s'épaissit ; elle prend la forme d'un tronc de cône qui tourne vers l'intérieur sa large base dans le premier cas, sa petite base dans le second. Il arrive même qu'après s'être d'abord élargie, la ponctuation se rétrécit de nouveau, ou qu'après s'être rétrécie, elle s'élargit de nouveau ; elle acquiert alors la forme de deux troncs de cône superposés par leurs grandes bases dans le premier cas, par leurs petites bases dans le second. Dans une membrane suffisamment épaisse, la ponctuation peut même s'élargir et se rétrécir plusieurs fois de suite, comme on le voit dans les fibres âgées du Caryote (*Caryota urens*). Vue de face, la ponctuation se montre, dans ces divers cas, pourvue d'un double contour, entourée par exemple de deux cercles concentriques, dont le second forme une aréole autour du premier ; on la dit toujours *aréolée*.

Les longues cellules à quatre faces qui sont les principaux éléments du bois de la tige des Conifères ont sur les deux faces latérales une rangée de ponctuations aréolées rétrécies, tandis que les faces antéro-postérieures n'ont que des ponctuations simples (fig. 364). Exactement adossées, les ponctuations aréolées de deux cellules voisines dessinent dans l'épaisseur de la double membrane de séparation autant d'espaces lenticulaires, coupés en deux par la mince membrane primitive. Épaissie au centre (fig. 364), celle-ci se maintient quelquefois plane, mais le plus souvent elle se bombe et vient s'appliquer contre l'un des pores internes, qu'elle bouche entièrement. Cette circonstance a fait croire qu'elle se résorbait. Ces ponctuations aréolées rétrécies sont d'ailleurs beaucoup plus fréquentes que les autres : vaisseaux du bois de Dahlie (*Dahlia*) (fig. 365), Peuplier (*Populus*), Punice (*Punica*), Fèvier (*Gleditschia*), etc. On trouve des ponctuations aréolées élargies dans les vaisseaux du bois de diverses Dicotylédones ; en s'adossant d'un vaisseau à l'autre, elles dessinent dans l'épaisseur de la double membrane autant de vides en forme de sablier. Dans la sculpture scalariforme, qui caractérise les

(1) Tangl : *Ueber offene Communication zwischen den Zellen* (Jahrb. für wiss. Bot., XII, 1880).

éléments du bois des Fougères et autres Cryptogames vasculaires, la ponc-

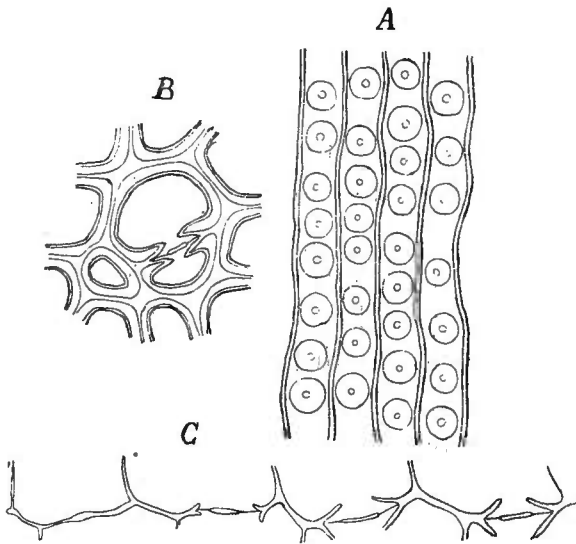


Fig. 364. — Ponctuations aréolées des cellules du bois du Pin (*Pinus Laricio*). A, vues de face sur les parois radiales; B, une ponctuation en coupe transversale; C, développement des ponctuations dans le Pin (*Pinus sylvestris*) (d'après Sanio).

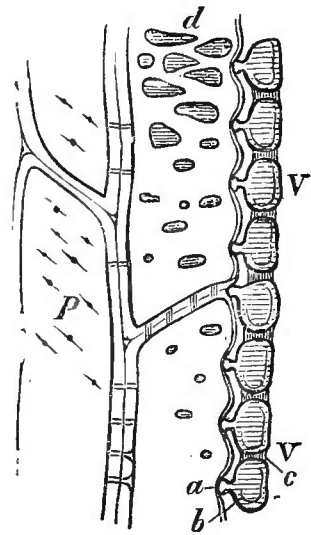


Fig. 365. — V, portion de la membrane d'un vaisseau du bois de Dahlie (*Dahlia variabilis*), à sculpture aréolée rétrécie, confinant à des cellules munies de ponctuations simples d; a b, épaissement; c, ouverture rétrécie de la ponctuation (Sachs).

tuation allongée se rétrécit d'abord comme dans les Conifères, puis s'élargit de nouveau (fig. 361, B, D, E.)

En se rétrécissant, la ponctuation aréolée conserve souvent sa forme: circulaire par exemple, elle demeure circulaire et, vue de face, se montre bordée de deux cercles concentriques. Mais il n'est pas rare de voir sa forme s'altérer par les progrès de l'épaississement; largement circulaire au début, c'est-à-dire en dehors, elle se réduit, par exemple, en dedans à une étroite ellipse. Vue de face, elle affecte alors la forme d'un cercle entourant une petite ellipse plus ou moins allongée, comme dans les vaisseaux du bois de Peuplier (*Populus*), Houx (*Ilex*), Parkie (*Parkia*), etc.; l'ellipse s'étire parfois en une fente qui traverse le cercle et même le dépasse fortement, comme dans le bois de Taxode (*Taxodium*), etc. Si ces sortes de ponctuations aréolées sont très rapprochées, il arrive que leurs fentes, en s'allongeant ainsi, se confondent çà et là en une fente unique qui traverse jusqu'à cinq ou six aréoles voisines, comme dans les vaisseaux du bois de Fèvier (*Gleditschia sinensis*). Sur les ponctuations adossées de deux cellules voisines, les ellipses ou fentes internes se croisent souvent à angle droit au centre de l'aréole circulaire. Un pareil croisement de fentes peut se manifester aussi dans l'épaisseur d'une membrane simple, dans une cellule isolée par exemple, parce que la ponctuation d'abord circulaire, puis allongée en fente, change ensuite de direction, tourne sur elle-même par les progrès de l'épaississement et s'ouvre enfin dans la cavité cellulaire perpendiculairement à sa direction primitive; c'est ce qu'on appelle une ponctuation *tournante* (fig. 366).

Les ponctuations simples se groupent parfois de manière à former des ponctuations composées. Il en est ainsi par exemple dans les cellules qui constituent les éléments essentiels du liber dans les plantes vasculaires. Toujours

sur les faces transversales et souvent aussi sur les faces longitudinales, la

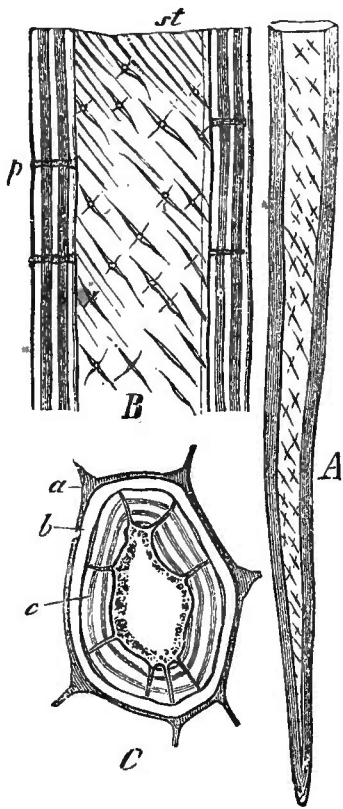


Fig. 366. — Pteride aquiline (*Pteris aquilina*). A, moitié d'une cellule brune et épaissie de la tige, isolée par la macération et munie de punctuations tournantes; B, une partie de la même, plus fortement grossie; C, section transversale de cette cellule (Sachs).

membrane de ces cellules offre d'abord de larges places uniformément minces, à la surface desquelles se dessine bientôt un fin réseau d'épaississement, ressemblant à un grillage posé sur la vitre d'une fenêtre; aussi ces larges plages, ainsi décomposées en un grand nombre de punctuations très fines, sont-elles nommées punctuations *grillagées*. Elles se correspondent exactement d'une cellule à l'autre. Bientôt la mince membrane se résorbe au centre de chaque maille du réseau; la double punctuation grillagée devient une punctuation *criblée* ou un *crible*, à travers les pores duquel les contenus gélatineux des cellules communiquent librement et se continuent directement par autant de filaments très étroits. Plus tard, à l'automne, les bandes anastomosées du réseau s'épaississent beaucoup et se gonflent latéralement, de manière à obstruer les pores et à former tous ensemble en se rejoignant une plaque dite *callose*; cet épaississement calcaire, ce *cal*, se résorbe au printemps suivant, ce

qui rouvre les pores. La substance des plaques calloses se colore fortement par le bleu d'aniline, qui ne colore pas le reste de la membrane, ce qui permet de les rechercher et d'en démontrer l'existence générale dans les cellules criblées des Phanérogames et çà et là chez les Cryptogames vasculaires(1). Quand la cloison transverse est horizontale, elle ne porte d'ordinaire qu'un seul crible (fig. 367 et 368);

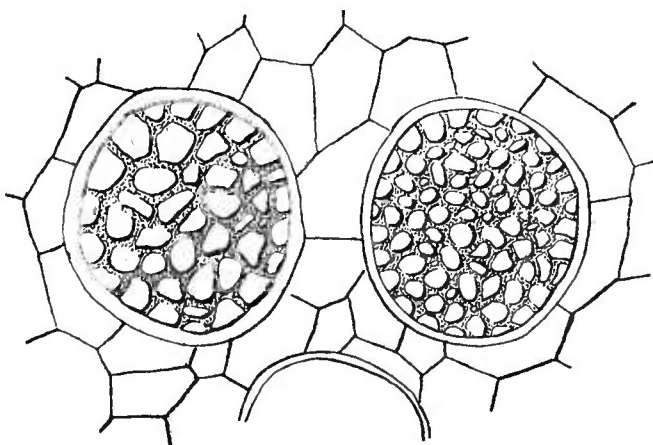


Fig. 367. — Portion d'une section transversale de la tige de la Calebasse (*Lagenaria vulgaris*), montrant deux cloisons transverses munies d'une large punctuation criblée (d'après de Bary).

quand elle est fortement oblique, on y voit une série de punctuations criblées, échelonnées comme dans la sculpture scalariforme (fig. 369).

La sculpture en creux se correspondant toujours sur les deux faces en contact des membranes voisines, il en résulte que si une cellule polyédrique touche par ses divers côtés des cellules portant différentes sortes de sculptures, elle y pourra être diversement

sculptée. Elle présentera, par exemple, des punctuations simples sur l'une,

(1) Russow : *Ueber die Verbreitung der Callusplatten bei den Gefüsspflanzen* (Sitzungsberichte der Naturf. Gesellsch. zu Dorpat, 1881).

des punctuations aréolées sur une autre, des raies sur une troisième, un réseau sur une quatrième, etc. Bien plus, si une cellule allongée vient à toucher successivement par un même côté plusieurs cellules courtes diversement sculptées, ce côté pourra offrir, suivant la hauteur, toutes les sculptures correspondantes.

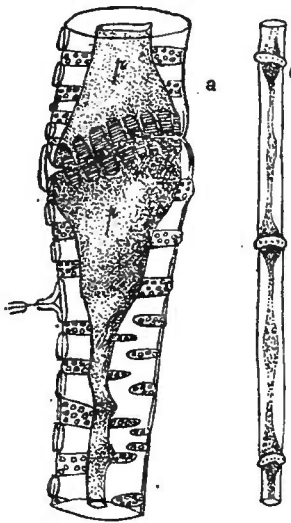


Fig. 368. — Cellules d'Érable (*Acer*) portant de nombreuses punctuations grillagées sur les faces latérales et une large plaque criblée sur la cloison transverse. Les épaissements calleux sont formés en 'a', mais les pores sont encore ouverts et font communiquer les deux corps protoplasmiques p, p, contractés par l'alcool. A droite, une série de cellules ne portant que des cribles horizontaux; la plaque calleuse est complète et les pores fermés (d'après Härtig).

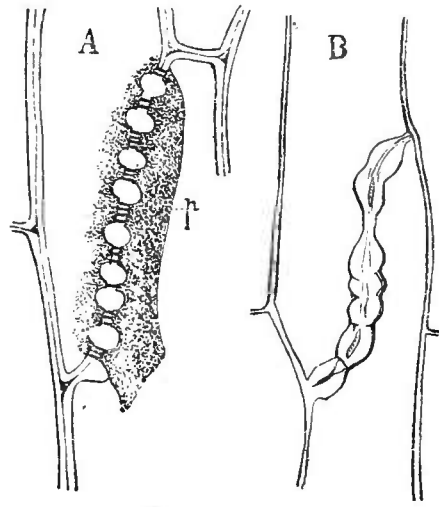


Fig. 369. — Vigne (*Vitis vinifera*). Section longitudinale d'une cloison oblique qui sépare deux cellules criblées superposées. Elle est munie d'une série de punctuations criblées et échelonnées. A, en été; les pores sont ouverts et traversés par le contenu p, contracté par l'alcool. B, en hiver; les pores sont fermés par le développement du cal, qui se rejoint d'une punctuation à l'autre en une plaque calleuse générale (d'après de Bary).

3° *Sculpture mi-partie en relief et en creux.* — Sur un fond de membrane moyennement épaissi, où les places demeurées minces dessinent des punctuations, si certains points continuent de croître en formant des proéminences, la membrane se trouve sculptée à la fois en creux et en relief. On en voit un exemple dans les éléments du bois de l'If (*Taxus*) et du Taxode distique (*Taxodium distichum*), ou Cyprès-chauve, qui portent en même temps des punctuations aréolées et un ou plusieurs rubans spiralés parallèles faisant saillie à l'intérieur.

**Épaississement centrifuge.** — Lorsque l'épaississement inégal est centrifuge, ce qui a lieu quand la cellule a sa surface libre en partie ou en totalité, le contour interne de la membrane est uniforme et c'est la face externe qui présente une sculpture soit en relief, soit en creux, soit mi-partie en relief et en creux.

1° *Sculpture en relief.* — Suivant la disposition des points où l'épaississement se localise, la mince membrane primitive se trouve recouverte de tubercules ou d'épines, de crêtes, de bandes anastomosées en réseau, d'anneaux parallèles, ou d'une spire continue. C'est principalement sur la face externe des cellules périphériques de la tige et des feuilles, sur les poils qui hérissent ces membres (p. 69, fig. 34, b, c), surtout sur les grains de pollen (p. 376, fig. 206, 207 et suiv.) et sur les spores, que l'on observe ces divers accidents en relief.

Chez plusieurs Marattiacées, comme la Kaulfussie (*Kaulfussia*), etc., les cellules internes de la feuille projettent dans les interstices qui les séparent de longs filaments grêles, rameux, çà et là anastomosés, qui relient entre elles les faces externes des membranes dissociées. Ils sont en dehors ce que le lacis filamenteux des Caulerpes (*Caulerpa*) est en dedans.

Quelle qu'en soit la forme, le rôle de ces accidents en relief est de soutenir et de protéger la cellule. En outre, quand elle est libre et doit être disséminée (grains de pollen, spores), ils offrent une prise au vent et plus tard permettent à la cellule d'adhérer fortement où elle tombe.

2° *Sculpture en creux*. — Les places réservées dans l'épaississement général de la membrane sont encore ici des ponctuations, mais qui s'ouvrent en dehors. On ne les observe que dans les cellules entièrement libres. Dans les grains de pollen, les ponctuations arrondies sont les *pores* dont il a été déjà question (p. 377); quand elles sont allongées, elles y constituent les *plis* : pores et plis pouvant d'ailleurs, comme on sait, coexister sur le même grain (fig. 204-211). Les spores des Cryptogames présentent fréquemment aussi des ponctuations de ce genre ; on en constate jusque sur les spores extrêmement petites des Bactériacées (*Bacillus subtilis*, *B. Amylobacter*, etc.).

Leur rôle est toujours, d'abord de permettre au liquide extérieur, malgré la grande épaisseur et le peu de perméabilité du fond de la membrane, de pénétrer dans la cellule en quantité suffisante pour la nourrir, et plus tard de fournir des points d'expansion à son développement. En un mot, ce sont toujours des ponctuations germinatives.

3° *Sculpture mi-partie en relief et en creux*. — Sur les spores et les grains de pollen, il n'est pas rare de voir la membrane moyennement épaissie présenter en même temps à la surface externe des saillies et des creux : un réseau saillant, par exemple, au fond de chaque maille duquel est creusée une ponctuation (fig. 207), ou bien des épines, séparées çà et là par des pores (fig. 205, A et B). Chacune de ces sculptures exerce d'ailleurs indépendamment la fonction qui lui est propre.

**Épaississement mixte**. — Dans les cellules libres, la membrane s'épaissit parfois inégalement, aussi bien vers l'intérieur que vers l'extérieur, et ses deux faces portent alors une sculpture. Ainsi des grains de pollen déjà munis en dehors d'accidents en relief ou en creux, comme il vient d'être dit, présentent parfois en dedans un certain nombre de tubercules proéminents, disposés d'ordinaire exactement en regard des ponctuations externes (p. 376, fig. 205, B ; p. 447, fig. 303, B).

**Épaississement transitoire faisant fonction de réserve**. — Comme on l'a vu déjà pour l'épaississement calleux du réseau des ponctuations criblées, ces proéminences internes des grains de pollen n'ont qu'une existence éphémère. Quand la cellule se développe et se dispose à pousser un tube pollinique par quelque un de ses pores, le tubercule correspondant s'amollit et s'étire en s'amincissant pour entrer dans la constitution de la membrane du tube (fig. 303, A). Son rôle est dès lors évident : c'était une réserve de cellulose, accumulée par avance au lieu même d'utilisation.

Les OEdogones (*OEdogonium*) nous offrent un autre exemple d'épaississe-



ment interne transitoire, faisant fonction de réserve pour la croissance superficielle (fig. 370). Au-dessous de la cloison transverse qui sépare deux cellules consécutives du filament qui constitue le thalle de ces Algues, la membrane s'épaissit le long d'un anneau et forme un bourrelet proéminent. Plus tard, elle se fend circulairement en dehors le long de cet anneau et se sépare en deux portions qui s'écartent progressivement l'une de l'autre; mais en même temps le bourrelet amolli s'étale à mesure, de manière à former une zone de nouvelle membrane, intercalée entre les deux portions anciennes. C'est par ce curieux mécanisme que la cellule de ces plantes s'agrandit.

Cet épaississement transitoire de la membrane se présente ailleurs sous un autre aspect. C'est la membrane tout entière, fortement épaissie, d'une cellule ou d'un groupe de cellules semblables, qui à un moment donné est redissoute et disparaît pour servir à la formation des membranes des cellules nouvelles qui se produisent dans le voisinage. Il en est ainsi, par exemple, dans la graine du Phénice dattier (*Phoenix dactylifera*), du Caféier (*Coffea*), du Caroubier (*Ceratonia*), etc., au moment de la germination.

**Épaississement local amenant le cloisonnement centripète de la cellule.** — Qu'un anneau d'épaississement, comme celui des OEdogones (*Oedogonium*), s'avance progressivement vers l'intérieur, en étranglant à mesure le corps protoplasmique, jusqu'à oblitérer l'orifice central, la cavité cellulaire se trouvera partagée en deux par une cloison complète. C'est ainsi que les cellules superposées qui composent le corps filamenteux des Spirogyres (*Spirogyra*) et des Cladophores (*Cladophora*), quand elles ont atteint une certaine longueur, se divisent en deux moitiés égales par une cloison centripète très mince, qui s'épaissit plus tard. C'est de la même manière que se cloisonne çà et là, notamment à la base des sporanges, la cavité du thalle tubuleux et ramifié des Bryopses (*Bryopsis*), Codes (*Codium*), Valonies (*Valonia*), Derbésies (*Derbesia*), etc., avec cette légère différence, que le bourrelet annulaire s'épaissit beaucoup avant de se fermer en une cloison complète.

**Cloisonnement simultané ou centrifuge.** — Mais le plus souvent la lame cellulosique qui cloisonne la cellule a une origine un peu différente; elle ne procède pas de la membrane primitive par voie d'épaississement annulaire; elle n'est pas centripète. Il se forme d'abord, dans la masse du protoplasme, une lame albuminoïde continue, qui se raccorde tout autour avec la couche membraneuse préexistante. Puis il se fait dans l'épaisseur de cette lame, par une transformation locale de sa substance, une lamelle de cellulose.

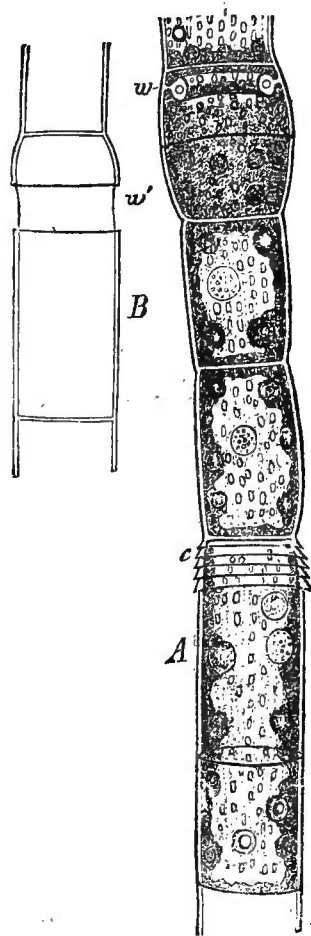


Fig. 370. — A, portion du thalle d'un OEdogone (*Oedogonium*), montrant en *w* le bourrelet d'épaississement. B montre en *w'* la membrane rompue et le bourrelet étalé en une zone intercalaire. C'est cette rupture répétée en des points voisins qui donne lieu aux calottes *c* (Sachs).

Tantôt cette lamelle apparaît en même temps dans toute la largeur de la cellule, reliant du même coup l'une à l'autre les faces opposées de la membrane externe ; la cloison est simultanée. Tantôt elle se forme d'abord dans la région centrale et s'avance peu à peu vers la périphérie pour se raccorder tout autour avec la membrane externe ; la cloison est centrifuge. Cette différence dépend de la richesse de la cellule en protoplasme. Le cloisonnement simultané est surtout extrêmement répandu.

C'est de cette manière que dans une tige, une feuille, une racine en voie de croissance, et le plus souvent aussi dans un thalle cellulaire, les cellules se divisent en deux dès qu'elles ont acquis une certaine dimension et que leur noyau s'est préalablement divisé, comme il a été dit p. 485. La cloison s'établit perpendiculairement à la ligne des centres des deux nouveaux noyaux. Nous aurons à revenir plus loin sur ce cloisonnement (p. 578).

**Structure et propriétés physiques de la membrane.** — A mesure qu'elle s'épaissit, que ce soit uniformément ou inégalement, vers l'intérieur ou vers l'extérieur, la membrane se différencie en une série de couches concentriques, alternativement plus brillantes et plus ternes, la couche la plus externe ainsi que la plus interne étant toujours brillantes. Faiblement épaissie, la membrane n'a ordinairement que trois couches ; fortement épaissie, elle peut en compter jusqu'à cinquante et plus (fig. 357, 363). Ici, comme dans les grains d'amidon, cette stratification paraît due à une inégalité alternative dans la répartition de l'eau de constitution suivant l'épaisseur ; les couches les plus denses et les plus réfringentes sont les moins aqueuses ; les couches les plus molles et les plus ternes sont les plus hydratées. L'eau n'est pas non plus distribuée uniformément suivant la surface dans toute l'étendue d'une même couche. Les couches se montrent, en effet, composées d'un système de lames minces, qui les traversent toutes ensemble, alternativement plus réfringentes, moins aqueuses, et plus ternes, plus hydratées.

C'est sur les coupes transversales et longitudinales de la cellule que l'on voit le mieux les couches concentriques ; c'est de face au contraire que l'on aperçoit le mieux les lamelles, sous forme de stries parallèles. Il y a deux systèmes croisés de lamelles ou de stries ; quelquefois l'un est longitudinal, l'autre transversal, formant des anneaux superposés, comme dans les fibres libériennes de la *Welwitschie* (*Welwitschia*), etc ; le plus souvent ils sont obliques, parfois enroulés en hélice, comme dans les fibres libériennes de la *Pervenche* (*Vinca*), etc. L'un des deux systèmes est souvent beaucoup plus net que l'autre, qui devient parfois méconnaissable (fig. 371) (bois du Pin, du Méléze, etc.). Ou bien encore, l'un des systèmes est plus accusé dans une couche de la membrane et l'autre dans une autre couche.

On a comparé cette triple stratification aux trois plans de clivage des cristaux clivables suivant trois directions. Due à une inégale répartition de l'eau dans les trois sens, elle disparaît, avec la cause qui la produit, toutes les fois qu'on uniformise l'eau dans la membrane, soit en la desséchant, soit au contraire en la gonflant fortement sous l'influence des acides ou des alcalis. Dans le premier cas, les couches molles, en perdant leur eau, deviennent semblables aux couches dures ; dans le second, ce sont les couches dures qui,

en gagnant de l'eau, s'assimilent aux couches molles. On la fait apparaître, au contraire, dans toute sa netteté en amenant au maximum l'inégalité de répartition de l'eau entre les diverses couches; à quoi l'on arrive, soit en provoquant un léger gonflement de la membrane par l'action modérée des acides ou des alcalis, soit au contraire par une légère dessiccation.

C'est dans les cellules à membrane uniformément épaissie que les stries se voient avec le plus de netteté, par exemple dans le thalle de la Valonie (*Valonia utricularis*), les poils des Oponces (*Opuntia*), les cellules des tubercules de Dahlie (*Dahlia*) où elles sont extrêmement marquées, etc; mais on les reconnaît aussi sur des membranes ornées de sculptures plus ou moins compliquées, par exemple sur les larges vaisseaux du bois de la tige et surtout de la racine de la Courge (*Cucurbita*), sur les cellules aréolées du bois des Conifères, etc.

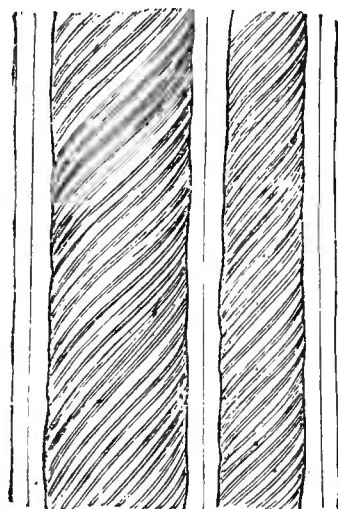


Fig. 371. — Stries spiralées sur les éléments du bois du Méléze (*Larix*) (Reinke).

Ceci posé, la structure de la membrane est facile à comprendre. Faisons pour un moment abstraction des couches concentriques; aux points de rencontre des stries denses se trouvent les places les plus denses, les moins aqueuses de la membrane, aux points de croisement des stries molles, les places les plus molles, les plus hydratées, enfin aux points d'intersection des stries denses et des stries molles, les places de moyenne densité, moyennement aqueuses. Par ces intersections de lamelles, la membrane se trouve donc découpée en prismes juxtaposés perpendiculaires à sa surface. Les couches concentriques découpent maintenant chacune de ces prismes parallèlement à sa base en tranches alternativement dures et molles; aussi, quand elles sont peu développées, la structure prismatique de la membrane apparaît-elle avec beaucoup de netteté (macrospores de Pilulaire, certains grains de pollen, etc.). En définitive la membrane serait composée, comme on voit, de petits parallélépipèdes juxtaposés et superposés, qui diffèrent entre eux par la proportion d'eau qu'ils renferment.

Les propriétés physiques de la membrane sont étroitement liées à sa structure. Elle est solide, mais très perméable à l'eau et aux gaz. Sa résistance à la pression et à la traction varie beaucoup dans une même plante suivant les cellules considérées, et dans une même sorte de cellules suivant les plantes. Ainsi, pendant que diverses membranes se déchirent sous le moindre effort, celles de certaines fibres libériennes ont une résistance comparable à celle de l'acier. Dans une même membrane, la résistance augmente d'ailleurs à mesure que diminue l'eau d'imbibition.

La membrane est élastique et son élasticité augmente d'ordinaire avec la quantité d'eau d'imbibition, en même temps que sa densité et son pouvoir réfringent diminuent. Dans les cellules allongées, comme celles du bois, le coefficient d'élasticité a une valeur très différente suivant la longueur, suivant le rayon et suivant la tangente transversale; en d'autres termes, la membrane

a trois axes d'élasticité. L'axe de plus grande élasticité est toujours dirigé suivant la longueur, celui de moyenne élasticité suivant le rayon, celui de plus petite élasticité suivant la tangente transversale. Ainsi, par exemple, dans le bois de la tige de l'Orme (*Ulmus*), on trouve, pour la valeur du coefficient d'élasticité : suivant la longueur 1165, suivant le rayon 123, suivant la tangente 63. La conductibilité de la membrane pour l'eau, le son, la chaleur, l'électricité, varie dans les trois directions rectangulaires de la même manière que son élasticité. Au contraire, le coefficient de dilatation par la chaleur est beaucoup plus grand dans le sens du rayon que suivant la longueur : 25 fois plus grand dans le Buis (*Buxus*), 12 fois dans le Chêne (*Quercus*), 8 fois dans l'Érable (*Acer*). Il en est de même du gonflement par l'eau, qui dans le Sapin (*Abies*) est 28 fois plus fort suivant le rayon que suivant la longueur.

Au point de vue optique, la membrane est biréfringente et d'autant plus qu'elle renferme moins d'eau de constitution. Sa double réfraction est presque toujours négative, contrairement à celle des grains d'amidon qui est toujours positive; seules, les membranes de quelques Algues marines, comme les Caulerpes (*Caulerpa*), ont la double réfraction positive. L'un des axes d'élasticité optique est toujours dirigé suivant le rayon, c'est-à-dire perpendiculairement aux couches concentriques, les deux autres, égaux ou inégaux, sont dans le plan tangent, perpendiculaires aux deux systèmes de stries. Mais la grandeur de ces trois axes varie suivant les cellules; elle change même quelquefois d'une couche à l'autre dans une même membrane. Ainsi, dans certains Charagnes (*Chara hispida*), la membrane est formée de trois couches concentriques; dans l'externe et dans l'interne, le plus grand axe d'élasticité optique est transversal, le moyen longitudinal, le plus petit radial; dans la moyenne au contraire, c'est le plus petit axe qui est transversal. En conséquence de sa biréfringence et de sa structure prismatique, toute membrane fortement épaissie présente sur sa section transversale, avec les Nicols croisés, la croix noire bien connue dans les grains d'amidon. Ni la pression, ni la traction ne modifient la biréfringence de la membrane; cette propriété appartient donc bien aux éléments qui la constituent, elle ne résulte pas des pressions internes auxquelles ils peuvent être soumis.

Enfin, la membrane est diamagnétique.

En résumé, la stratification de la membrane et l'ensemble des propriétés physiques qui en dépendent, surtout les caractères optiques, conduisent à y admettre, comme dans les grains d'amidon, une structure cristalline, à la considérer comme résultant de la juxtaposition de cristaux prismatiques biréfringents.

**Composition et propriétés chimiques de la membrane.** — La membrane de la cellule vivante est formée de substance solide et d'une certaine quantité d'eau d'imbibition, inégalement répartie dans la masse, comme on sait, mais dont la proportion moyenne varie beaucoup d'une cellule à l'autre. Si l'on fait abstraction d'une petite quantité de matières minérales, qui restent comme cendres après la combustion (1), la substance solide est constituée par un hy-

(1) Autant qu'on en peut juger par les analyses des cendres obtenues avec les membranes des cellules mortes qui composent le bois des arbres, les matières minérales de la mem-

hydrate de carbone offrant la même composition que l'amidon et la dextrine  $(C^{12}H^{10}O^{10})^n$ , mais plus fortement condensé, pour lequel par conséquent  $n$  est supérieur à 10. On lui donne d'une façon générale le nom de *cellulose*; mais c'est ici comme on l'a vu plus haut pour la dextrine (p. 515) : il y a plusieurs celluloses diversement condensées, sans qu'on soit arrivé encore à définir chaque degré de condensation par des propriétés et des réactions bien tranchées. Par l'ébullition avec les acides, la cellulose la plus condensée s'hydrate et se dédouble en un équivalent de maltose et en une cellulose moins condensée de deux degrés. En prolongeant l'action, celle-ci s'hydrate à son tour et se dédouble de la même manière. On arrive ainsi, après trois ou quatre hydratations et dédoublements successifs, à l'amidon bleuissant directement par l'iode, point à partir duquel le chemin nous est connu qui, par l'amidon soluble, conduit aux dextrines pour aboutir d'abord au maltose et enfin au glucose (p. 515). Le glucose est le terme final de l'action des acides sur la membrane.

La moins condensée des celluloses, dont la formule peut s'écrire  $(C^{12}H^{10}O^{10})^{12}$ , celle qui constitue la membrane de la plupart des jeunes cellules et qu'on peut nommer la cellulose proprement dite, a les propriétés suivantes. Elle est solide, blanche, translucide, insoluble dans l'eau, l'alcool, l'éther, les acides et les alcalis étendus. Sa densité est égale à 1,45. Un seul liquide la dissout, c'est la solution ammoniacale d'oxyde de cuivre. Elle est précipitée de cette dissolution sous forme de flocons gélatineux par l'eau, les acides étendus et par certains sels. Bouillie dans un mélange d'acide nitrique et de chlorate de potasse, la cellulose est attaquée, dissoute, oxydée, et produit finalement de l'acide oxalique. Les acides chlorhydrique et sulfurique concentrés, le chlorure de zinc sirupeux, l'attaquent à froid et, en l'hydratant, la transforment d'abord en amidon. Elle ne se colore pas par l'iode seul, mais, après l'action de l'acide sulfurique concentré ou du chlorure de zinc, l'iode la colore en bleu. Le bleu de quinoléine et le brun d'aniline se fixent sur elle et colorent la membrane.

Définie par ces diverses réactions, la cellulose proprement dite se présente sous deux variétés : l'une est attaquée et dissoute par le Bacille amylobacter (*Bacillus Amylobacter*), qui la décompose en acide butyrique, acide carbonique et hydrogène (cellules des tubercules de Pomme de terre, de l'amande des graines, du parenchyme des feuilles, etc.); l'autre n'est pas attaquée par lui (membrane des fibres libériennes, des cellules laticifères, etc.). Par l'action de cet agent, c'est-à-dire en faisant macérer dans l'eau à une douce chaleur les organes qui les renferment, on parvient donc à isoler complètement les cellules inattaquées. Bien plus, ces deux variétés de cellulose se rencontrent parfois dans les diverses couches d'une même membrane. La couche externe, par exemple, qui réunit toutes les cellules en tissu est dissoute par l'Amylobacter, tandis que la couche interne n'est pas attaquée; la macération ne fait alors que dissocier les cellules (rhizome de Moschatelline, etc.).

Beaucoup de membranes sont formées par une cellulose plus condensée, qu'on peut écrire, par exemple,  $(C^{12}H^{10}O^{10})^{14}$ . Elle ne se dissout pas dans la

brane vivante consisteraient en sulfates, phosphates, silicates et quelquefois chlorures, de potasse, de chaux, de magnésium et quelquefois de soude.

solution cupro-ammoniacale ; elle ne se colore pas en bleu par l'acide sulfurique et l'iode ou par le chlorure de zinc iodé. C'est seulement après l'ébullition avec les acides étendus, qui en l'hydratant et la dédoublant la ramène à l'état de cellulose proprement dite, qu'elle acquiert ces deux propriétés. Elle n'est pas attaquée par l'Amynobacter. On lui a donné le nom de *paracellulose* (1).

La plupart des Champignons, notamment les Ascomycètes et les Basidiomycètes, ont leurs membranes constituées par une cellulose encore plus condensée et plus résistante, qu'on a nommée tour à tour *fongine* et *métacellulose*. Ni l'ébullition avec les acides ou les alcalis étendus, ni même l'ébullition avec l'acide chromique, ou avec le mélange d'acide nitrique et de chlorate de potasse, ne suffisent à l'attaquer et à la ramener à l'état de cellulose proprement dite. On y réussit cependant quand on ajoute aux traitements précédents un séjour très long, de deux ou trois semaines et davantage, dans la potasse concentrée fréquemment renouvelée, surtout si l'on finit par une ébullition dans la potasse (2). La membrane bleuit alors par l'acide sulfurique et l'iode ou par le chlorure de zinc iodé ; elle se dissout aussi dans le liquide cupro-ammoniacal. Il en est ainsi chez les Agarics (*Agaricus campestris*), Polypores (*Polyporus fomentarius*), Dédalées (*Dædalea quercina*), Cladonie (*Cladonia fragilis*), etc. D'autres Champignons (Mucorinées, Saprologniées, etc.) ont au contraire leurs membranes formées de cellulose proprement dite.

Enfin, parmi les Ascomycètes, il en est chez qui la membrane de certaines cellules bleuit en totalité ou en partie par l'iode seul, montrant ainsi qu'elle est formée d'amidon, comme dans le thalle des Cétraires (*Cetraria islandica*), les asques des Peltigères (*Peltigera*), etc. Ce bleuissement direct s'observe aussi çà et là chez les Phanérogames, par exemple dans les cotylédons du Tamarin (*Tamarindus*), de l'Hyménée (*Hymenæa*), etc.

En résumé, on voit que l'hydrate de carbone ( $C^{12}H^{10}O^{10}$ )<sup>n</sup> entre dans la constitution de la membrane au moins sous quatre états de condensation différents, le degré inférieur se confondant avec l'amidon ; chacun de ces états peut d'ailleurs offrir, comme on l'a vu pour la cellulose proprement dite, plusieurs modifications secondaires.

**Mécanisme de la croissance de la membrane.** — Il est temps maintenant de se demander par quel mécanisme la membrane s'accroît en surface et en épaisseur.

La croissance superficielle a lieu quelquefois par simple distension avec amincissement progressif de la membrane, contre la face interne de laquelle se forme en même temps une couche nouvelle, qui subit le même sort. Il en est ainsi aux extrémités du thalle rameux de certaines Algues, comme les Caulerpes (*Caulerpa*), les Bryopses (*Bryopsis*), les Cladophores (*Cladophora*), les Polysiphonies (*Polysiphonia*), etc. Le plus souvent il y a véritablement croissance sans amincissement et cette croissance ne peut s'expliquer que par l'introduction latérale de particules nouvelles de cellulose entre les anciennes ;

(1) Frémy : *Méthode générale d'analyse des tissus végétaux* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XIII, p. 353, 1882). — Frémy et Urbain : *Études chimiques sur le squelette des végétaux* (Ibid. XIII, p. 360, 1882).

(2) Richter : *Sitzungsberichte der Wiener Akad.*, 5 mai 1881.

cette introduction est favorisée par la pression exercée de dedans en dehors contre la membrane, tant par le protoplasme qui s'accroît que par l'eau attirée par les propriétés osmotiques du suc cellulaire, pression qui distend la membrane et écarte les particules solides qui la composent. Dans la manière de concevoir la structure de la membrane exposée plus haut, les molécules nouvelles se déposeraient sur les faces latérales des petits prismes constitutifs, qui grossissent, ou bien elles se condenseraient en prismes nouveaux interposés aux anciens. En augmentant de volume, les prismes denses absorberaient de l'eau, la répartiraient inégalement dans leur masse et se sépareraient en plusieurs prismes de réfringence différente; de sorte que la membrane conserverait sa structure primitive.

Les molécules de cellulose peuvent provenir directement du protoplasme et imprégner d'abord la membrane à l'état de dissolution, pour s'y déposer plus tard à l'état solide. Mais il se peut aussi que le protoplasme produise une matière albuminoïde imprégnant d'abord la membrane, puis s'y dédoublant en cellulose insoluble et quelque autre principe azoté plus simple et soluble.

La croissance en épaisseur, si elle est centripète, a lieu par formation successive de couches nouvelles de cellulose à l'intérieur des anciennes, en un mot par apposition interne. Ces couches nouvelles sont produites, comme la première, par la transformation de la membrane albuminoïde du protoplasme. Dans l'hypothèse de la structure prismatique, les particules nouvelles de cellulose se déposeraient sur les bases internes et denses des prismes constitutifs. A mesure que le prisme s'allonge ainsi vers l'intérieur, il absorbe de l'eau qui s'y répartit inégalement et son parallélépipède interne se scinde en trois dont le médian est très hydraté; le nombre des couches concentriques se trouve ainsi augmenté, la plus interne demeurant toujours une couche dense. Tantôt les couches ainsi formées ne s'épaississent pas; tantôt elles s'épaississent plus tard par interposition de molécules nouvelles de cellulose entre les anciennes dans le sens du rayon. Ces molécules nouvelles proviennent comme pour la croissance superficielle, soit d'une dissolution de cellulose formée directement par le protoplasme et imprégnant la couche, soit d'une substance albuminoïde produite par le protoplasme et qui, après avoir imprégné la couche, s'y dédouble en cellulose et principe azoté soluble. L'épaississement centripète s'opère donc tantôt seulement par apposition interne, tantôt à la fois par apposition interne et par interposition.

Quand il est centrifuge, l'épaississement a lieu aussi par formation de couches nouvelles à l'extérieur des anciennes, c'est-à-dire par apposition de cellulose sur les bases externes des prismes élémentaires; cela exige, il est vrai, que la membrane soit imbibée dans toute son épaisseur par une dissolution de la substance soluble qui devient ou qui produit de la cellulose, mais cette imbibition est exigée déjà pour la croissance en surface.

En résumé, la membrane cellulaire, constituée, on l'a vu, comme un grain d'amidon, s'accroît essentiellement comme un grain d'amidon, avec cette différence importante, qu'en raison de sa situation externe elle se trouve soumise à une forte pression du dedans; aussi longtemps que cette pression s'exerce, les prismes constitutifs fortement écartés peuvent se nourrir latéra-

lement et dans le sens de l'épaisseur, ou admettre entre eux de nouveaux éléments semblables, ce qui n'a pas lieu dans les grains d'amidon. Douée d'une structure cristalline, la membrane s'accroît en définitive comme les cristaux, c'est-à-dire par apposition de substance à la surface des éléments cristallins qui la constituent.

**Dérivés inclus dans la membrane.** — Par les progrès de l'âge, la membrane fondamentale que nous venons d'étudier subit souvent des modifications qui en changent de diverses manières les propriétés physiques et chimiques. Ces modifications s'étendent parfois à la membrane tout entière; mais le plus souvent, quand elle est très épaisse, elles ne frappent qu'un certain nombre de ses couches concentriques, les autres conservant leur caractère primitif. La membrane se trouve alors différenciée en plusieurs systèmes de couches, formant autant d'enveloppes ou de feuillets distincts; la différence de propriétés peut être assez grande pour amener la dissociation complète de ces divers systèmes de couches et l'exfoliation partielle de la membrane. Les changements ainsi introduits sont de deux sortes: tantôt c'est une transformation entière et irrévocable de la cellulose en un autre principe chimique; tantôt ce n'est qu'une imprégnation de la cellulose par une substance différente qui, une fois écartée, laisse reparaître les caractères primitifs. Étudions d'abord les principales transformations de la cellulose, puis les plus importantes parmi les incrustations qu'elle subit.

**Cutinisation et subérisation.** — Les cellules de l'assise périphérique des tiges, des feuilles, des thalles, les cellules qui deviennent libres, comme les spores et les grains de pollen, transforment progressivement de dehors en dedans les couches externes de leur membrane en une substance différente appelée *cutine*, tandis que les couches internes demeurent à l'état de cellulose pure. Entre les deux, on trouve souvent une série de couches où la cellulose n'a subi qu'une transformation incomplète, où elle est seulement imprégnée de cutine. L'ensemble des couches complètement cutinisées, forme ce qu'on appelle la *cuticule*; celles où la cutine n'existe qu'à l'état d'imprégnation, sont dites *cuticulaires*.

Dans les cellules libres, la cutinisation a lieu également sur tout le pourtour de la membrane épaissie de la cellule et s'étend à tous ses accidents en relief; elle est nulle ou très faible sur les accidents en creux. L'ensemble des couches cutinisées y forme ce qu'on appelle l'*exine*, tandis que l'ensemble des couches restées à l'état de cellulose est l'*intine* (voir fig. 204, 205 et 212, e). Dans les cellules de l'assise périphérique des tiges et des feuilles, la cutinisation tantôt se limite à la face externe des cellules, tantôt envahit aussi leurs faces latérales (feuilles de Houx, d'Agave, d'Aloès, etc.); la face interne ne se cutinise ordinairement pas.

La cutine se colore en jaune ou en brun par l'iode et par le chlorure de zinc iodé; elle fixe énergiquement les couleurs d'aniline, notamment la fuchsine qui la colore en rose. Elle est insoluble dans l'eau, l'alcool, l'éther, dans le liquide cupro-ammoniacal et dans l'acide sulfurique concentré; l'acide nitrique, et mieux le mélange d'acide nitrique et de chlorate de potasse, l'attaque à l'ébullition et la décompose en donnant notamment de l'acide



subérique. Elle se dissout aussi dans la potasse concentrée et bouillante. Elle résiste indéfiniment à l'action corrosive de l'Amylobacter (*Bacillus Amylobacter*) qui dissout, comme on sait, les couches restées à l'état de cellulose pure, et plus tard aussi celles où la cellulose est seulement imprégnée de cutine. Sa composition chimique est ternaire, exempte d'azote, beaucoup plus pauvre en oxygène que la cellulose; elle peut s'exprimer par la formule  $C^{12}H^{10}O^2$ . Après l'ébullition dans l'acide nitrique ou la potasse, qui les débarrasse de la cutine, les couches cuticulaires bleuissent de nouveau par le chlorure de zinc iodé et se dissolvent dans le liquide cupro-ammoniacal.

Dans la tige et souvent dans la racine, les assises de cellules situées au-dessous de la couche périphérique, et parfois aussi certaines assises plus internes, subissent par les progrès de l'âge une transformation qui rend leur membrane peu perméable aux liquides et aux gaz; fortement élastique, très réfringente avec des reflets irisés, assez souvent colorée en jaune ou en brun. Elles forment notamment ce qu'on appelle le *liège* ou *suber*, si fortement développé sur la tige de la variété subéreuse de l'Orme champêtre (*Ulmus campestris*), de l'Erable champêtre (*Acer campestre*) et surtout sur la tige du Chêne liège (*Quercus Suber*). La subérisation s'étend de bonne heure à toute la surface et à toute l'épaisseur de la membrane; mais tantôt elle est totale et tantôt partielle. Dans le premier cas, la cellulose y est tout entière transformée en *subérine*, comme dans le Saule (*Salix*), le Hêtre (*Fagus*), etc. Dans le second, la couche interne n'est qu'imprégnée de subérine et après l'action de la potasse elle bleuit par le chlorure de zinc iodé, comme dans le Peuplier (*Populus*), le Platane (*Platanus*), etc. Ainsi subérisée, la membrane se colore en jaune par l'iode et le chlorure de zinc iodé; elle n'est pas attaquée par l'acide sulfurique; l'acide nitrique la dissout à l'ébullition en formant de l'acide subérique; elle se dissout à chaud dans la potasse concentrée; elle résiste tout entière à l'action de l'Amylobacter. En un mot, la subérine se montre fort analogue, si elle n'est pas identique, à la cutine.

Cutinisation et subérisation ont d'ailleurs le même rôle: protéger les parties internes, la cellule à laquelle appartient la membrane dans le premier cas, l'ensemble des cellules sous-jacentes dans le second.

**Gélification.** — Dans certaines couches de la membrane, la cellulose se transforme souvent en une substance isomère, de consistance cornée à l'état sec, qui sous l'influence de l'eau se gonfle énormément et forme une sorte de gelée ou de mucilage; les couches ainsi modifiées sont dites *gélifiées*. Elles ne se colorent ni par l'iode, ni par le chlorure de zinc iodé; la potasse et les acides les gonflent encore davantage.

C'est souvent la couche externe de la membrane qui se gélifie. Il en est ainsi, par exemple, dans les spores de Pilulaire (*Pilularia*) et de Marsilie (*Marsilia*), et aussi dans beaucoup d'Algues et de Champignons, où les filaments constitutifs du thalle se trouvent enveloppés d'une épaisse gaine gélatineuse (fig. 372); quand ces filaments se rapprochent et s'enchevêtrent, leurs gaines confluent en une masse gommeuse qui peut atteindre une dimension considérable, comme dans le Nostoc, la Trémelle, etc. Les cellules qui engendrent ces grandes masses gélatineuses sont quelquefois extrêmement

petites et il faut de l'attention pour les y apercevoir ; tels sont par exemple les corps appelés *gommés de sucrerie*, constitués par une sorte de Nostoc incolore, le *Leuconostoc* (*Leuconostoc mesenteroides*), qui ont été regardés longtemps comme un simple précipité gélatineux. Quand les cellules qui gélifient leur couche externe sont unies de tous les côtés en un tissu, comme dans le thalle des Fucacées, dans l'albumen du Caroubier (*Ceratonia*) (fig. 373), etc., toute séparation disparaît et les corps protoplasmiques (a), enveloppés par les couches internes non transformées (b), paraissent plongés dans une substance gélatineuse homogène (c). Dans les cellules polliniques, c'est encore la couche externe de la membrane qui se gélifie d'abord, pour se dissoudre plus tard et mettre en liberté la couche interne avec le corps protoplasmique qu'elle renferme, c'est-à-dire le grain de pollen (fig. 374).

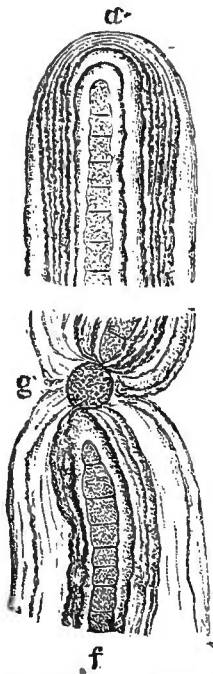


Fig. 372. — Portion d'un filament d'une Algue de la famille des Nostocacées (*Diptocolon Heppii*), montrant la gélification des couches externes des membranes; g, hétérocyste (Reinke).

Ailleurs, la gélification porte sur les couches moyennes de la membrane, dont la couche externe se cutinise et forme une mince cuticule. Il en est ainsi, par exemple, dans les cellules périphériques des graines du Lin (*Linum*), du Coignassier (*Cydonia*) et de quelques autres plantes comme le Plantain (*Plantago Psyllium*), la Teesdalie (*Teesdalia nudicaulis*), la Ruellie (*Ruellia*), etc., dans celles du fruit de la Sauge (*Salvia*), etc. Ainsi transformées, ces couches moyennes attirent l'eau du dehors avec une grande puissance, se gonflent fortement, déchirent la cuticule non

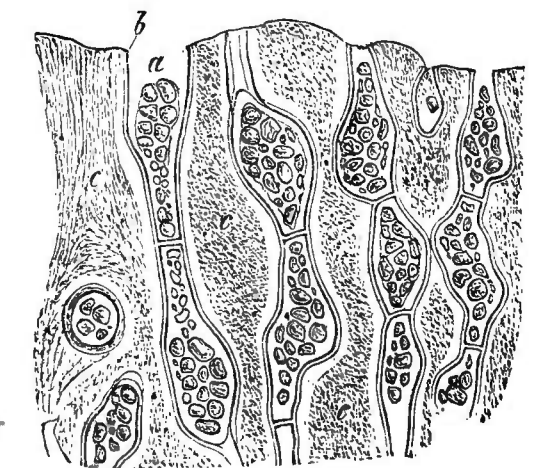


Fig. 373. — Section de l'albumen du Caroubier (*Ceratonia siliqua*) (Sachs).

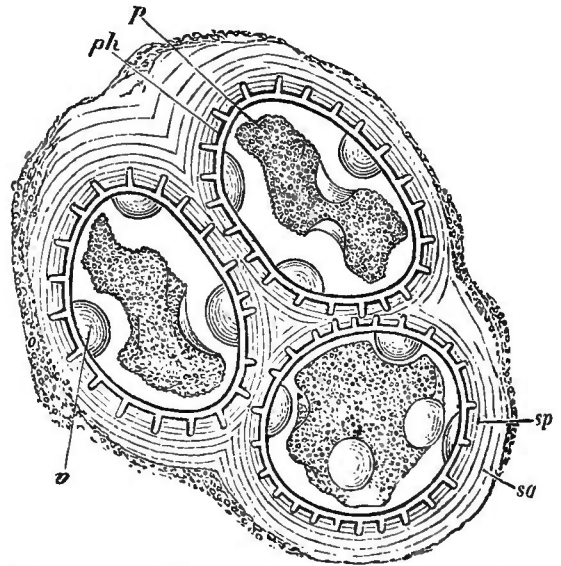


Fig. 374. — Cellule mère du pollen de Courge (*Cucurbita Pepo*), cloisonnée en quatre; sg, sp, couches externes de la membrane générale et couches médianes des cloisons en voie de gélification; ph, couche interne des cellules filles avec ses pointes externes et ses tubercules internes v, devenant plus tard la membrane des grains de pollen; p, protoplasme contracté par l'alcool (Sachs).

extensible et, s'il y a peu d'eau, forment une bordure hyaline tout autour de la graine ou du fruit ; si l'eau est abondante, cette bordure s'y dilue peu à peu en une gelée claire. C'est ce qu'on remarque encore dans les poils glanduleux de diverses plantes, ceux du pédicelle du Chanvre (*Cannabis*), par exemple, dans certaines Algues

(*Schizochlamys*, fig. 375, etc.), dans les grains de pollen de diverses Coniées (If, Cyprès, Thuaia, fig. 212, A, etc.).

Ailleurs, c'est la couche interne de la membrane qui se gélifie, tandis que la plus externe se cutinise. C'est ce qu'on observe à des degrés divers dans les cellules périphériques des feuilles des Diosmées du Cap (*Diosma alba*, *Agathosma*, etc.) et de bon nombre d'autres Dicotylédones (Sapindacées, divers Saules, Pruniers, Cytises, Bruyères, etc.). La masse gommeuse qui remplit les cellules mucilagineuses des Malvacées et des Lauracées, paraît provenir aussi de la gélification des couches internes de la membrane. Parfois cette gélification interne et la rupture qui en résulte ne portent que sur une partie de la surface de la cellule, sur la zone inférieure, par exemple, comme dans le sporange des *Pilobolus* (*Pilobolus*) et des *Pilaires* (*Pilaira*).



Fig. 375. — Cellule de *Schizochlamys gelatinosa*; la couche moyenne se gélifie et se gonfle en déchirant et rejetant la couche externe (Reinke).

Enfin, la gélification s'étend quelquefois à toute l'épaisseur de la membrane. La gomme adragant (bassorine) provient ainsi des cellules de la moelle et des rayons médullaires de la tige de certains Astragales (*A. Tragacantha*, *creticus*, etc.). Totalement gélifiées et fortement gonflées sous l'influence de l'eau, les membranes de ces cellules exercent une pression sur les parties périphériques de la tige, les déchirent et s'échappent au dehors par les fentes, sous forme d'une masse gélatineuse qui ne tarde pas à se dessécher en une substance cornée. Le même phénomène a lieu çà et là dans l'écorce et le bois du Prunier, du Cerisier, de l'Abricotier, de l'Amandier, etc., et produit la gomme (cérasine) qui s'écoule de ces arbres.

**Liquéfaction.** — La cellulose se transforme quelquefois en une substance immédiatement soluble dans l'eau sans gonflement, voisine sans doute de la dextrine; la membrane se liquéfie. Tantôt cette liquéfaction est locale, s'opérant seulement soit en une ou plusieurs petites places arrondies où la cellule s'ouvre, comme dans la plupart des cellules mères des zoospores, les cellules ponctuées des Sphaignes (*Sphagnum*), les cellules criblées, les cloisons transverses des vaisseaux du bois, etc., soit en un anneau suivant lequel elle se déboîte, comme dans les cellules mères des zoospores des *OEdogones* (*OEdogonium*), Microspores (*Microspora*), etc. Tantôt elle s'étend à toute la membrane, qui disparaît à la fois, comme dans les sporanges des Mortierelles (*Mortierella*) et de diverses autres Mucorinées, les cellules mères des anthérozoïdes des Muscinées et des Cryptogames vasculaires, les vaisseaux du bois de beaucoup de plantes aquatiques, etc. Quand elle s'opère dans une cellule vivante, son rôle est de mettre en liberté les corps protoplasmiques qu'elle renferme.

**Lignification.** Arrivons maintenant aux modifications par incrustation.

La plus généralement répandue est celle que nous offrent les diverses cellules du bois âgé des plantes vasculaires, et qui se rencontre aussi fréquemment çà et là en dehors du bois. La membrane s'y imprègne, dans ses couches externes, d'une substance ternaire encore assez mal définie, appelée *lignine* ou *vasculose*, renfermant plus de carbone, plus d'hydrogène et moins d'oxygène que la cellulose, à laquelle on a assigné pour formule approchée  $C^{19}H^{12}O^{10}$ ;

la couche interne demeure assez souvent à l'état de cellulose pure (bois des Conifères, etc.).

Ainsi lignifiée, la membrane se colore en jaune par l'iode et le chlorure de zinc iodé, en rose par la fuchsine, en jaune par le sulfate d'aniline, en rouge par la phloroglucine additionnée d'acide chlorhydrique, laquelle est le réactif le plus sensible de la lignification. En même temps elle acquiert beaucoup plus de dureté, devient cassante et souvent se colore en jaune, en brun, ou en noir, comme on le voit dans le *cœur* des arbres. Insoluble dans le liquide cupro-ammoniacal, même après l'action des acides, elle résiste aussi à l'acide sulfurique concentré et à l'action corrosive de l'*Amylobacter*. Elle se dissout, au contraire, à l'ébullition dans le mélange d'acide nitrique et de chlorate de potasse, dans l'acide chromique; comme c'est la couche externe qui est le plus fortement lignifiée, les cellules ligneuses s'isolent par ce traitement. Traitée par l'acide nitrique ou par la potasse à chaud et sous pression, elle perd la lignine qui l'incruste et reprend tous les caractères de la cellulose, c'est-à-dire se dissout dans le liquide cupro-ammoniacal et se colore en bleu par le chlorure de zinc iodé.

Le rôle de la lignification est tout mécanique; c'est de donner aux cellules le soutien dont elles ont besoin pour n'être pas écrasées par le poids des parties supérieures. Aussi ne s'opère-t-elle ni dans les Algues, ni dans les Champignons.

**Cérification.** — Les cellules de l'assise périphérique des tiges et des feuilles des plantes aériennes sont généralement recouvertes d'un dépôt cireux, comme il a été dit et figuré à la page 71 (fig. 37 et 38). Mais en outre leur membrane a sa cuticule et ses couches cuticulaires fortement imprégnées de cette même cire, tandis que les couches internes, restées à l'état de cellulose pure, n'en renferment pas. Cette cérification a lieu tout aussi bien quand il ne se forme pas de dépôt, comme dans la tige de l'Erable (*Acer striatum*), du Sophore (*Sophora japonica*), dans les feuilles du Cycade (*Cycas revoluta*), de l'Aloès (*Aloe verrucosa*), etc. La cire ne s'aperçoit pas directement; mais si l'on chauffe la section sous l'eau, on la voit exsuder sous forme de gouttelettes dans toute l'étendue de la cuticule et des couches cuticulaires. L'ébullition dans l'alcool en débarrasse la membrane, qui en même temps se contracte.

La cérification annule la perméabilité de la membrane pour l'eau, déjà rendue très faible par la cutinisation.

**Minéralisation.** — La membrane jeune renferme, comme on sait (p. 558), une petite quantité de sels minéraux. A mesure qu'elle avance en âge, ces composés s'y accumulent assez souvent au point d'empêcher les réactions propres de la cellulose. La membrane ainsi minéralisée acquiert en même temps plus de consistance et de dureté. Tantôt la matière minérale imprègne uniformément la cellulose, sans en troubler la transparence; tantôt elle s'y amasse en forme de granules qui la rendent opaque; tantôt enfin elle s'y dépose çà et là en cristaux plus ou moins bien développés. Il y a donc à distinguer la minéralisation homogène, la minéralisation granuleuse et la minéralisation cristalline.

1° *Minéralisation homogène.* — C'est le cas le plus fréquent. Les cellules de

l'assise périphérique des tiges et des feuilles, qui sont cutinisées, les cellules du bois, qui sont lignifiées, amassent dans leur membrane des matières minérales qui l'incrument et en augmentent respectivement l'imperméabilité et la solidité. Aussi laissent-elles après la combustion une assez forte proportion de cendres. Les membranes des cellules du bois, par exemple, donnent, pour 100 de substance sèche : 2 de cendres dans le Sapin (*Abies*), 5 dans le Chêne (*Quercus*) et le Hêtre (*Fagus*), 25 dans le Noyer (*Juglans*) et jusqu'à 28 dans le Marronnier (*Æsculus*). C'est la chaux qui domine, puis viennent la potasse, la magnésie et la soude ; ces bases sont combinées aux acides phosphorique, silicique, sulfurique et au chlore. Les cendres du Noyer, par exemple, contiennent pour 100 : 56 de chaux, 17 de potasse, 8 de magnésie, 12 d'acide phosphorique, 3 d'acide silicique, 3 d'acide sulfurique et seulement 0,4 de chlore. En incinérant, sur une lame de verre ou de platine, des tranches minces de divers organes, on obtient un squelette minéral, principalement calcaire, où se trouve conservée la forme des cellules.

Quelquefois certaines de ces substances, primant toutes les autres, s'amassent en quantité beaucoup plus considérable dans la membrane. Telle est, par exemple, la silice qui, en imprégnant la cellulose, lui donne la dureté du quartz, comme chez les Diatomées, dans les cellules périphériques de diverses plantes : Prêles (*Equisetum*), Graminées, Calames (*Calamus*), etc. Ces membranes silicifiées renferment 97 pour 100 de silice dans la Prêle d'hiver et jusqu'à 99 pour 100 dans le Calame Rotang ; aussi s'en sert-on pour polir les métaux (Diatomées, tige des Prêles). La silicification n'envahit ordinairement pas toute l'épaisseur de la membrane, mais seulement ses couches externes : par exemple, dans les cellules périphériques, la cuticule et les couches cuticulaires. L'incinération de cette assise périphérique laisse de la membrane un squelette siliceux, qui conserve la forme et la disposition des cellules primitives (fig. 376). On rencontre aussi des membranes silicifiées à l'intérieur des organes, par exemple dans les feuilles de Hêtre (*Fagus sylvatica*), de Chêne (*Quercus Suber*), de Figuier (*Ficus Sycomorus*), etc.

2° *Minéralisation granuleuse*. — Le carbonate de chaux se dépose souvent dans la membrane en fins granules amorphes, rapprochés en une croûte plus ou moins épaisse, qui la rend opaque, dure, pierreuse et cassante. L'action des acides, en dissolvant le sel calcaire avec effervescence, rend aux cellules leur

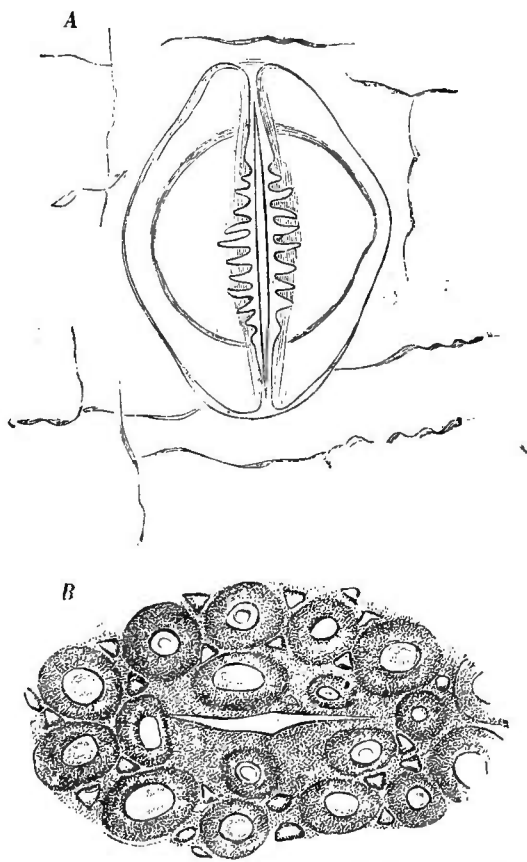


Fig. 376. — Squelettés siliceux : A, d'un stomate de Prêle (*Equisetum*) ; B, d'une portion d'épiderme de Calame (*Calamus Rotang*), comprenant un stomate au milieu (Reinke).

transparence et leur mollesse. Il en est ainsi, par exemple, dans les Characées, où l'incrustation se localise parfois en une série de zones annulaires (fig. 377), ainsi que chez certaines Algues marines de la famille des Siphonées, comme les Halymèdes (*Halymeda*), les Acétabulaires (*Acetabularia*), etc. Mais le plus bel exemple de cette calcification nous est offert par les Algues Floridées appartenant aux familles des Corallinées et des Lithothamniées (fig. 378), où l'incrustation est assez compacte et assez profonde pour donner à la plante la solidité et le port d'un corail.



Fig. 377. — Incrustation annulaire de la tige de la Nitelle (*Nitella capitata*), par du carbonate de chaux (Reinke).

Il ne faut pas confondre cette calcification des membranes avec le revêtement calcaire qui se forme à la surface des plantes aquatiques submergées (Renoncule, Potamot, etc.), ni avec les écailles calcaires que l'on remarque sur les feuilles de diverses plantes aériennes, soit au-dessus des extrémités des nervures (beaucoup de Fougères, certaines Saxifrages), soit sans rapport aucun avec les nervures (Plombaginées). Le premier provient sans doute de la décomposition du bicarbonate de chaux en dissolution dans l'eau pour l'assimilation de la feuille, les autres de l'évaporation d'un liquide exsudé qui tenait en dissolution du bicarbonate de chaux.

3° *Minéralisation cristalline.* — Les cristaux qui se déposent dans l'épaisseur de la membrane sont de l'oxalate ou du carbonate de chaux.

Les cristaux d'oxalate de chaux se rencontrent fréquemment nichés directement dans la zone externe de la membrane: tantôt dans les cellules de l'assise périphérique, au sein de la cuticule ou des couches cuticulaires (fig. 379, *B*), comme dans les Conifères, le Dragonnier (*Dra-*

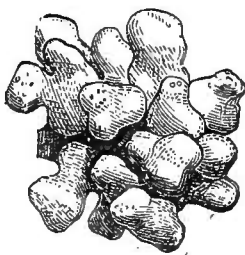
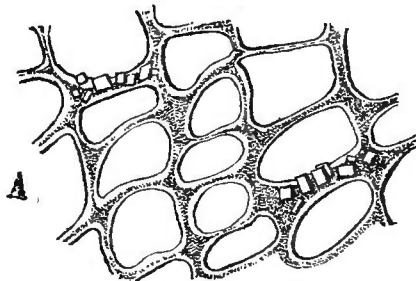


Fig. 378. — Thallé calcifié du Lithothamne (*Lithothamnion racemosum*) (Reinke).

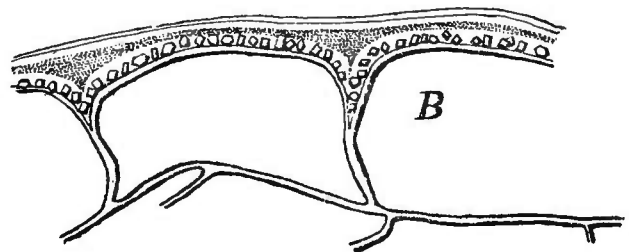


Fig. 379. — Cristaux d'oxalate de chaux dans la membrane. *A*, section transversale de l'écorce de la tige du Céphalotaxe (*Cephalotaxus Fortunei*). *B*, coupe transversale de l'épiderme de la Joubarbe (*Sempervivum calcareum*) (d'après Solms-Laubach).

*cæna*), la Ficoïde (*Mesembrianthemum*), la Joubarbe (*Sempervivum*), etc.; tantôt dans des cellules internes, notamment dans le liber de la tige des Taxées, Cupressées, etc., dans le parenchyme de la tige (fig. 379, *A*) et des feuilles de la plupart des Gymnospermes (à l'exception des Pinées), enfin dans les cellules

allongées et fortement épaissies que l'on trouve disséminées dans les divers organes des Gymnospermes et qui atteignent leur plus beau développement dans la Torrée (*Torreya*) et la Welwitschie (*Welwitschia*) (fig. 380). Parfois ils sont implantés perpendiculairement à la surface et proéminent au dehors sous forme de fines aiguilles, comme dans les sporanges de beaucoup de Mucorinées, : Mucor (*Mucor*), Rhizope (*Rhizopus*), Pilobole (*Pilobolus*), etc.; si la cellulose a subi en même temps la transformation qui la rend diffluyente, une goutte d'eau, qui dissout la membrane, éparpille tous ces petits cristaux d'oxalate de chaux et met les spores en liberté (Mucor, Rhizope, etc.) Ailleurs, au contraire, ils sont nichés, au centre de la cellule, dans une couche de cellulose rattachée à la membrane par un pédicelle simple ou rameux, ou par une bande transversale, qui provient d'un épaississement ou d'un repli local. Ils sont alors tantôt isolés et clinorhombiques comme dans les feuilles du Citronnier (*Citrus*), ou dans l'écorce du Saule (*Salix*), du Peuplier (*Populus*), du Hêtre (*Fagus*), du Platane (*Platanus*), etc., tantôt mâclés, comme dans la moelle du Ricin (*Ricinus*), de la Corète (*Kerria*) ou dans le pétiole de l'Anthure (*Anthurium*), du Philodendre (*Philodendron*), etc.

C'est toujours sur un pareil prolongement plus développé, élargi en forme de poire, ou étalé transversalement en forme de T, provenant d'un énorme épaississement local de la membrane et pourvu de couches concentriques très nettes, que se déposent et se groupent les cristaux de carbonate de chaux; l'ensemble ainsi constitué porte le nom de *cystolithe* (fig. 381). On trouve des cystolithes dans certaines cellules de la périphérie des feuilles et parfois aussi dans des cellules internes, chez les Urticées comme le Figuier (*Ficus*), le Mûrier (*Morus*), l'Ortie (*Urtica*), le Houblon (*Humulus*), le Chanvre (*Cannabis*), etc., et chez les Acanthacées comme la Justicie (*Justicia*), la Ruellie (*Ruellia*), etc. Leur forme varie d'une plante à l'autre. Dans tout le renflement de cellulose, hérissé de verrues coniques et dont le pied est silicifié, le carbonate de chaux se dépose en mâcles de très petits cristaux rayonnants qui se dissolvent avec effervescence dans les acides.

**Coloration.** — Enfin, la membrane cellulaire s'imprègne parfois de diverses matières colorantes encore peu connues. Bien qu'elle se manifeste surtout dans les membranes déjà subérisées ou lignifiées, cette coloration est pourtant indépendante de la subérisation et de la lignification.

Les matières colorantes des écorces, appelées *phlobaphènes*, sont des composés ternaires insolubles dans l'eau, solubles dans l'alcool et les alcalis, se rapprochant des résines. Dans les membranes des cellules corticales de beau-

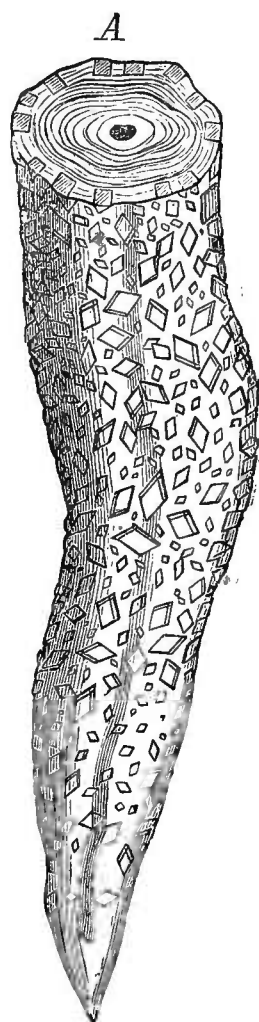


Fig. 380. — Moitié d'une cellule fusiforme très épaissie de la Welwitschie (*Welwitschia mirabilis*), avec cristaux d'oxalate de chaux dans la zone externe de sa membrane (Sachs).

coup de plantes, il existe un phlobaphène rouge brunâtre, de la composition  $C^{20}H^{10}O^8$  (Pin, Chêne, Bouleau, etc.).

Les principes colorants se développent dans le bois de certains arbres des

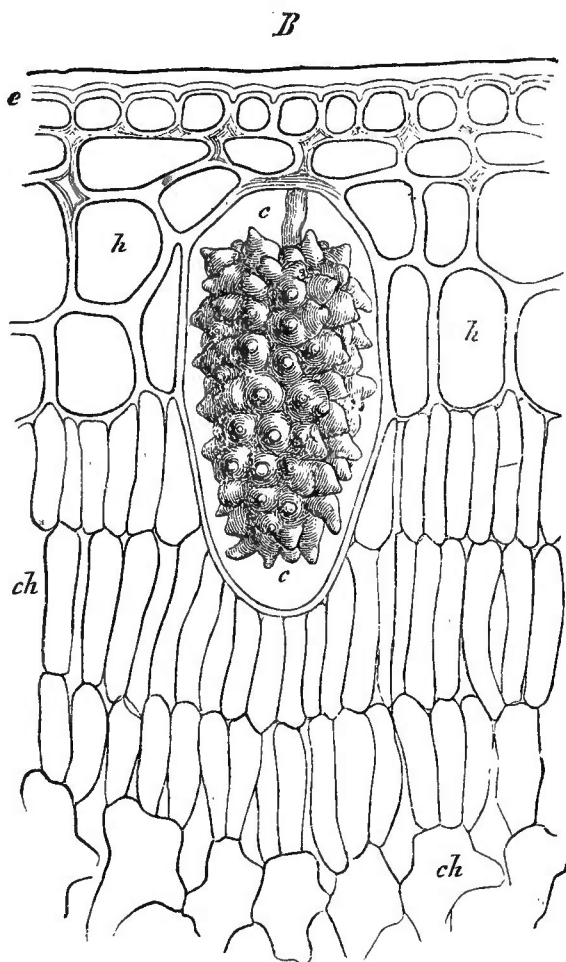


Fig. 381. — Un cystolithe *c c* dans une grande cellule de la face supérieure de la feuille du Figuier élastique (*Ficus elastica*); *e*, épiderme; *ch*, parenchyme vert Sachs).

régions chaudes avec une abondance telle que plusieurs d'entre eux sont employés dans l'industrie comme bois de teinture; tels sont: le bois de Fernambouc, de divers Brésillets (*Cæsalpinia*), coloré en rouge jaunâtre par la *brasiline*  $C^{32}H^{14}O^{10}$ , qui devient rouge carmin quand on y ajoute une trace d'alcali; le bois de Campêche, de l'Hématoxyle (*Hæmatoxylon campechianum*), coloré en rouge sombre par l'hématoxyline  $C^{32}H^{14}O^{12}$ , qui devient violet noirâtre par l'ammoniaque; le bois de Santal, du Ptérocarpe (*Pterocarpus santalinus*), coloré en rouge par la *santaline*  $C^{30}H^{14}O^{10}$ ; le bois jaune, du Mûrier (*Morus tinctoria*), coloré par un tannin, l'acide morintannique, et par la *morine*  $C^{24}H^{10}O^{12}$ ; etc.

**Résumé.** — En résumé, que ce soit par transformation, par incrustation, ou, comme on vient de le voir dans le sporange de diverses Mucorinées, par la réunion d'une transformation avec une incrustation, la membrane cellulaire peut se trouver partagée en plusieurs sys-

tèmes de couches doués des propriétés les plus différentes. Une cellule pollinique d'If ou de Thuia, par exemple, différencie successivement sa membrane en quatre systèmes de couches; le système de couches le plus externe se gélifie, puis se dissout, ce qui met d'abord les grains de pollen en liberté; le second se cutinise, ce qui protège le grain de pollen pendant sa vie latente; le troisième en se gélifiant au retour de la vie active exfolie le second, puis en se liquéfiant il met le quatrième, qui est de la cellulose pure, directement en contact avec le milieu extérieur, où la cellule se nourrit et se développe en formant le tube pollinique. Le sort d'une membrane a donc parfois une histoire assez compliquée.



## § 6

## Formation des cellules (1).

Après avoir étudié chacune des parties qui la constituent, revenons maintenant à considérer la cellule dans son ensemble, pour en rechercher l'origine et le mode de formation.

**Caractère général de la formation des cellules, et ses divers modes.** —

Le corps protoplasmique de la cellule provient toujours du corps protoplasmique d'une cellule antérieure ; de même son noyau, ses leucites et ses hydroleucites dérivent respectivement d'un noyau, de leucites ou d'hydroleucites préexistants ; en d'autres termes, ni le protoplasme, ni le noyau, ni les leucites, ni les hydroleucites de la cellule ne naissent, à proprement parler ; ils se continuent seulement.

Cette loi générale pouvant se trouver satisfaite de trois manières différentes, on distingue trois types de formation cellulaire. Il y a *rénovation*, quand le protoplasme de la cellule mère, par suite d'un travail intérieur qui le pétrit à nouveau pour ainsi dire, produit *une* cellule nouvelle contenant le noyau et les divers leucites de la cellule primitive : le nombre des cellules n'augmente ni ne diminue. Il y a *conjugaison*, quand les corps protoplasmiques et les noyaux de deux cellules viennent à s'unir et à se confondre en un seul : le nombre des cellules diminue. Il y a *division*, quand le protoplasme de la cellule mère produit, en se divisant ainsi que son noyau, deux ou plusieurs corps protoplasmiques nouveaux : le nombre des cellules augmente. Ce dernier type est de beaucoup le plus fréquent et présente aussi le plus grand nombre de modifications secondaires.

Une même plante peut employer tour à tour, dans le cours de sa vie, ces divers modes de formation cellulaire. L'œuf d'une Thallophyte, par exemple, est produit par conjugaison ; au sortir de la vie latente, il forme quelquefois par rénovation une cellule dont la division répétée donne naissance au thalle. Plus tard, c'est encore par rénovation que celui-ci, parvenu à l'état adulte, forme soit le corps protoplasmique qui constitue la spore, soit chacun des deux corps protoplasmiques qui, en se conjuguant, constituent le nouvel œuf.

**Rénovation.** — Tantôt le corps protoplasmique de la cellule ancienne passe tout entier dans la cellule nouvelle : la rénovation est *totale*. Tantôt une partie seulement du protoplasme primitif contribue à former le corps de la cellule fille, le reste servant soit à nourrir celle-ci pendant les premiers instants, soit à jouer quelque autre rôle utile dans son développement ultérieur : la rénovation est *partielle*. Dans les deux cas, la membrane cellulosique primitive est rejetée et la cellule nouvelle s'en reforme une autre un peu plus tard.

**1° Rénovation totale.** — La formation des zoospores des OEdogones (*Oedogonium*) nous offre un bel exemple de rénovation totale (fig. 382). Le proto-

(1) Hofmeister : *Die Lehre von der Pflanzenzelle*, Leipzig, 1867. — Strasburger : *Zbildung und Zelltheilung*, 3<sup>e</sup> édition, 1880.

plasme tout entier d'une cellule ordinaire du filament, quittant la membrane cellulosique, et expulsant la plus grande partie du suc cellulaire renfermé

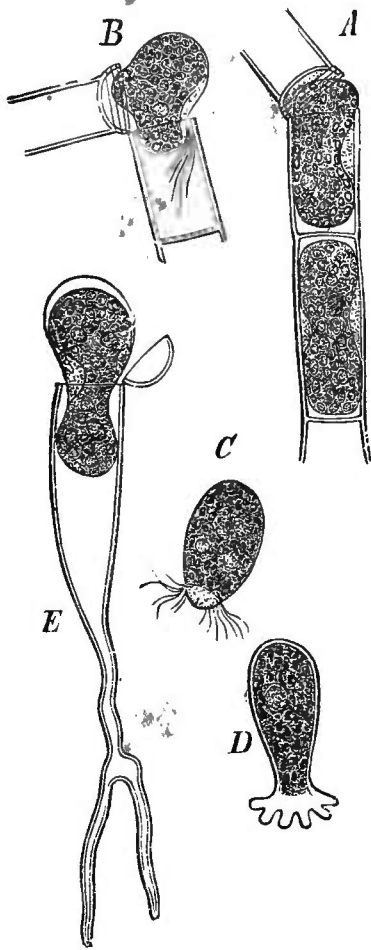


Fig. 382. — Oedogone (*Edogonium*). A, formation des zoospores par rénovation totale ; B, sortie de la zoospore ; C, la même en mouvement avec sa couronne de cils ; D, la même fixée par un crampon et germant ; E, rénovation totale d'un jeune Oedogone tout entier, sous forme d'une zoospore (d'après Pringsheim).

dans ses hydroleucites, suc qui se loge entre la membrane et lui, se contracte en une masse ovale (A). En même temps l'arrangement de ses diverses parties autour du noyau conservé se modifie profondément. Puis la membrane se rompt vers le haut en deux moitiés inégales, par une fente circulaire transversale, et la zoospore est mise en liberté. En s'échappant, elle se déforme et s'allonge perpendiculairement à sa direction primitive (B). Elle possède, au-dessous de son extrémité hyaline, qui est antérieure pendant le mouvement, une couronne de nombreux cils vibratiles (C). Le mouvement terminé, c'est cette extrémité qui se fixe, en s'allongeant et se ramifiant en forme de crampon, en même temps que la cellule, nue jusque là, s'enveloppe d'une nouvelle membrane de cellulose (D). C'est l'extrémité opposée qui s'allonge ensuite pour former le thalle.

Dans la cellule mère, la couronne de cils se forme, non en haut ou en bas, mais sur le côté du corps protoplasmique nouveau (A et E), qui, on l'a vu, se déforme en sortant. Celui-ci affecte donc dans l'espace une orientation essentiellement différente de l'ancien, puisque la section transversale de la cellule primitive se trouve être la section longitudinale de la cellule nouvelle et de la plante qui en provient. La matière, autant du moins qu'il est possible d'en juger, demeure la même, mais son arrangement est différent. Ce caractère est décisif ; évident dans

l'exemple actuel, il s'accuse plus ou moins nettement dans tous les cas analogues et suffit à montrer que toute rénovation est bien une formation de cellule nouvelle.

C'est de la même manière qui se forme la grosse zoospore des *Vauchéries* (*Vaucheria*) (fig. 383). La contraction y est moindre et le corps protoplasmique nouveau conserve dans son sein un grand hydroleucite plein de suc cellulaire. Les chloroleucites se retirent un peu vers l'intérieur et laissent tout autour une large bordure hyaline couverte de cils. La cellule mère avait de nombreux petits noyaux nichés dans son protoplasme pariétal ; ces noyaux se retrouvent dans la zoospore, distribués régulièrement dans la bordure hyaline, à laquelle ils donnent une apparence striée (C). Ils sont piriformes et pourvus d'un nucléole ; en face de chacun d'eux, la couche périphérique membraneuse porte une paire de cils attachés à un petit bouton. Ainsi constituée, cette zoo-

spore peut être regardée comme une colonie de petites zoospores ayant chacune un noyau et deux cils. Elle s'échappe de la membrane par une fente ter-

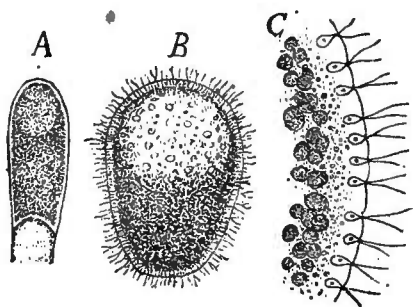


Fig. 383. — Vauchérie (*Vaucheria sessilis*). A, formation de la zoospore par rénovation totale de l'article terminal d'une branche. B, zoospore libre, toute couverte de cils, avec un grand hydroleucite vers le haut. C, une portion de sa périphérie, plus fortement grossie, montrant les nombreux noyaux piriformes avec nucléole, rangés côte à côte dans la couche membraneuse; en face de chaque noyau, sur un petit bouton saillant, s'attachent deux cils (d'après Strasburger).

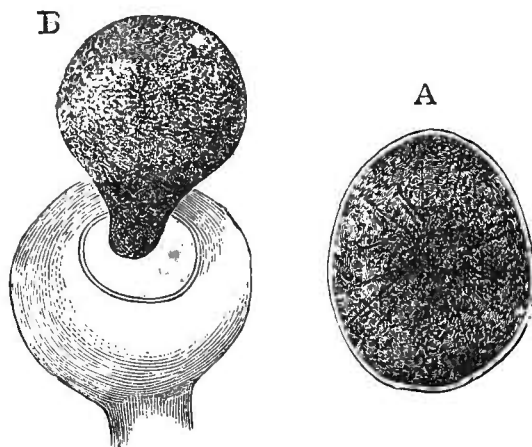


Fig. 384. — Formation de la spore par rénovation totale dans la Padine (*Padina Pavonia*). B, sortie du corps protoplasmique; A, le même, revêtu d'une membrane de cellulose (Reinke).

minale plus étroite qu'elle, ce qui l'oblige à s'étirer au passage; une fois sortie à moitié, les mouvements des cils suffisent à retirer le reste. Dans ces efforts, il n'est pas rare de la voir se rompre en deux parties, dont l'une reste dans la cellule mère.

C'est encore ainsi que se produit la spore de la Padine (*Padina Pavonia*) (fig 384). Elle s'échappe de la membrane primitive par une ouverture circulaire (B); ensuite, sans se mouvoir, elle s'enveloppe aussitôt d'une membrane de cellulose (A). L'unique oosphère de certaines Fucacées, comme l'Himanthalie (*Himanthalia*), la Cystosire (*Cystosira*), etc., se forme aussi par rénovation totale, pour être mise ensuite en liberté.

Ailleurs, le corps protoplasmique nouveau demeure inclus dans la membrane primitive; on en a des exemples dans la formation de l'oosphère de certaines Algues, comme l'Œdogone (*Œdogonium*), la Vauchérie (*Vaucheria*), etc., de certaines Saprolégnées, comme l'Aphanomyce (*Aphanomyces*), etc., des Muscinées enfin et des Cryptogames vasculaires. Parfois même il s'y entoure d'une membrane cellulosique nouvelle, pour ne s'en échapper que plus tard (spores des *Vaucheria hamata*, *geminata*, etc.).

Quand ils ont traversé une période de vie latente, les œufs et les spores subissent parfois, au moment de germer, une véritable rénovation totale. La membrane cellulosique primitive est rejetée tout entière et le corps protoplasmique modifié s'entoure d'une membrane cellulosique nouvelle, soit après s'être échappé, comme dans la germination des œufs de Cosmare (*Cosmarium*), etc., et même après s'être mu quelque temps sous forme de zoospore, comme dans la germination des œufs de Pandorine (*Pandorina*), etc., soit à l'intérieur de la membrane ancienne avant de se développer au dehors (germination des œufs de Spirogyre, de Mucor, etc., des spores de Fougères, etc.). Ailleurs, il se meut et se développe sans se revêtir d'une membrane cellulosique nouvelle (germination des spores des Myxomycètes, fig. 386).

2° **Rénovation partielle.** — La formation des anthérozoïdes des Characées, des Muscinées et des Cryptogames vasculaires nous fait passer de la rénovation

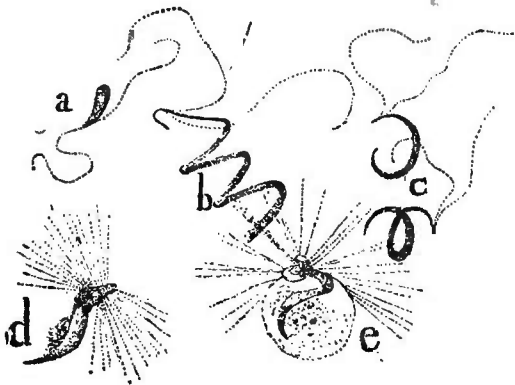


Fig. 385. — Anthérozoïdes des Cryptogames : a, du Varec (*Fucus platycarpus*); b, du Charagne (*Chara fragilis*); c, du Polytric (*Polytrichum commune*); d, de la Prêle (*Equisetum limosum*); e, de la Pteride (*Pteris aquilina*) (d'après Thuret).

totale à la rénovation partielle (fig. 385). Dans tous ces cas, le noyau de la cellule, d'abord ovoïde, s'allonge et s'étire en un ruban spiralé homogène et très réfringent, tandis qu'une portion du protoplasme produit les cils attachés au ruban dans sa partie antérieure : le tout constitue l'anthérozoïde.

Le reste du protoplasme non employé à la formation des cils, souvent chargé de granules et notamment de grains d'amidon, sert à nourrir l'anthérozoïde; sa région centrale forme souvent une vésicule enveloppée par l'anthérozoïde

qui, après sa sortie de la cellule mère, l'entraîne quelque temps dans son mouvement, attachée à son extrémité postérieure (d, e).

C'est aussi par rénovation partielle que prend naissance l'oosphère des Péronosporées et de certaines Saprologniées, comme le Rhipide (*Rhipidium*). A cet effet, la portion centrale du corps protoplasmique de la cellule mère se condense en une sphère opaque, riche en matière grasse, nettement séparée par une zone claire du reste du protoplasme qui l'entoure et qui est destiné à nourrir l'œuf après sa formation. Enfin la spore des Bactériacées se forme de même, dans chaque cellule, par une condensation locale du protoplasme, dont le résidu demeure sans emploi immédiat.

**Conjugaison.** — Il y a conjugaison lorsque deux cellules nues, de quelque façon différentes, s'unissent et se pénètrent l'une l'autre, protoplasme à protoplasme et noyau à noyau, au point de disparaître comme telles et de se fondre en une cellule unique, qui ne tarde pas à s'envelopper d'une membrane cellulosique. Le signe le plus apparent de cette pénétration réciproque est une contraction, qui a pour résultat de rendre le volume de la cellule nouvelle plus petit que la somme des volumes des deux cellules fusionnées, à peine plus grand que l'une d'elles si elles sont égales, moindre que la plus grosse si l'une d'elles est très petite. Cette contraction est le signe certain d'une combinaison effectuée entre les deux corps protoplasmiques et les deux noyaux, combinaison qui fait apparaître de nouveaux caractères, qui en fait disparaître d'anciens, et qui produit de la sorte une cellule réellement *nouvelle* (p. 26). A vrai dire, c'est le seul mode de formation cellulaire où il en soit ainsi. En résumé, la conjugaison a lieu entre cellules différentes, qui se combinent avec contraction.

Il faut bien se garder de confondre avec la conjugaison l'anastomose de cellules qui conduit à la formation d'un symplaste (p. 18). Il y a anastomose, lorsque deux cellules, pourvues d'une membrane cellulosique et de tout point semblables, arrivent à se toucher, résorbent leurs deux membranes aux points de contact et joignent simplement leurs deux corps protoplasmiques en un seul en gardant leurs noyaux distincts. Le volume de la cellule nouvelle ainsi

constituée est égal à la somme des volumes des deux cellules fusionnées. Un grand nombre de cellules peuvent ainsi s'aboucher progressivement l'une dans l'autre et finalement se trouver

confondues en un grand symplaste réticulé. Ces anastomoses sont très fréquentes dans le thalle des Champignons appartenant aux Ascomycètes et aux Basidiomycètes. On en rencontre çà et là dans le corps des plantes vasculaires, où elles donnent naissance notamment, comme on le verra plus tard, à des réseaux laticifères (diverses Composées, Aroïdées, etc.). C'est encore une

anastomose, quand les cellules nues et douées de mouvements amiboïdes des Myxomycètes, toutes semblables entre elles, s'unissent progressive-

ment en très grand nombre pour former le symplaste qui constitue le thalle ou plasmode de ces plantes (fig. 386). En résumé, l'anastomose a lieu entre cellules équivalentes qui s'ajoutent sans contraction, en conservant leurs noyaux distincts, tandis que la conjugaison est caractérisée par la contraction des protoplasmes et la fusion des noyaux.

C'est toujours par conjugaison que se forme l'œuf, c'est-à-dire la cellule primordiale, la cellule mère de la plante (voir p. 26), et c'est la seule cellule qui soit produite de cette façon. C'est chez les Cryptogames que le phénomène s'accomplit avec le plus de netteté. La différence entre les deux corps protoplasmiques qui se combinent s'y trouve très diversement accusée : tantôt faible et cachée, ne se montrant ni dans la grandeur, ni dans la forme, ni dans le chemin parcouru, tantôt forte et apparente, nettement exprimée à la fois dans la grandeur, dans la forme et dans le chemin. La conjugaison peut être dite *égale* dans le premier cas, *différenciée* dans le second ; mais il ne faut pas oublier que cette égalité n'est qu'apparente et qu'il y a tous les intermédiaires entre elle et la différenciation la plus profonde.

**1° Conjugaison égale.** — La conjugaison égale a lieu tantôt entre deux masses protoplasmiques immobiles, tantôt entre deux corps protoplasmiques ciliés, libres et mobiles, analogues à des zoospores.

Comme exemple du premier cas, prenons une Spirogyre (*Spirogyra*) (fig. 387). Deux des filaments cellulaires qui forment le thalle de la plante se rapprochent

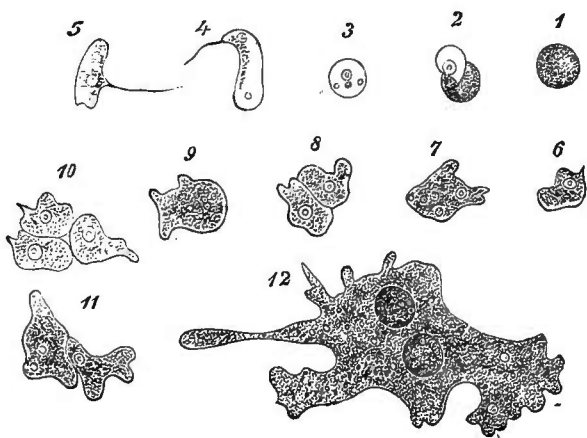


Fig. 386. — Physare blanc (*Physarum album*). 1, spore ; 2, 3, sortie du corps protoplasmique ; 4, 5, il devient une zoospore à un cil ; 6, 7, il perd son cil et devient amiboïde ; 8, 9, 10, 11, fusion progressive des myxamibes ; 12, un jeune plasmode (d'après Cienkowski).

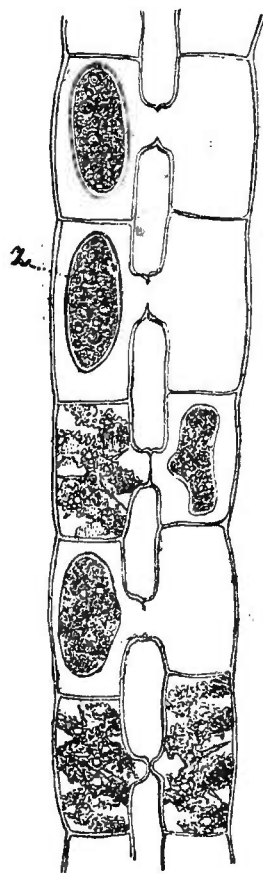


Fig. 387. — Formation de l'œuf z, par conjugaison égale, dans une Spirogyre (*Spirogyra nitida*).

et se disposent parallèlement; les cellules en regard émettent l'une vers l'autre des protubérances latérales, qui s'allongent jusqu'à se rencontrer (voir aussi fig. 336). Puis le corps protoplasmique de chacune des deux cellules se contracte, se sépare entièrement de la membrane cellulosique qui l'entoure, s'arrondit en forme d'ellipsoïde et se rassemble autour du noyau en une masse de plus en plus compacte, en contractant son hydroleucite et expulsant progressivement le suc cellulaire qu'il renfermait; en un mot, c'est une rénovation totale, qui s'opère simultanément dans les deux cellules en regard. La membrane cellulosique se résorbe ensuite et se perce au sommet des deux proéminences en contact; après quoi, l'un des deux corps protoplasmiques s'introduit dans le canal de communication ainsi établi, glisse lentement vers l'autre, qui demeure en place, le touche et enfin se fond progressivement avec lui. La fusion accomplie, la masse ellipsoïdale qui en provient se montre à peine plus grande que l'un des deux corps qui la composent, preuve évidente qu'il s'est opéré au moment même de la réunion une nouvelle et forte contraction.

Cette contraction suffit à montrer qu'il s'agit ici non d'un simple mélange, mais d'une véritable combinaison, ce que confirment d'ailleurs les faits suivants. Pendant la rénovation qui précède la conjugaison, le chloroleucite spiralé conserve sa forme, mais se resserre étroitement dans chaque masse protoplasmique; au moment de la fusion, les deux rubans verts s'ajustent bout à bout de manière à se continuer l'un l'autre et à ne former qu'un seul et même chloroleucite spiralé. De même les deux noyaux s'ajustent et se confondent en un seul. Bientôt après, la masse conjugée s'entoure d'une membrane de cellulose nouvelle et l'œuf, qui porte ici le nom de *zygospore*, se trouve définitivement constitué. Il arrive quelquefois qu'une cellule se conjugue à la fois avec deux autres et en absorbe les deux protoplasmes; l'œuf provient alors de la fusion de trois corps protoplasmiques.

La seule différence extérieure qu'on aperçoit, dans les Spirogyres, entre les deux protoplasmes qui se conjuguent, c'est que l'un fait tout le chemin pour s'unir à l'autre, qui reste en place. Cette différence s'accroît dans le genre voisin Syrogone (*Syrogonium*), où les deux corps protoplasmiques sont très inégaux, le plus petit se rendant toujours vers le plus grand. Elle s'efface au contraire dans un autre genre voisin, le Zyrogone (*Zyrogonium*), où les deux masses égales, faisant chacune pour s'unir la moitié du chemin, se rencontrent et se conjuguent au milieu du canal de communication. Il ne reste plus alors, pour différencier les deux cellules, que des caractères internes jusqu'à présent inconnus.

Chez un grand nombre d'Algues appartenant à diverses familles, ce sont des corps protoplasmiques ciliés, libres et mobiles, semblables à des zoospores, qui se conjuguent pour former l'œuf. Dans la Pandorine (*Pandorina morum*) par exemple, l'une des Volvocinées les plus communes, les seize cellules à deux cils qui composent chaque famille se dissocient à un certain moment et nagent isolément dans le liquide. Arrondies et vertes en arrière, elles sont pointues, hyalines et pourvues d'un point rouge en avant, où elles portent leurs deux cils. Isolés, ces petits corps sont incapables de germer; ce ne sont donc pas de vraies zoospores. Si on les suit dans leur mouvement, on

les voit qui se rapprochent deux par deux en faisant pour se rencontrer des efforts égaux; ils se touchent, soit par leurs pointes en mêlant leurs cils, soit par leurs flancs, puis peu à peu se confondent et se contractent en une sphère ne renfermant qu'un seul noyau. Celle-ci est d'abord pourvue de deux granules rouges et de quatre cils, mais tout cela disparaît bientôt, en même temps qu'il se forme tout autour une membrane de cellulose; l'œuf est alors constitué, et germe après un long temps de repos.

Les choses se passent de même dans certaines Algues filamenteuses à structure cellulaire, comme l'Ulotriche (*Ulothrix*), le Monostrome (*Monostroma*), etc. La fig. 388, A, montre les diverses phases de la conjugaison dans le Monostrome (*Monostroma bullosum*). Il en est de même chez diverses Algues tubuleuses à structure continue, comme le Botryde (*Botrydium granulatum*) (fig. 389, A) et l'Acétabulaire (*Acetabularia*) (fig. 388, B).

Parfois trois et même quatre corpuscules ciliés se conjuguent pour former l'œuf, phénomène que représente la fig. 388, D dans l'Acétabulaire (*Acetabularia mediterranea*).

Immobiles ou mobiles, les deux cellules qui se conjuguent pour former l'œuf sont nommées, comme on sait (p. 26), des *gamètes* et puisque les gamètes sont semblables dans le cas actuel, on dit que la conjugaison est *isogame*, qu'il y a *isogamie*.

2° **Conjugaison différenciée.** — Lorsque la conjugaison est nettement différenciée, le gamète le plus petit est dit *mâle* et nommé *anthérozoïde*; l'autre est dit *femelle* et nommé *oosphère*; il y a *sexualité* (p. 26). On dit aussi que la conjugaison est *hétérogame*, qu'il y a *hétérogamie*.

Les deux composants de l'œuf sont parfois immobiles tous les deux, comme dans les Algues brunes du genre Dictyote (*Dictyota*), parfois mobiles tous les deux, au moins au début, comme dans les Algues brunes du genre Zanardinie (*Zanardinia*). Mais ordinairement le gamète mâle est mobile et l'autre immobile, comme dans un grand nombre d'Algues vertes: OEdogone (*Oedogonium*), Vauchérie (*Vaucheria*), Sphéroplée (*Sphæroplea*) (fig. 389, B), etc., ou brunes (Fucacées), dans les Champignons du genre Monoblépharide (*Monoblepharis*), dans les Characées, les Muscinées et les Cryptogames vasculaires. Dans tous les cas, l'anthérozoïde pénètre dans l'oosphère et s'y fond en s'y combinant; si l'anthérozoïde et l'oosphère ont chacun un noyau, ces deux noyaux s'unissent

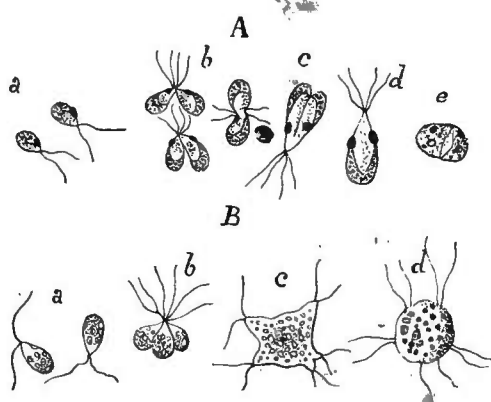


Fig. 388. — Conjugaison de gamètes ciliés, états successifs. A, dans le Monostrome (*Monostroma bullosum*) (d'après Reinke). B, dans l'Acétabulaire (*Acetabularia mediterranea*) (d'après Strasburger).

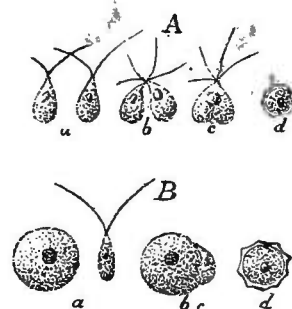


Fig. 389. — Formation de l'œuf par conjugaison. A, conjugaison égale ou isogame dans un Botryde (*Botrydium granulatum*); a, les deux gamètes ciliés et mobiles; b, rapprochement; c, fusion des gamètes; d, œuf enveloppé de cellulose. — B, conjugaison inégale ou hétérogame dans une Sphéroplée (*Sphæroplea annulina*); mêmes lettres.

en un seul; si l'oosphère a plusieurs noyaux, comme dans les Vauchéries, ils s'unissent tous ensemble et avec le noyau de l'anthérozoïde pour en former un seul. Après quoi, la masse contractée s'entoure d'une membrane de cellulose et l'œuf est constitué.

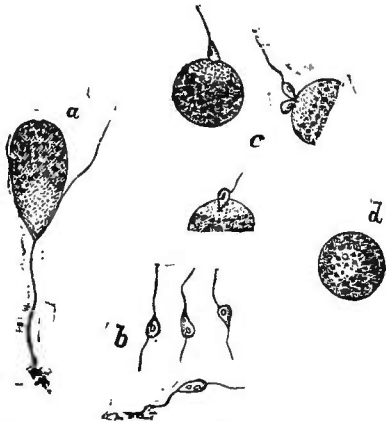


Fig. 390: — Formation de l'œuf par conjugaison différenciée, ou hétérogamie, dans la Zanardinie (*Zanardinia collaris*). a, oosphère ciliée; b, anthérozoïdes ciliés; c, pénétration de l'anthérozoïde dans l'oosphère; d, œuf (Reinke).

Dans la Zanardinie (*Zanardinia collaris*), par exemple (fig. 390), l'oosphère ovale et brune (a) porte deux cils attachés vers sa pointe hyaline et dirigés l'un en avant, l'autre en arrière; l'anthérozoïde, beaucoup plus petit et tout entier incolore avec une tache jaune (b), porte aussi deux cils pareillement disposés. Isolés, ces deux corps s'arrêtent, et plus tard disparaissent sans germer. Rapprochés, ils se conjuguent de la manière suivante. Après s'être mue quelque temps, l'oosphère perd ses cils, se fixe à quelque corps solide, s'arrondit et présente au dehors une tache claire provenant de l'aplatissement de son extrémité hyaline. Vient maintenant un des

nombreux anthérozoïdes qui nagent dans le liquide à toucher cette tache claire, il s'y fixe, s'y enfonce et bientôt disparaît complètement dans le sein de l'oosphère (c). Aussitôt la masse s'entoure d'une membrane de cellulose, et, devenue l'œuf (d), elle germe pour reproduire la plante.

**Division.** — La division est *totale* ou *partielle*, suivant que la segmentation porte sur la masse entière du corps protoplasmique ou seulement sur une partie de cette masse, le reste servant d'abord à nourrir les cellules filles et plus tard à faciliter leur dissémination. La division totale est beaucoup plus répandue que la division partielle.

**1<sup>o</sup> Division totale.** — Le cas ordinaire de la division totale est celui où une cellule pourvue de membrane de cellulose, après avoir dédoublé son noyau, comme il a été dit à la p. 485, prend une cloison perpendiculaire à la ligne des centres des deux nouveaux noyaux et forme ainsi deux cellules nouvelles: en un mot, c'est la bipartition. On en trouve d'innombrables exemples dans l'embryon en voie de développement à partir de l'œuf, dans les tiges, les feuilles, les racines, les thalles en voie de croissance, etc. Aussi est-il nécessaire de l'étudier de plus près.

Après leur séparation et leur reconstitution, les deux nouveaux noyaux demeurent unis, comme on sait, par des filets protoplasmiques disposés en forme de fuseau ou de tonneau (p. 487). Ces filets augmentent d'abord en nombre (fig. 324, J et fig. 325, G). Puis chacun d'eux se renfle en son milieu et y prend une nodosité, qui s'étend latéralement et bientôt se fusionne avec celles des filets voisins de manière à constituer une lame albuminoïde (fig. 325, H). Le plus souvent le tonneau a une largeur suffisante pour occuper tout le diamètre de la cellule (fig. 325, G); la lame se raccorde alors aussitôt tout autour avec la membrane albuminoïde de la cellule mère et la cloison albuminoïde est complète dès le début. Quelquefois il est moins large et ne prend



qu'une partie du diamètre de la cellule ; la lame se limite dans ce cas tout d'abord au tonneau ; puis celui-ci se déplace en se rapprochant de la périphérie et c'est alors seulement et progressivement que la lame s'ajuste tout autour avec la membrane albuminoïde générale (fig. 391). Cette formation progressive et centrifuge de la cloison albuminoïde s'observe par exemple dans le tégument de l'ovule en voie de croissance chez l'Epipacte (*Epipactis*) (fig. 391), l'Orchide (*Orchis*), l'Iride (*Iris*), la Clématite (*Clematis*), le Haricot (*Phaseolus*), etc.

Un peu plus tard seulement, il se fait, dans l'épaisseur de la cloison albuminoïde ainsi formée, une lamelle de cellulose qui se raccorde tout autour avec la membrane de cellulose de la cellule mère, et qui est revêtue de chaque côté par un feuillet albuminoïde provenant de la cloison primitive dédoublée. Pour-

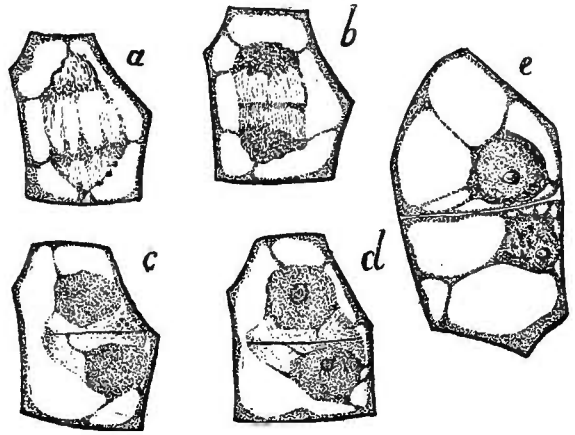


Fig. 391. — Epipacte (*Epipactis palustris*). États successifs de la formation de la cloison, dans le cas où elle est centrifuge ou unilatérale (d'après Treub).

tant, en certains points, correspondant à certains filets ou groupe de filets, ce dépôt de cellulose ne s'opère pas et la cloison albuminoïde y demeure simple, en continuité avec elle-même (fig. 6, p. 16). Enfin les filets disparaissent dans le protoplasme général, excepté semble-t-il ceux qui correspondent aux points réservés dans la cloison de cellulose, et qui persistent. A partir de ce moment, la bipartition est achevée et la cellule primitive est remplacée par deux cellules semblables à elle, mais moitié plus petites.

Si la cellule primitive n'a pas de noyau, comme dans les Algues Cyanophycées, la cloison se forme de la même manière, mais on n'y a pas vu jusqu'ici de filets disposés en fuseau.

Quand la cellule primitive n'a pas de membrane de cellulose, la bipartition se trouve simplifiée. Il en est ainsi, par exemple, dans les cellules ciliées ou amiboïdes qui constituent le thalle dissocié des Myxomycètes (fig. 386), dans les cellules ciliées de certaines Algues comme les Halosphères (*Halosphæra viridis*), etc. Après la division du noyau, la cloison albuminoïde se constitue d'abord, puis se dédouble à partir de l'extérieur. En même temps les deux cellules filles s'arrondissent l'une vers l'autre et se séparent ainsi, revêtues chacune d'une couche albuminoïde propre. Elles reprennent leur mouvement ciliaire ou amiboïde, pour se diviser de nouveau plus tard quand elles auront regagné en se nourrissant leur dimension primitive.

Les cellules mères des grains de pollen des Phanérogames et des spores des Cryptogames vasculaires ou des Muscinées produisent, par deux bipartitions successives, chacune quatre cellules filles. Chez la plupart des Monocotylédones pour le pollen, chez les Isoètes (*Isoetes*) pour les microspores, ces deux bipartitions s'opèrent normalement, comme il vient d'être dit. Mais chez les Dicotylédones et quelques Monocotylédones, comme l'Asphodèle (*Asphodelus*), etc., pour le

pollen, chez la Prêle (*Equisetum*), le Psilote (*Psilotum*) (fig. 392), l'Ophioglosse (*Ophioglossum*), la Pellie (*Pellia*), etc., pour les spores, le phénomène subit une modification remarquable. La première cloison albuminoïde s'établit

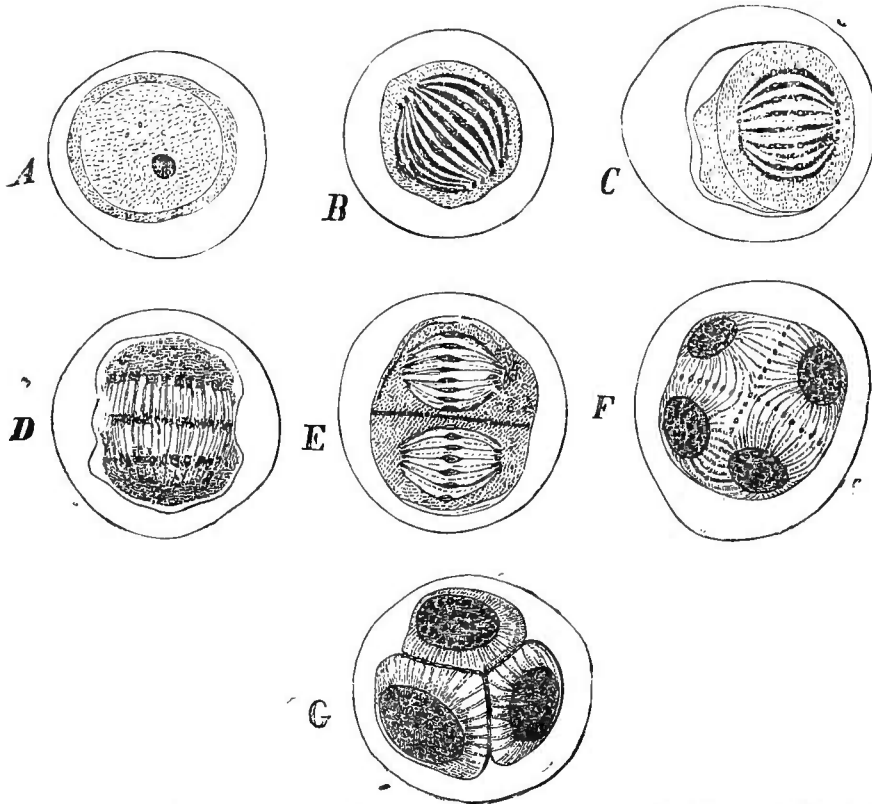


Fig. 392. — États successifs de la division du noyau et de la formation des cloisons dans une cellule mère des spores du Psilote (*Psilotum triquetrum*), contractée par l'alcool. La lame albuminoïde granuleuse formée en *E* disparaît plus tard, et les deux nouvelles plaques rectangulaires naissent ensemble en *F* (d'après Strasburger).

d'abord entre les deux premiers noyaux (fig. 392, *E*), puis disparaît sans avoir produit de cellulose ; c'est seulement lorsque ces deux noyaux se sont à leur tour dédoublés, que les filets en tonneau se reforment entre les quatre noyaux et qu'apparaissent simultanément quatre cloisons albuminoïdes, suivies bientôt de quatre cloisons de cellulose (fig. 392, *F*, *G*). Au lieu de

deux bipartitions successives de la cellule mère, il y a donc ici quadripartition simultanée de cette cellule.

Ailleurs le retard des cloisons est plus marqué encore. Il en est ainsi, par exemple, lors de la formation de l'albumen dans le sac embryonnaire de beaucoup de Phanérogames. Lorsque le sac embryonnaire de ces plantes est étroit, l'albumen y prend naissance par une série de bipartitions répétées suivant le mode normal, comme dans les Labiées, Scrofulariacées, Campanulacées, Plantaginées, dans le Monotrope (*Monotropa*), le Gui (*Viscum*), etc. Mais le plus souvent, et cela aussi bien chez les Gymnospermes que chez les Angiospermes, le sac embryonnaire est très large et l'albumen se forme un peu différemment. Pendant que le sac embryonnaire grandit rapidement, son noyau se divise en deux ; chaque moitié fait de même, et ainsi de suite un grand nombre de fois. Quand sa croissance prend fin, le sac se montre revêtu à l'intérieur d'une couche protoplasmique, où se trouvent répartis de nombreux noyaux, également espacés et disposés ordinairement en une seule couche (fig. 328, *C*, *D*). C'est alors seulement, quand aucun noyau ne se divise plus, quand les fuseaux de filets protoplasmiques correspondant à la dernière division ont disparu dans le protoplasme général, que le cloisonnement commence.

On voit apparaître d'abord dans le protoplasme de nouveaux filets qui,

rayonnant autour des noyaux, les relient les uns aux autres par des sortes de tonneaux ou de lentilles biconvexes (fig. 393 et fig. 394, A). Puis, dans l'équateur de chaque lentille, se condense une plaque albuminoïde d'abord granuleuse, puis continue, bientôt dédoublée par une cloison mitoyenne

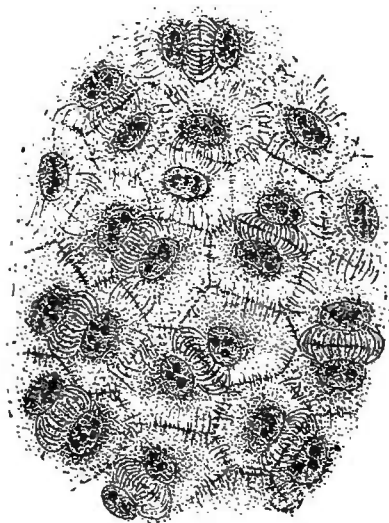


Fig. 393. — Multipartition simultanée de la couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire dans le Populage (*Caltha palustris*). Formation des lentilles de filets entre les nombreux noyaux et d'une lame granuleuse albuminoïde au milieu de chaque lentille (d'après Strasburger).

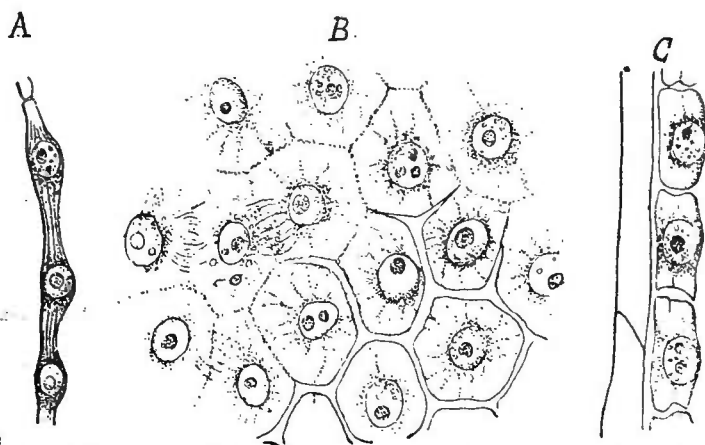


Fig. 394. — Multipartition du revêtement protoplasmique du sac embryonnaire, chez le Myosure (*Myosurus minimus*). A, de champ ; la lame granuleuse est formée au milieu des filets internucléaires ; B, de face ; en haut et à gauche, lames granuleuses et disparition des filets ; en bas et à droite, cloisons de cellulose. C, vue de champ dans cette dernière région (d'après Strasburger). Cette figure fait suite à la figure 328, p. 490.

de cellulose. Appliquées en dehors contre la membrane, ajustées ensemble latéralement en réseau, libres en dedans, toutes ces cloisons dessinent sur la paroi du sac une série d'alvéoles polygonales ouvertes à l'intérieur, qui découpent le revêtement pariétal en autant de tables protoplasmiques contenant chacune ordinairement un noyau (fig. 394, B et C) : ce ne sont pas encore des cellules complètes. Mais bientôt chaque table se revêt sur chaque face interne d'une mince membrane de cellulose, qui s'ajuste aux cloisons latérales et ferme chaque cellule en dedans. Tel est le cas le plus ordinaire, tel qu'il se présente dans le Myosure (*Myosurus*), la Violette (*Viola*), le Résède (*Reseda*), l'Oxalide (*Oxalis*), le Populage (*Caltha*), la Nivéole (*Leucoium*), l'Épicéa (*Picea*), etc.

Dans certaines autres Phanérogames à large sac embryonnaire, comme le Corydalle (*Corydallis cava, pallida*), la Pulmonaire (*Pulmonaria officinalis*), le Staphylier (*Staphylea pinnata*), le Galanthe (*Galanthus nivalis*), etc., il ne se forme pas de lentilles de filets connectifs entre tous les noyaux, mais seulement çà et là ; il en résulte que les cloisons partagent le revêtement pariétal en portions plus grandes, renfermant chacune un plus ou moins grand nombre de noyaux, parfois une vingtaine et plus, c'est-à-dire en articles (fig. 331). Ces noyaux multiples se divisent souvent de nouveau dans chaque article et parfois aussi l'article se cloisonne ultérieurement. Plus tard, ces noyaux se rapprochent et progressivement se confondent en un seul (fig. 334). Ici la bipartition non seulement est retardée, mais elle est finalement incomplète.

Dans le Haricot (*Phaseolus*) et la Fève (*Faba*), enfin, il ne se fait en aucun point de filets connectifs entre les noyaux, il n'apparaît non plus aucune

cloison; le sac embryonnaire ne s'y divise pas et demeure tout entier à l'état d'article; cet article constitue l'albumen, qui dans ce cas n'est pas cellulaire. En un mot, la bipartition successive de la cellule mère n'est pas seulement retardée ici, mais tout à fait supprimée.

Quelquefois c'est au contraire le dédoublement du noyau qui est en retard sur la bipartition ou du moins sur les débuts de la bipartition du protoplasme. La formation des spores de l'Anthocère (*Anthoceros*) et des macrospores de l'Isoète (*Isoetes*), nous en est un exemple. Les systèmes lenticulaires de filets protoplasmiques y sont déjà constitués, reliant entre eux quatre masses condensées de protoplasme, avant que le noyau latéralement situé ait commencé à se diviser. Il se divise ensuite à deux reprises, de la façon ordinaire, et chacun des nouveaux noyaux pénètre dans une des quatre masses protoplasmiques; après quoi se forment simultanément les lames albuminoïdes granuleuses et bientôt après les cloisons celluloses.

Le plus souvent, dans la bipartition ordinaire, la cloison est médiane et partage la cellule en deux moitiés semblables. Il n'est pas rare cependant qu'elle la découpe en deux parties très inégales. Elle est alors plane, comme dans la cellule terminale de la racine et de la tige des Cryptogames (fig. 40), ou courbée en verre de montre, comme dans le cloisonnement des grains de pollen (fig. 212 et 403), parfois même enroulée en cylindre ou en tronc de cône et ne s'ajustant à la membrane primitive que sur deux faces opposées, comme dans la formation de la cellule mère de l'anthéridie et de certains stomates chez les Fougères, etc. Dans le pollen des Angiospermes, la très mince cloison courbe demeure albuminoïde et bientôt se résorbe dans la plupart des cas; les deux protoplasmes se fusionnent alors en un corps unique muni de deux noyaux (fig. 213).

C'est encore à cette bipartition inégale que se rattache la formation des cellules dite par *bourgeoisement*, telle qu'on la rencontre dans le thalle des Levûres (*Saccharomyces*) et notamment de la Levûre de bière (*Saccharomyces cerevisiæ*). La cellule mère localise d'abord sa croissance en un point de sa périphérie et forme un petit rameau renflé à base très étroite. Puis une cloison se forme dans l'étranglement basilaire et la cellule totale se trouve partagée

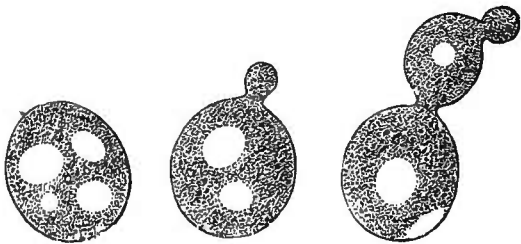


Fig. 395. — Multiplication des cellules par bourgeoisement dans la Levûre de bière (*Saccharomyces cerevisiæ*).

en deux segments très inégaux: l'un, qui est le petit rameau renflé, le *bourgeon*, se détache plus tard; l'autre, qui occupe tout le volume de la cellule primitive reste en place et peut reformer de nouveaux bourgeons. Il semble alors que la cellule mère se conserve identique à elle-même en bourgeonnant, c'est-à-dire en produisant de nouvelles cellules à sa surface, et c'est souvent ainsi que l'on exprime à tort le phénomène.

Il y a un autre mode de formation de cellules, dit aussi par bourgeoisement, mais qui diffère beaucoup du précédent; c'est celui qu'on observe dans la production des spores des Agarics (*Agaricus*), Bolets (*Boletus*), Poly-

pores (*Polyporus*), et des autres Basidiomycètes. Ici la cellule mère des spores divise d'abord deux fois de suite son noyau, suivant le procédé ordinaire ; puis elle produit, sur sa face supérieure libre, quatre petits rameaux grêles, dans chacun desquels s'engage un des quatre noyaux avec la portion de protoplasme qui l'entoure. Chaque rameau se renfle à son extrémité, où se rendent le noyau et le protoplasme ; puis l'extrémité renflée se sépare de la partie amincie par une petite cloison et constitue bientôt une spore ; tandis que la cellule mère, vide de protoplasme et de noyaux, morte par conséquent, se trouve réduite au rôle de base commune pour les spores qu'elle a produites, ce qui lui a valu le nom de *baside*. Bien que formées par bourgeonnement, les quatre cellules filles procèdent donc ici d'une division égale et deux fois répétée du noyau et du protoplasme de la cellule mère.

Dans tous les exemples précédents, la membrane cellulosique de la cellule mère contribue à former la membrane cellulosique des cellules filles ; d'ordinaire elle s'y emploie même tout entière ; c'est seulement dans la formation des spores des Basidiomycètes qu'elle ne s'y consacre que pour une petite partie. Chez d'autres plantes, elle n'y prend aucune part et se trouve tout entière rejetée. Quand l'œuf des OEdogones (*OEdogonium*) et des Volvoces (*Volvox*), par exemple, entre en germination, son protoplasme se contracte d'abord et se sépare de la membrane en se condensant autour du noyau : c'est une rénovation totale. Puis le noyau se divise deux fois de suite ; le protoplasme se divise aussi deux fois de suite par une cloison albuminoïde. Les choses en restent là dans les OEdogones ; la lamelle moyenne de chaque cloison albuminoïde s'y dissout, ce qui sépare les quatre cellules nouvelles. Puis, la membrane cellulosique de l'œuf se déchire et il s'en échappe quatre cellules filles indépendantes, sans membrane de cellulose et douées de mouvement, en un mot quatre zoospores. La bipartition du noyau et du protoplasme se répète, au contraire, un grand nombre de fois dans l'œuf des Volvoces, et il en sort une famille de cellules ciliées et cohérentes, dont le nombre peut dépasser 500.

Dans les cellules du thalle de diverses Algues vertes : Ulve (*Ulva*), Chétomorphe (*Chætomorpha*), Microspore (*Microspora*), etc., les zoopores naissent de la même manière, c'est-à-dire après rénovation totale ; mais il y a cette différence que le cloisonnement, au lieu de suivre pas à pas la bipartition des noyaux, est retardé jusqu'à ce que les noyaux aient atteint leur nombre définitif. Alors seulement, se forment toutes ensemble les cloisons albuminoïdes qui divisent la masse en autant de petites cellules polyédriques. Dans chaque cloison albuminoïde la lame moyenne se dissout, ce qui sépare toutes les cellules filles, qui en même temps s'arrondissent et prennent chacune deux cils. Elles s'échappent enfin de la membrane cellulosique de la cellule mère, ordinairement par un petit orifice latéral (Ulve, Chétomorphe, etc), quelquefois par un déboîtement circulaire (Microspore), et se meuvent librement dans le liquide extérieur.

Ailleurs le cloisonnement, précoce et successif, ou tardif et simultané, s'opère sans rénovation préalable de la cellule mère. Il en est ainsi par exemple dans la formation des spores de la Padine (*Padina*) (p. 471, fig. 319),

des tétraspores chez les Floridées (fig. 396, *B*), dans la production des oosphères des Fucacées (p. 471, fig. 320), etc.

Enfin, c'est également par un cloisonnement simultané entre les nombreux noyaux préexistants, avec rejet total de la membrane mais sans rénovation préalable, que les Thallophytes chez lesquelles la structure du thalle est continue, comme dans les Algues Siphonées et les Champignons Oomycètes, ou simplement articulée, comme dans les Cladophores (*Cladophora*), les Siphonocladés (*Siphonocladus*), etc., ou encore fusionnée en symplaste comme dans la plupart des Myxomycètes, produisent à un moment donné leurs cellules reproductrices. Chez les Algues vertes (Acétabulaire, Bryopse, Hydrodictyon, Cladophore, etc.), par exemple, le protoplasme est étalé contre la membrane du corps ou de l'article en une couche pariétale, renfermant des chloroleucites et un grand nombre de noyaux régulièrement distribués; il se divise simultanément, par des cloisons albuminoïdes, en autant de petites tables polyédriques qu'il y a de noyaux; puis la lamelle moyenne de chaque cloison se dissout, en séparant ces petites tables, qui en même temps s'arrondissent, acquièrent des cils, se meuvent dans la cavité, et ne tardent pas à s'échapper

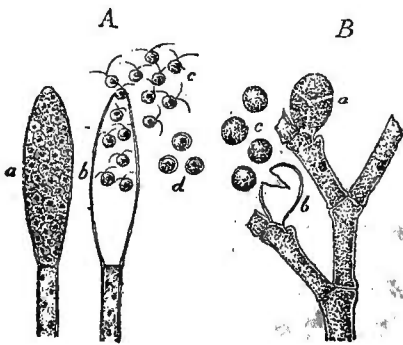


Fig. 396. — Formation des spores par division totale avec rejet de la membrane. *A*, dans un Saprolegne (*Saprolegnia*): *a*, cloisonnement local autour de chaque noyau; *b*, dissociation et sortie des cellules, qui sont des zoospores à deux cils; *c*, zoospores revêtues de cellulose et immobiles — *B*, dans un Callithamne (*Callithamnion*): *a*, cloisonnement local; *b*, dissociation et sortie des cellules, qui sont des spores munies de cellulose et immobiles *c*.

de la membrane cellulosique du corps ou de l'article, ordinairement par un orifice terminal ou latéral, et se dispersent enfin dans le liquide ambiant sous forme de zoospores. C'est de la même manière que se forment les zoospores dans le sporange des Saprolegnes (*Saprolegnia*) (fig. 396, *A*), qui est un article, à part cette différence que le protoplasme avec ses nombreux noyaux y remplit toute la cavité, au lieu de former seulement une couche pariétale, et que le cloisonnement simultané y intéresse aussi toute l'épaisseur du tube. Il en est de même chez les Mucorinées et chez les Myxomycètes à thalle fusionné, mais avec cette différence qu'après la dissolution de la lamelle moyenne de chaque cloison albuminoïde, qui dissocie et arrondit les cellules filles, chacune de celles-ci, sans acquérir de cils, s'entoure d'une membrane propre de cellulose avant de s'échapper de la membrane générale, en un mot constitue une spore, non une zoospore. Chez

certains Mucors (*Mucor plasmaticus*, etc.), il subsiste entre les spores une matière gélatineuse et granuleuse, qui paraît être une portion non employée du protoplasme primitif: d'où une transition vers la division partielle.

**2° Division partielle.** — C'est par division partielle que se forment les spores dans les asques des Champignons de l'ordre des Ascomycètes (fig. 397). Pendant que la cellule mère grandit, son noyau (*a*) subit une série de bipartitions qui en produisent ordinairement huit également espacés (*b*), quelquefois seulement deux, quelquefois au contraire un nombre beaucoup plus grand mais toujours multiple de huit. Dans tous les cas, le protoplasme qui

enveloppe chaque noyau se condense, se sépare de la masse générale par un contour net, en se revêtant d'une membrane albuminoïde (*c, d*), puis s'entoure d'une

membrane de cellulose (*f*). Les cellules filles ainsi formées grandissent d'abord; plus tard elles sont expulsées, ordinairement par un orifice terminal de la membrane primitive, et constituent autant de spores. Tantôt les huit spores n'occupent qu'une petite partie de la cellule mère; le résidu protoplasmique non employé à leur

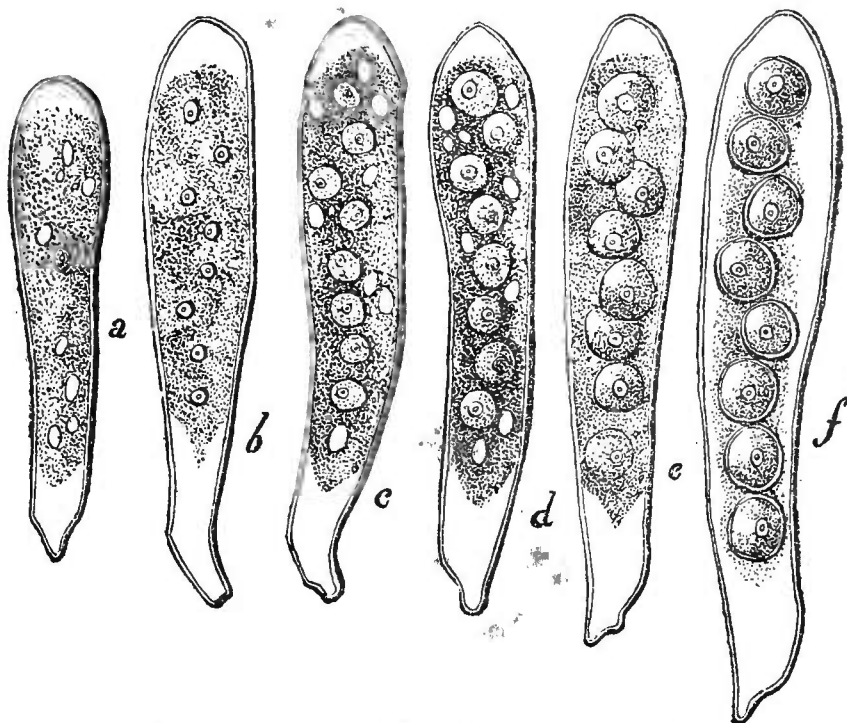


Fig. 397. — États successifs de la formation des spores par division partielle dans une *Peziza* (*Peziza*), (d'après Dippel).

formation est con-

sidérable. Tantôt, au contraire, elle se touchent et remplissent presque complètement la cellule mère; le résidu est très faible. De là des transitions vers la division totale avec rejet de la membrane primitive, telle qu'on l'observe par exemple dans la formation des huit oosphères des Varecs (*Fucus*) (p. 471, fig. 320). La matière interposée, riche en hydrates de carbone, notamment en amyloextrine, sert en partie à nourrir les spores pendant leur croissance; on lui donne le nom d'*épiplasme*.

En somme, la division partielle diffère bien peu de la division totale, à laquelle elle se relie par une série de transitions. On peut la considérer comme une division totale à cloisons très épaisses, dont les lames moyennes restent à l'état gélatineux ou liquide. Il n'y a donc en réalité qu'un seul type de division, mais ce type subit un grand nombre de modifications secondaires. Les deux plus importantes sont relatives l'une à la membrane primitive, qui est tantôt employée, ce qui tient réunies les diverses générations de cellules, tantôt rejetée, ce qui les dissocie, l'autre au noyau, que le protoplasme tantôt suit pas à pas dans sa bipartition, tantôt laisse se diviser jusqu'au bout, pour ne se cloisonner qu'à la fin et tout d'un coup.

**Résumé.** — En résumé, des trois modes de formation de cellules, que nous venons d'étudier: rénovation, conjugaison et division, le second seul, la conjugaison, où se pénètrent et se combinent deux protoplasmes et deux noyaux, donne naissance à une cellule vraiment nouvelle, qui est l'œuf, origine d'une plante nouvelle. Les deux autres ne font qu'accroître et multiplier la plante ancienne. La croissance du corps repose essentiellement sur la division avec

emploi de la membrane, et surtout sur la bipartition; la multiplication du corps a pour mécanisme la division avec rejet de la membrane et la rénovation.

## ARTICLE II

### MORPHOLOGIE DES TISSUS

Nous venons d'étudier la structure générale du corps indépendamment de toute différenciation entre ses cellules, quand elle est cellulaire. De fait, il existe, comme on sait, non seulement des plantes qui ne se cloisonnent pas ou qui ne se divisent que très tard et pour un instant au moment de se reproduire, mais encore des végétaux qui, se cloisonnant de bonne heure, conservent leurs cellules toutes semblables entre elles ou ne les différencient que vers la fin en vue de la reproduction. A toutes ces plantes s'applique purement et simplement, et s'applique seule, l'étude morphologique générale que nous venons de tracer.

Mais il est un bien plus grand nombre de végétaux où le corps, de bonne heure cloisonné, différencie aussitôt et de plus en plus profondément ses cellules. Pour ceux-là nous avons de nouvelles connaissances à acquérir, plus spéciales et plus détaillées. Il nous faut, indépendamment de toute différenciation externe du corps et sans acception d'aucun membre en particulier, étudier la différenciation de ses cellules, c'est-à-dire fixer les caractères morphologiques des divers tissus qui le constituent. C'est l'objet du présent article.

### § 7

#### Caractères généraux des tissus.

Tout d'abord, du fait seul du cloisonnement du corps, c'est-à-dire de la multiplicité de ses cellules, il résulte un certain nombre de caractères généraux, communs à tous les tissus, antérieurs à leur différenciation et qui se manifestent tout aussi bien quand elle ne se produit pas. C'est par eux qu'il faut commencer.

**Origine des tissus.** — Un tissu, c'est-à-dire un ensemble de cellules douées de la même forme et des mêmes propriétés (p. 22), peut prendre naissance de trois manières différentes : 1° par association de cellules primitivement libres; 2° par cloisonnement répété d'une cellule mère; 3° à la fois par association et par cloisonnement.

1° *Tissus produits par association.* — C'est par association que se forme le tissu qui compose le corps tout entier des Hydrodictyées : Pédiastre (*Pedias-trum*), Coelastre (*Cœlastrum*), Hydrodictyon (*Hydrodictyon*), etc. Les nombreuses cellules sœurs, nées par division totale du corps protoplasmique de la cellule mère, s'y agitent d'abord pendant quelque temps d'un mouvement de fourmillement; puis elles se fixent, et bientôt, par l'effet de leur croissance, se juxtaposent en fusionnant si bien leurs membranes le long des faces de contact que toute ligne de séparation devient méconnaissable. Le tissu ainsi



constitué est un disque plein dans les Pédiastres (voir p. 77, fig. 39), un réseau creux en forme de sac dans les Hydrodictyons. Cette origine est très rare.

2° *Tissus produits par cloisonnement*. — Le plus souvent le tissu dérive du cloisonnement successif d'une cellule mère ou de plusieurs cellules mères juxtaposées. Ce cloisonnement s'opère, comme il a été dit plus haut (p. 578); c'est ordinairement une bipartition répétée, plus rarement une multipartition simultanée, comme dans le sac embryonnaire de beaucoup de Phanérogames. Dans tous les cas, les cloisons de cellulose sont mitoyennes et il est impossible au début d'y faire la part de ce qui revient à chacune des cellules contiguës. Plus tard, cette distinction demeure impossible toutes les fois que la cloison ne se différencie pas, même si elle s'épaissit beaucoup. Mais quand, en s'épaississant, elle vient à se différencier, on y reconnaît bientôt une lame moyenne, commune aux deux cellules, contre laquelle s'appuient symétriquement à droite et à gauche les couches d'épaississement différenciées; de sorte que les couches de droite appartiennent exclusivement à l'une des cellules, celles de gauche à la cellule voisine.

Ainsi quand la cloison se lignifie (p. 565), comme dans le bois de la tige, par exemple (fig. 398), la lame moyenne, qui s'incruste le plus fortement, demeure mince le plus souvent, mais se distingue nettement des couches de droite et de gauche par sa grande densité, sa grande réfringence et l'action des réactifs. L'acide sulfurique dissout les couches internes, mais laisse subsister toutes ces lames moyennes, qui forment un réseau délicat sur la coupe transversale. L'ébullition dans la potasse ou l'acide nitrique les dissout, au contraire, en laissant inattaqués les systèmes de couches internes, désormais complètement isolés. Quand la cloison se gélicifie, comme dans les Fucées ou dans l'albumen de la graine du Caroubier (*Ceratonia*) (p. 564, fig. 373), la lame moyenne transformée en gelée et faiblement réfringente est ordinairement très épaisse, et se montre bordée à l'intérieur par une couche mince, plus dense et plus réfringente, demeurée à l'état de cellulose.

3° *Tissus produits à la fois par cloisonnement et par association*. — Le thalle de la plupart des Champignons, notamment des Ascomycètes et des Basidiomycètes, est formé par des filaments rameux et enchevêtrés, composés de cellules rangées bout à bout; c'est un tissu né du cloisonnement répété des cellules qui terminent les filaments. Mais, à de certains moments et en de

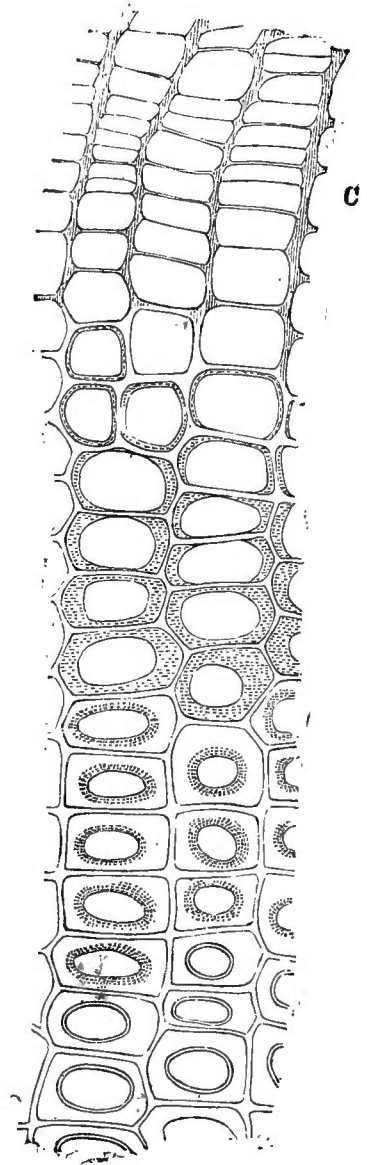


Fig. 398. — Formation progressive, à partir des cellules mères *c*, de la lame moyenne et des couches propres d'épaississement dans les cellules du bois de la tige du Pin sylvestre (d'après Sanio).

places déterminées, on voit plusieurs de ces filaments cloisonnés se rapprocher, s'unir, s'enchevêtrer et se souder intimement en une masse compacte; celle-ci croît ensuite par cloisonnement pour devenir, par exemple, ici un réservoir nutritif, là un appareil sporifère. C'est encore à cette origine mixte, c'est-à-dire à une soudure de filaments cloisonnés, que se rattache le thalle de certaines Algues, réticulé (*Microdictyon*), lamelliforme (*Zanardinia*) ou massif (*Desmaretia*, *Ceramium*, etc.), ainsi que la tige des Charagnes (*Chara*). Le tissu de la région centrale du pistil, quand il est composé de carpelles fermés par soudure de leurs bords, comme dans les Liliacées, dérive du même mode de formation.

**Formation des espaces intercellulaires.** — Dans un tissu produit par soudure ou dans un tissu mixte, les cellules peuvent ne se souder que dans une partie de leur surface; elles laissent alors entre elles des espaces dits intercellulaires, ordinairement remplis d'air (Champignons), quelquefois de liquide (Hydrodictyon, cloisons du pistil dans un grand nombre de Monocotylédones). Petits, ces espaces sont appelés *méats*; aussi grands, ou à peu près,

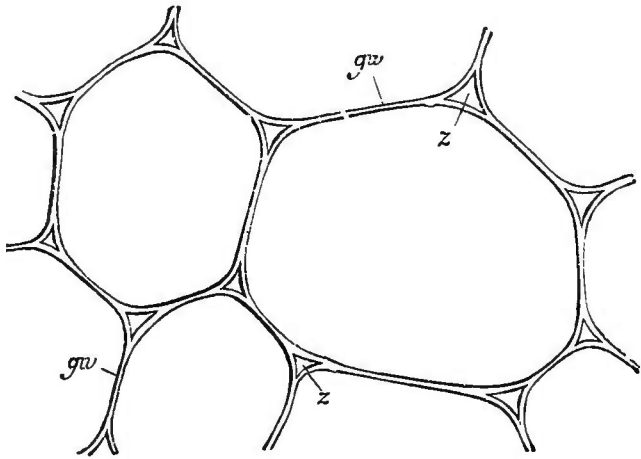


Fig. 399. — Fragment du parenchyme de la tige du Maïs en coupe transversale; *gw*, cloison; *z*, méat triangulaire issu du dédoublement des cloisons le long de l'arête d'intersection (Sachs).

que les cellules elles-mêmes, ce sont des *lacunes*; plus grands, ce sont des *chambres*. Méats, lacunes et chambres sont ici primitifs.

Un tissu formé par cloisonnement est, au contraire, toujours plein au début; les cloisons mitoyennes, parfaitement homogènes, s'y joignent par des arêtes vives et les cellules sont polyédriques. Mais plus tard, il arrive souvent que ces cellules polyédriques, en s'agrandissant, tendent à s'arrondir; le

long de chaque ligne d'intersection il se fait au milieu de la membrane une fente, qui s'élargit bientôt en prenant la forme d'un prisme étroit à autant de faces concaves qu'il y a de cloisons divergentes, ordinairement triangulaire ou quadrangulaire (fig. 399). De là tout un système continu d'étroits méats, remplis ordinairement par de l'air, quelquefois par de certains liquides, comme on le verra plus loin. Le long des méats, chaque cellule a désormais sa membrane propre. Si plus tard les portions de membrane ainsi dissociées viennent à s'accroître beaucoup et si en même temps les cellules se divisent par des cloisons perpendiculaires aux faces libres, les méats passent à l'état de lacunes. La croissance et le cloisonnement continuant, celles-ci peuvent atteindre en définitive une grande dimension et se trouver bordées par un très grand nombre de cellules ayant toutes une paroi propre sur leur face interne; elles deviennent alors ce qu'on appelle des *chambres* ou des *canaux* intercellulaires. Les plantes vasculaires aquatiques ont ainsi d'ordinaire tout leur corps traversé par un système continu de canaux aérifères.

Le dédoublement local des cloisons peut s'opérer tout aussi bien au milieu des faces des cellules que le long des arêtes. Il s'étend alors en forme de bou-tonnière à toute la longueur des deux cellules contiguës, comme dans les stomates (fig. 36, p. 71), ou bien il s'y localise de manière à respecter un certain nombre de petites places arrondies.

Que le dédoublement ait lieu aux angles ou qu'il se localise sur les faces, les portions dissociées de la membrane, fortement accrues, proéminent parfois

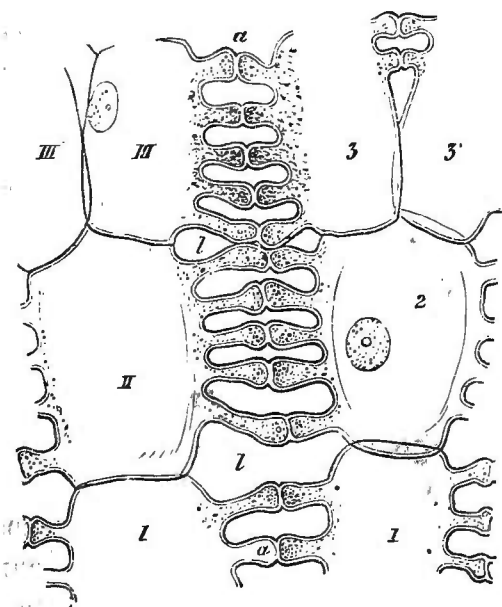


Fig. 400. — Deux séries radiales de cellules prises dans le parenchyme cortical de la racine de la Sagittaire, en coupe transversale. *a*, les bras en contact ; *l*, les méats qui les séparent.

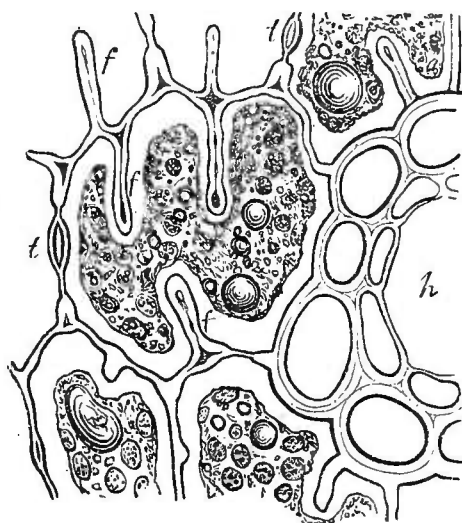


Fig. 401. — Portion d'une coupe transversale de la feuille du Pin maritime; les corps protoplasmiques sont contractés par la glycérine ; *f*, replis de la membrane ; *t*, méat par où commence un pareil repli ; *h*, moitié d'un canal sécréteur résineux (Sachs).

à l'intérieur de la cellule et y découpent des angles rentrants de plus en plus profonds. Si les méats sont en même temps élargis, les cellules deviennent étoilées et ne se touchent plus que par les extrémités de leurs bras ; ces polyèdres étoilés sont parfois réguliers, comme dans la tige des Joncs (*Juncus*) (voir fig. 317, *F'*), où le dédoublement a lieu le long des arêtes, ou dans la racine de la Sagittaire (*Sagittaria*), où il est localisé sur les faces latérales (fig. 400) ; ils sont souvent irréguliers, comme dans les feuilles de beaucoup de Dicotylédones. Si les méats demeurent très étroits, la membrane se replie dans l'intérieur en forme de doigt de gant, comme dans la feuille des Pins (fig. 401) ou dans les cloisons transverses de certaines Spirogyres.

Enfin le dédoublement des cloisons peut se produire à la fois sur les arêtes et sur les faces, s'étendre progressivement à tout le pourtour des cellules, qui s'arrondissent et s'isolent complètement, chacune avec sa membrane propre. Ainsi dissocié, le tissu n'est plus qu'un amas de cellules libres. C'est ce qui arrive, par exemple, pendant la maturation de beaucoup de fruits charnus.

En résumé, on voit que, dans un tissu produit par cloisonnement, les espaces intercellulaires, méats, lacunes, chambres ou canaux, sont toujours consécutifs. Il ne faut pas confondre, bien entendu, avec ces espaces intercellulaires, les cavités qui se produisent à l'intérieur de certaines plantes par déchirure ou résorption locale des cellules, comme dans la tige des Prêles

(*Equisetum*), des Graminées, des Ails (*Allium*), de beaucoup de Composées et d'Ombellifères, etc.

**Origine des tissus de cloisonnement. Méristème.** — Reprenons maintenant, pour l'étudier de plus près, l'origine des tissus dans le cas de beaucoup le plus général, celui du cloisonnement. A mesure qu'on se rapproche de l'extrémité en voie de croissance d'une racine, d'une tige, d'une feuille ou même d'un thalle différencié, on voit les divers tissus perdre peu à peu les différences qui les séparaient et se confondre enfin vers le sommet dans un tissu homogène et indifférent, dépourvu de méats, dont les cellules, riches en protoplasme finement granuleux, entourées de membranes minces et sans sculpture, sont toutes en continuel cloisonnement. C'est ce dernier caractère qui a fait donner à ce tissu homogène le nom de *méristème*.

Vers le bas, le méristème, cessant de se cloisonner, engendre, par une différenciation progressive de ses cellules, les divers tissus définitifs qui constituent le membre considéré; la fin du cloisonnement et la différenciation ultérieure s'opèrent par degrés trop insensibles et se manifestent pour les divers tissus à des époques c'est-à-dire à des niveaux trop différents pour qu'il soit possible de fixer avec quelque précision la limite inférieure du méristème. Vers le haut, si la croissance terminale du membre est indéfinie, comme dans la plupart des tiges et des racines, le méristème se régénère sans cesse par la formation de nouvelles cloisons; si la croissance terminale cesse bientôt, au contraire, comme dans la plupart des feuilles, le cloisonnement s'arrête de bonne heure et le méristème disparaît sans laisser de trace, en se convertissant tout entier jusqu'à sa dernière cellule en tissus définitifs.

Tantôt le méristème terminal ne produit de tissus définitifs que vers le bas; il occupe alors le sommet même du membre, comme dans la tige et dans la feuille. Tantôt il forme des tissus définitifs à la fois vers le haut et vers le bas; il se trouve alors intercalé entre eux, entièrement recouvert par les tissus supérieurs, comme dans la racine. Simple, à une face dans le premier cas, il est double, à deux faces dans le second. Dans tout membre doué d'une croissance terminale continue, on appelle souvent *point végétatif* toute la partie terminale encore exclusivement formée par le méristème; souvent cette région se trouve allongée en cône et mérite le nom de *cône végétatif*. Le point végétatif d'une tige, d'une feuille, d'un thalle est donc nu; celui d'une racine est, au contraire, enveloppé par un tissu définitif plus ou moins épais, constituant la coiffe étudiée plus haut (p. 192).

La croissance intercalaire des membres, là où elle se manifeste (beaucoup de tiges, la plupart des feuilles), est due à ce que, pendant que le reste se différencie, une certaine zone du méristème, conservant plus ou moins longtemps ses caractères primitifs, continue de cloisonner ses cellules. Suivant que cette zone de méristème intercalaire est située vers la base, vers le milieu, ou vers le sommet, la croissance intercalaire du membre est basipète, mixte ou basifuge. Bornons-nous à considérer ici le méristème terminal.

Outre cette différence d'être simple ou double suivant le membre considéré, le méristème terminal en présente une autre dans son origine même, qui varie suivant les plantes. Sous ce rapport, on distingue deux cas extrêmes,

reliés par quelques intermédiaires. Le méristème dérive, en effet, tantôt du cloisonnement régulier d'une seule et grande cellule mère, comme dans la grande majorité des Cryptogames, tantôt du cloisonnement d'un plus ou moins grand nombre de petites cellules mères, comme dans quelques Cryptogames et dans toutes les Phanérogames. Étudions de plus près ces deux origines, sous les deux modifications que chacune d'elles peut présenter.

**Formation du méristème par une cellule mère unique.** — Pour produire le méristème, la cellule mère se partage par une cloison en deux parties inégales. L'une des deux cellules filles conserve la forme et la position relative de la cellule mère, s'accroît de manière à en reprendre bientôt la dimension, puis elle se cloisonne de nouveau, et ainsi de suite, les divisions se succédant et se répétant suivant une loi régulière. Les choses semblent donc se passer comme si la cellule mère demeurait inaltérée, et c'est aussi ce qu'on suppose dans le langage courant, bien que la cellule mère actuelle ne soit, à parler rigoureusement, que la cellule fille de la cellule mère précédente. L'autre cellule fille n'est qu'un *segment* découpé dans la cellule mère, ordinairement en forme de disque ou de table polygonale. Comme les cloisons qui les séparent, les segments successivement issus de la cellule mère se disposent et s'empilent suivant une loi régulière. Chacun d'eux a deux parois principales ; l'une supérieure par où il s'est détaché de la cellule mère, l'autre inférieure par où il repose sur un segment plus âgé, une paroi extérieure découpée entre les deux précédentes dans la face externe de la cellule mère, et souvent des parois latérales découpées de même dans les faces principales des segments voisins.

Une fois détaché, chaque segment se divise d'ordinaire progressivement par des cloisons suivant trois directions rectangulaires : 1° parallèlement aux faces principales, en étages ; 2° radialement, en séries rayonnantes ; 3° tangentiellement, en assises concentriques. Le segment se trouve ainsi divisé en cellules qui, à leur tour, se cloisonnent de nouveau dans les trois directions. C'est l'ensemble de ces segments, ainsi transformés peu à peu en massifs de tissu, qui compose le méristème.

Ceci posé, il y a, comme on l'a dit plus haut, deux cas à distinguer. Tantôt la cellule mère ne découpe de segments que vers le bas en demeurant toujours terminale, extérieure au méristème qu'elle produit et qui ne se différencie aussi que vers le bas (thalle, tige et feuille de la plupart des Cryptogames). Tantôt la cellule mère découpe des segments sur tout son pourtour, aussi bien en haut qu'en bas ; elle n'est plus terminale, mais enveloppée de tous côtés par le méristème et par les tissus définitifs qu'il engendre à la fois vers le haut et vers le bas (racine de la plupart des Cryptogames vasculaires).

1° *La cellule mère ne produit de segments que vers le bas.* — Le cas le plus simple est celui où la cellule mère, limitée en bas par une paroi plane, transversale, produit, par une série de cloisons toujours parallèles à sa base, une seule rangée de segments discoïdes empilés. Ces segments peuvent ensuite rester indivis, ou se cloisonner seulement une ou deux fois par le milieu parallèlement à leur base ; le membre qui procède de la cellule terminale est alors un simple filament composé d'une rangée de cellules superposées, comme

dans beaucoup d'Algues, de Champignons et de poils. Mais souvent, il se fait dans le segment, soit directement, comme dans les Polysiphonies (*Polysiphonia pennata*), etc., les Dictyotes (*Dictyota dichotoma*), etc., soit après qu'il s'est partagé en deux moitiés par une cloison transversale, comme dans le Stypocaulon (*Stypocaulon scoparium*) (fig. 402) et le Chétoptéride (*Chætopteris plumosa*) (fig. 21), etc., une série de cloisons longitudinales dirigées les unes suivant la tangente, les autres suivant le rayon, bientôt suivies de nouvelles cloisons transversales; le segment se trouve ainsi découpé en un nombre de plus en plus grand de petites cellules, et transformé en une tranche de tissu; c'est l'ensemble de ces tranches superposées qui constitue le méristème. Au lieu d'être plane, la

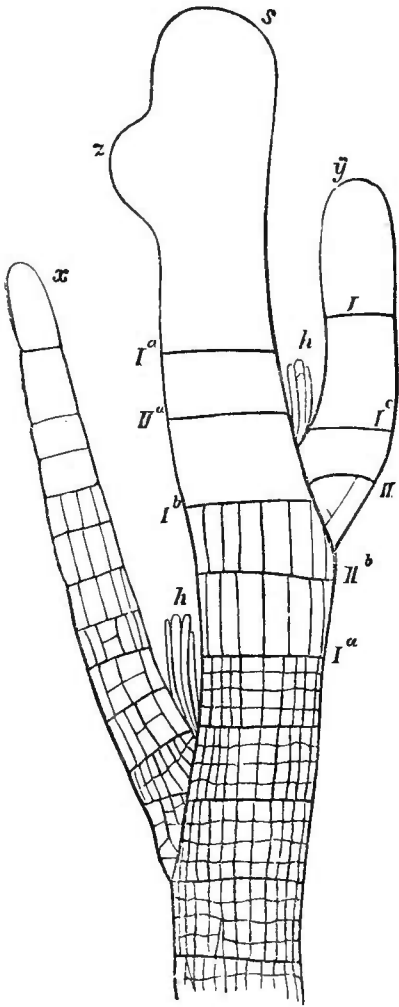


Fig. 402. — Cloisonnement progressif du méristème dans une branche du thalle du Stypocaulon (*Stypocaulon scoparium*), munie de deux rameaux *x*, *y*, avec le début d'un troisième *z*. La cellule mère forme une série de segments discoïdes (d'après Geysler).

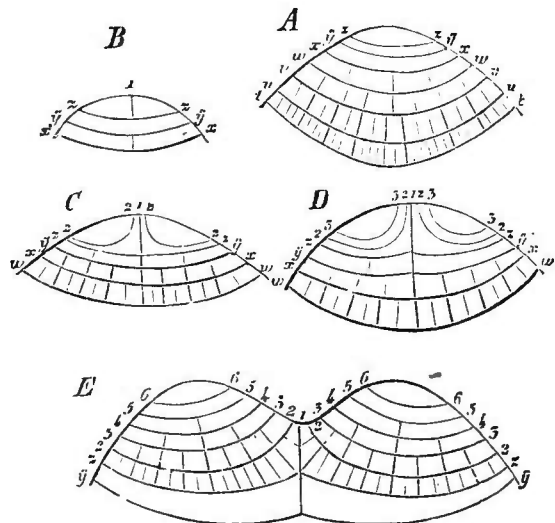


Fig. 403. — Cloisonnement progressif du méristème, suivi de dichotomie, dans le thalle du Dictyote (*Dictyota dichotoma*). La cellule mère produit une série de segments en cuvettes (d'après Nägeli).

base de la cellule mère, et par conséquent la cloison qui détache chaque segment, est parfois courbée en forme de ménisque convexe vers le bas, comme dans les Dictyotes (*Dictyota*), Nitophylles (*Nitophyllum*), Delesséries (*Delesseria*), etc.; les tranches ont alors la forme de cuvettes emboîtées (fig. 403).

Si, en exagérant de plus en plus sa courbure, cette voûte devient un toit, la cellule terminale prend la forme d'un coin. Elle découpe alors alternativement à droite et à gauche, parallèlement à ses deux faces planes, deux séries de segments obliques en forme de tables semi-circulaires qui, en dedans et en bas s'engrènent en zig-zag, et divergent en dehors et en haut (fig. 404). Chaque segment se divise ensuite, par des cloisons perpendiculaires et parallèles à ses faces principales, en un massif de petites cellules, et c'est l'ensemble de ces segments en voie de cloisonnement qui compose le méris-

tème, comme dans le thalle du Rhodophylle (*Rhodophyllis bifida*) et de la Metzgerie (*Metzgeria furcata*) (fig. 404), dans la tige de la Salvinie (*Salvinia*), de l'Azolle (*Azolla*), etc.

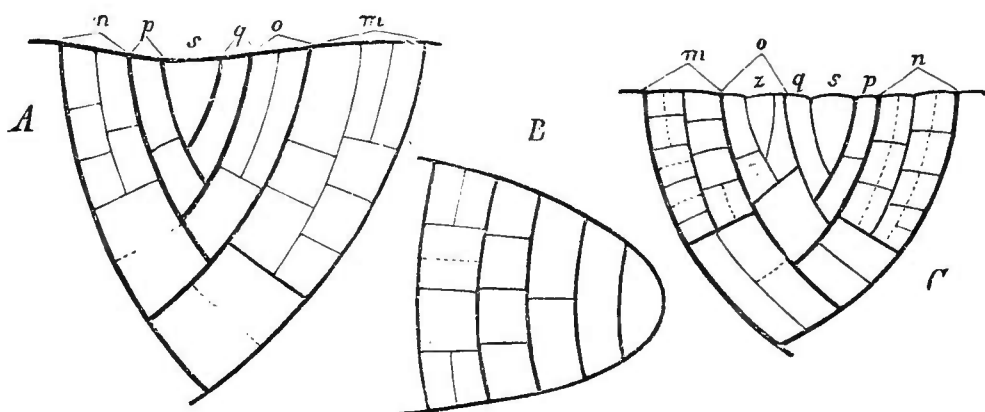


Fig. 404. — Cloisonnement progressif du méristème dans le thalle de la Metzgerie (*Metzgeria furcata*). La cellule mère produit deux séries de segments alternes. A, sommet du thalle vu de face ; B, le même en coupe longitudinale ; C, sommet en voie de dichotomie : dans l'antépénultième segment o, il se forme une nouvelle cellule mère z (d'après Kny).

Ailleurs, la cellule terminale est limitée vers le bas par trois faces planes ; elle a la forme d'une pyramide triangulaire dont la base bombée est tournée vers le haut. Elle produit alors, par des cloisons obliques successivement parallèles à ses trois faces planes, trois séries de segments superposés ayant la forme de tables triangulaires (fig. 405). Ces segments, qui embrassent chacun le tiers de la section transversale, se divisent ensuite par des cloisons parallèles et perpendiculaires aux faces principales en petites cellules dont l'ensemble constitue le méristème. Il en est ainsi par exemple dans le thalle des Fucacées, dans la tige des Mousses, des Prêles et de la plupart des Fougères.

Enfin la cellule terminale a quelquefois, mais rarement, par exemple dans la jeune tige de certaines Sélaginelles (*Selaginella Martensii*), la forme d'une pyramide quadrangulaire à base bombée tournée en haut. Elle produit alors parallèlement à ses faces planes quatre séries de segments empilés, qui se divisent plus tard en petites cellules.

La forme de la cellule terminale et le nombre des séries de segments qui en dérivent varient parfois dans la même plante avec l'âge. Ainsi dans le Polypode (*Polypodium vulgare*) la cellule terminale a tantôt deux, tantôt trois faces planes ; dans les stolons du Néphrolépidé (*Nephrolepis undulata*), elle en a d'abord deux, puis elle en prend trois quand le sommet grossit. Dans la jeune tige de certaines Sélaginelles (*Selaginella Martensii*), elle en a d'abord quatre, mais à partir de la seconde dichotomie elle revient à deux.

2° La cellule mère produit des segments sur tout son pourtour. — La racine des Cryptogames vasculaires s'édifie aussi tout entière au dépens du cloisonnement d'une cellule mère en forme de pyramide triangulaire, à base convexe tournée vers le sommet (fig. 406). Par des cloisons successivement parallèles à ses trois faces planes, cette cellule produit aussi vers le bas trois séries de segments, bientôt cloisonnés à leur tour et qui forment le méristème inférieur. La différence est qu'ici la cellule mère découpe, de plus, parallèlement à sa

face supérieure bombée, une série de segments en forme de calottes, qui ne

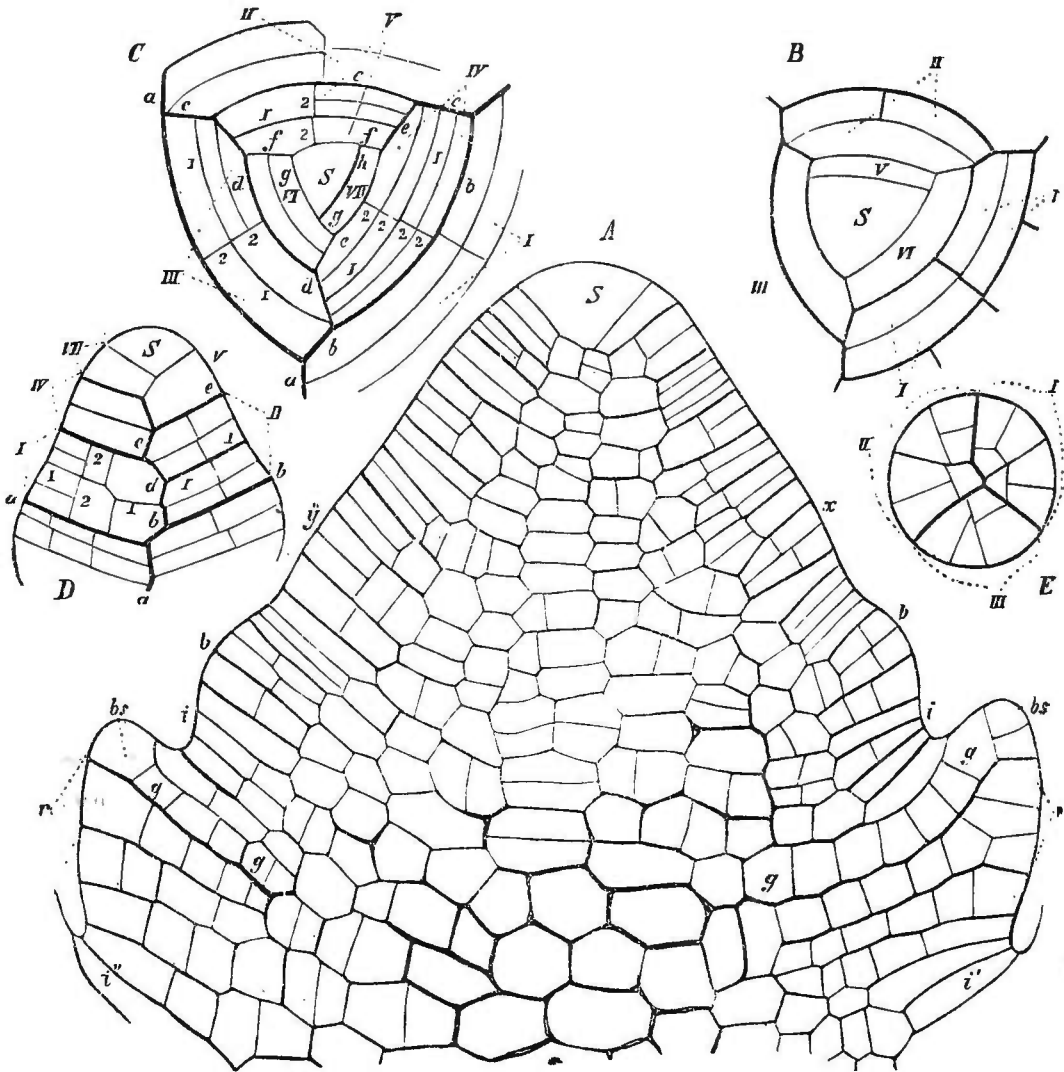


Fig. 405. — Cloisonnement progressif du méristème dans la tige des Prêles (*Equisetum*). La cellule mère produit trois séries de segments. A, section longitudinale d'un gros bourgeon souterrain d'*Equisetum Telmateia*. B, sommet de la tige, vu d'en haut (d'après Sachs). C, sommet de la tige d'*Equisetum arvense*, vu de face, montrant l'ordre de succession des cloisons; D, un sommet plus grêle en section longitudinale; E, section transversale du même suivant I (d'après Cramer). S, cellule mère; I, II, III... segments; 1, 2, 3... leurs cloisons successives; b, bs, en A, débuts des feuilles.

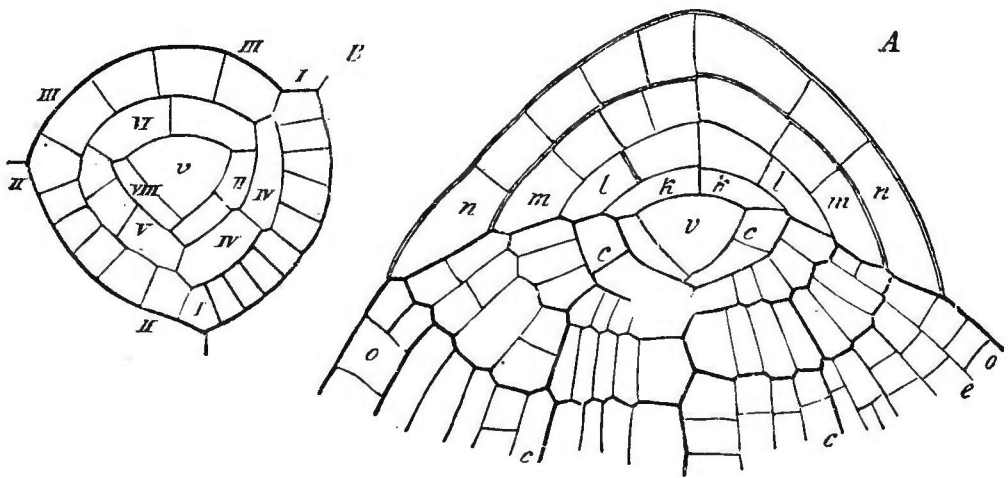


Fig. 406. — Cloisonnement progressif du méristème double dans la racine des Fougères. La cellule mère produit quatre séries de segments : trois vers le bas, une vers le haut. A, coupe longitudinale de l'extrémité de la racine d'une Pteride (*Pteris hastata*). B, coupe transversale de cette extrémité dans une Doradille (*Asplenium filix-femina*), passant par la cellule mère (d'après Nägeli et Leitgeb).



tardent pas à se diviser dans les trois directions de manière à produire un méristème supérieur; elle n'est donc plus terminale, mais enveloppée de toutes parts par le méristème qu'elle engendre. Après trois cloisons parallèles aux faces planes, il s'en fait régulièrement une parallèlement à la face courbe; les quatre faces de la cellule se découpent donc ici chacune à son tour de la même manière, en formant quatre séries de segments superposés. En passant à l'état de tissu définitif, le méristème inférieur engendre le corps de la racine, le méristème supérieur la coiffe. On y reviendra plus loin.

**Formation du méristème par un groupe de cellules mères.** — Si le méristème procède non plus d'une grande cellule mère commune, mais d'un groupe plus ou moins considérable de petites cellules mères juxtaposées, il y a encore deux cas à distinguer, suivant que le groupe de cellules mères ne forme de méristème que vers le bas en demeurant terminal, ou qu'il en produit également vers le haut en se trouvant recouvert.

1° *Le groupe des cellules mères ne produit de méristème que vers le bas.* — Le cas le plus simple est celui où toutes les cellules mères, de tout point équivalentes, se cloisonnent de la même manière pour former un méristème homogène qui ne commence à se différencier que plus bas. L'ensemble des petites cellules mères se comporte alors comme une grande cellule mère unique. Il en est ainsi dans le thalle de certaines Algues, où les cellules mères sont disposées côte à côte soit en une série marginale, comme dans la Taonie (*Taonia atomaria*), la Zonaire (*Zonaria parvula*), la Dictyoptéride (*Dictyopteris polypodioides*), etc., soit en une assise enveloppant tout le point végétatif, comme dans la Furcellaire (*Furcellaria fastigiata*). Il en est de même au sommet de la tige de certaines Sélaginelles (*S. arborescens*, *Pervillei*, *Wallichii*, *Lyallii*); dans le *S. Wallichii*, le groupe se réduit à deux cellules mères contiguës en forme de coin; c'est une transition vers les autres espèces de même genre, dont la tige ne possède qu'une seule cellule mère, ordinairement à trois faces planes. La même homogénéité des cellules mères se retrouve dans la tige des Lycopodes, des Isoètes et d'un certain nombre de Gymnospermes, comme les Pinées, les Cycades (*Cycas*), etc.

Ailleurs, le groupe des cellules mères se trouve plus ou moins profondément différencié, c'est-à-dire séparé en deux, trois, quatre, etc., groupes superposés, qui peuvent se réduire chacun à une seule cellule et qui se partagent le travail formateur. Suivant les plantes, le degré et le mode de partage sont différents, et l'on y reviendra plus tard au sujet de la tige des Phanérogames.

La spécialisation atteindrait son maximum, si chaque couche du tissu définitif, se continuant directement dans le point végétatif, y avait ses cellules mères propres; mais ce cas n'a pas été observé jusqu'ici.

2° *Le groupe des cellules mères produit du méristème sur tout son pourtour.* — Dans la racine, le groupe des cellules mères produit vers le haut un méristème qui le recouvre et qui est destiné à devenir la coiffe. Il est d'ordinaire différencié et se décompose en trois groupes superposés, pouvant se réduire chacun à une seule cellule mère, et qui produisent chacun une portion déterminée du méristème. Le supérieur donne le méristème de la coiffe, l'inférieur

celui de la région centrale, le moyen celui de la région intermédiaire. On reviendra plus loin sur ce sujet.

**Tissus secondaires et méristème secondaire.** — Les tissus qui dérivent, comme on vient de le voir, de la différenciation du méristème terminal ou intercalaire du corps sont nommés *primaires* et ce méristème lui-même est dit *primitif*. Dans les Thallophytes, les Muscinées et la plupart des Cryptogames vasculaires, il ne s'en fait pas d'autre. Dans la tige et la racine de la plupart des Phanérogames, au contraire, surtout chez les Gymnospermes et les Dicotylédones, on voit apparaître tôt ou tard, au milieu des tissus primaires, des *tissus secondaires* qui s'y surajoutent ou s'y substituent. A cet effet, une série de cellules disposées le plus souvent en une assise circulaire, différenciées mais demeurées vivantes, se modifient, perdent leurs caractères propres, repassent à l'état de cellules mères, se cloisonnent et forment un *méristème secondaire*, dont la différenciation ultérieure engendre les divers tissus secondaires (fig. 398, c). Tantôt le cloisonnement et la différenciation n'ont lieu que d'un seul côté, vers l'intérieur ou vers l'extérieur du membre ; le méristème est simple, enveloppant les tissus qu'il engendre ou enveloppé par eux. Le plus souvent le cloisonnement et la différenciation se produisent des deux côtés à la fois, en dehors et en dedans ; le méristème est double et demeure compris entre les deux massifs de tissus secondaires.

Tous les tissus secondaires sont semblables aux tissus primaires et, malgré leur origine différente, viennent se ranger dans les mêmes catégories.

**Classification des tissus.** — Variable comme elle est, l'origine du méristème, primitif ou secondaire, ne saurait offrir de base pour la classification des tissus qui dérivent de sa différenciation ultérieure. Il faut donc classer les tissus non d'après leur origine, mais d'après leurs caractères définitifs.

On est conduit alors à y distinguer tout d'abord deux grandes catégories. Dans les uns, les cellules du méristème, en se différenciant dans leur forme et dans leur structure, se conservent vivantes, avec un protoplasme actif et un noyau, capables de croître par elles-mêmes et de se cloisonner, susceptibles de revenir dans de certaines conditions à l'état de cellules mères en formant un méristème secondaire. Dans les autres, les cellules en se différenciant meurent, perdent leur protoplasme, leur noyau et en même temps la faculté de croître par elles-mêmes et de se cloisonner ; leur corps protoplasmique est remplacé par diverses matières solides ou liquides, ou par de l'air, tandis que leur membrane est conservée en totalité ou du moins en majeure partie.

Dans les tissus de la première classe, les cellules meurent aussi, il est vrai, après avoir rempli pendant un temps plus ou moins long le rôle particulier qui répond à leur différenciation spéciale. Mais ces deux genres de mort sont ordinairement faciles à distinguer : l'une, précoce et rapide, est contemporaine de la différenciation elle-même, qui la provoque ; l'autre, tardive et lente, n'arrive qu'un temps notable après la différenciation achevée. La première marque le début du fonctionnement spécial de la cellule, l'autre en marque l'épuisement et la fin. Nous distinguerons donc des tissus de cellules vivantes et des tissus de cellules mortes, ce dernier mot étant pris dans le sens qui vient d'être précisé.

Les tissus de cellules vivantes sont désignés en général sous le nom de *parenchymes*. Les uns doivent leur caractère spécial à la membrane des cellules, qui se subérifie en demeurant mince ou en s'épaississant dans le tissu *subéreux*, qui s'épaissit en se lignifiant plus ou moins fortement dans le tissu *scléreux*, en se gélifiant dans le tissu *gélatineux*, en restant à l'état de cellulose pure dans le *collenchyme*. D'autres doivent leur propriété particulière au contenu de leurs cellules, où dominant les chloroleucites dans le tissu *chlorophyllien*, les amyloleucites dans le tissu *amylacé*, les corps gras dans le tissu *oléagineux*, les hydroleucites dans le tissu *aqueux*, les divers produits de sécrétion dans le tissu *sécréteur*. D'autres enfin sont caractérisés par la forme et la disposition spéciale de leurs cellules, comme le tissu *stomatique*, dont les cellules en forme de rein s'associent deux par deux pour constituer les stomates, comme le tissu *absorbant*, dont les cellules se prolongent en poils simples et continus dans le milieu extérieur, pour y absorber l'eau et les matières dissoutes. Entre toutes ces formes de tissus vivants on observe naturellement bien des transitions, résultant d'une différenciation moins accusée.

Les tissus de cellules mortes doivent tous leurs propriétés particulières à la membrane de leurs cellules, qui est fortement épaissie et lignifiée dans le *sclérenchyme*; épaissie et lignifiée aussi, mais en outre ornée des sculptures les plus diverses, dans le tissu *vasculaire*; épaissie et munie de ponctuations criblées, mais restant à l'état de cellulose pure, dans le tissu *criblé*. Ici la séparation est plus nette et les transitions moins fréquentes. On en observe pourtant entre le sclérenchyme et le tissu vasculaire.

Enfin il y a des passages entre la première catégorie de tissus et la seconde, entre le parenchyme scléreux, par exemple, et le sclérenchyme, etc. Ces transitions n'ont pas lieu d'étonner puisque tous ces tissus dérivent de la même origine, savoir du méristème primitif ou secondaire.

Étudions maintenant les divers tissus que nous venons de distinguer.

## § 8

### Le tissu subéreux.

Caractérisé par la subérisation des membranes de ses cellules (p. 562), le tissu subéreux se présente sous trois aspects différents, suivant la localisation du phénomène. Si la subérisation n'a lieu que sur la face externe des cellules, elle porte le nom spécial de *cutinisation*, et le tissu est dit *cutineux*; si elle se produit sur toute la surface de la membrane, c'est le tissu subéreux proprement dit; enfin si elle ne s'opère que sur des plissements de la membrane échelonnés sur les faces latérales et transverses, c'est le tissu *plissé*.

**Tissu cutineux.** — L'assise de cellules qui occupe la périphérie de la tige et les feuilles des plantes aériennes est, dans la majeure partie de son étendue, le siège d'une cutinisation plus ou moins forte. La membrane cellulosique s'y épaissit le plus souvent davantage en dehors que sur les autres faces. Cet épaississement externe occupe parfois la plus grande partie du volume de la cellule, comme on le voit sur les branches âgées du Gui (*Viscum*), du Houx (*Ilex*),

(fig. 407 et 408), du Laurier (*Laurus*), du Ménisperme (*Menispermum*), etc. De l'épaisse paroi externe aux minces parois latérales, le passage est tantôt brusque, tantôt progressif. Les faces latérales et internes sont munies de ponctuations; la face externe en est habituellement dépourvue. Elle en possède cependant quelquefois, par exemple dans les feuilles du Caféier (*Coffea*), de la Viorne (*Viburnum*), du Camélier (*Camellia*), des Graminées, du Sapin (*Abies*), du Cycade (*Cycas*), etc. La surface libre de la paroi externe est souvent lisse; il n'est pas rare cependant qu'elle porte diverses proéminences dessinant une sculpture en relief; ce sont des verrues obtuses dans la tige des Prêles (*Equisetum*), dans les feuilles des Crassulacées, d'Aloès (*Aloe verrucosa*), de Rubanier (*Sparganium*), etc.; ailleurs ce sont des bandelettes, tantôt assez larges et obtuses comme dans l'Hellébore (*Helleborus*) et l'OEillet (*Dianthus*), tantôt étroites et aiguës comme dans les feuilles d'Ail (*Allium*), d'Eucome (*Eucomis*), de Colocase (*Colocasia*), de Rumice (*Rumex*), etc. Ces bandelettes ou ces crêtes sont ordinairement droites et courent parallèlement dans le sens de la longueur de l'organe (fig. 407, *B*), rarement transversalement, comme dans l'Eucome (*Eucomis*); assez souvent elles sont ondulées, rameuses, anastomosées, comme dans le Poirier (*Pirus*), l'Hellébore (*Helleborus*), etc. Elles s'étendent habituellement sans discontinuité d'une cellule à l'autre.

Ainsi constituée, la face externe de la membrane des cellules périphériques transforme de bonne heure et complètement sa couche la plus extérieure en cutine, substance dont on connaît les caractères et les propriétés (p. 562).

Il se forme de la sorte une pellicule mince et hyaline, courant sans inter-

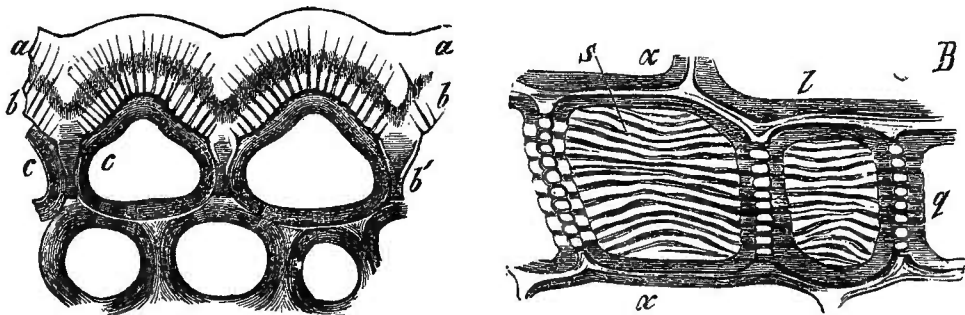


Fig. 407. — Épiderme de la nervure médiane de la feuille du Houx (*Ilex Aquifolium*), traité par le chlorure de zinc iodé. *A*, section transversale; *a*, cuticule incolore; *b*, couches cuticulaires jaunes; *c*, couche cellulosique bleue; les deux premières sont marquées de stries. *B*, vu de face; les stries *s* se prolongent d'une lule à l'autre par-dessus les cloisons transversales (Sachs).

ruption d'une cellule à l'autre, étroitement appliquée dès son plus jeune âge sur toute l'étendue de l'organe: c'est la *cuticule* (fig. 407 et 408). Par une macération avec la potasse, les acides étendus ou l'Amylobacter, on l'isole sur de grandes dimensions. Elle conserve ordinairement partout la même épaisseur en revêtant, s'il y a lieu, toutes les saillies de la membrane. Il est rare que les proéminences appartiennent à la cuticule elle-même, comme dans le Monotrope (*Monotropa*); elles se dissolvent alors dans la potasse bouillante. Quelquefois la cuticule, incapable de suivre longtemps l'épaississement de la membrane, éclate et se fend irrégulièrement, comme dans l'Erable (*Acer striatum*), le Négonde (*Negundo*), le Sophore (*Sophora japonica*).

Quand la membrane est mince, la cuticule recouvre directement la couche

interne formée de cellulose pure (beaucoup de Liliacées, Amaryllidées, Orchidées indigènes, Ombellifères), etc. Quand elle est épaisse, les couches moyennes sont imprégnées de cutine, dont elles offrent toutes les réactions, et dont on les débarrasse par les réactifs connus; ce sont les *couches cuticulaires* (fig. 407 et 408). Dans la grande majorité des cas, les couches cuticulaires forment une lame nettement limitée en dedans vis-à-vis de la zone la plus interne restée à l'état de cellulose pure. Cette lame a quelquefois partout la même épaisseur, comme dans les feuilles d'Oeillet (*Dianthus Caryophyllus*), d'Hellébore (*Helleborus foetidus*), de Vanille (*Vanilla*), de Galanthe (*Galanthus nivalis*); mais le plus souvent elle envoie au milieu des faces latérales des prolongements en forme de coins (fig. 407), qui ne s'avancent pas jusqu'à la face interne, ou qui y parviennent (fig. 408) et s'y unissent avec les lames mitoyennes également cutinisées des cellules sous-jacentes; on en voit des exemples dans les feuilles du Phorme (*Phormium tenax*), du Houx (*Ilex*), du Pin (*Pinus*), dans les branches de Jasmin (*Jasminum officinale*), d'Ephédre (*Ephedra distachya*). La limite interne des couches cuticulaires est souvent lisse, parfois hérissée de dents qui s'enfoncent dans la couche non cutinisée, comme dans l'Aloès (*Aloe*), l'Epidendre (*Epidendrum ciliare*), le Fragon (*Ruscus aculeatus*). La zone interne de la membrane, restée à l'état de cellulose pure, est quelquefois assez épaisse et formée de plusieurs couches, comme dans les feuilles de Pin (*Pinus*), d'Aloès (*Aloe*), d'Agave (*Agave*), de Fragon (*Ruscus*), etc.; mais le plus souvent elle est très mince et il faut du soin pour l'apercevoir, comme dans les feuilles d'Hakée (*Hakea*), d'Hoyer (*Hoya*), d'If (*Taxus*) (face inférieure), dans les branches de Gui (*Viscum*), If (*Taxus*), Houx (*Ilex*), Rosier (*Rosa*), etc. Quelquefois elle manque entièrement contre la paroi externe, qui est cutinisée dans toute son épaisseur: feuille d'If (*Taxus*) (face supérieure), tige de Kleinie (*Kleinia nerifolia*), etc. Il arrive enfin qu'on n'aperçoit aucune limite interne aux couches cuticulaires, soit parce que la couche la plus intérieure, qui n'est pas du tout cutinisée, passe par degrés insensibles aux couches cuticulaires: tige de Psilote (*Psilotum*), de Sélaginelle (*Selaginella*), etc., soit parce que la membrane de la cellule est cutinisée tout autour et dans toute son épaisseur: feuille de Sapin (*Abies*), d'Elyme (*Elymus arenarius*), tige de deux ans de Nérieron (*Nerium Oleander*), beaucoup de tiges et pétioles de Fougères, etc. Dans ce dernier cas, l'assise périphérique résiste tout entière à la macération.

La cuticule et les couches cuticulaires sont constamment imprégnées de cire. Quand la cérification est très abondante, elle se complique assez souvent; une partie de la cire exsude alors de la cuticule et vient recouvrir la surface de ce dépôt cireux qui a été étudié (p. 71, fig. 37 et 38).

En outre, le tissu cutineux est souvent incrusté de matières minérales, notamment de silice, d'oxalate et de carbonate de chaux, qui lui donnent plus

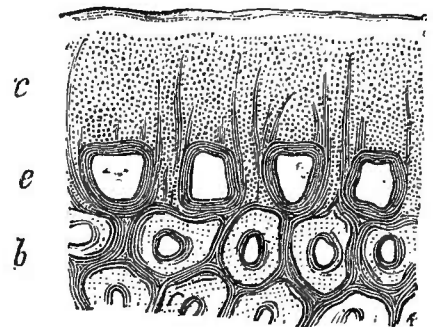


Fig. 408. — Section transversale de l'épiderme de la feuille du Dasylire (*Dasylirion acrostichum*); e, cellules épidermiques avec leurs couches cuticulaires c, recouvertes par la cuticule (d'après Reinke).

de solidité et de dureté. Aussi laisse-t-il un squelette après l'incinération. C'est surtout dans la cuticule et les couches cuticulaires que s'accumule la silice, comme dans les Prêles (*Equisetum*), les Calames (*Calamus*), les Graminées, les feuilles d'Orme (*Ulmus*), de Figuier (*Ficus*), etc. L'oxalate de chaux se montre sous forme de granules ou de cristaux très nets, surtout dans les couches cuticulaires (fig. 379, B), comme dans les feuilles du Cyprès (*Cupressus*), de l'If (*Taxus*), du Dragonnier (*Dracæna*), de la Welwitschie (*Welwitschia*), etc. Il y est parfois assez abondant pour que l'organe lui doive une coloration blanc mat, comme dans diverses Joubarbes (*Sempervivum*) et Ficoïdes (*Mesembrianthemum*). Le carbonate de chaux incruste souvent sous forme de fins granules la membrane externe des cellules périphériques; mais c'est dans les cystolithes étudiés plus haut (p. 570, fig. 381), qu'il atteint son plus beau développement.

Grâce à l'épaississement, à la cutinisation, à la cérification et à la minéralisation de la face externe des membranes de l'unique assise cellulaire qui le constitue, le tissu cutineux protège efficacement les membres aériens de la plante contre le milieu extérieur. C'est là son rôle spécial. Quant au protoplasme de ses cellules, il n'offre rien de particulier, si ce n'est qu'il est abondamment muni de suc cellulaire et souvent dépourvu de chloroleucites. Pourtant il renferme des chloroleucites chez un grand nombre de Fougères et de Dicotylédones, surtout à la face inférieure des feuilles.

**Poils cutineux.** — Ça et là une cellule de l'assise périphérique ainsi cutinisée se développe perpendiculairement à la surface, en formant comme on sait un poil (p. 69), dont le pied demeure encastré dans les cellules voisines et parfois même plonge profondément dans le tissu sous-jacent. Les cellules qui bordent le poil sont quelquefois semblables aux autres cellules périphériques, mais très souvent elles prennent une forme différente et constituent autant de *cellules annexes* du poil, disposées ordinairement en rosette autour du pied. Quelquefois le tissu sous-jacent se soulève en protubérance au-dessous des poils, qui se trouvent portés au sommet d'une émergence, comme chez les Cardères (*Dipsacus*), chez diverses Morelles (*Solanum*), etc. Ou bien, au contraire, il s'y déprime en bouteille pour former une crypte (p. 70); celle-ci enferme et cache parfois complètement les poils qui en tapissent le fond, comme dans la feuille des Pleurothalles (*Pleurothallis*), de l'Octomérie (*Octomeria*), du Nérion (*Nerium*) (fig. 35), etc.

Les poils cutineux n'ont quelquefois qu'une existence éphémère. Dans le bourgeon, les feuilles en sont abondamment recouvertes; lorsqu'elles s'épanouissent, l'épaisseur du revêtement diminue, à la fois parce que la croissance écarte les poils et parce que ceux-ci s'atrophient. Certaines feuilles entièrement glabres à l'état adulte, celles du Figuier élastique (*Ficus elastica*), par exemple, étaient velues dans le bourgeon.

**Forme des poils.** — La forme des poils est infiniment variée. Il est rare que la surface d'un membre n'en porte que d'une seule sorte (feuille des Élagnées, Broméliacées, etc.). Bien plus souvent, on y rencontre mélangés des poils de formes et de propriétés très différentes, parfois jusqu'à cinq espèces distinctes. Toutes ces formes peuvent se grouper comme il suit. Si la cellule,

en s'allongeant perpendiculairement à la surface, ne se cloisonne pas, le poil est et demeure *unicellulaire*. Si elle prend des cloisons transversales, le poil se trouve finalement composé d'une file de cellules superposées, dont la plus basse est le pied, il est *unisérié*. Si elle se cloisonne successivement dans les trois directions en formant une masse solide, le poil est *massif*. Dans chacun de ces trois cas, il peut d'ailleurs demeurer simple ou se ramifier ; d'où six modifications principales, entre lesquelles on rencontre tous les intermédiaires et qu'il convient d'étudier de plus près.

**1° Poils unicellulaires.** — Si le poil, terminé en cône obtus, ne fait qu'une médiocre saillie au-dessus de la surface générale, il forme ce qu'on appelle une *papille* (fig. 409, *a*) ; c'est à des papilles rapprochées que les pétales doivent leur aspect velouté et les stigmates du pistil le liquide qui les mouille. Ces papilles se renflent parfois en sphères, qui se touchent de tous côtés, comme dans la feuille des Rochées (*Rochea falcata, longifolia*), ou qui paraissent comme autant de perles brillantes çà et là, par exemple dans la feuille de la Ficoïde cristalline (*Mesembrianthemum crystallinum*), de la Tétragonie (*Tetragonia expansa*), de l'Oxalide charnue (*Oxalis carnosa*), dans les très jeunes feuilles de diverses Pipéracées, etc.

Le plus souvent le poil s'allonge davantage perpendiculairement à la surface, en forme de cône plus ou moins aigu (*c*) et peut acquérir ainsi une très grande longueur, comme on le voit à la surface des graines du Cotonnier (*Gossypium*). Il renfle parfois son sommet en une tête sphérique (*b*). Les feuilles portent souvent de ces longs poils coniques, comme dans les Borrâginées, Loasées, Urticées, et certaines Crucifères, par exemple le Chou (*Brassica*), la Moutarde (*Sinapis*), etc. Souvent leur pied renflé, entouré d'une ceinture de cellules annexes, plonge dans le tissu sous-jacent, qui parfois se soulève en émergence au-dessous d'eux (*d, g*). Certains d'entre eux, notamment dans les Loases (*Loasa*), Orties (*Urtica*), Jatrophiés (*Jatropha urens*), etc., terminés d'ordinaire par un bouton recourbé, se distinguent par les propriétés spéciales de leur membrane et de leur contenu, et sont nommés *poils urticants* (*e, f, g*).

En s'allongeant perpendiculairement à la surface, le poil unicellulaire se ramifie souvent de diverses façons. Quelquefois c'est par poussée latérale ; le plus souvent c'est par dichotomie ou polytomie, comme dans un grand nombre de Crucifères, où les branches successives se dirigent tantôt obliquement, comme dans la Farsétie (*Farsetia incana*), la Mathiole (*Mathiola arbo-*

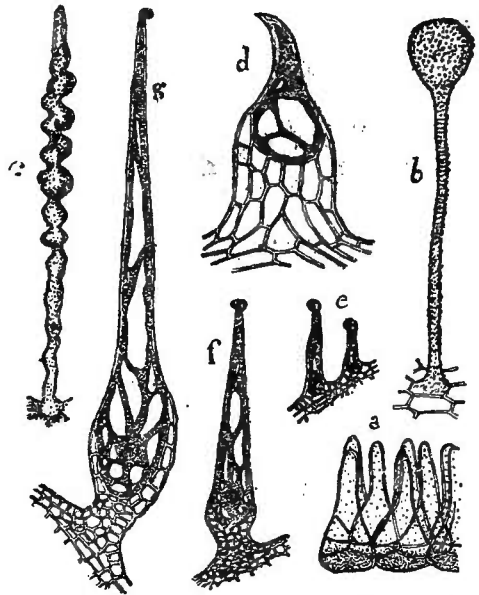


Fig. 409. — Diverses formes de poils unicellulaires : *a*, papilles de la corolle d'une Primèvre (*Primula sinensis*) ; *b*, poil renflé en tête de la corolle d'un Mûslier (*Antirrhinum majus*) ; *c*, poil variqueux de la corolle d'une Violette (*Viola altaica*) ; *d*, poil en crochet de la tige de la Garance (*Rubia tinctorum*) ; *e, f, g*, divers états du développement d'un poil urticant d'Ortie (*Urtica dioica*), montrant le protoplasme, le noyau et le suc cellulaire (d'après Kny).

*rescens*), etc., tantôt parallèlement à la surface en forme d'étoile aplatie (fig. 410, 2), comme dans la Capselle (*Capsella bursa-pastoris*) avec 2—4 branches simples, l'Alysse (*Alyssum petraeum*) avec 3—4 rayons une à deux fois bifurqués, la Deutzie (*Deutzia scabra*) avec 9—10 rayons simples, etc. Si la

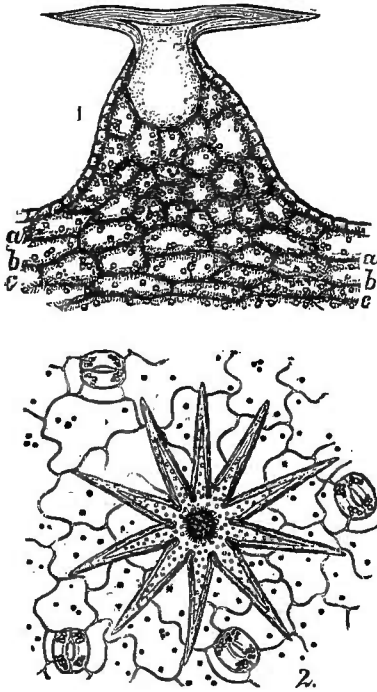


Fig. 410. — Poils unicellulaires rameux. 1, poil en navette sur une émergence, du Houblon; 2, poil étoilé de la Deutzie.

cellule se divise immédiatement en deux branches dirigées dans le prolongement l'une de l'autre parallèlement à la surface, le poil prend la forme d'une navette couchée sur l'assise périphérique où elle est fixée par son milieu, comme dans la Giroflée (*Cheiranthus Cheiri*), le Vélar (*Erysimum canescens*), les Malpighiacées, certains Galèges (*Galega*), Astragales (*Astragalus*), Erables (*Acer*), Verveines (*Verbena*), Apocyns (*Apocynum*), etc. Les poils en navette du Houblon (*Humulus*) sont portés sur des émergences (fig. 410, 1).

2° **Poils unisériés.** — Le poil unisérié peut ne comprendre que deux cellules, l'une pour le pied, l'autre pour le corps; mais le plus souvent il est constitué par un plus grand nombre de cellules empilées. Il peut d'ailleurs prendre les mêmes formes que le poil unicellulaire. La forme allongée, filamenteuse ou conique, est de toutes la plus fréquente (feuilles des Cucurbitacées, la plupart des Labiées, beaucoup de Composées, etc.).

Ceux qui revêtent la base de la feuille de divers Cibotes (*Cibotium*) peuvent atteindre jusqu'à 3 centimètres de longueur. La cellule terminale s'y renfle quelquefois en une tête sphérique (Labiées, etc.).

Ils peuvent se ramifier en dichotomie : en forme de navette, comme dans le Pyrèthre (*Pyrethrum*), la Tanaisie (*Tanacetum*), l'Armoise (*Artemisia*), ou d'étoile, comme dans l'Epervière (*Hieracium Pilosella*), le Polypode (*Polypodium Lingua*), l'Utriculaire (*Utricularia*), etc. Mais le plus souvent leur ramification est latérale, avec branches isolées : Nicandre (*Nicandra*), certaines Lavandes (*Lavandula elegans*), Romarin (*Rosmarinus*), etc., ou verticillées, certaines autres Lavandes (*Lavandula vera*), diverses Molènes (*Verbascum*), etc.

3° **Poils massifs.** — Un poil peut être massif (fig. 411) à deux degrés : à son extrémité seulement, son pied demeurant unisérié ( $\alpha$ ,  $b$ ,  $c$ ), ou dans toute son étendue, son pied comprenant lui-même plusieurs rangées de cellules ( $a$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ).

Dans le premier cas, le poil est d'abord unisérié, puis prend des cloisons longitudinales dans sa cellule terminale. Tels sont les poils dits *écailleux*, formés d'un disque de cellules ou de séries de cellules rayonnantes, fixé à son centre parallèlement à l'épiderme par un pied très court : Oléacées, Jasménées, Éléagnées, Morelle (*Solanum argenteum*), Croton (*Croton nitens*), Myrice (*Myrica cerifera*), Callitriche (*Callitriche*), Pesse (*Hippuris*), beaucoup de Broméliacées, de Fougères, jeunes feuilles de certains Palmiers, etc. Les plus



simples de ces poils écailleux établissent une transition vers les poils étoilés.

Dans le second cas, la cellule mère se divise d'abord par des cloisons longitudinales, et l'ensemble des cellules ainsi formées proémine plus tard et

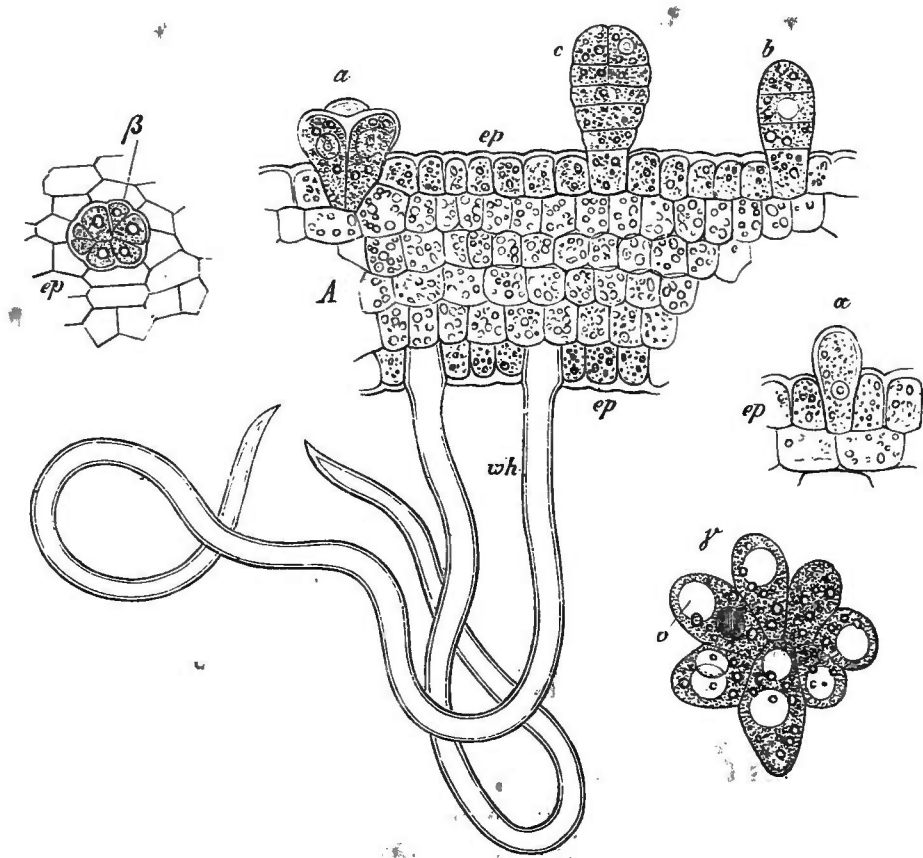


Fig. 411. — Développement des poils sur le calice de la Guimauve (*Athya rosea*). *wh*; poils unicellulaires, laineux, de la face inférieure ; *a*, *b*, *c*, états successifs d'un poil massif ; *a*, *β*, *γ*, états successifs d'un poil en bouquet (Sachs).

se développe perpendiculairement à la surface. Massif dans toute son étendue, le poil peut revêtir diverses formes, se terminer en pointe ou en tête, ou se décomposer au sommet en un pinceau de poils désormais unicellulaires, comme chez le Dent-de-lion (*Leontodon hastile*), certaines Mélastomacées, divers Morelles (*Solanum*), Crotons (*Croton*), Corrées (*Correa*), etc. Sur ses flancs, les cellules périphériques proéminent parfois en forme de dents comme dans l'Épervière (*Hieracium*), le Pavot (*Papaver*), le Mimose (*Mimosa*), etc. Si le pied massif se décompose, au niveau même de la surface, en autant de poils unicellulaires ou unisériés qu'il comprend de cellules juxtaposées, on obtient de la sorte un bouquet de poils divergents qui ressemble à un poil étoilé, c'est ce qu'on voit dans les feuilles de beaucoup de Malvacées (fig. 411, *a*, *β*, *γ*), Cistées, divers Crotons (*Croton*), le Chêne *Quercus*), le Platan (*Platanus*), etc., avec poils unicellulaires, et chez le Marrube (*Marrubium*), avec poils unisériés.

Les poils massifs sont souvent portés au sommet d'émergences, comme dans le Groseillier (*Ribes*), etc. En durcissant leurs cellules, ils peuvent eux-mêmes parfois prendre l'aspect d'émergences, au point d'avoir été longtemps regardés comme tels; il en est ainsi par exemple des aiguillons des Ronces (*Rubus*

*cæsius, idæus, etc.*) et de ceux du pétiole du Chaméropé (*Chamærops humilis*).

**Structure des poils.** — Dans leur jeunesse, les poils sont pourvus d'un corps protoplasmique volumineux et, par leur situation externe, jointe à leur grande dimension, ils se montrent très favorables à l'étude du protoplasme. Plus tard, ils se comportent de deux manières. Les uns demeurent, comme les cellules périphériques voisines, pourvus d'un sac protoplasmique avec un noyau, entourant un grand hydroleucite plein de suc cellulaire, et par conséquent transparents. Les autres se dessèchent bientôt, se remplissent d'air et deviennent opaques.

Les premiers sont le plus souvent incolores, quelquefois pourvus de grains de chlorophylle ou d'autres pigments. Les poils dits urticants des Orties (fig. 409, *e, f, g*), des Loasées, etc., se distinguent par leur pointe rigide et cassante, qui se brise au contact de la peau et laisse échapper dans la blessure une gouttelette de suc irritant. Ce suc est acide, comme celui de la plupart des cellules, et l'acide paraît être de l'acide formique. La substance irritante est encore inconnue; on ignore même si elle est contenue dans le suc cellulaire ou dans le protoplasme. La cellule terminale, ou le groupe de cellules terminales des poils en tête, renferme souvent un protoplasme très réfringent contenant de l'huile essentielle ou de la résine. Quelquefois on voit alors les membranes se liquéfier et, se confondant avec les contenus, former une sphère oléo-résineuse enveloppée par la cuticule, comme dans la Sauge (*Salvia*), etc.

Les poils aérifères forment à la surface des organes un duvet opaque, dont la couleur et l'éclat varient suivant la nature des membranes. Ils forment le revêtement laineux des feuilles de beaucoup de Labiées: Épiaire (*Stachys*), Germandrée (*Teucrium*), Sauge (*Salvia*), etc., et de Composées: Gnaphale (*Gnaphalium*), etc., des Molénés (*Verbascum*), Banksies (*Banksia*), Ronces (*Rubus idæus*), etc., le duvet soyeux des Armoises (*Artemisia*), Alchimilles (*Alchemilla alpina*), etc., les écailles argentées ou brunes des Éléagnées, Broméliacées, de divers Crotons (*Croton*), Morelles (*Solanum*), Oliviers (*Olea*), les écailles brunes des Fougères, etc.

Quant aux membranes des poils, elles présentent d'une façon générale les mêmes caractères que celles des cellules cutineuses voisines, et leurs cloisons se comportent comme les faces latérales et internes de ces cellules. La cuticule s'étend sans discontinuité sur toute la surface du poil. Plus fréquemment que celle des cellules voisines, la membrane des poils projette vers l'extérieur des épaisissements locaux en forme de pointes aiguës, de verrues ou de bandelettes. Quelquefois elle s'épaissit beaucoup (fig. 410, 1), au point même de faire disparaître la cavité, et se lignifie fortement. Le poil devient rigide et piquant, comme dans la Malpighie (*Malpighia urens*), les Borriginées, les Cucurbitacées, etc. Ailleurs elle se recouvre de petits cristaux en bâtonnets ou en aiguilles, disposés perpendiculairement à sa surface, formés d'une matière résineuse ou grasse, soluble dans l'alcool à froid. C'est ainsi que les cellules sphériques qui terminent les poils dits *pulvérulents* de certaines Fougères et de certaines Auricules (*Auricula*) se montrent recouvertes d'une fine farine blanche (*Gymnogramme tartarea, calomelanos, Notholæna*

*nivea*, *Cheilanthes*, *Auricula ursi*, *farinosa*, etc.); ou jaune d'or (*Gymnogramme sulfurea*, *Pteris aurata*, *Auricula marginata*, etc.).

**Tissu subéreux proprement dit.** — L'assise qui dans la racine s'étend au dessous de l'assise superficielle absorbante subérifie ses membranes dans toute son étendue et constitue ainsi un parenchyme subéreux primaire. En outre, il se fait très souvent dans la tige et la racine des Phanérogames terrestres, surtout des Dicotylédones et des Gymnospermes, un tissu secondaire qui subérifie les membranes de ses cellules sur toutes leurs faces et devient un parenchyme subéreux secondaire. Celui-ci vient remplacer dans son rôle protecteur, d'une part le parenchyme subéreux primaire dans la racine, d'autre part le tissu cutineux, qui est toujours primaire, dans la tige.

La membrane des cellules subéreuses est tantôt mince et homogène, tantôt plus ou moins épaisse et marquée de ponctuations; l'épaississement peut se faire également tout autour, comme dans la tige du Hêtre (*Fagus*), etc., ou surtout sur la face externe, comme dans le Saule (*Salix*), etc., ou davantage sur la face interne, comme dans le Néflier (*Mespilus*), la Viorne (*Viburnum*), etc. Avec des membranes minces, le tissu subéreux est *mou*, avec des membranes épaisses, il est *dur*. Quand il s'accroît en épaisseur par adjonction de cellules nouvelles, comme lorsqu'il est secondaire, le tissu subéreux peut offrir une alternance régulière de couches molles et de couches dures, comme on le voit notamment dans la tige du Bouleau (*Betula*), du Chêne liège (*Quercus Suber*), de l'Erable champêtre (*Acer campestre*), dans le renflement inférieur de la tige de la Testudinaire (*Testudinaria*), etc.

On n'a pas à revenir ici sur la subérisation de la membrane, qui est remarquable par sa précocité (voy. p. 503). En outre, la membrane est parfois silicifiée, comme dans la Boswellie (*Boswellia*).

Après la subérisation de la membrane, les cellules demeurent munies d'un protoplasme, avec un noyau et des hydroleucites. Elles sont ordinairement dépourvues de chloroleucites, de sorte que le jeune tissu subéreux est transparent; quelquefois pourtant elles prennent de la chlorophylle, comme dans la tige du Sureau (*Sambucus*).

**Tissu plissé.** — L'assise profonde du parenchyme qui, dans la racine et la tige, enveloppe la région centrale du membre et qui, dans le limbe des feuilles, entoure individuellement chaque nervure, a ses cellules intimement unies entre elles sur leurs faces latérales et transverses. Ces faces sont munies chacune d'une série de plissements échelonnés plus ou moins larges, formant tout autour des cellules un cadre de petites dents qui les engrènent fortement. Les plissements des parois latérales se voient de face sur les coupes

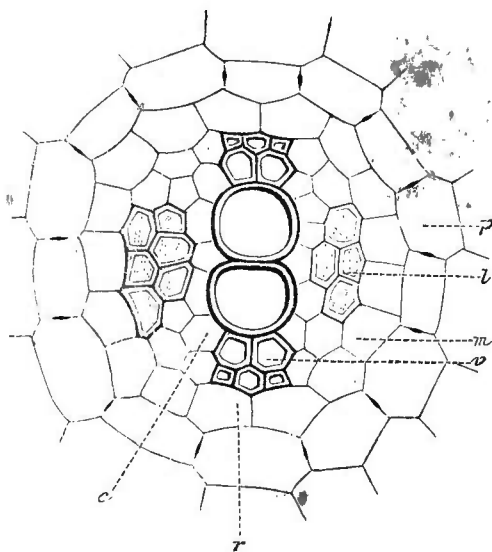


Fig. 412. — Section transversale d'une racine d'Ail (*Allium Cepa*), montrant la région centrale *r m l v c* entourée par une assise de tissu plissé *p*, portant des marques noires sur les cloisons radiales.

radiales et de champ sur les coupes tangentielles; sur la section transversale, ils paraissent comme autant de petits points ou de petites raies sombres sur chaque cloison radiale (fig. 442, *p*). Ces marques noires, dont la largeur mesure celle des plissements, permettent de distinguer immédiatement cette assise plissée du reste du parenchyme. En outre, la membrane de ces cellules se subérise promptement. La subérisation porte d'abord sur les plissements et s'y maintient quelquefois localisée. Mais le plus souvent elle s'étend plus tard à toute la membrane. Cette assise plissée constitue donc bien une variété du parenchyme subéreux.

L'assise subéreuse qui, dans la racine, s'étend comme il a été dit plus haut, sous l'assise absorbante périphérique, offre aussi parfois, sur ses faces latérales et transverses, des plissements bien marqués, par où commence la subérisation. Enfin le tissu subéreux secondaire de la tige et de la racine offre quelquefois çà et là, parmi ses assises ordinaires, une ou plusieurs assises de cellules plus plates, munies, sur les faces latérales et transverses, de plissements échelonnés, de bonne heure subérisés (Myrtacées, Oënothéracées, Hypéricacées, Saxifragées, beaucoup de Rosacées, etc.). La forme plissée du tissu subéreux se rencontre donc aussi bien parmi les tissus secondaires que parmi les tissus primaires.

Qu'il soit primaire ou secondaire, et dans le premier cas voisin de la périphérie ou profondément situé, le tissu plissé épaissit parfois la membrane de ses cellules après la subérisation. Tantôt l'épaississement est égal tout autour; tantôt il est plus fort en dedans et sur les côtés qu'en dehors, comme il arrive souvent dans l'assise plissée primaire profonde, par exemple dans la racine de l'Asperge (*Asparagus*), du Smilace (*Smilax*), du Dragonnier (*Dracæna*), etc., ou dans la tige des Cypéracées, etc; tantôt il est au contraire plus fort en dehors et sur les côtés qu'en dedans, comme il arrive fréquemment dans l'assise plissée primaire voisine de la surface. Dans le tissu subéreux secondaire, chaque assise plissée devient ainsi plus tard une assise subéreuse dure, alternant avec les assises non plissées, qui restent molles. Une fois épaissies, les parois latérales et transverses ne laissent plus voir leurs plissements; mais ils reparaissent si l'on détruit par l'acide sulfurique la masse surajoutée.

## § 9

### Les parenchymes à membranes épaisses.

Quand elle s'épaissit, sans se subériser, la membrane des cellules parenchymateuses tantôt se maintient à l'état de cellulose pure en prenant un éclat particulier et des propriétés physiques spéciales, pour former ce qu'on appelle le *collenchyme*, tantôt se lignifie plus ou moins fortement, durcit et constitue le parenchyme *scléreux*, tantôt enfin se transforme partiellement en gelée et donne naissance au tissu *gélatineux*.

**Collenchyme** (1). — Le collenchyme forme dans les tiges, les pétioles et

(1) Schwendener : *Das mechanische Princip*, Leipzig, 1874. — Haberlandt : *Entwicklungsgeschichte des mechan. Gewebesystems der Pflanzen*. Leipzig, 1879. — Ambronn : *Ent-*

les nervures d'un grand nombre de plantes une couche continue, comme dans le Philodendre (*Philodendron*), le Lierre (*Hedera*), etc., ou des faisceaux séparés, comme dans le Gouet (*Arum*), la Colocase (*Colocasia*), la Tradescantie (*Tradescantia*), les Ombellifères, les Pipérées, les Labiées, la Clématite (*Clematis*), l'Anserine (*Chenopodium*), etc., qui s'étendent soit directement sous l'assise cutineuse, soit à diverses profondeurs au sein du parenchyme ordinaire.

Les cellules du collenchyme sont toujours allongées, mais à des degrés très différents : faiblement, si l'épaississement y est tardif et s'opère lorsque le membre a presque achevé sa croissance; fortement, s'il est précoce et si le membre s'accroît pendant longtemps. Dans ce dernier cas, qui est de beaucoup le plus fréquent, les cellules peuvent atteindre 3 millimètres de longueur et au delà. Il convient donc de distinguer le collenchyme à cellules courtes, séparées par des cloisons transverses horizontales (couche de collenchyme de la tige des Ombellifères, des Bégoniées, fig. 360, p. 547, etc.) et le collenchyme à cellules longues, terminées en pointe et souvent partagées en compartiments par de minces cloisons (faisceaux de collenchyme du Gouet, de la Colocase, des Ombellifères, Pipérées, Labiées. etc.). Dans le premier, qui fait transition vers le parenchyme ordinaire, l'épaississement est ordinairement localisé sur les arêtes des cellules, en forme de montants saillants dans l'intérieur (fig. 360, v), et les ponctuations des faces en contact sont arrondies ou étirées transversalement. Dans le second, l'épaississement est ordinairement uniforme sur tout le pourtour et les ponctuations sont presque toujours étirées suivant la longueur.

Dans tous les cas, la membrane épaissie est fortement réfringente, brillante avec un reflet bleuâtre. Elle se colore en bleu par le chlorure de zinc iodé; elle n'est pas colorée par la phloroglucine et l'acide chlorhydrique : elle se compose donc de cellulose pure, sans lignification. Elle ne se gonfle pas dans l'eau, comme on l'a cru longtemps. Elle renferme un revêtement pariétal de protoplasme avec un noyau et du suc cellulaire. On y trouve presque toujours une petite quantité de grains de chlorophylle; il n'y en a pas dans les faisceaux de la Colocase et des Ombellifères.

Quoique formées de cellulose pure, les membranes du collenchyme ont pourtant une grande solidité; il faut pour les rompre une charge de 10 à 12 kilogrammes par millimètre carré, par exemple, dans la Livèche (*Levisticum*), le Fenouil (*Fœniculum*), le Léonure (*Leonurus*). En même temps, elles sont peu élastiques : une charge de 1 et 1/2 à 2 kilogrammes suffit pour y provoquer un allongement durable. Cette ductilité explique que le collenchyme puisse, quoique déjà fortement épaissi, suivre sans se rompre l'allongement intercalaire des membres. Le rôle propre de ce tissu est donc de soutenir l'organe qui le renferme, sans l'empêcher de croître.

**Parenchyme scléreux.** — Le parenchyme scléreux se rencontre surtout abondamment développé dans le bois secondaire de la tige et de la racine des Dicotylédones, dans la tige, la feuille et la racine des Fougères, et ça et là dans un grand nombre de plantes. Avec le collenchyme que l'on vient d'étu-

dier, avec le sclérenchyme dont il sera question plus loin, il contribue à donner aux organes la solidité qui leur est nécessaire.

Intimement unies en couches ou en faisceaux, sans laisser entre elles de méats, ses cellules sont généralement allongées en prisme, avec des faces transverses horizontales ou plus ou moins obliques. Dans leur membrane épaissie et lignifiée, pourvue de ponctuations simples ou de canalicules (fig. 363, A), parfois incolore, parfois colorée en brun comme dans les Fougères, elles renferment un corps protoplasmique avec son noyau, du suc cellulaire et souvent des grains d'amidon mis en réserve. Quand une blessure vient à intéresser ce tissu, les cellules se modifient, passent à l'état de méristème secondaire, se cloisonnent et produisent un tissu secondaire de cicatrisation. Elles sont donc bien vivantes. Il y a cependant des cas où il est difficile de dire si l'on a affaire à du parenchyme scléreux ou à du sclérenchyme ; ces deux formes de tissu passent l'une à l'autre par d'insensibles transitions.

On observe aussi des intermédiaires entre le parenchyme scléreux proprement dit et le parenchyme à parois minces. La membrane ne s'épaissit alors et ne se lignifie que par endroits et demeure mince dans le reste de son étendue. Tantôt les places épaissies dessinent des bandes spiralées ou réticulées, comme dans les feuilles des *Pleurothalles* (*Pleurothallis*), les racines des *Cymbidies* (*Cymbidium*), des *Podocarpes* (*Podocarpus*), etc. Tantôt elles forment sur les faces latérales et transverses une bande plus ou moins saillante, qui entoure la cellule d'un cadre rectangulaire, comme dans la racine de beaucoup de Crucifères, de Rosacées, de Caprifoliacées, de Géraniacées, de Sapindacées, de Conifères, etc. Ensemble tous ces cadres lignifiés, qui se correspondent exactement d'une cellule à l'autre, forment un réseau de soutien.

**Tissu gélatineux.** — Quand les membranes en s'épaississant gélifient leur couche externe, les cellules paraissent plongées dans une gelée homogène, de consistance plus ou moins ferme, et le tissu devient gélatineux. Il en est ainsi dans le thalle d'un grand nombre d'Algues (Nostocacées, Bactériacées, Fuca-cées, etc.), dans l'appareil sporifère de divers Champignons (Trémellées, Ustilaginées, etc.), et çà et là aussi chez les Phanérogames, par exemple dans l'albumen du Caroubier (*Ceratonia*), dans les cellules périphériques de la graine du Lin (*Linum*), du Coignassier (*Cydonia*), etc., dans les cellules à mucilage des Malvacées, etc.

Si la gelée est de consistance très fluide ou soluble dans l'eau, les cellules se trouvent isolées dans un liquide ; le tissu est alors *aqueux* et en même temps dissocié. On en voit des exemples dans le thalle de diverses Algues (Desmidiées, Diatomées, Bactériacées, etc.), dans la formation des spores chez un grand nombre de Thallophytes, chez les Muscinées et les Cryptogames vasculaires, ainsi que dans la formation du pollen chez les Phanérogames.

Après ce qui a été dit de la gélification à la p. 563, fig. 372 à 375, nous pouvons nous borner ici à cette courte mention.

## § 10

## Les parenchymes à membranes minces.

Quand la membrane demeure mince et cellulosique, c'est au contenu et à la forme de leurs cellules que les tissus doivent leurs caractères spéciaux.

**Parenchyme chlorophyllien.** — Si le protoplasme renferme un grand nombre de chloroleucites, le parenchyme est dit *chlorophyllien*. Les feuilles et la zone externe des tiges aériennes ou aquatiques sont en majeure partie constituées par ce tissu; c'est lui aussi qui compose la totalité du corps dans la plupart des Algues et des Muscinées. Suivant la forme de ses cellules, il se présente sous quatre modifications différentes.

Si les cellules sont isodiamétriques ou allongées suivant l'axe du corps, et intimement unies ou du moins ne laissant entre elles que de petits méats, c'est le parenchyme chlorophyllien ordinaire, tel qu'on l'observe dans les tiges aériennes et dans les feuilles des plantes herbacées. Si les cellules sont fortement allongées perpendiculairement à la surface du corps et serrées les unes contre les autres en forme de palissade, le parenchyme est dit *palissadique*, comme on le voit à la face supérieure des feuilles des arbres et des arbustes (p. 70, fig. 35, *p*). Si les cellules arrondissent leurs angles et même prennent des angles rentrants en devenant sinueuses ou rameuses, elles laissent entre elles des espaces aérifères aussi grands qu'elles, des lacunes, et le parenchyme est dit *lacuneux*; on en voit de beaux exemples à la face inférieure des feuilles des arbres et des arbustes (p. 70, fig. 35, *l*). Enfin si les cellules, arrondies en forme de rein, sont groupées deux par deux autour d'un méat pour former des stomates, c'est le tissu *stomatique*, qui n'est, à vrai dire, qu'une variété du tissu chlorophyllien, mais dont l'importance est si grande et les caractères si particuliers qu'il est nécessaire de l'étudier de plus près.

**Tissu stomatique.** — Comme on l'a vu, p. 71 (fig. 36), un stomate est une paire de cellules réniformes appartenant à l'assise superficielle du corps, qui tournent l'une vers l'autre leur face concave, de manière à laisser entre elles une fente en forme de boutonnière, par laquelle un espace (*f*) laissé entre les cellules sous-jacentes, appelé *chambre sous-stomatique*, communique librement avec le milieu extérieur.

**Forme, grandeur et disposition des stomates.** — Vu de face, le stomate a la forme d'une ellipse, quelquefois étroite, le plus souvent large, rarement presque circulaire; par exception il est irrégulièrement quadrangulaire ou triangulaire dans la Salvinie (*Salvinia*) (fig. 413, *A, b*) et l'Azolle (*Azolla*). Courbées en croissant, les cellules stomatiques sont intimement unies par leurs extrémités l'une à l'autre et par leur face convexe aux cellules périphériques voisines. Le long de la fente, elles présentent le plus souvent chacune deux arêtes proéminentes, l'une en dehors, l'autre en dedans; aux extrémités de la fente, les deux arêtes externes se rapprochent et courent parallèlement côte à côte, mais sans s'unir; les deux internes font de même. Sur la coupe transversale, ces quatre arêtes, qui proviennent d'un épaississement local de

la membrane, ont l'aspect de petites dents ou de petites cornes (fig. 413). Entre

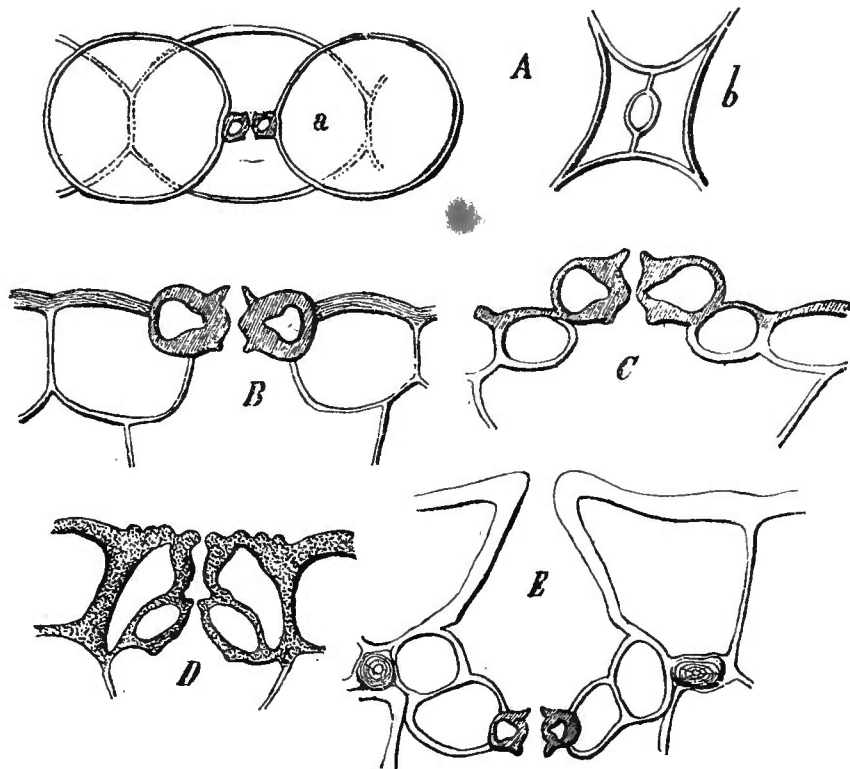


Fig. 413. — Diverses formes de stomates, vus en coupe transversale. A, dé la Salvinie (*Salvinia natans*); a, coupe transversale; b, vu de face. B, du Silène (*Silene inflata*). C, de l'Aneimie (*Aneimia fraxinifolia*). D, de la Prêle (*Equisetum limosum*). E, de l'Hakée (*Hakea ceratophylla*) (d'après Strasburger).

chaque arête et la fente, la cellule stomatique offre une rainure plus ou moins

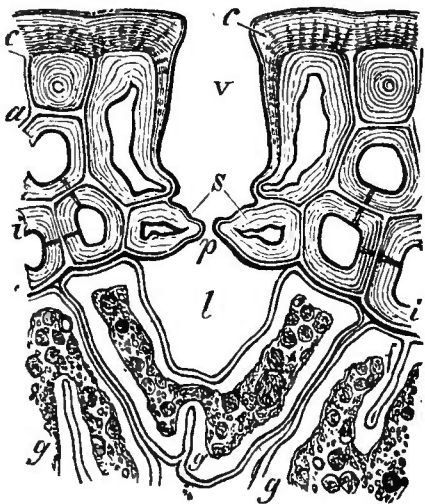


Fig. 414. — Un stomate de la feuille du Pin (*Pinus maritima*), en section transversale; s, cellules stomatiques sans arêtes; p, fente; v, puits; c, cuticule et couches cuticulaires; a, cellules périphériques épaissies tout autour; i, assises épaissies sous-périphériques; g, parenchyme vert (Sachs),

profonde. L'espace compris entre les arêtes externes et la fente forme, à l'entrée du stomate, une sorte d'antichambre; entre la fente et les arêtes internes, à la sortie du stomate, se trouve une arrière-chambre, ordinairement plus petite que la première. Il résulte de cette disposition que le stomate vu de face peut présenter quatre ellipses concentriques: le contour externe, celui de l'antichambre, celui de la fente et celui de l'arrière-chambre. Quelquefois l'arrière-chambre manque: Elyme (*Elymus*), Hakée (*Hakea*), Banksie (*Banksia*), etc.; ailleurs il n'y a pas d'arêtes et par conséquent ni antichambre, ni arrière-chambre: Conifères (fig. 414), Cycadées, Ephèdre (*Ephedra*), Psilote (*Psilotum*), Azolle (*Azolla*).

Les stomates sont ordinairement plus petits que les cellules de l'assise superficielle où ils sont enchâssés, quelquefois beaucoup plus petits, comme dans la Salvinie (fig. 413, A). En grandeur absolue, leur surface est le plus souvent



comprise entre  $0^{\text{mmq}}, 0002$  et  $0^{\text{mmq}}, 0008$ . Dans la Kaulfussie (*Kaulfussia*), ils sont beaucoup plus grands, au point d'être visibles à l'œil nu; il en est de même pour certains stomates aquifères dont il sera question plus loin. La dimension et la forme des cellules stomatiques, ainsi que la largeur de la fente qui les sépare, varient d'ailleurs dans le même stomate avec la turgescence. Quand celle-ci augmente, la fente s'élargit de plus en plus, jusqu'à un certain maximum; quand elle diminue et s'annule, la fente se rétrécit et se ferme. On reviendra plus loin sur ce mécanisme.

La hauteur des cellules stomatiques égale parfois celle des cellules périphériques voisines, comme dans la Jacinthe (*Hyacinthus*) (fig. 36), le Lis (*Lilium*), l'Hellébore (*Helleborus*), la Fuchsia (*Fuchsia*), etc. Ordinairement elle est plus petite, quelquefois même très petite; la situation des stomates en profondeur par rapport à l'épiderme peut offrir alors bien des variations, qui se rattachent à trois types. 1° Les cellules stomatiques affleurent à la surface externe du corps (fig. 413, *B*); la chambre sous-stomatique se prolonge alors dans l'épaisseur même de l'assise périphérique, comme dans l'Orchide (*Orchis*), les Commélinées, etc. 2° Les cellules stomatiques affleurent à la surface interne de l'assise périphérique; le stomate est situé au fond d'un puits formé par les cellules voisines, qui surplombent souvent de manière à en rétrécir beaucoup l'ouverture externe (fig. 413, *D, E*); ce puits donne accès dans l'antichambre. Avant d'entrer dans le corps, l'air doit alors franchir ordinairement quatre passages successifs. Ce cas est très fréquent sur les feuilles coriaces et les tiges vertes: Conifères (fig. 414), Cycadées, Aloès (*Aloe*), Agave (*Agave*), Iride (*Iris*), Ail (*Allium*), Figuier (*Ficus*), OEillet (*Dianthus*), Nélombe (*Nelumbo*), Protéacées, etc. 3° Les cellules stomatiques sont situées sensiblement dans le plan moyen de l'assise superficielle; le stomate a en même temps au-dessus de lui un petit puits et au-dessous de lui un prolongement de la chambre sous-stomatique (Salvinie, fig. 413, *A*), etc.

Enfin il arrive quelquefois que les cellules stomatiques, pressées par leurs voisines, sont soulevées au dessus de la surface externe du corps (fig. 413, *C*), sur laquelle les stomates paraissent posés, comme dans certaines Fougères (*Chrysodium vulgare*, *Aneimia hirta*), beaucoup de Protéacées et de Labiées, diverses Primevères (*Primula*), etc.

Sur les parties qui s'accroissent surtout en longueur, les stomates sont d'ordinaire orientés de manière à diriger leurs fentes parallèlement à l'axe; quelquefois au contraire, ils sont tous dirigés transversalement, comme dans la tige des Loranthacées et Santalacées, de la Salicorne (*Salicornia*), de la Casuarine (*Casuarina*), du Staphylier (*Staphylea*), etc. Sur les parties qui s'accroissent dans tous les sens, ils sont dirigés sans ordre.

**Cellules annexes des stomates.** — La face de contact des cellules stomatiques avec les cellules voisines est tantôt plane et dirigée soit perpendiculairement, soit obliquement à la surface (la plupart des stomates superficiels), tantôt concave du côté du stomate, qui se trouve alors plus ou moins complètement enveloppé par les cellules d'alentour (la plupart des stomates enfoncés: Amaryllide, Iride, Graminées, etc.). Dans ce dernier cas, on aperçoit, sur le stomate vu de face, un cinquième contour elliptique formé par le

raccordement des cellules stomatiques en haut et en bas avec les cellules voisines. Parfois le stomate, vu de face, se montre enveloppé dans la plus grande partie de son contour par l'une des cellules voisines, qui se recourbe autour de lui en forme d'U, comme dans la Ptéride (*Pteris*); quelquefois même il est entouré de tous côtés par une seule cellule annulaire, comme dans l'Aneimie (*Aneimia*).

Abstraction faite de ces faces de contact, les cellules voisines du stomate ne diffèrent souvent pas des autres cellules de l'assise périphérique. Il n'est pas rare pourtant de les voir, au nombre de deux ou davantage, prendre une forme intermédiaire entre les cellules superficielles et les cellules stomatiques, ou même toute semblable à celles-ci : ce sont les *cellules annexes* du stomate. Le stomate vu de face paraît alors formé de deux paires de cellules stomatiques emboîtées (Graminées, Cypéracées, Joncées, Protéacées, etc.), parfois même de trois paires, comme dans diverses Hakées (*Hakea*) (fig. 413, *E*); ou bien il est entouré d'un cadre de cellules annexes, comme dans la Tradescantie (*Tradescantia*), etc. En hauteur, les cellules annexes du stomate ressemblent aussi aux cellules stomatiques, et quand celles-ci sont très petites, elles sont logées avec elles soit dans le plan supérieur, soit dans le plan inférieur de l'assise périphérique (fig. 413, *E*); rarement elles sont plus hautes que les cellules superficielles (Scitaminées).

**Structure des stomates.** — Contrairement aux autres cellules superficielles, qui forment comme on sait le tissu cutineux, les cellules stomatiques sont toujours très riches en protoplasme et en leucites, notamment en chloroleucites et en amyloleucites. Les cellules annexes se comportent au contraire sous ce rapport comme les cellules du tissu cutineux.

La membrane des cellules stomatiques est ordinairement plus mince en moyenne que celle des autres cellules superficielles. Elle est inégalement épaissie et forme le long de la fente, sur la face externe et sur la face interne de chaque cellule, les deux arêtes dont il a été question plus haut. Elles sont quelquefois égales, comme dans le Liç (*Lilium*) et le Figuier (*Ficus*), mais le plus souvent l'arête externe est beaucoup plus développée que l'autre; sur les stomates superficiels des feuilles coriaces, elle proémine d'ordinaire au dehors en forme d'un épais bourrelet : Clivie (*Clivia nobilis*), Epidendre (*Epidendrum ciliare*), beaucoup de Protéacées, etc. Ces épaississements se projettent quelquefois aussi vers l'intérieur de la cellule. Sur la face convexe qui touche aux cellules voisines et sur la face concave qui borde la fente, la membrane s'épaissit beaucoup moins.

La cuticule s'étend sur les cellules stomatiques à travers la fente jusque dans la chambre sous-stomatique. Là elle se continue en s'amincissant peu à peu jusqu'à la limite inférieure des cellules superficielles. Chez les Cactées, elle revêt même toute la surface de la chambre, en projetant tout autour des prolongements en forme de doigts de gant dans les méats du parenchyme vert. En général elle ne s'étend pas sur la face interne des cellules périphériques; quelquefois cependant elle se prolonge au loin sur cette face interne, partout où elle confine aux méats du parenchyme sous-jacent : Armérie (*Armeria*), Bouleau (*Betula*), OEillet (*Dianthus*), Hellébore (*Helleborus*), etc. Il faut remarquer

aussi que quand la membrane des cellules stomatiques se cutinise dans toute son étendue, il y a toujours, dans la face convexe en contact avec les cellules voisines, une place réservée où elle demeure à l'état de cellulose pure (Cycadées, Conifères, etc.); au point de vue des échanges osmotiques et du mécanisme de l'ouverture, cette observation a son utilité. Dans les Prêles, les cellules annexes se projettent au-dessus des cellules stomatiques (fig 413, *D*) et présentent, sur la paroi en contact avec celles-ci, des bandes d'épaississement qui rayonnent à partir de la fente en une ou deux rangées suivant les espèces.

**Formation des stomates.** — On sait déjà (p. 71, fig. 36) qu'un stomate naît par bipartition d'une cellule superficielle, qu'on peut appeler sa cellule mère. Cette bipartition s'opère comme il a été dit p. 578. Une fois établie, la cloison cellulosique ne tarde pas à se fendre dans sa région médiane en deux lamelles, qui s'écartent peu à peu pour former la boutonnière (fig. 415). La fente part du haut et du bas de la cloison, pour se rejoindre au milieu; les arêtes d'épais-

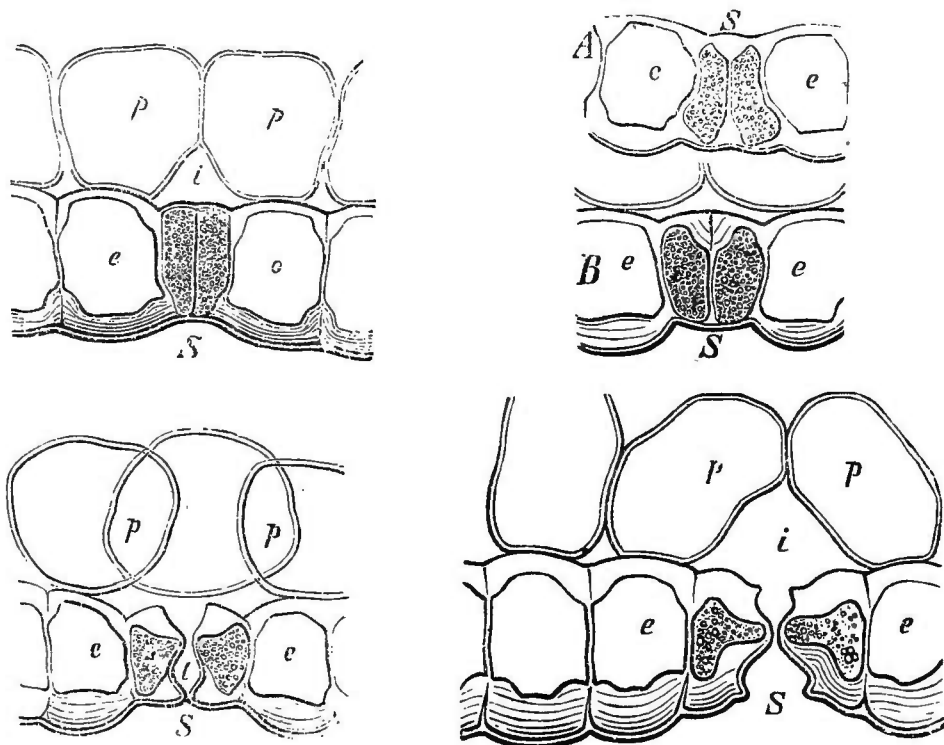


Fig. 415. — Formation des stomates de la feuille de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*). *S*, cellules stomatiques; *e*, épiderme; *p*, parenchyme; *i*, chambre sous-stomatique; *t*, antichambre (Sachs).

sissement correspondent aux deux points de départ de la fente. La chambre issue de l'écartement des cellules sous-jacentes précède l'achèvement du stomate.

Comment se forme la cellule mère du stomate? On observe sous ce rapport bien des différences, dont il faut connaître les principales. Au moment où elle sort de l'état de méristème, la jeune assise périphérique a toutes ses cellules semblables, polyédriques, disposées sans ordre ou en séries longitudinales (fig. 36, *a*). La totalité, la plupart, ou seulement quelques-unes de ces cellules se divisent bientôt en deux cellules filles inégales: l'une est une initiale de stomate, c'est toujours la supérieure quand la disposition est longitudinale (fig. 36, *b*); l'autre est une cellule ordinaire. La cloison de séparation est ordi-

nairement plane ; parfois elle est courbée en forme de verre de montre ou d'U, comme dans l'Onagre (*Oenothera*), le Silène (*Silene*), beaucoup de Fougères, fig. 416), etc. ; ailleurs elle a la forme d'un cylindre et la cellule voisine

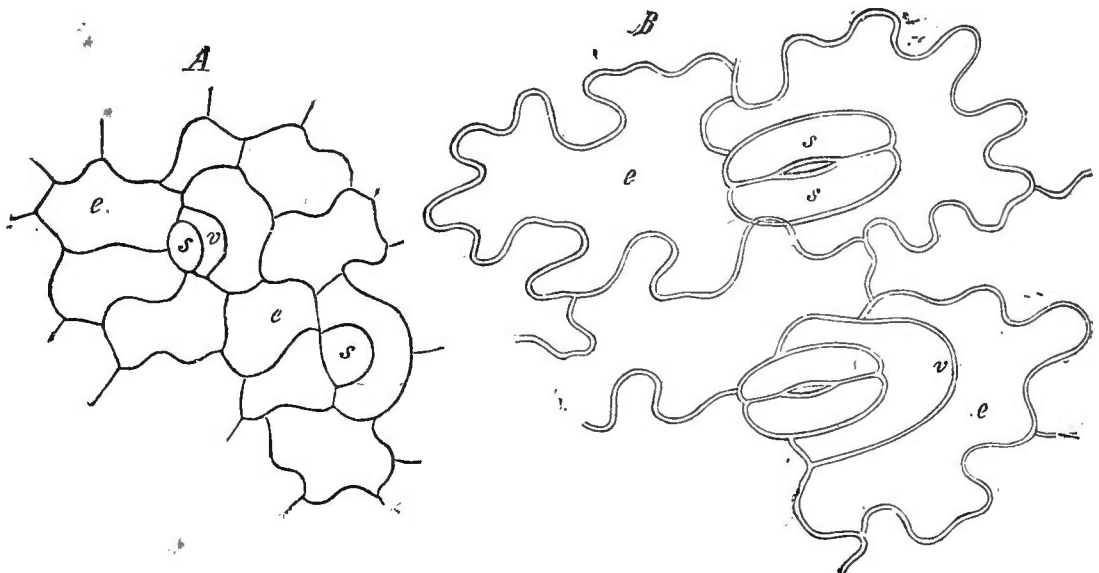


Fig. 416. — Formation des stomates de la Ptéride (*Pteris flabellata*). A, état très jeune ; s, cellule mère séparée de la cellule épidermique par une cloison courbée en U ; v, une cellule annexe. B, état définitif (Sachs)

entoure comme d'un anneau l'initiale du stomate, par exemple dans l'Aneimie (*Aneimia fraxinifolia*) (fig. 417).

L'initiale une fois constituée, la marche ultérieure se rattache à trois types :

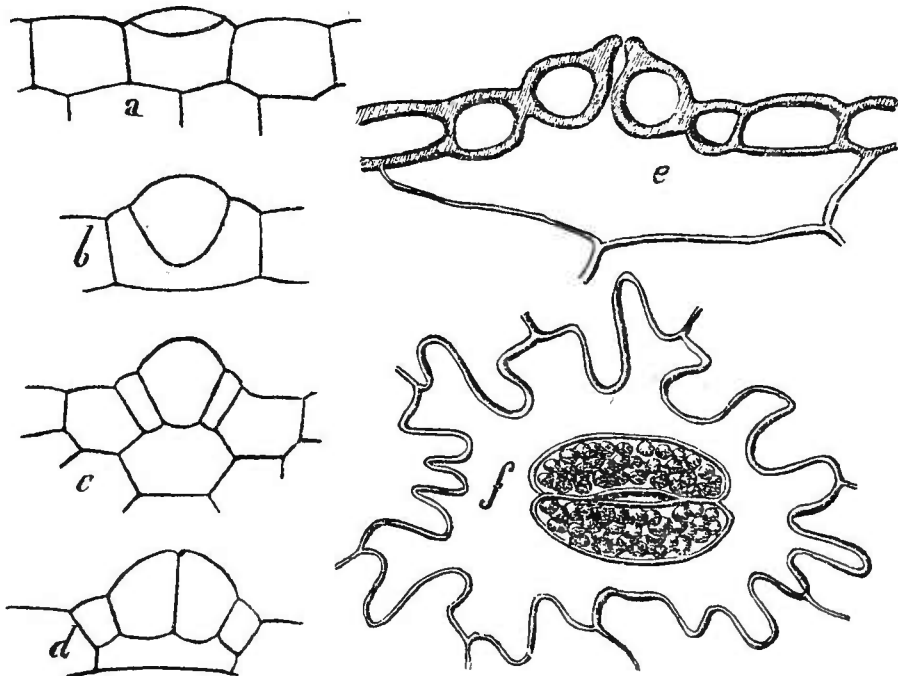


Fig. 417. — Formation des stomates de l'Aneimie (*Aneimia fraxinifolia*). a, b, c, d, états jeunes successifs ; e, état définitif en coupe transversale ; f, le même vu de face (d'après Hildebrandt).

1° L'initiale devient immédiatement la cellule mère du stomate et la cellule voisine ne se divise plus. Il n'y a pas alors de cellules annexes : Iride (*Iris*), Jacinthe (*Hyacinthus*) (fig. 36 et 415), Orchide (*Orchis*), Sureau (*Sambucus*),

Rue (*Ruta*), Salvinie (*Salvinia*) (fig. 413, A), Doradille (*Asplenium*), etc., avec cloison plane ; Silène (*Silene inflata*), Chrysode (*Chrysodium vulgare*), Ptéride (*Pteris flabellatu*) (fig. 416), avec cloison en U ; Aneimie (*Aneimia*) (fig. 417), avec cloison cylindrique.

2° L'initiale devient encore directement la cellule mère du stomate, mais, aussitôt après sa séparation, les cellules périphériques voisines détachent des segments qui constituent autant de cellules annexes (fig. 418). Tantôt chacune

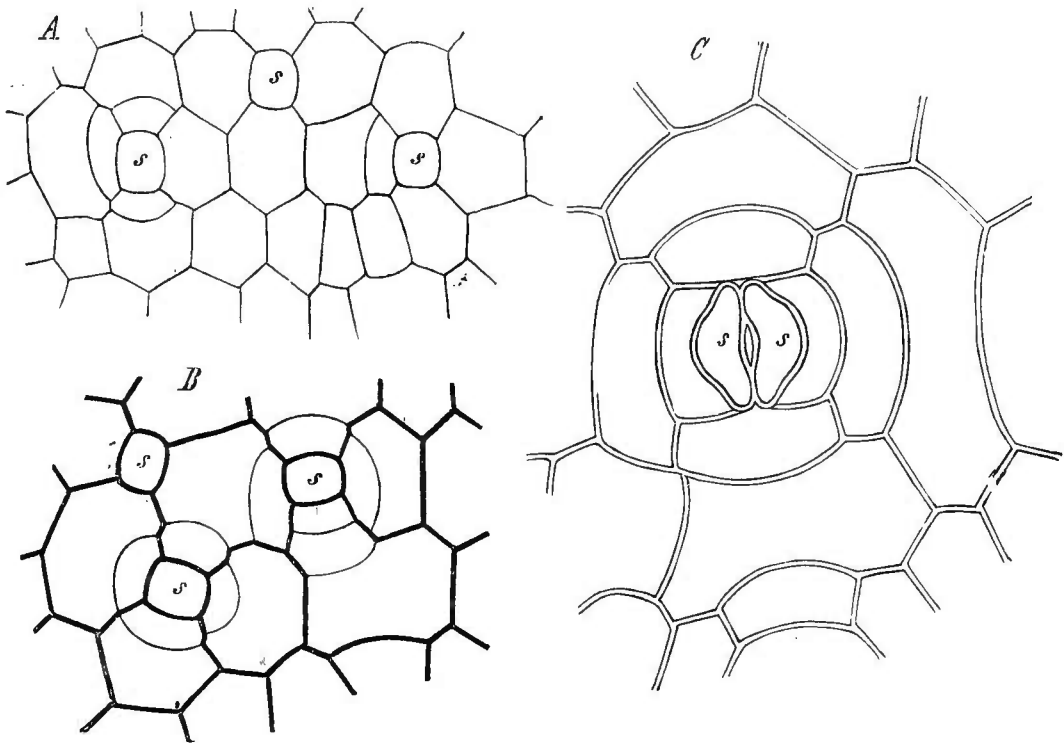


Fig. 418. — Formation des stomates de la feuille de la Comméline (*Commelina caelestis*). A, début de la formation du cadre des cellules annexes, autour de la cellule mère s. B, les cellules annexes sont presque achevées. C, état définitif (Sachs).

des quatre ou cinq cellules voisines donne un pareil segment et la cellule mère se trouve encadrée par tout autant de cellules annexes, comme dans diverses Tradescanties (*Tradescantia*), Commélines (*Commelina*), Héliconies (*Heliconia*), Conifères (fig. 414), Cycades (*Cycas*), etc. Tantôt les deux cellules qui touchent les flancs de la cellule mère donnent seules un segment et le stomate se trouve bordé de deux cellules annexes, semblables aux cellules stomatiques : Graminées, Cypéracées, Joncées, Aloès (*Aloe*), Bananier (*Musa*), Protée (*Protea*), etc. Tantôt enfin les cellules détachent successivement deux segments parallèles et la cellule mère se trouve, soit enveloppée d'un double cadre de quatre cellules annexes comme dans le Dion (*Dioon*), soit bordée latéralement d'une double paire de ces cellules, comme dans certaines Marantes (*Maranta bicolor*) et Commélines (*Commelina communis*), dans l'Hakée (*Hakea*) et autres Protéacées (fig. 413, E), etc. La figure 418 offre un exemple intermédiaire ; le stomate y est d'abord flanqué de deux cellules annexes, puis le tout est encadré par quatre autres cellules annexes.

3° L'initiale n'est pas la cellule mère du stomate ; elle se divise une ou plusieurs fois de suite en formant une sorte de méristème local, et le produit de

cette division fournit d'une part une cellule mère, de l'autre une ou plusieurs

cellules annexes: Prêle (*Equisetum*) (fig. 419), avec deux cellules annexes; Doradille (*Asplenium*), Ptéride (*Pteris*), Mercuriale (*Mercurialis*), Baselle (*Bassella*), diverses Labiées, Solanées, Borraginées, Crucifères, Papilionacées, Crassulacées (fig. 420), Cactées, Bégoniées, etc. La figure 416 montre un cas intermédiaire entre le premier et le troisième type; l'un des stomates a une cellule annexe *v*, l'autre en est dépourvu.

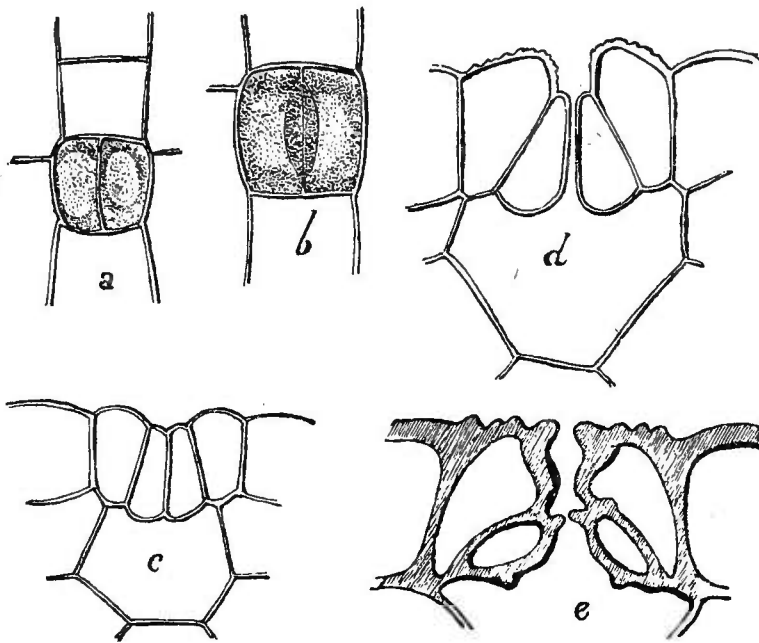


Fig. 419. — Formation des stomates de la Prêle (*Equisetum limosum*). États successifs : *a*, *b*, de face ; *c*, *d*, *e*, en coupe transversale. Les cellules annexes surplombent les cellules stomatiques (d'après Strasburger).

La cellule mère du stomate a tout d'abord la même hauteur et se trouve située dans le même plan que les cellules voisines ; les différences qui se montrent souvent plus tard sous ce rapport, comme on l'a vu (fig. 413 et 414),

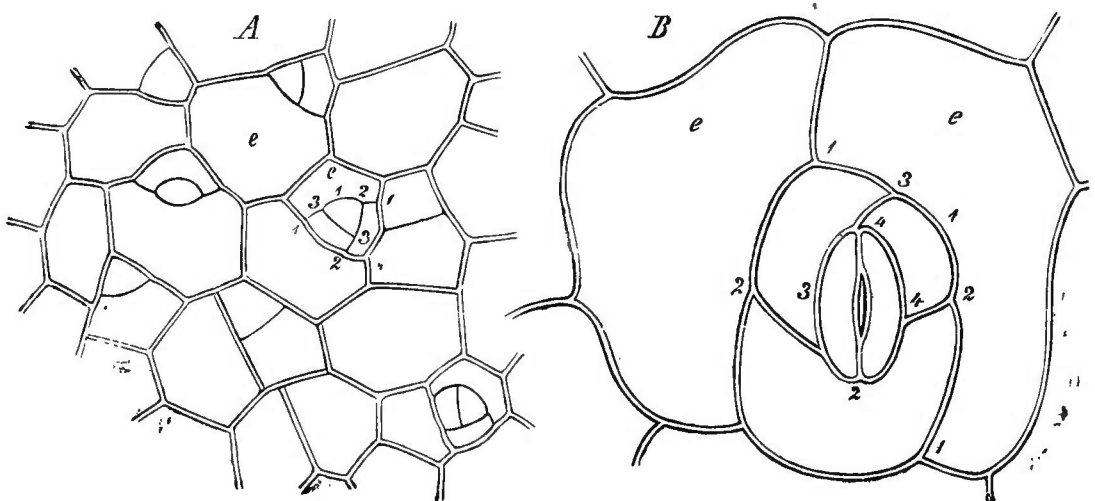


Fig. 420. — Formation des stomates de la feuille de l'Orpin (*Sedum purpurascens*). *A*, états très jeunes; 1, 2, 3, 4, ordre d'apparition des cloisons. *B*, état définitif (Sachs).

proviennent du développement ultérieur des cellules périphériques, dont la croissance se localise soit vers le haut, soit vers le bas, tandis que les cellules stomatiques demeurent stationnaires.

Si l'on veut entrer maintenant un peu plus avant dans l'étude des stomates, il est nécessaire d'en distinguer de deux sortes. Il y a, en effet, des stomates aérifères et des stomates aquifères, que l'on peut rencontrer séparés ou réunis côte à côte sur le même membre.

**Stomates aérifères.** — Les stomates aérifères ont leur fente pleine d'air et font communiquer l'atmosphère extérieure avec la chambre sous-stomatique également remplie d'air et, par elle, avec tous les espaces intercellulaires du corps. C'est surtout sur les tiges vertes et sur les feuilles vertes des plantes aériennes qu'ils abondent. Les racines en sont toujours dépourvues. Les tiges et les feuilles qui croissent dans la terre ou dans l'eau n'en ont ordinairement pas. Les tiges et les feuilles nageantes n'en portent d'ordinaire que sur leur face supérieure.

**Ouverture et fermeture des stomates aérifères (1).** — Quand les cellules stomatiques sont flasques, peu ou point turgescentes, elles se touchent par leur face interne; le stomate est fermé. A mesure que la turgescence augmente, la membrane se trouve distendue par la pression interne et le volume s'accroît. Grâce à ses deux arêtes d'épaississement, la face interne résiste à l'extension, tandis que la face externe, qui est mince, y obéit et s'allonge. Il en résulte, dans chacune des cellules stomatiques, une courbure de plus en plus forte et entre elles une ouverture de plus en plus large. Chaque cellule stomatique se comporte comme un morceau de tube de caoutchouc, plus épais d'un côté que de l'autre, dans lequel on vient à fouler de l'eau ou de l'air sous une forte pression; ce tube se courbe et devient concave du côté le plus épais.

Quelles sont maintenant les causes extérieures qui agissent sur la turgescence des cellules stomatiques pour ouvrir et fermer ainsi les stomates? La lumière a sur le phénomène une action décisive. Au soleil, les stomates sont toujours largement ouverts; à l'obscurité, ils sont toujours fermés. Il suffit même, pour fermer les stomates, de diminuer brusquement l'intensité lumineuse. Une plante exposée au soleil ferme ses stomates après une demi-heure de séjour à la lumière diffuse. La chaleur, au contraire, est sans influence. Une plante qui a fermé ses stomates à l'obscurité à une température de 15° à 17°, ne les rouvre pas quand on élève brusquement la température vers 27° à 30°.

Dans ce qui précède, il ne s'agit que de stomates jeunes, dont les cellules ont un contenu assez volumineux et une membrane assez mince. Quand, au contraire, le contenu est très réduit et la membrane très épaisse, comme sur les feuilles ou les rameaux persistants (fig. 414), le stomate devenu rigide, incapable de mouvements, demeure indéfiniment ouvert ou fermé.

**Stomates aquifères.** — Les stomates aquifères diffèrent des précédents parce que la chambre sous-stomatique et la fente sont remplies du liquide qu'ils servent à expulser (p. 188) et parce qu'ils demeurent toujours ouverts, les cellules stomatiques y étant incapables de se mouvoir. Souvent ces dernières meurent de bonne heure, comme dans la Capucine (*Tropæolum*), la Colocase (*Colocasia*), l'Aconit (*Aconitum*), etc., et même disparaissent complètement comme dans la Pesse (*Hippuris*) et le Callitriche (*Callitriche*). Quand ils se rencontrent sur le même membre avec des stomates aérifères, ils présentent par rapport à ceux-ci une différence marquée de forme et de grandeur. Sur les feuilles, ils occupent toujours, isolés ou par groupes, les extrémités des nervures (voir p. 338, fig. 142). Ils existent à la surface d'un très grand nombre de nectaires. Leur forme se rattache à deux types : les uns ont une fente petite

(1) Schwendener : *Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen* (Monatsberichte der Berliner Akademie, juillet 1881).

corps protoplasmique en forme de revêtement pariétal et un noyau; elles sont donc bien vivantes.

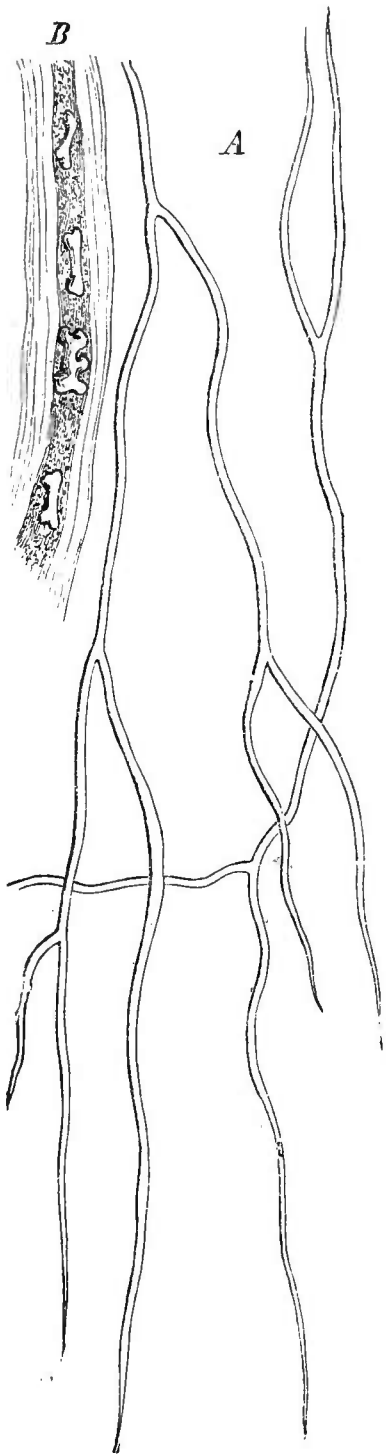


Fig. 421. — Tubes laticifères de l'Euphorbe (*Euphorbia splendens*). A, branches rameuses isolées par la macération. B, une portion plus fortement grossie, montrant la forme des grains d'amidon (Sachs).

Les cellules tannifères du Sureau (*Sambucus nigra*, *Ebulus*) méritent une mention spéciale.

Situées dans l'écorce de la tige et à la périphérie de la moelle, elles courent sans se ramifier dans toute l'étendue d'un entre-nœud et passent même d'un entre-nœud à l'autre en se terminant en pointe des deux côtés; elles mesurent ainsi jusqu'à 20 centimètres et plus de longueur sur 0<sup>mm</sup>,025 à 0<sup>mm</sup>,164 de largeur. Leur membrane molle s'épaissit avec l'âge et prend alors des couches concentriques et des ponctuations simples. Leur contenu est d'abord incolore, trouble et finement granuleux; plus tard il devient homogène, gélatineux et se colore en rouge brun. Il est très riche en tannin. Les cellules tannifères de la moelle des Renouées (*Polygonum*) s'étendent aussi d'un nœud à l'autre et peuvent atteindre 12 centimètres de longueur. Les cellules fusiformes, longues de plusieurs millimètres, qui, dans certaines Composées, comme le Cirse (*Cirsium*), le Chardon (*Carduus*), la Bardane (*Lappa*), etc., contiennent un suc laiteux, qui, dans certains Quinquinas (*Cinchona*), renferment un liquide à la fois tannifère et laiteux, doivent être rapprochées de celles des Sureaux et des Renouées.

**Tissu sécréteur formé d'articles rameux. —**

Mais les plus remarquables assurément de ces éléments sécréteurs solitaires sont ceux qui renferment le latex dans les Euphorbiacées, les Urticées, les Apocynées et les Asclépiadées (fig. 421). Ce sont de longs tubes, en petit nombre dans la plante, mais indéfiniment rameux, qui, déjà présents dans l'embryon, croissent avec les membres qui les contiennent et s'étendent sans discontinuité dans tout le corps du végétal, depuis l'extrémité des racines les plus profondes jusqu'à celle des feuilles les plus hautes.

Dans le méristème terminal, ils parviennent jusqu'à une distance du sommet égale à 6 ou 8 cellules. A l'intérieur d'un grand Mûrier, par exemple, c'est par kilomètres que se mesure le développement total des branches d'un pareil tube. La macération permet d'isoler ces tubes sur de grandes longueurs (fig. 421, A) et de se convaincre qu'ils manquent à la fois de toute cloison interne et de toute anastomose entre leurs branches. Leur mem-



brane, molle et brillante, est et demeure formée de cellulose pure, mais de cette variété de cellulose plus condensée, qui résiste à l'action de l'Amylobacter. Mince et sans stratification dans les jeunes branches, elle s'épaissit de plus en plus dans les gros troncs plus âgés, où elle présente à la fois des couches concentriques et des stries ; même fortement épaissie, elle demeure dépourvue de sculpture. Leur protoplasme renferme de nombreux noyaux régulièrement espacés et qui vont se multipliant par bipartition, comme il a été dit et figuré à la page 491. Ce ne sont donc pas des cellules, mais des corps protoplasmiques non cloisonnés, ce que nous avons nommé des articles (p. 18).

Le suc incolore de leurs hydroleucites tient en dissolution diverses substances solubles, notamment de la pepsine et des peptones, du sucre, du tannin, du malate de chaux ; dans l'Euphorbe épurge (*Euphorbia Lathyris*), par exemple, ce sel est tellement abondant en automne (12 pour 100) qu'il cristallise aussitôt que le liquide est exposé à l'air. En outre, ce suc tient en suspension de nombreux petits globules également incolores et forme ainsi une émulsion d'un blanc de lait, qui a fait donner au contenu tout entier du tube le nom de *latex*. Ces globules sont plus ou moins abondants, et par suite le latex plus ou moins opaque, suivant l'espèce, et dans une même espèce suivant l'âge. Il est assez clair dans le Mûrier (*Morus*), le Nérion (*Nerium*), la Stapélie (*Stapelia*) ; il forme un lait épais dans les Figuiers (*Ficus*) et les Asclépiadés (*Asclepias*). Les globules sont tantôt extrêmement petits, comme dans les Euphorbes (*Euphorbia*), etc., tantôt plus gros (Artocarpées, Morées) ; dans le Figueur de Carie (*Ficus Carica*), ils ont en moyenne 0<sup>mm</sup>,003 et se montrent formés de couches concentriques. Toujours ils sont mous et s'agglutinent facilement en masses plus ou moins grandes dans le latex exposé à l'air. Cette agglutination paraît favorisée par la coagulation à l'air de quelque principe auparavant dissous dans le liquide. Les globules se composent essentiellement, parfois de résine comme dans les Euphorbes, plus souvent de caoutchouc comme chez diverses Euphorbiacées (*Hevea*, *Siphonia*, etc.), Urticées (*Ficus*, *Castilloa*, etc.), Apocynées (*Hancornia*, *Urceola*, *Landolphia*, *Vahea*) et Asclépiadées (*Calotropis gigantea*) : toutes plantes qui fournissent le caoutchouc du commerce. Quelquefois on y trouve aussi des corps gras et de la cire, notamment dans le Brosime (*Brosimum utile*), dont le latex est comestible et a toutes les qualités du lait.

Outre ces globules, le latex des Euphorbes contient un grand nombre de grains d'amidon. Dans les espèces herbacées, ils ont la forme de bâtonnets cylindriques ou fusiformes, qui mesurent dans l'Euphorbe épurge (*Euphorbia Lathyris*), par exemple, 0<sup>mm</sup>,055 de long sur 0<sup>mm</sup>,010 de large. Dans les espèces arborescentes des régions chaudes, ils sont aplatis, linéaires ou fusiformes s'ils sont vus de champ, étranglés au milieu et fortement renflés aux deux bouts en forme de sablier s'ils sont vus de face (fig. 421, *B*). Quelques autres Euphorbiacées renferment aussi de l'amidon dans leurs tubes laticifères ; ils sont fusiformes dans l'Excécaire (*Excæcaria sebifera*), en bâtonnets dans la Hure (*Hura crepitans*), etc.

**Tissu sécréteur formé de files de cellules.** — Les cellules sécrétrices sont parfois superposées, dans l'intérieur du corps, en séries longitudinales qu'on peut suivre et isoler sur de grandes longueurs.

Il en est ainsi, par exemple, pour les cellules allongées qui forment à la fois de la gomme et des raphides dans les tiges et les feuilles d'un grand nombre de Monocotylédones, notamment de Commélinées, Amaryllidées, Palmiers : Chamédore (*Chamædorea*), etc., Liliacées : Jacinthe (*Hyacinthus*), Agapanthe (*Agapanthus*), etc. Chacune d'elles renferme, outre son paquet de raphides et son mucilage, un sac protoplasmique avec un noyau. La membrane est mince, sans sculpture, parfois subérisée, comme dans l'Aloès (*Aloe*), la Ficoïde (*Mesembrianthemum*), etc., et les cloisons transverses se montrent persistantes. Il est vrai que, sur les préparations, le contenu gommeux se gonflant sous l'influence de l'eau, ces cloisons se déchirent souvent ; mais cette rupture est un phénomène anormal qui, dans ces mêmes conditions, se produit aussi comme on sait aux extrémités des cellules à raphides isolées.

Ailleurs la file des cellules ne renferme, à côté du corps protoplasmique et du noyau, que de l'oxalate de chaux sans gomme. Ainsi, chez beaucoup de Dicotylédones ligneuses, on trouve, dans la région externe de la tige, des

séries longitudinales de nombreuses petites cellules cubiques ou à peine plus hautes que larges, contenant chacune un prisme isolé ou une mâcle sphérique.

Ailleurs encore, elle ne contient, outre le sac protoplasmique et le noyau, que de la gomme-résine ou de la résine, sans cristaux ; la résine y forme souvent des globules qui rendent le liquide plus ou moins laiteux. Dans l'Ail (*Allium*) et le Tritélee (*Triteleia*), ces files de cellules laticifères parcourent le parenchyme des feuilles et des écailles du bulbe, le plus souvent isolées, parfois accolées plusieurs ensemble (fig. 422). Quand elles cheminent côte à côte à une petite distance, elles se relient par de courtes branches d'anastomose transverse. La membrane est incolore, molle, lisse ou pourvue de petites ponctuations isolées sur les faces latérales en contact avec les cellules du parenchyme ; les faces transverses, au contraire, portent des ponctuations rapprochées en un réseau dont les mailles demeurent toujours fermées ; quand deux files se touchent, les faces longitudinales en contact offrent

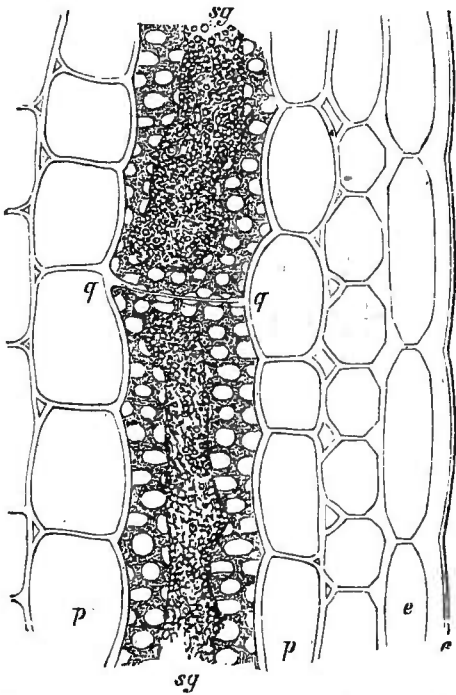


Fig. 422. — Section longitudinale d'une écaille du bulbe d'Ail oignon (*Allium Cepa*) ; *e*, l'assise périphérique avec sa cuticule *c* ; *p*, parenchyme ; *sg*, file de cellules laticifères, dont le contenu est coagulé par la potasse ; *pp*, cloison transversale, munie de ponctuations : sur la face postérieure, où la file touche une autre file semblable, la membrane est couverte de ponctuations analogues (Sachs).

la même sculpture (fig. 422).

Dans les feuilles de la plupart des Aloès (*Aloe*), on trouve, accolées à la face inférieure des nervures, des files de cellules analogues aux précédentes, mais à paroi mince et sans sculpture, contenant, outre le corps protoplasmique et le noyau, un liquide incolore (*Aloe plicatilis, arborescens*) ou plus ou moins coloré suivant l'espèce, la station et la saison, homogène ou tenant en suspen-

sion des gouttelettes résineuses. Ce sont ces files de cellules qui sécrètent la gomme-résine officinale d'Aloès.

Ce sont également des files de longues cellules à parois transverses persistantes, qui sécrètent dans les Érables un suc ordinairement laiteux (*Acer platanoides*, etc.), parfois homogène et transparent (*Acer saccharinum*, etc.); qui produisent, dans les Convolvulacées et les Sapotacées, un latex résineux, souvent tannifère, ou même des masses homogènes de résine; qui renferment, dans certaines Légumineuses, un liquide parfois laiteux sans tannin comme dans l'Ape (*Apios tuberosa*), certains Mimoses (*Mimosa prostrata*), etc., le plus souvent tannifère sans être laiteux comme dans les Haricots (*Phaseolus*), le Robinier (*Robinia*), etc., quelquefois en même temps laiteux et tannifère (*Mimosa sensitiva*, etc.), ou bien encore privé à la fois de globules résineux et de tannin (*Mimosa pudica*, etc.); qui contiennent enfin, chez certaines Aroïdées, tantôt un latex sans tannin comme dans la Dieffenbachie (*Dieffenbachia*), tantôt un latex tannifère incolore comme dans la Richardie (*Richardia africana*), etc., ou rougeâtre comme dans l'Homalonème (*Homalonema rubescens*) et certains Philodendres (*Philodendron*). Chez les Papavéracées, les cellules qui renferment le liquide rouge auquel la Sanguinaire (*Sanguinaria*) doit son nom ou le suc jaune rougeâtre des Glaucières (*Glaucium*) et de la Maclée (*Macleya*), sont tantôt superposées en files, tantôt isolées et disséminées au milieu du parenchyme; elles pourraient donc tout aussi bien être classées à côté des cellules à tannin du Sureau.

Le latex incolore et tannifère des Bananiers (*Musa*), le latex jaune des Chélidoines (*Chelidonium*) sont également produits dans de simples files de cellules, mais ici l'on observe un phénomène particulier (fig. 423). Les cloisons transversales sont de bonne heure perforées, percées d'une ou plusieurs ouvertures qui

font communiquer directement les corps protoplasmiques et les sucs des diverses cellules superposées; le bord de la cloison persiste sous forme d'un bourrelet annulaire; quand deux files se touchent, il se fait aussi des ouvertures dans les parois latérales. La file de cellules sécrétrices devient ainsi un symplaste sécréteur (p. 18).

**Tissu sécréteur formé d'un réseau de cellules.** — Quand les files de cel-

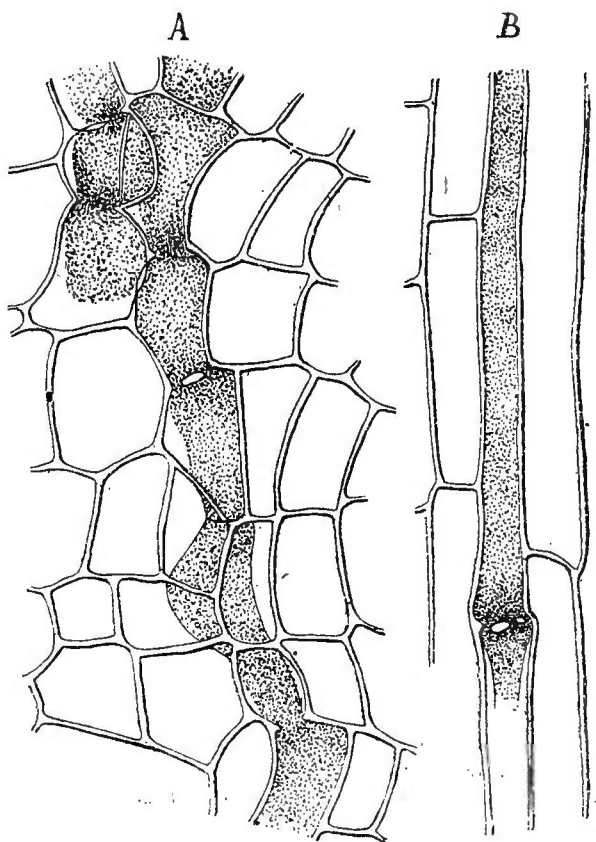


Fig. 423. — Cellules laticifères fusionnées en files simples de la Chélidoine (*Chelidonium majus*). A, dans la racine; B, dans la tige; la cloison est percée de plusieurs trous (d'après de Bary).

lules sécrétrices que nous venons de considérer, au lieu d'être indépendantes, sont unies latéralement à travers le parenchyme par des files transversales ou obliques de cellules semblables, il en résulte un réseau sécréteur à mailles plus

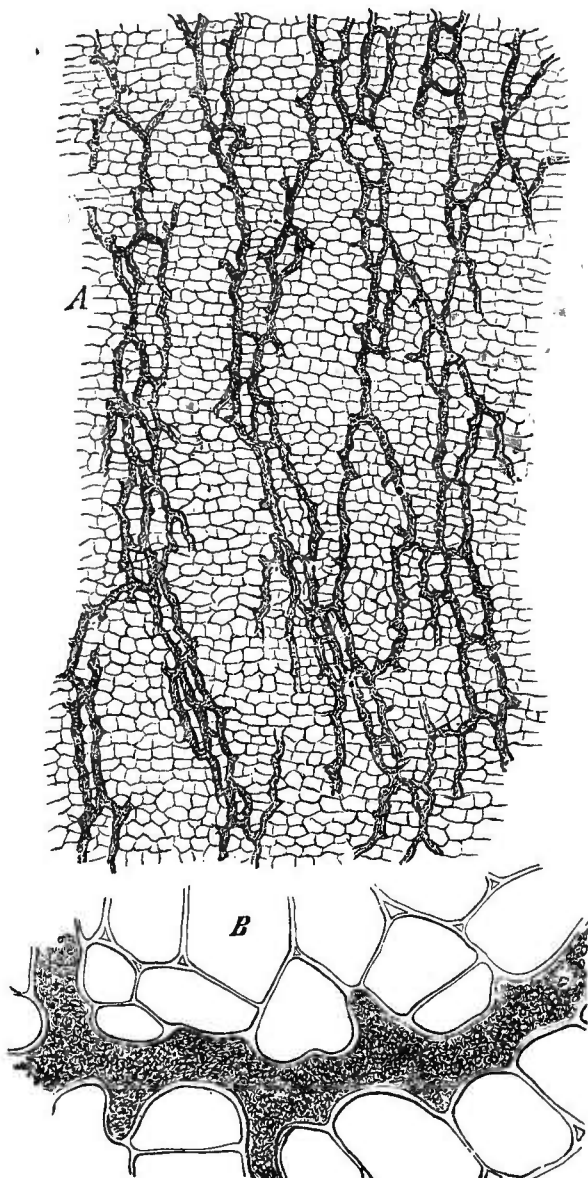


Fig. 424. — Cellules laticifères fusionnées en réseau dans la Scorzonère (*Scorzonera hispanica*). A, section longitudinale tangentielle à travers le liber de la racine. B, une branche plus fortement grossie, montrant la ramification par poussée latérale (Sachs).

ou moins larges. Il arrive quelquefois que, dans un pareil réseau, toutes les cloisons transversales persistent; on en voit un exemple dans les réseaux tannifères qui parcourent la moelle de la tige dans les Rosiers (*Rosa*) et certaines Ronces (*Rubus fruticosus, glandulosus, etc.*). Mais le plus souvent il y a fusion de toutes les cellules en un symplaste réticulé, par suite de la résorption de toutes les cloisons transversales, résorption plus précoce et plus complète que dans les Bananiers et les Chélidones, car toute trace des cloisons y disparaît (fig. 424). Après la fusion des corps protoplasmiques et des sucres cellulaires, les noyaux restent en place et l'on en compte autant que de cellules primitives.

Le réseau sécréteur prend souvent naissance par poussée latérale et anastomose ultérieure de files primitivement distinctes. Une fois fusionnées dans chaque file longitudinale, les cellules bourgeonnent latéralement et poussent des branches qui s'insinuent en zigzag entre les cellules du parenchyme voisin. Une partie de ces branches sinueuses se terminent en cul-de-sac, d'autres s'anastomosent au sommet soit avec des branches semblables issues de tubes

eux-mêmes. De là un réseau de plus en plus compliqué, hérissé de branches aveugles de longueur et de direction variées, qui s'étend dans toutes les parties du corps de la plante. Ce bourgeonnement actif, qui est l'effet d'une croissance latérale localisée, atteste la vitalité de ces cellules.

C'est dans un pareil réseau que se trouve renfermé le latex des Composées Liguliflores, Campanulacées, Lobéliées, Papavéracées (à l'exception de la Chélideine), Papayées et certaines Aroïdées: Syngone (*Syngonium*), Xanthosome (*Xanthosoma*), Alocase (*Alocasia*), Colocase (*Colocasia*), etc. Le latex de ces réseaux a d'ailleurs toutes les propriétés générales de celui des cellules

solitaires, des articles rameux ou des files cellulaires. Ordinairement résineux, il contient parfois du caoutchouc (*Lc belia Cautschuk*) ou du tannin (Liguliflores, Aroïdées). Celui des Pavots, dont l'extrait constitue l'opium, renferme plusieurs alcalis organiques, notamment la morphine et la codéine; celui des Papayées contient une sorte de pepsine très active, la *papaïne*, et des peptones.

**Tissu sécréteur formé d'une assise de cellules. Canaux sécréteurs, poches sécrétrices.** — L'assise périphérique de la tige et des feuilles est quelquefois, en de certaines places, constituée par des cellules toutes semblables qui sécrètent et expulsent au dehors, en soulevant la cuticule, un suc gommeux ou résineux, parfois sucré. Il en est ainsi par exemple dans divers bourgeons : Rumice (*Rumex*), Rhubarbe (*Rheum*), Aulne (*Alnus*), Coudrier (*Corylus*), Charme (*Carpinus*), Peuplier (*Populus*), etc., sur les jeunes pousses visqueuses du Bouleau (*Betula alba*), au-dessous des nœuds de la tige du Lychnide (*Lychnis Viscaria*) et d'autres Silénées, en de certaines plages nettement circonscrites sur la face inférieure des feuilles du Prunier (*Prunus Lauro-cerasus*), du Clérodendron (*Clerodendron fragrans*), etc. Quelquefois la région sécrétante est localisée sur des émergences, comme dans le Rosier (*Rosa*) et le Robinier (*Robinia viscosa*), ou sur les dents des feuilles à l'extrémité des nervures, comme dans le Prunier (*Prunus*), le Saule (*Salix*), la Violette (*Viola*) (fig. 142, p. 338), etc., ou sur des lobes perpendiculaires à la surface comme dans les Rossolis (*Drosera*) (fig. 139, p. 329). Quand la surface sécrétante n'est pas localisée, la forme de ses cellules ne diffère pas non plus de celle des cellules voisines : Rumice (*Rumex*), Bouleau (*Betula*), etc. Quand elle est circonscrite, au contraire, ses cellules sont plus petites et plus molles que les autres, en forme de prismes allongés perpendiculairement à la surface. Quelquefois chacune d'elles se divise en deux : l'inférieure ordinaire et inactive, la supérieure prismatique et sécrétrice, comme dans le Clérodendron (*Clerodendron*), la Passiflore (*Passiflora*); il semble alors qu'on ait affaire à une masse de poils sécréteurs bicellulaires soudés côte à côte.

Ailleurs ce sont des poils cutineux en écusson, dont la lame discoïde est composée de cellules sécrétrices. Le produit est souvent une huile essentielle ou une oléorésine comme sur les feuilles du Thym (*Thymus vulgaris*) et autres Labiées, du Groseillier (*Ribes nigrum*), etc. et sur les bractées des fleurs femelles du Houblon (*Humulus*); il s'accumule alors sur la face externe de l'écusson, entre la couche de cellulose et la cuticule fortement soulevée (fig. 425). C'est parfois un suc digestif, qui filtre à travers la cuticule, comme dans la Grassette (*Pinguicula*) (fig. 144, p. 340).

Aux plages périphériques localisées se rattache le tissu sécréteur de la Psoralée (*Psoralea*), aux poils en écusson celui du Rosage (*Rhododendron*); mais avec cette circonstance remarquable, que les cellules de l'assise périphérique dans le premier cas, les cellules de l'écusson dans le second, au lieu d'expulser le liquide au dehors, se dissocient en certains points et accumulent leurs produits de sécrétion dans les méats ainsi formés. Dans la feuille des Psoralées

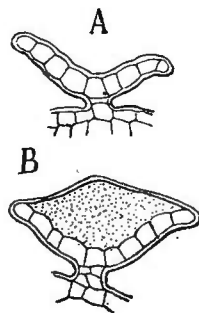


Fig. 425. — Poils en écusson du Houblon (*Humulus*). Section transversale : A, avant, B, après la sécrétion.

(*Psoralea*) (fig. 426), un groupe de vingt à trente cellules périphériques s'allongent beaucoup plus que les autres perpendiculairement à la surface et

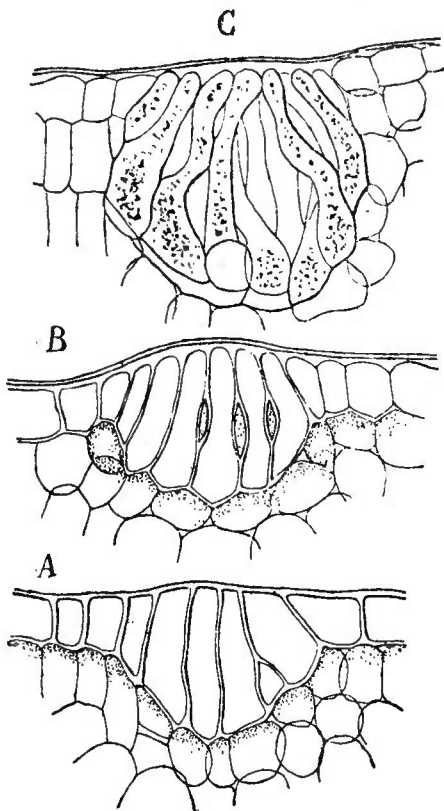


Fig. 426. — Section transversale de la feuille de la Psoralée (*Psoralea hirta*). A, avant l'écartement des cellules sécrétrices de l'assise périphérique. B, le liquide commence à s'épancher dans les interstices. C, appareil sécréteur achevé, dont on a enlevé la résine par l'alcool (d'après de Bary).

s'isolent latéralement l'une de l'autre dans leur région moyenne en restant accolées par leurs extrémités, en dehors contre la cuticule, en dedans contre l'assise sous-périphérique; en même temps elles se courbent en divers sens. Elles sécrètent un liquide laiteux résinifère, aussitôt épanché dans les cavités qui les séparent. Dans les poils en écusson des Rosages (*Rhododendron*), les cellules rayonnantes qui bordent le disque, au nombre de quarante à cinquante, sont en contact intime; celles qui en occupent le milieu au contraire se rétrécissent dans leur région moyenne, de manière à laisser entre elles des interstices en forme de boutonnière; elles sécrètent en même temps une oléorésine qui s'épanche dans leurs intervalles et demeure renfermée entre leurs extrémités en contact, en haut contre la cuticule, en bas contre le pied.

Ces deux exemples nous amènent au cas où les cellules sécrétrices forment une assise interne et déversent leurs produits à l'intérieur même du corps.

Un grand nombre de plantes, en effet, ont leur corps traversé par des espaces intercellulaires, bordés d'une assise de cellules sécrétrices qui y déversent leurs produits. Ces espaces sont ordinairement allongés en tubes, qui courent dans toute la longueur des organes en y formant un système continu; ce sont des *canaux sécréteurs* (fig. 427). Quelquefois il sont courts, fermés de toutes parts et disséminés dans le parenchyme; ce sont alors des *poches sécrétrices*. Pour former un canal sécréteur, toutes les cellules d'une rangée verticale se divisent ordinairement en quatre par deux cloisons longitudinales en croix; les quatre cellules filles s'écartent l'une de l'autre au centre et laissent entre elles un méat quadrangulaire qui va grandissant (fig. 427, A). Elles se divisent assez souvent plus tard par des cloisons radiales et forment autour de la lacune élargie une ceinture de petites cellules de plus en plus nombreuses (fig. 427, D, E). Elles peuvent même prendre des cloisons tangentielles, de manière à envelopper la lacune d'un certain nombre d'assises superposées (fig. 427, D), comme dans le Lierre (*Hedera*), le Pin (*Pinus*), etc. Dans le cas le plus simple, les cellules de la rangée initiale ne se divisent que par une seule cloison longitudinale, et le méat, de forme lenticulaire et simulant un stomate sur la section transversale, n'est bordé que par deux cellules, comme dans la Cussonie (*Cussonia*).

Les cellules sécrétrices sont ordinairement beaucoup plus petites que celles du parenchyme ambiant, rarement plus grandes, comme dans les racines de diverses Composées, et les branches de certains Sumacs (*Rhus*); leur face libre

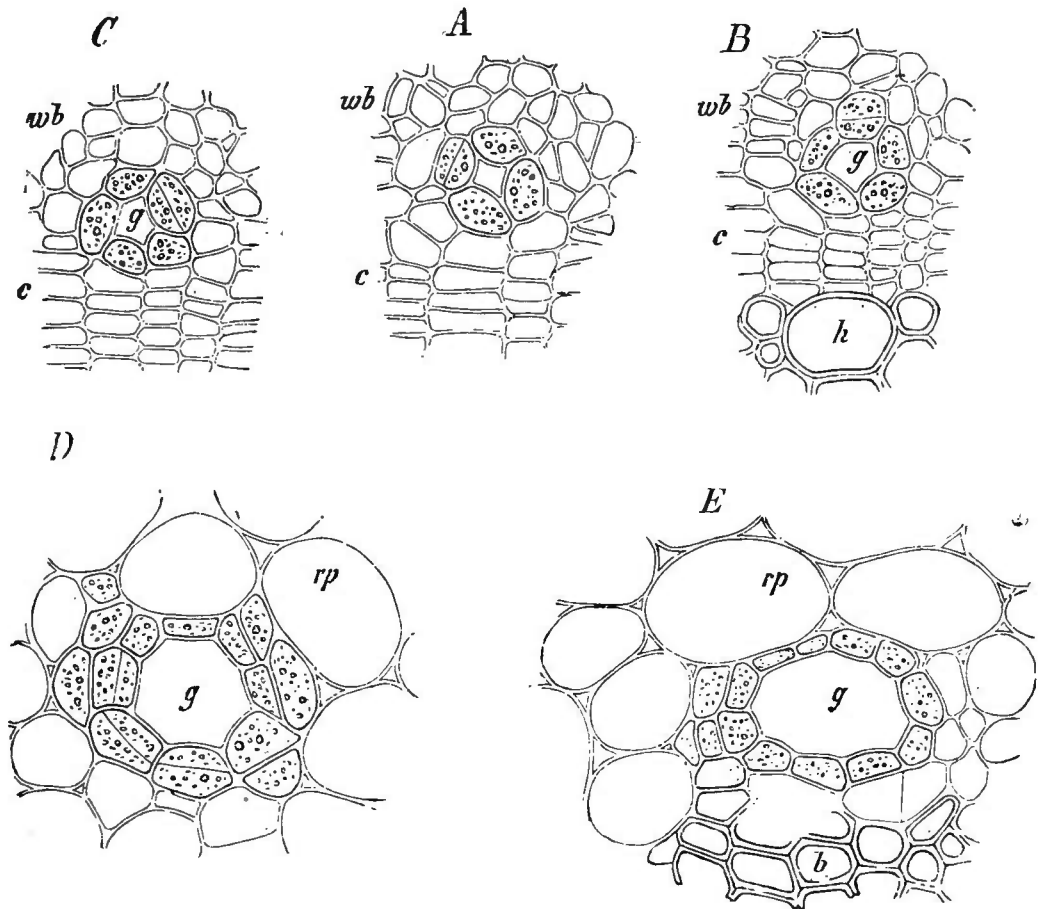


Fig. 427. — Canaux sécréteurs de la tige du Lierre (*Hedera Helix*), en coupe transversale. A, B, C, jeunes canaux *g*, situés dans le liber *wb*, en dehors du bois *h* et de l'assise génératrice *c*. D, E, canaux plus âgés.

est légèrement convexe. Leur membrane est mince et sans sculpture, parfois colorée en jaune ou en brun, toujours subérisée quand le produit sécrété est de l'huile essentielle ou de la résine. Elles renferment un corps protoplasmique avec un noyau, quelquefois des grains d'amidon, parfois aussi des grains de chlorophylle (tige de certaines Composées, feuille de Ginkgo). La substance qu'elles sécrètent est expulsée à mesure à travers la membrane de la face libre et va s'accumuler dans la cavité. La nature chimique en est très variable. C'est de la gomme dans certains Lycopodes (*L. inundatum*, etc.) et dans les Cycadées, de la résine dans les Conifères, de l'huile essentielle dans les Ombellifères, les Araliées, beaucoup de Composées Radiées, de l'oléorésine dans certaines Mousses comme le Polytric (*Polytrichum*), etc., dans les Anacardiées, les Simarubées, les Pittosporées, les Alismacées et Butomées, certaines Aroïdées comme les Philodendres (*Philodendron*), etc., du latex enfin chez diverses Clusiées.

Les canaux sécréteurs sont parfois remplacés dans certaines parties de la plante par des poches sécrétrices de même origine et de même constitution; il en est ainsi par exemple dans les petites feuilles de beaucoup de Conifères, dans les feuillés des Tagètes (*Tagetes*) parmi les Composées, des Mammées (*Mammea*) parmi les Clusiées. D'autres plantes ont à la fois des canaux secré-

teurs dans les parties profondes et des poches sécrétrices dans la région externe du même membre, comme chez les Hypéricacées, notamment dans le Millepertuis (*Hypericum*), où les poches oléifères de la feuille se voient par transparence comme autant de petits points clairs, d'où la plante a tiré son nom. D'autres encore, qui n'ont pas de canaux sécréteurs, possèdent des poches sécrétrices formées, comme les canaux, par dissociation des cellules primitivement en contact. Telles sont toutes les Rutacées, comme la Rue (*Ruta*), le Citronnier (*Citrus*), le Dictame (*Dictamnus*), etc., toutes les Myrtacées, comme le Myrte (*Myrtus*), l'Eucalypte (*Eucalyptus*), etc., les Myoporées, les Myrsinées, divers Lysimaques (*Lysimachia*), Oxalides (*Oxalis*), Cotonniers (*Gossypium*), etc.

**Tissu sécréteur formé d'un massif de cellules.** — L'assise superficielle du corps porte quelquefois des poils massifs (p. 602). Si toutes les cellules de ces poils sécrètent et expulsent leur produit à travers les parois des cellules périphériques, on obtient un massif sécréteur externe. Les bourgeons d'un grand nombre de plantes ont leurs diverses parties agglutinées par une substance gommeuse, ou par un mucilage mêlé de résine, qu'on a appelé *blastocolle*. Cette matière est produite par des poils massifs à court pédicelle qui se dilatent vers le haut en forme de ruban, comme dans le Rumex (*Rumex*), ou portent des cellules disposées en éventail sur une sorte de nervure médiane comme dans la Cunonie (*Cunonia*), le Caféier (*Coffea*), ou se renflent en têtes sphériques ou coniques comme dans le Groseillier (*Ribes sanguineum*) et le Lilas (*Syringa vulgaris*). Ces poils sont portés tantôt par les écailles du bourgeon comme dans le Marronnier (*Æsculus*), tantôt par les stipules comme dans la Violette (*Viola*) et le Prunier (*Prunus*), tantôt par les jeunes feuilles elles-mêmes comme dans le Groseillier (*Ribes*) et le Lilas (*Syringa*). La matière sécrétée s'accumule dans l'épaisseur de la membrane entre la couche interne de cellulose et la cuticule; elle soulève la cuticule en forme de ballon, puis elle la creève pour s'épancher au dehors et recouvrir toutes les parties du bourgeon. On a vu plus haut (p. 625) que, tout autour de ces poils massifs, l'assise périphérique elle-même pouvait participer à la sécrétion. Dans certains bourgeons, les poils manquent tout à fait et l'assise superficielle seule sécrète la blastocolle; c'est de cette façon, par exemple, que se produit le baume verdâtre qui enduit les écailles du bourgeon et les jeunes feuilles des Peupliers (*Populus*).

A l'intérieur du corps, les cellules sécrétrices peuvent être groupées aussi en cordons massifs, comme on le voit par exemple dans la tige des Mamillaires (*Mamillaria*) où elles produisent un latex; la région centrale du cordon se détruit plus tard et il se forme une cavité tubuleuse laticifère qu'il faut se garder de confondre avec un canal sécréteur.

**Substitution et équivalence des diverses formes du tissu sécréteur.** — Les diverses formes du tissu sécréteur que nous venons de passer en revue peuvent se remplacer l'une l'autre, se substituer l'une à l'autre dans des plantes voisines, dans les divers membres d'une même plante et dans les diverses régions d'un même membre. Elles s'équivalent donc au point de vue physiologique.

Cette substitution peut s'opérer de trois manières : 1° Entre tissus de même forme et de contenu différent; ainsi les canaux sécréteurs résineux des Conifères sont remplacés chez les Cycadées par des canaux sécréteurs gom-



mifères ; les files cellulaires à raphides des Ails (*Allium*), sont remplacées chez les Aloès (*Aloe*) par des files de cellules à résine, etc. 2° Entre tissus de forme différente ayant le même contenu ; ainsi l'oléorésine des Aroïdées est renfermée : tantôt dans des files de cellules, tantôt dans des réseaux anastomosés, tantôt dans des canaux sécréteurs, tantôt dans des poches sécrétrices. De même, les poils capités des Labiées sécrètent une oléorésine douée des mêmes caractères chimiques que celle que produisent les canaux sécréteurs des Ombellifères et des Composées. 3° Entre tissus différant à la fois par la forme et par le contenu ; ainsi, parmi les Composées, les unes contiennent une oléorésine dans des canaux sécréteurs (Radiées. etc.), d'autres un liquide résineux dans des files cellulaires (beaucoup de Tubuliflores), d'autres enfin du latex dans des réseaux (Liguliflores) ; de même, parmi les Papavéracées, les unes ont un liquide clair dans des cellules solitaires ou superposées en files, comme la Sanguinaire (*Sanguinaria*), etc., les autres du latex dans un réseau, comme les Pavots (*Papaver*), etc.

Ces fréquentes substitutions autorisent à ne voir dans les nombreuses modifications du tissu sécréteur que les manifestations diverses d'un seul et même phénomène.

## § 12

### Le sclérenchyme (1)

Les éléments constitutifs du sclérenchyme sont des cellules mortes. De bonne heure, ces cellules ont épaissi et lignifié fortement leur membrane ; en même temps leur protoplasme et leur noyau ont disparu, ne laissant comme produits de leur activité qu'un liquide clair avec de fins granules ou de petites masses brunâtres, quelquefois aussi de petits grains d'amidon qui ne paraissent pas réemployés plus tard (Aristoloché, etc.), ou des cristaux d'oxalate de chaux (Chamédore, etc.). Ce liquide est toujours en partie remplacé par de l'air. Le rôle du sclérenchyme est donc essentiellement mécanique ; il soutient les parties molles, à peu près comme le squelette des animaux vertébrés. Aussi est-ce surtout chez les végétaux de grande taille, notamment dans les arbres, qu'il est le plus développé.

Les éléments du sclérenchyme se rattachent à deux formes principales, entre lesquelles on trouve beaucoup d'intermédiaires ; ils sont tantôt courts, tantôt longs.

**Sclérenchyme à éléments courts.** — Dans la forme courte on peut réunir les cellules isodiamétriques et celles qui, tout en s'allongeant un peu, ne se terminent pas en pointe. Tels sont, par exemple les éléments isodiamétriques de consistance pierreuse qui forment de petits amas dans la chair des poires. Leur membrane très épaisse, fortement lignifiée et très dure, est découpée en couches concentriques et traversée par un grand nombre de canalicules rameux (fig. 363, *B*, p. 549). Leur cavité rétrécie renferme un liquide clair, quelquefois une masse amorphe et rougeâtre. Ces « cellules pierreuses » sont très répandues chez les Dicotylédones dans les parties molles et charnues,

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 133, 1877, avec indication des travaux antérieurs.

parfois isolées au sein du parenchyme, le plus souvent rassemblées en groupes arrondis ou en réseaux, comme dans les racines tuberculeuses de Dahlie (*Dahlia*), de Pivoine (*Pæonia*), etc., dans le rhizome de la Dentaire (*Dentaria pennata*), dans la moelle de Hoyer (*Hoya carnosa*), de Médinille (*Medinilla*), etc., dans l'écorce des arbres dicotylédones, etc. Les plantes dites grasses, comme les Crassulacées, les Cactées, etc., en sont toutefois dépourvues. L'écorce du Quinquina (*Cinchona*) renferme des cellules pierreuses courtes et pointues, celle du Sapin (*Abies*), du Mélèze (*Larix*), etc., des cellules pierreuses courtes et rameuses avec branches pointues, qui font transition vers la forme longue. Ces éléments sont rares chez les Monocotylédones ; ils forment, dans la tige des Palmiers, une couche continue sous l'épiderme, et dans la racine de certaines Aroïdées, comme la Tornélie (*Tornelia*), le Monstère (*Monstera*), etc., une zone profonde dans l'écorce. Les Cryptogames n'en possèdent pas de cette sorte.

A la forme courte se rattachent encore les lames d'éléments scléreux qui recouvrent la face externe des faisceaux de sclérenchyme long dans certains Trichomanes (*Trichomanes*), quelques Cyathéacées, certaines Orchidées (*Pholidota*, *Stanhopea*, etc.), certains Palmiers (*Chamærops*, *Phœnix*, *Caryota*, etc.), les Marantes (*Maranta compressa*) et Arondinaires (*Arundinaria spathiflora*). Ces cellules sont petites, aplaties en forme de tables rectangulaires ; leur membrane, fortement épaissie et lignifiée surtout sur la face interne (*Trichomanes*), porte sur cette face, dans les Palmiers et les Orchidées, une proéminence qui englobe une masse de silice, phénomène déjà signalé p. 482.

**Sclérenchyme à éléments longs : fibres.** — Les cellules de sclérenchyme fortement allongées et terminées en pointe aux deux bouts sont les principaux éléments du tissu de soutien, notamment chez les Phanérogames. On les nomme souvent *fibres*. Elles sont parfois isolées ou superposées en files au milieu d'un tissu différent ; mais le plus souvent on trouve ces fibres intimement unies latéralement en plus ou moins grand nombre, sous forme de cordons, qu'on nomme *faisceaux fibreux*, ou de *couches fibreuses* plus ou moins épaisses.

La forme des fibres est assez variable. Leur section est polygonale quand elles sont unies en faisceaux ou en couches (fig. 366, p. 552), arrondie quand elles sont isolées dans un parenchyme mou et lacuneux, comme dans beaucoup de feuilles coriaces. Elles sont ordinairement simples, fusiformes, parfois étirées en pointe d'une finesse extrême. Dans le liber des Apocynées (Nérion, Pervenche, etc.) et des Asclépiadées (Asclépiade, etc.), elles présentent des étranglements et des renflements alternatifs. Quand elles s'allongent dans un parenchyme lacuneux, elles se ramifient, au contraire, de diverses manières. Si le parenchyme est creusé de canaux aérifères, leurs branches s'y étendent librement en forme de poils internes, sur lesquels nous aurons à revenir plus loin (Nymphéacées, Monstérées, etc.). S'il est simplement lacuneux, comme dans beaucoup de feuilles coriaces (fig. 428), les fibres rameuses, souvent étoilées, glissent leurs branches rayonnantes dans ses méats, de manière à le soutenir, comme dans l'Olivier (*Olea*), le Camélier (*Camellia*), le Statice (*Statice*), la Fagrée (*Fagræa*), les Monstérées, diverses Conifères : Araucarier (*Araucaria*), Sciadopite (*Sciadopitys*), etc. ; dans le Gnète (*Gnetum*), ces fibres de sou-

tien sont colossales et forment au moins la moitié de la substance de la feuille.

Courtes et larges quand elles sont rameuses, les fibres atteignent souvent une longueur considérable quand elles sont simples ; elles mesurent jusqu'à 2<sup>mm</sup>.6 dans le Tilleul (*Tilia*), 4<sup>mm</sup> dans le Corrète (*Corchorus*) (fibres de jute), 5<sup>mm</sup>.6 dans le Phorme (*Phormium*), 10<sup>mm</sup> et plus dans le Chanvre (*Cannabis*), 26<sup>mm</sup> dans le Chèvrefeuille (*Lonicera*) et l'Asclépiade (*Asclepias Cornuti*), 40<sup>mm</sup> dans le Lin (*Linum*), 77<sup>mm</sup> dans l'Ortie (*Urtica*), enfin 220<sup>mm</sup> dans la Ramie (*Bœhmeria nivea*).

La membrane des fibres

de sclérenchyme est fortement épaissie, parfois jusqu'à oblitérer la cavité, d'ordinaire également dans toute la longueur, parfois alternativement plus ou moins suivant la hauteur (*Corchorus*, *Abelmoschus*, *Sida*, etc.). L'épaississement centripète est quelquefois homogène (fig. 357, p. 546), comme dans la plupart des fibres employées dans l'industrie ; souvent il est muni de ponctuations étroites, presque toujours étirées en fentes suivant la longueur ou suivant des lignes spirales (fig. 366, p. 552), parfois arrondies, comme dans l'écorce de Quinquina (*Cinchona*) et la feuille de Camélier (*Camellia*). Les couches concentriques y forment d'ordinaire trois systèmes différenciés : une couche externe mitoyenne, une couche interne, et une couche moyenne ordinairement plus épaisse et plus molle que les deux autres. On connaît les cristaux d'oxalate de chaux qui se déposent dans la couche externe des fibres simples ou rameuses, chez de nombreuses Conifères et chez la Welwitschie (*Welwitschia*) (fig. 380, p. 569).

Ainsi épaissie, la membrane des fibres est ordinairement lignifiée, mais à des degrés divers. Dans le liber du Lin, du Chanvre, de la Ketmie, par exemple, la lignification est presque nulle, car la membrane bleuit par le chloro-iodure de zinc et ne se colore presque pas en jaune par le sulfate d'aniline. Les fibres sont fortement lignifiées, au contraire, dans le liber de Corrète (*Corchorus*), Side (*Sida*), Urène (*Urena*), etc. Chez les Fougères et les Hydroptérides, elles se colorent en brun noirâtre en se lignifiant. Dans le liber de divers arbres dicotylédons (Cytise, Robinier, Mûrier, Figuier, Orme, Chêne, etc.), la couche interne, qui bleuit par le chloro-iodure de zinc, est souvent comme cartilagineuse et se gonfle dans l'eau.

Le plus souvent la cavité de la fibre est continue d'un bout à l'autre ; il n'est pas rare cependant de la voir subdivisée en un certain nombre de compartiments par de minces cloisons transverses, phénomène que l'on a observé déjà dans le collenchyme à cellules longues : racine de Chamédore (*Chamæ-*

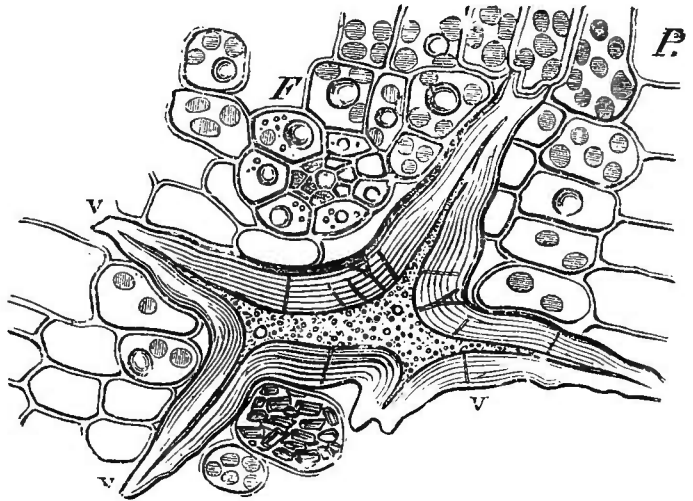


Fig. 428. — Portion d'une coupe transversale de la feuille de Camélier (*Camellia japonica*). *v*, une fibre rameuse à paroi épaisse glisse ses branches entre les cellules du parenchyme *p*, qui contiennent des grains de chlorophylle et des gouttes d'huile (Sachs).

dorea), tige de Marronnier (*Æsculus*), Vigne (*Vitis*), Platane (*Platanus*), Aristoloche (*Aristolochia*), etc.

## § 13

## Le tissu criblé (1)

Ainsi nommé parce que les cellules qui le constituent sont munies, tout au moins sur leurs faces transversales, de ces punctuations composées et perforées comme des cribles, dont il a été question à la page 552 (fig. 367, 368 et 369), le *tissu criblé* se rencontre dans toutes les plantes vasculaires, mais c'est surtout chez les Angiospermes qu'il a été jusqu'ici le mieux étudié. Il est l'élément fondamental de ce qu'on appelle, comme on le verra plus tard, le *liber* de ces plantes.

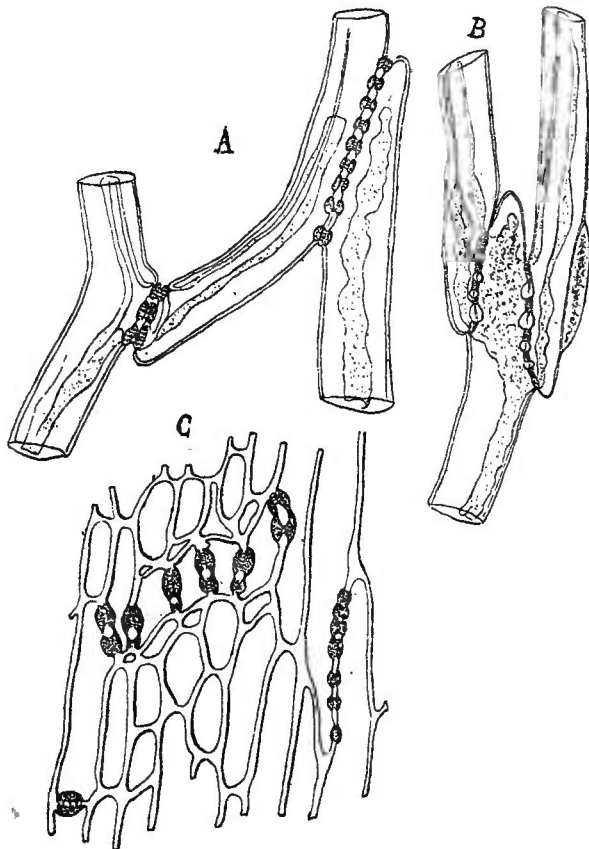


Fig. 429. — Vigne (*Vitis vinifera*). A, anastomose transverse de deux tubes criblés, isolée par la macération; les cribles sont à l'état hibernai. B, ramification d'un tube criblé, isolée par la macération; à droite, une cellule annexe. C, coupe tangentielle à travers un rayon médullaire, montrant l'anastomose transverse des tubes criblés; les cribles calleux sont à l'état hibernai (d'après Wilhelm).

**Forme et disposition des cellules criblées.** — Allongées en cylindre ou en prisme, les cellules criblées sont toujours superposées en files longitudinales. Ces files sont souvent isolées au sein d'un tissu différent; leurs faces latérales sont alors sans sculpture ou ne portent que des punctuations simples; elles forment autant de *tubes criblés* indépendants, qui courent sans discontinuité dans toute la longueur des membres. Cà et là, à la partie supérieure d'une cellule s'en ajustent deux autres qui divergent, et le tube criblé se ramifie (fig. 429, B). Dans leur course parallèle, les tubes sont parfois reliés par des rangées transversales ou obliques de cellules criblées, qui s'ajustent sur leurs flancs par un crible à chaque bout, de manière à former un réseau criblé (fig. 429, A et C). Enfin il arrive assez souvent que ces tubes sont accolés dans

toute leur longueur en plus ou moins grand nombre, en forme d'assise, de

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 181, 1877, avec l'indication des travaux antérieurs, depuis Hartig (1837) et Mohl (1855). — Wilhelm : *Beiträge zur Kenntniss der Siebröhrenapparats*, Leipzig, 1880. — Russow : *Verbreitung der Callusplatten bei den Gefäßpflanzen* (Sitzungsberichte der Naturf. Gesellschaft zu Dorpat, 1881). — Janczewski : *Études comparées sur les tubes cribreux* (Mémoires de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg, XXIII, 1882 et Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XIV, p. 50, 1882). — Russow : *Sur la structure et le développement des tubes cribreux* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XIV, p. 167, 1882). — Lecomte : *Contribution à l'étude du liber des Angiospermes* (Ibid., 7<sup>e</sup> série, X, 1889).

couche ou de faisceau ; dans ce cas, les faces latérales en contact sont munies de cribles tout aussi bien que les faces transverses et les rapports sont les mêmes entre les diverses files qu'entre les diverses cellules d'une même file ; l'individualité des tubes disparaît et l'on a une *assise criblée*, une *couche criblée* ou un *faisceau criblé*.

Toujours allongées, les cellules criblées atteignent parfois une grande longueur :  $0^{\text{mm}},3$  à  $0^{\text{mm}},4$  dans la Courge (*Cucurbita*),  $0^{\text{mm}},6$  dans la Vigne (*Vitis*),  $1^{\text{mm}},3$  dans certains Bignonnes (*Bignonia*) et jusqu'à  $2^{\text{mm}}$  dans la racine du Philodendre (*Philodendron Imbe*). Le diamètre des plus larges ne dépasse pas en moyenne  $0^{\text{mm}},02$  à  $0^{\text{mm}},08$  (*Calamus*, *Phytocrene*, *Bignonia*, *Cucurbita*, etc.) il y en a d'excessivement étroits, comme dans la plupart des plantes lacteuses (Asclépiadées, etc.) ou grasses (Crasulacées, etc.).

La membrane des cellules criblées est molle, incolore et, à part les cribles, demeure toujours à l'état de cellulose pure. Tantôt les cloisons transver-

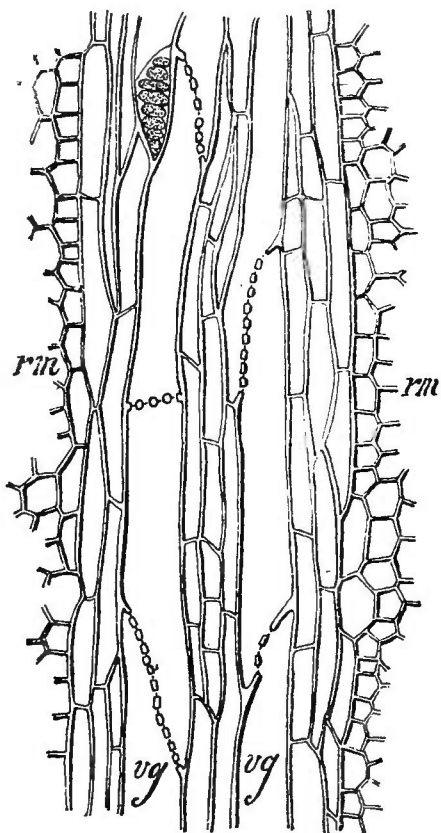


Fig. 430. — Vigne (*Vitis vinifera*), section longitudinale tangentielle à travers le liber de la tige. *vg*, tubes criblés, à cloisons obliques portant une série de cribles échelonnés ; en haut, l'une des cloisons est vue de face ; *rm*, rayons médullaires (d'après de Bary).

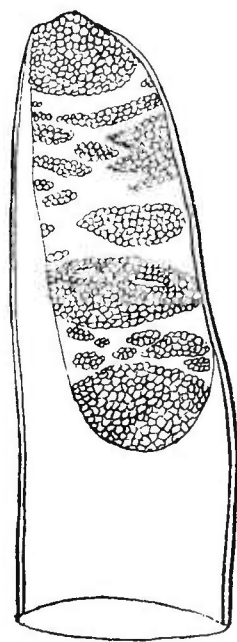


Fig. 431. — Calame (*Calamus Rotang*), extrémité d'une cellule criblée, isolée par la macération (d'après de Bary).

ses sont horizontales (Cucurbitacées, etc.), planes ou légèrement concaves vers le bas ; elles sont alors sensiblement plus larges que le milieu des articles et le tube est renflé aux nœuds. Tantôt au contraire elles sont plus ou moins fortement obliques (Vigne, etc.). Dans le premier cas, elles sont occupées tout entières par un seul large crible (fig. 367, p. 552) ; dans le second, elles portent plusieurs cribles disposés ordinairement en une série le long du grand axe de l'ellipse (fig. 369 et fig. 430) et séparés par d'étroites bandes de membrane ordinaire (Calame, Philodendre, liber secondaire de la plupart des arbres dicotylédons : Bignone, Tilleul, Vigne, Noyer, Bouleau, Peuplier, etc.) ; quelquefois ils sont très inégaux et irrégulièrement distribués (fig. 431). Quand la cloison est horizontale, les cribles manquent assez souvent sur les faces latérales en contact avec des cellules semblables, ou bien ils y sont disposés sans ordre et très petits ; dans la tige du Figuier (*Ficus elastica*) et du Hêtre (*Fagus sylva-*

*tica*) cependant, ils sont échelonnés en grand nombre sur les faces interne et externe. Quand la cloison est oblique, la série scalariforme des cribles transversaux se continue sur les faces longitudinales et surtout sur les faces radiales, en y décroissant de largeur et en s'y espaçant davantage.

**Structure des cribles.** — Qu'ils appartiennent aux faces terminales ou aux faces latérales, les cribles ont la même structure. Tout d'abord, les bandelettes du réseau ont une épaisseur un peu plus faible que celle du fond de la membrane; les pores qu'elles circonscrivent sont quelquefois assez larges et mesurent jusqu'à  $0^{\text{mm}},005$  (Courge, etc.); la plupart ne dépassent pas  $0^{\text{mm}},002$ ; souvent ils sont beaucoup plus étroits et à peine visibles. Par les progrès de l'âge, les bandelettes s'épaississent, à la fois vers l'intérieur de la cellule en prenant une hauteur au moins trois fois plus grande avec un contour convexe, et latéralement en rétrécissant de plus en plus les pores, qui se réduisent à l'état de fins canalicules, dilatés en entonnoir aux deux extrémités. Tantôt les cribles demeurent dans cet état à toute époque de l'année (Rosier, Tilleul, Hêtre, Aristoloche, etc.). Tantôt au contraire le gonflement continue et finalement, à l'automne, les pores se trouvent de la sorte complètement oblitérés (fig. 432, C) (Técome, Vigne, Phragmite, Massette, etc.); au printemps suivant, les bandelettes se contractent et les pores se rouvrent.

La portion ainsi épaissie du crible, ce qu'on a appelé le *cal*, qui recouvre de chaque côté les bandelettes et qui tapisse les canalicules, n'est pas de la cellulose, mais une substance différente qui ressemble à la cellulose gélifiée, ne se colore ni par l'iode, ni par le chloro-iodure de zinc, et ne se dissout pas dans le liquide cupro-ammoniacal; la solution d'iode dans l'iodure de potassium la colore en jaune et, si l'on vient alors à ajouter le chloro-iodure de zinc, la teinte passe au rouge brun. Elle fixe le bleu d'aniline, que la cellulose ne fixe pas; et aussi le brun d'aniline, que la cellulose ne retient que faiblement; elle se colore par l'acide rosolique additionné d'un peu d'ammoniaque ou de carbonate de soude. Ces divers réactifs colorants, notamment le premier et le dernier, permettent de la reconnaître facilement. L'acide sulfurique, la potasse, l'acide nitrique avec le chlorate de potasse, gonflent le cal et finalement le dissolvent. A l'aide de ces réactifs, on peut donc débarrasser le crible primitif de cellulose de son épaississement calleux (fig. 432, D), comme avec le liquide cupro-ammoniacal on peut isoler le squelette calleux du crible (E). Les bandes de membrane qui séparent les cribles échelonnés sur les cloisons transverses obliques se gélifient et s'épaississent aussi à leur surface, de manière à unir toutes les plaques calleuses en une seule, étendue sur toute la cloison (fig. 432, E, F).

Une fois bouchés par le gonflement du cal en automne, les cribles demeurent tout l'hiver à l'état de plaques fermées. Au printemps suivant, le cal se contracte dans chaque canalicule, les pores se rouvrent et le crible reprend son aspect primitif. On peut amener artificiellement ce résultat en hiver; il suffit de faire végéter la plante, une branche de Vigne par exemple, pendant une huitaine de jours dans une chambre chauffée ou dans une serre.

Dans les cellules criblées âgées, qui ont cessé de fonctionner comme telles, les cribles se ferment encore en automne, mais au printemps suivant l'é-

paississement calleux se dissout et disparaît complètement, laissant le crible réduit à son délicat réseau de cellulose et désormais ouvert pour toujours. La matière calleuse paraît être réemployée et jouer le rôle d'une réserve nutritive. La durée de la vie active des tubes criblés est d'ailleurs très variable selon la plante. Chez les Monocotylédones, elle est illimitée; chez les Dicotylédones, elle dure tantôt quelques mois seulement, tantôt plusieurs années.

**Contenu des cellules criblées.** —

À l'intérieur de la membrane ainsi constituée et étroitement appliquée contre elle, se trouve une couche mince, presque homogène, de consistance gélatineuse, formée par une substance albuminoïde analogue au protoplasme, mais dépourvue de noyau. Elle entoure un liquide clair, alcalin (Courge, etc.), qui occupe la région centrale de la cavité. À l'une, rarement aux deux extrémités de la cellule, la couche pariétale renferme une masse de gelée jaunâtre, dense et brillante, que l'iode colore en jaune et qui est de nature azotée. Elle est étroitement appliquée contre le crible, sous forme de lame mince ou de bouchon plus ou moins saillant. Dans la Courge, c'est le plus souvent en haut de la cellule, à la face inférieure de chaque crible par conséquent, que cette gelée s'accumule. En outre, on trouve fréquemment de l'amidon en très petits grains dans la couche pariétale, surtout vers les extrémités; la gelée n'en renferme jamais; cet amidon manque chez les Cucurbitacées.

À travers les pores des cribles, la substance de la couche pariétale, entraînant avec elle la gelée, mais non les grains d'amidon, s'étend sans discontinuité d'une cellule à l'autre, sous forme de filaments délicats; en les colorant en jaune par l'iode, ou en rouge par la fuchsine, on obtient une sorte d'injection naturelle du crible. L'emploi de la dissolution alcoolique d'iode a d'ailleurs d'autres avantages; la couche pariétale contractée s'écarte de la membrane partout où elle manque de cribles, tandis qu'elle demeure engagée

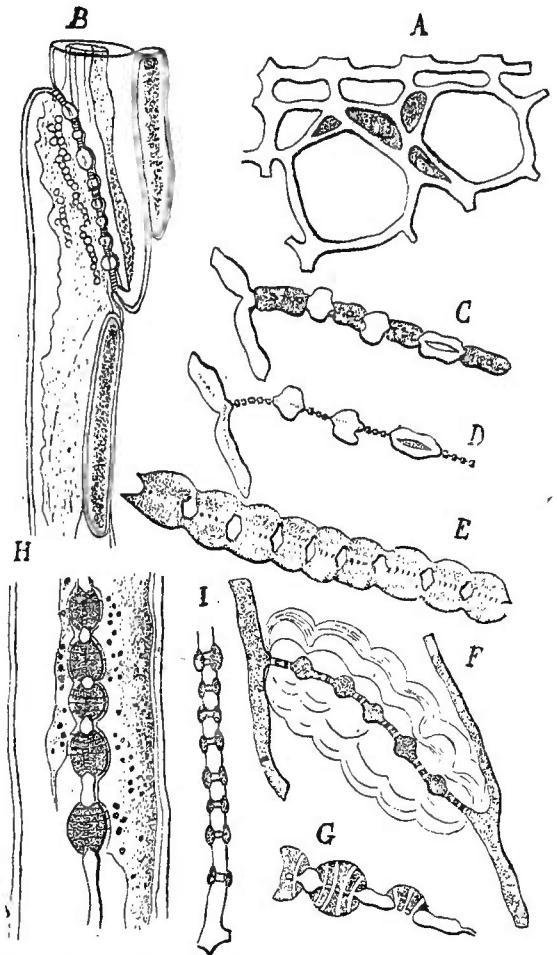


Fig. 432. — Vigne (*Vitis vinifera*). A, deux tubes criblés, avec leurs cellules annexes contenant un protoplasme granuleux, en section transversale. B, un tube criblé avec ses cellules annexes, isolé par la macération. C, section d'une cloison transverse en hiver; les cribles ont leurs pores bouchés par la plaque calleuse teintée de gris. D, la même, traitée par la potasse; le cal est dissous et le crible de cellulose dénudé. E, la même, traitée par le liquide cupro-ammoniacal; la cellulose est dissoute à l'intérieur de la plaque calleuse confluyente. F, une plaque calleuse confluyente en hiver, traitée par le chloro-iodure de zinc; la cellulose est colorée en bleu; le cal demeure incolore et se gonfle. G, portion d'une cloison transverse, après réouverture des pores au printemps. H et I, sections tangentiellles à travers deux tubes criblés en contact; la paroi radiale mitoyenne est munie de cribles avec épaissements calleux, fermés en I l'hiver, venant de se rouvrir en H au printemps (d'après Wilhelm).

dans les cribles ; de plus l'amas terminal de gelée, fortement jauni par l'iode, se distingue mieux ainsi du cal, auquel il est superposé et qui ne se colore pas. Une fois les cribles réduits, par la dissolution du cal, à leur squelette de cellulose, les cellules criblées ne renferment plus qu'un liquide hyalin.

**Tubes criblés des Gymnospermes et des Cryptogames vasculaires.** — Dans les Gymnospermes, les tubes criblés ont la forme de prismes quadrangulaires et portent, à la fois sur leurs faces longitudinales radiales et sur leurs cloisons transverses obliques, des punctuations criblées échelonnées en une ou deux séries ; les faces longitudinales tangentielles en sont dépourvues. Elles sont parfois rapprochées en groupes arrondis, formant comme des cribles composés (Ginkgo, Gnète, Ephèdre, Cycade). Les cribles sont calleux dans le jeune âge, avant l'ouverture des pores ; mais bientôt la substance calleuse se dissout sans laisser de trace, et dans les tubes adultes le réseau de cellulose est mis à nu. Le contenu des cellules criblées est un liquide clair ; on n'y a trouvé ni couche albuminoïde pariétale, ni amas de gelée, ni grains d'amidon.

Chez les Cryptogames vasculaires, où leur existence n'est pas moins générale que chez les Phanérogames, les tubes criblés conservent à tout âge leurs pores fermés ; les punctuations y sont simplement grillagées, non criblées. Ils renferment un liquide clair dans une mince couche pariétale jaunissant par l'iode ; celle-ci contient, surtout vers les extrémités, un grand nombre de globules brillants qui ne sont pas de l'amidon, mais ressemblent à la gelée des Angiospermes. Dans la Ptéride (*Pteris aquilina*), les punctuations sont calleuses, c'est-à-dire formées d'un crible de cellulose, dont toutes les ouvertures sont bouchées par la substance calleuse. Celle-ci paraît faire défaut chez d'autres Fougères (*Polypodium*, *Aspidium*, *Osmunda*, *Dicksonia*), chez les Ophioglosses, les Prêles, les Lycopodiacées et les Hydroptérides.

**Formation du tissu criblé.** — La jeune cellule allongée du méristème qui doit devenir une cellule criblée commence par s'élargir ; puis, par une cloison oblique qui tronque une de ses arêtes, elle détache vers l'une de ses extrémités une petite cellule fusiforme. Pareille troncature se répétant plusieurs fois à diverses hauteurs pendant sa différenciation, la cellule criblée se trouve plus tard accompagnée par un certain nombre de petites cellules accessoires étroitement attachées à ses flancs (fig. 432, A, B). Elles se distinguent par un contenu fortement granuleux avec un noyau, par une membrane épaissie et ponctuée ; elles demeurent entières (Vigne), ou bien se cloisonnent à leur tour plus tard (Cucurbitacées) ; on peut les nommer *cellules annexes* du tissu criblé. Les Gymnospermes en sont dépourvues ; les cellules criblées y procèdent directement des éléments du méristème.

Ces troncatures faites, les punctuations composées apparaissent sur les faces terminales de la grande cellule. En certaines places, qui sont les pores futurs, la membrane se transforme et devient calleuse, tandis que dans les intervalles, qui sont les bandes du réseau, elle demeure à l'état de cellulose. En même temps, le revêtement pariétal de protoplasme granuleux, pourvu d'un noyau fusiforme, change d'aspect ; en certains points il devient plus dense, plus réfringent, homogène, et forme des sortes de gouttelettes jaunâtres ;



puis ces gouttelettes se réunissent et se rassemblent peu à peu en masses plus ou moins volumineuses vers les extrémités de la cellule, pour former cette gelée dont il a été question plus haut. Pendant que s'opère cette séparation de gouttelettes, le noyau a disparu et il s'est formé, dans le revêtement pariétal modifié, non dans la gelée qui en provient, un grand nombre de petits grains d'amidon qui y demeurent nichés et qui sont surtout condensés vers les extrémités. A ce moment, où la cellule a perdu ses caractères de vie propre, les ponctuations, déjà calleuses, sont encore closes. Mais bientôt la gelée accumulée au-dessus et au-dessous de la cloison transverse pousse de chaque côté, en face du centre de chaque maille du réseau, un prolongement revêtu par la couche pariétale, qui perce la plage calleuse, et s'unit à son congénère en un filet continu : le crible est formé. Plus tard la gélification s'étend, des parois des canalicules, où elle est d'abord localisée, sur toute la surface des bandes réticulées, ce qui produit un cal continu englobant le réseau de cellulose. Ce cal va s'épaississant ensuite, en gonflant le réseau et en rétrécissant les pores, qu'il finit par boucher, comme on l'a vu, pour amener l'état hibernant du crible.

**Rôle du tissu criblé.** — Ainsi constitué, le tissu criblé semble avoir pour rôle de transporter dans toutes les régions du corps les substances plastiques et notamment, chez les Phanérogames, les matières insolubles. Quelles sont ces substances? L'amidon, dont ces tubes sont d'ordinaire abondamment pourvus, prend-il part au transport? C'est ce qu'il est encore impossible de préciser. Toujours est-il que les tubes criblés sont un tissu essentiellement conducteur.

## § 14

### Le tissu vasculaire (1).

**Caractères généraux du tissu vasculaire. Vaisseaux.** — Le tissu vasculaire se compose de cellules à membrane lignifiée, munie sur sa face interne des diverses sculptures en relief ou en creux étudiées plus haut (p. 546 et suiv., fig. 361, 362, 364 et 365) : anneaux, spires, réseaux, ponctuations simples ou aréolées. Le protoplasme et le noyau y ont de bonne heure disparu, pour faire place à un liquide clair parfois interrompu par des bulles d'air. C'est donc un tissu de cellules mortes. Il existe chez toutes les plantes à racines, qu'il sert à caractériser comme plantes *vasculaires*; il y constitue l'élément fondamental de ce qu'on appelle, comme on le verra plus tard, le *bois*.

Ordinairement allongées en forme de cylindre ou de prisme, les cellules vasculaires sont toujours superposées en files qui courent dans toute la longueur du corps; chacune de ces files longitudinales est un *vaisseau*. Çà et là, sur l'extrémité d'une cellule s'en ajustent deux autres qui divergent et le vaisseau se ramifie. Les vaisseaux sont tantôt isolés au sein d'un tissu différent,

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 131, 1877, avec l'indication des travaux antérieurs depuis Malpighi (1675) et Grew (1672), notamment Mohl (1845), Trécul (1854) Schacht (1860), Dippel (1860), Caspary (1862), Sanio (1863). — Mikosch : *Sitzungsber. der Wiener Akad.*, juin 1881. — Russow; *Sitzungsber. der Naturf.-Gesellsch. zu Dorpat*, septembre 1881.

tantôt accolés en assise, en couche, en faisceau. Suivant la forme de la sculpture qu'elles portent sur leurs faces latérales, les cellules vasculaires et par extension les vaisseaux eux-mêmes sont dits spirales, annelés, réticulés, scalariformes, ponctués. Mais il ne faut pas oublier que si la sculpture peut conserver sa forme sur un plus ou moins grand nombre de cellules successives le long d'un vaisseau, elle peut aussi se modifier le long de la même cellule, bien mieux elle peut n'être pas la même à un niveau donné sur les diverses faces d'une cellule (voir p. 552). Les diverses formes de sculpture, qui se correspondent toujours sur les éléments en contact, sont trop connues pour qu'il soit nécessaire d'y revenir ici ; elles passent, comme on sait, l'une à l'autre par d'insensibles transitions.

La membrane qui, dans la sculpture en relief : annelée, spiralee, réticulée, scalariforme, relie entre elles les bandes d'épaississement, comme celle qui, dans la sculpture en creux, tapisse le fond des punctuations, quoique très mince, se montre persistante sur les faces latérales. Il n'en est pas toujours de même sur les faces terminales par où les diverses cellules s'ajustent entre elles et, sous ce rapport, on est conduit à distinguer deux sortes de vaisseaux.

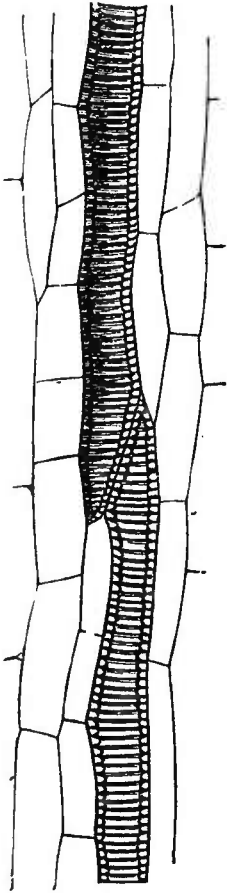


Fig. 433. — Portion d'un vaisseau fermé spiralé d'un jeune pétiole de Scrofulaire (*Scrofularia aquatica*), montrant l'ajustement en sifflet des cellules (Sachs).

**Deux sortes de vaisseaux : fermés et ouverts.** — Dans les uns, la membrane persiste sur les faces terminales comme sur les faces latérales, de façon que les cellules vasculaires demeurent closes ; le vaisseau est *discontinu* ou *fermé*. Dans les autres, la membrane se résorbe de bonne heure sur les faces terminales, de manière à mettre en communication directe toutes les cavités cellulaires du vaisseau, qui devient un tube continu ; le vaisseau est *continu* ou *ouvert*. Ouverts ou fermés, les vaisseaux peuvent offrir sur leurs faces latérales tous les genres de sculpture : ils ne diffèrent que par la permanence des cloisons transverses dans les premiers, et leur prompt destruction dans les seconds ; aussi ces deux formes sont-elles reliées par bien des intermédiaires et est-il parfois difficile de décider si l'on a affaire à l'une ou à l'autre. Quelques mots sur chacune d'elles.

**Vaisseaux fermés.** — Les cellules qui composent les vaisseaux fermés sont parfois courtes, isodiamétriques (extrémités des nervures, notamment au-dessous des stomates aquifères, etc.) ; ordinairement elles sont longues, pointues aux deux bouts, avec une section circulaire ou polygonale (fig. 433). La sculpture des faces latérales se continue sur les cloisons transversales obliques. La figure 361 (p. 548) montre, dans la Ptéride (*Pteris aquilina*), une cellule vasculaire scalariforme ; la figure 364, (p. 551) représente les vaisseaux fermés aréolés des Conifères.

Le plus souvent leur longueur varie entre 0<sup>mm</sup>,16 et 1 millimètre (bois de la plupart des Dicotylédones) ; elle s'élève à 4 millimètres dans les couches an-

nelles du bois des Pins. Quelquefois elles atteignent de très grandes dimensions; dans la tige et le pétiole du Bananier et du Balisier, par exemple, où elles sont annelées et spiralées, elles mesurent jusqu'à 10 millimètres de longueur sur 0<sup>mm</sup>,4 de large; celles du Nélombe ont jusqu'à 120 millimètres de long sur 0<sup>mm</sup>,5 de large.

Les vaisseaux fermés sont beaucoup plus répandus que les vaisseaux ouverts. Tous les vaisseaux qui composent les extrémités des nervures foliaires, tous ceux qui constituent le bois des Cryptogames vasculaires (1), le bois primaire de toutes les Gymnospermes et le bois secondaire des Conifères et des Cycadées, le bois de beaucoup de Monocotylédones, le bois primaire de certaines Dicotylédones et la plus grande partie du bois secondaire de ces plantes, sont des vaisseaux fermés. Beaucoup de files de larges cellules annelées, spiralées, réticulées, ne sont également que des vaisseaux fermés; citons, parmi les Monocotylédones, les tiges des *Stratiotes*, *Caladium*, *Pistia*, *Aerides*, *Alisma*, *Sagittaria*, *Hydrocleis*, *Musa*, *Canna*, etc.; parmi les Dicotylédones, les *Nuphar*, *Nymphaea*, *Victoria*, *Monotropa*, etc.

**Vaisseaux ouverts.** — Pour donner naissance à un vaisseau ouvert, une file de cellules vasculaires primitivement closes, à mesure qu'elles épaississent leurs faces latérales, perforent, avons-nous dit, et résorbent leurs cloisons transverses. Cette résorption n'est que partielle et il reste toujours une trace visible de la cloison; son bord, tout au moins, persiste en forme de bourrelet plus ou moins saillant. On peut donc toujours reconnaître, sur le vaisseau achevé, les diverses cellules qui le composent. Les figures 362 (p. 548) et 365 (p. 551) représentent des portions de vaisseaux ouverts, annelés et ponctués aréolés.

La forme des cellules est ordinairement cylindrique ou prismatique, rarement renflée au milieu en forme de tonneau. Elles sont souvent plus longues que larges, et d'autant plus longues qu'elles appartiennent à des régions où la croissance intercalaire s'exerce plus longtemps après la formation du vaisseau. Quand le vaisseau prend naissance dans une partie dont la croissance longitudinale a pris fin, ses cellules sont à peine plus longues que larges, parfois même plus courtes (vaisseaux réticulés et ponctués de la tige âgée de la Courge, de la Vigne, du Cobée, etc.). La direction des cloisons transverses résorbées est horizontale, ou plus ou moins oblique. Dans ce dernier cas, les cellules successives, coupées en sifflet aux deux bouts, peuvent ne se toucher que par une partie de la face terminale oblique, la pointe du sifflet se prolongeant latéralement en cul-de-sac au-dessus de la cloison.

Avant de se perforer, la cloison transverse s'épaissit à la façon ordinaire, de manière à laisser une ou plusieurs places minces qui sont de larges punctuations. Puis, la membrane se résorbe dans toute l'étendue des punctuations, laissant subsister toute la partie épaissie. Quand la cloison est horizontale et parfois aussi quand elle est oblique, il ne se fait qu'une seule large punctuation centrale et, plus tard, c'est par une seule large ouverture circulaire ou elliptique que les cellules communiquent. Le reste forme un diaphragme ou seulement

(1) On n'a trouvé de vaisseaux ouverts que dans la tige de la Ptéride (*Pteris aquilina*) et dans la racine de l'Athyre (*Athyrium filix-fœmina*).

un petit bourrelet annulaire. Quand la cloison est fortement oblique, très rarement quand elle est horizontale comme dans l'Avicennie (*Avicennia*), il s'y forme plusieurs larges punctuations, ordinairement échelonnées en une série suivant le grand axe de l'ellipse, qui deviennent plus tard autant d'ouvertures séparées par des rubans épaissis. Ces ouvertures sont rarement circulaires (Ephèdre); le plus souvent elles sont allongées perpendiculairement au grand axe de la cloison elliptique, qui prend l'aspect scalariforme (vaisseaux ponctués des Bétulées, Corylées, Éricacées, etc.), rarement dans le sens de ce axe comme dans l'Épervière (*Hieracium*), l'Onoporde (*Onopordon*). La cloison porte quelquefois plusieurs rangées de trous (Ephèdre) ou de nombreuses ouvertures disposées en réseau (Avicennie); dans ce dernier cas, elle ressemble à une cloison transverse de tube criblé. La plupart des vaisseaux annelés et spiralés s'ouvrent par une seule ouverture, tandis que la plupart des vaisseaux ponctués ont une série scalariforme d'orifices; mais cela n'est pas constant; ainsi les vaisseaux spiralés de la Vigne et de l'Olivier ont des cloisons transverses scalariformes.

Quand la membrane du vaisseau est mince, comme dans la plupart des vaisseaux spiralés, par exemple, la cloison transverse est mince aussi et ses punctuations sont simples. Dans les vaisseaux à membrane épaisse, au contraire, la cloison transverse s'épaissit davantage, et chaque punctuation va se rétrécissant de chaque côté, en devenant aréolée; c'est alors par des orifices aréolés que plus tard les cavités cellulaires communiquent. La chose arrive soit avec une seule ouverture (vaisseaux ponctués du bois de Nérion, Frêne, Liseron, Poirier), soit avec une rangée d'orifices (Ephèdre, Ptéride, etc.). Si le vaisseau a déjà ses faces latérales munies de punctuations aréolées, arrondies ou scalariformes, on voit que sa sculpture demeure la même dans l'étendue de chaque cellule, avec cette différence que les punctuations aréolées latérales sont toujours closes, les punctuations aréolées transverses toujours ouvertes.

La largeur des vaisseaux ouverts varie avec l'âge de la partie où ils se forment; les premiers nés sont les plus étroits, puis le calibre va grossissant jusqu'à une certaine limite qui dépend des espèces. C'est chez les plantes grimpantes et volubiles qu'elle est le plus élevée; ainsi dans la Courge, le Cobée, le Phytocrène, les Vitées, etc., les vaisseaux atteignent jusqu'à 0<sup>mm</sup>,3 à 0<sup>mm</sup>,5 de diamètre; dans le Calame (*Calamus Draco*), jusqu'à 0<sup>mm</sup>,56.

**Rôle du tissu vasculaire.** — Le rôle des vaisseaux, qu'ils soient ouverts ou fermés, est essentiellement de transporter à travers tout le corps de la plante vasculaire l'eau et les matières dissoutes, depuis le lieu principal d'absorption, qui est, comme on sait, la région des poils des racines, jusqu'au lieu de consommation prédominante, qui est, comme on sait, la surface des feuilles. Aussi, quand la chlorovaporisation est nulle et l'absorption par conséquent très réduite, comme dans les plantes submergées, le tissu vasculaire est-il très peu développé. Souvent il s'y résorbe aussitôt après sa différenciation, comme dans l'Elodée (*Elodea*), etc., ou même ne s'y différencie pas du tout, comme dans le Cornifle (*Ceratophyllum*), etc. Le tissu vasculaire est donc, comme le tissu criblé, un tissu éminemment conducteur. De là une certaine analogie, un certain parallélisme de structure entre ces deux tissus. Mais comme la sub-

stance à transporter et la vitesse du courant sont très différentes, d'un côté, une matière gélatineuse, insoluble, dont la consommation est lente, de l'autre, de l'eau tenant en dissolution une très petite quantité de matières solubles, dont la consommation est rapide, les caractères propres s'expliquent suffisamment.

**Introduction des produits de sécrétion dans les vaisseaux.** — Dans les plantes qui possèdent un tissu sécréteur interne bien développé, tannifère, résinifère ou laticifère, quelle que soit d'ailleurs la disposition particulière qu'affecte ce tissu, il n'est pas rare de voir çà et là certains vaisseaux remplis en quelques points par la matière sécrétée, qui y forme des index interrompus ou des colonnes plus ou moins longues. Comment s'opère cette introduction? Dans les plantes pourvues de cellules laticifères fusionnées en réseau (diverses Aroïdées, Papavéracées, Papayées, etc.), on voit certaines branches terminées en doigt de gant venir s'appliquer çà et là contre les vaisseaux et ramper à leur surface. Il est probable que dans ce contact intime, une partie des produits sécrétés traverse les membranes aux places amincies et se rend dans la cavité; l'épanchement a lieu comme dans un canal sécréteur. Les vaisseaux du bois âgé des Conifères et de beaucoup de Dicotylédones se montrent souvent remplis aussi par des masses résineuses; mais cette résine provient ici sans nul doute d'une altération des membranes.

**Obstruction tardive des vaisseaux par le parenchyme voisin. Thyilles.** — Dans les organes âgés, on voit assez souvent les larges vaisseaux remplis en partie ou complètement par des cellules de parenchyme; on a donné le nom de *thyilles* à ces singulières productions. Elles procèdent des cellules de parenchyme qui bordent le vaisseau. Une de ces cellules pousse dans le vaisseau, en développant la membrane mitoyenne à travers une ponctuation, un prolongement en doigt de gant. Celui-ci, rempli de protoplasme et contenant un noyau, se renfle en une sphère et se sépare à sa base, par une cloison, de la cellule qui lui a donné naissance. Le phénomène se répétant progressivement en un grand nombre de points, le vaisseau se trouve bientôt tapissé d'une couche continue de cellules, devenues polyédriques en se comprimant, qui, en continuant de croître et souvent même en se divisant, le remplissent enfin complètement.

La production des thyilles peut durer très longtemps; dans des vaisseaux âgés, on voit souvent, à côté de thyilles qui datent de plusieurs années, s'en former de nouvelles. La membrane de ces cellules, d'abord mince, s'épaissit ensuite et prend des ponctuations qui se correspondent exactement sur les faces en contact, comme dans un vrai parenchyme; on y trouve aussi des grains d'amidon et parfois des cristaux isolés ou mâclés.

Des thyilles ont été rencontrées chez quelques Monocotylédones, comme le Roseau (*Arundo*), le Balisier (*Canna*), le Bananier (*Musa*), les Palmiers etc., et dans le bois de beaucoup de Dicotylédones, tant annuelles (Cucurbitacées, Euphorbes diverses, etc.), que ligneuses comme la Vigne (*Vitis*), le Chêne (*Quercus*), le Sureau (*Sambucus*), le Platane (*Platanus*), le Robinier (*Robinia*), etc. Très rares dans les racines des arbres dicotylédones, elles abondent dans celles des plantes herbacées, comme la Courge (*Cucurbita*), l'Ortie

(*Urtica*), la Garance (*Rubia*), etc. C'est d'ordinaire dans des vaisseaux ouverts et ponctués qu'elles se développent ; pourtant chez le Bananier, le Balisier, etc., c'est dans des vaisseaux fermés et spiralés.

La formation des thyllés est, chez certaines plantes, un phénomène régulier, s'opérant à un moment donné dans le cours normal de la végétation. Ainsi dans le Robinier faux-acacier (*Robinia pseudacacia*), elle commence régulièrement chaque automne dans tous les vaisseaux nés au printemps. Dans d'autres, elle ne paraît avoir lieu qu'après que les organes ont été coupés, puis exposés à l'air humide (Balisier, etc.). Il y aurait donc lieu de préciser les causes qui déterminent ce curieux phénomène.

## § 9

### Les espaces intercellulaires aérifères (1).

Les divers tissus définitifs que nous venons d'étudier laissent souvent, entre les cellules vivantes ou mortes qui les composent, des interstices que l'on réunit sous le nom d'espaces intercellulaires. Quelquefois ces interstices sont remplis, aussitôt après leur formation, par divers produits de sécrétion qui s'y accumulent (canaux sécréteurs, poches sécrétrices). Nous n'avons pas à revenir ici sur ces réservoirs de sécrétion. Mais bien plus souvent les interstices sont occupés par de l'air et forment tous ensemble un système aérifère, qui traverse tout le corps de la plante en débouchant par les stomates dans l'atmosphère extérieure. Ça et là, notamment au voisinage des stomates aquifères, il est rempli d'eau. Ce système aérifère ayant pour ainsi dire la valeur d'un tissu, il convient d'en dire ici quelques mots. Les espaces aérifères peuvent naître de deux manières : par dissociation primitive de cellules permanentes, ou par destruction ultérieure de cellules transitoires. Considérons séparément chacune de ces catégories.

**Espaces aérifères formés par dissociation.** — C'est principalement dans le parenchyme chlorophyllien que ces espaces aérifères se trouvent localisés. Certaines régions de ce parenchyme, le tissu subéreux par exemple, les assises externes des racines, etc., s'en montrent pourtant dépourvues. Le volume relatif que l'air y occupe varie beaucoup ; de 8 p. 100 par exemple dans la feuille du Cannellier camphrier (*Cinnamomum Camphora*), il s'élève à 70 p. 100 dans celle de la Pistie (*Pistia texensis*). Il est d'autant plus grand que le milieu de végétation est plus humide, et c'est dans les plantes aquatiques qu'il atteint son maximum.

La dimension des interstices est très diverse. S'ils sont petits, d'un diamètre moindre que les cellules d'alentour, ce sont des *méats* ; s'ils atteignent, sans la dépasser beaucoup, la dimension des cellules, ce sont des *lacunes* ; enfin s'ils acquièrent un volume beaucoup plus grand, ce sont des *chambres*, et, lorsqu'ils s'étendent beaucoup en longueur, des *canaux* aérifères. Ce qu'on a dit

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 220, 1877, avec indication des travaux antérieurs — Pour les poils internes spiralés des Crins (*Crinum*), voir Trécul et Mangin (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XIII, 1882).

de la formation des méats et des lacunes à la page 588 (fig. 399, 400 et 401), dispense d'y revenir ici, mais les chambres et les canaux méritent d'être étudiés de plus près.

C'est dans les plantes marécageuses et aquatiques que ces cavités acquièrent leur plus grand développement. Citons comme exemples, parmi les Cryptogames vasculaires, la Cératoptéride (*Ceratopteris*), l'Isoète (*Isoetes*), la Marsilie (*Marsilia*), la Salvinie (*Salvinia*); parmi les Monocotylédones, la Lemne (*Lemna*), la Pontédérie (*Pontederia*), beaucoup d'Aroïdées, de Potamées, d'Hydrocharidées; parmi les Dicotylédones, le Cornifle (*Ceratophyllum*), le Myriophylle (*Myriophyllum*), la Pesse (*Hippuris*), la Mâcre (*Trapa*), l'Utriculaire (*Utricularia*), le Ményanthe (*Menyanthes*), les Nymphéacées, le Nélombe (*Nelumbo*), etc. Les chambres sont de courtes cavités polyédriques, dans la Lemne (*Lemna*), la Pistie (*Pistia*), dans le renflement du pétiole de la Mâcre (*Trapa*), etc. Les canaux s'étendent parallèlement en forme de prismes ou de cylindres dans toute la longueur des organes (fig. 434), tantôt sans discontinuité, comme dans la plupart des racines, dans la feuille de Nénuphar (*Nuphar luteum*) (fig. 435), etc., tantôt entrecoupés par un grand nombre de diaphragmes transversaux qui les divisent en compartiments. Dans la tige, ils sont toujours interrompus aux nœuds par un disque épais de parenchyme dense, traversé par les divers tissus qui se rendent aux feuilles. Le mur qui sépare deux canaux aérières voisins n'a d'ordinaire qu'une seule épaisseur de cellules, intimement unies entre elles (fig. 434), sans méats qui puissent faire communiquer directement un canal avec l'autre, comme dans la tige du Potamot (*Potamogeton*), du Myriophylle (*Myriophyllum*), etc., dans le pétiole des Nymphéacées, de la Pontédérie (*Pontederia*), etc.; quelquefois cependant ces murs laissent entre les cellules des méats étroits, comme dans le pétiole de Cératoptéride (*Ceratopteris*), de Villarsie (*Villarsia*), etc. La face libre des cellules qui bordent le canal est lisse et quelquefois recouverte par une mince cuticule, comme dans le Nénuphar (*Nuphar*), etc.

**Diaphragmes.** — Les canaux aérières sont continus dans presque toutes les racines, dans les entre-nœuds de la tige de certaines plantes aquatiques : Cornifle (*Ceratophyllum*), Myriophylle (*Myriophyllum*), Pesse (*Hippuris*), Limnanthème (*Limnanthemum*), Zostère (*Zostera*), Posidonie (*Posidonia*), Nélombe (*Nelumbo*), etc., et dans la feuille des Nymphéacées. Ils sont, au contraire, entrecoupés de diaphragmes dans la racine de l'Hydrocharide (*Hydrocharis*), de l'Ériocaulon (*Eriocaulon*), etc., dans la tige et la feuille de la plupart des Monocotylédones, dans le pétiole du Limnanthème, dans la tige et les feuilles des

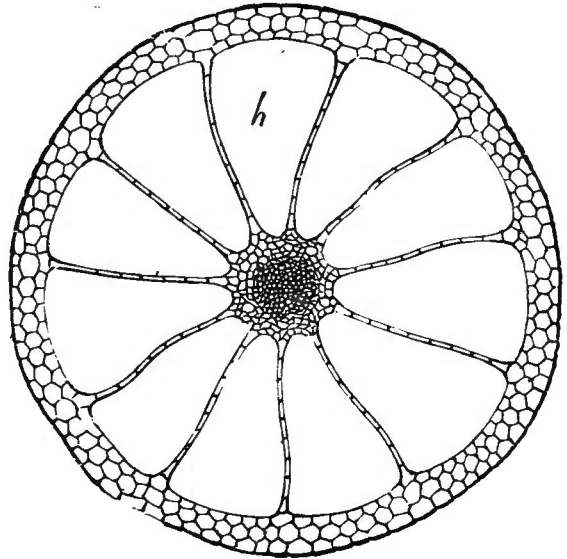


Fig. 434. — Section transversale de la tige de l'Elatine (*Elatine Alsinastrum*). *h*, canaux aérières (Reinke).

Marsiliacées, dans la feuille des Isoètes, etc. Ces diaphragmes se succèdent régulièrement à une distance qui descend parfois à un millimètre et qui s'élève rarement au-dessus de un centimètre. Dans les canaux voisins, ils sont tantôt à des hauteurs différentes et alternent, tantôt à la même hauteur et il semble que le même diaphragme s'étende alors à travers plusieurs canaux.

Les diaphragmes se composent ordinairement d'une, rarement de plusieurs assises de cellules parenchymateuses, souvent pourvues de chlorophylle, séparées par des méats qui font communiquer les compartiments successifs. Ces méats sont tantôt très étroits (Colocase, Calade, etc.); tantôt plus larges, compris entre les bras de cellules étoilées (Isoète, Potamot, Pontédérie, Butome, Fluteau, Nélombe, etc.). Les nervures longitudinales des feuilles, séparées par les canaux aérifères, sont fréquemment reliées par des branches d'anastomose qui traversent les canaux dans l'épaisseur des diaphragmes. Par les diaphragmes communs à plusieurs canaux et par les planchers des nœuds, les canaux aérifères communiquent indirectement les uns avec les autres et tous ensemble avec les lacunes et les méats du parenchyme, qui à leur tour débouchent par les stomates dans l'air ambiant.

**Poils internes.** — Dans les plantes qui produisent beaucoup d'oxalate de chaux, ce sel cristallise souvent dans les cellules qui bordent les canaux aérifères ou qui composent les diaphragmes. Quelquefois ces cellules ont la forme ordinaire, mais souvent elles proéminent dans la cavité sous forme de papilles ou de poils; plus tard la membrane s'amincit et le cristal paraît libre dans la cavité. Quand la cellule renferme une mâcle arrondie, elle se renfle en tête sphérique, comme dans le Myriophylle, la Mâcle, le Nélombe. Quand elle contient un paquet de raphidés, ou un seul long cristal en aiguille, elle s'avance davantage dans le canal; si elle appartient alors à un diaphragme ou à un mur longitudinal composé d'une seule assise, elle proémine souvent des deux côtés à la fois (Pistie, Pontédérie, Scitaminées, Colocase et autres Aroïdées, etc.).

Ce sont quelquefois des cellules sécrétrices d'une autre sorte qui se développent dans les canaux en forme de poils internes. Ainsi, dans les lacunes du rhizome et de la base du pétiole de l'Aspide (*Aspidium Filix-mas*), du Polystic (*Polystichum spinulosum*), etc., certaines cellules de bordure se développent en poils unicellulaires, renflés au sommet en une tête piriforme, qui sécrète et épanche au dehors jusque sur le pied une couche épaisse de résine verdâtre.

Ailleurs ces poils internes, épaississant et lignifiant leur membrane, perdant à la fois leur protoplasme et leur noyau, prennent tous les caractères des fibres de sclérenchyme et deviennent comme elles des éléments de soutien pour les parties molles. Aussi se développent-ils surtout dans les canaux aérifères qui sont dépourvus de diaphragmes et qui ont plus besoin que les autres d'être soutenus (Pilulaire, Nymphéacées, Limnanthème, Monstérées, Rhizophore, etc.). Dans les canaux aérifères de la racine de la Pilulaire (*Pilularia globulifera*), les poils ont une membrane mince, finement verruqueuse à l'extérieur, et sont enroulés en spirale.

Dans les canaux du pétiole et du pédicelle floral, ainsi que dans les lacunes du limbe foliaire des Nymphéacées et du Limnanthème, ce sont des poils



étoilés; enchâssés par le milieu dans un mur et envoyant leurs bras dans plusieurs canaux voisins (fig. 435). Leur membrane épaissie, toute couverte de verrues incrustées d'oxalate de chaux dans les Nymphéacées, demeure lissée dans le Limnanthème. En outre, dans la feuille du Nénuphar (*Nuphar*), on voit çà et là dans les murs des lacunes une cellule s'avancer dans la cavité en se bifurquant de suite un grand nombre de fois et en soudant ses branches courtes et grosses entre elles et avec le pourtour du canal; le tout forme une sorte de bouchon à membranes molles qui obstrue complètement le canal. C'est encore un poil interne, mais ce poil joue ici le rôle de diaphragme.

Toutes les Aroïdées de la tribu des Monstérées possèdent un très grand nombre de poils internes à membrane lisse, fortement épaissie et quelquefois pourvue de ponctuations simples, diversement ramifiés et terminant leurs branches en pointes aiguës : ces poils peuvent servir à caractériser cette tribu. Dans les canaux aérifères étroits et allongés de la tige et du pétiole, le poil se développe vers le haut et vers le bas en une longue aiguille fixée au mur vers son milieu par un pied court, ressemblant tout à fait à un poil superficiel en navette de Malpighie. Souvent il s'allonge ainsi à la fois par ses deux bouts dans deux canaux voisins en forme d'H (fig. 436). Ils sont parfois divisés en compartiments par de minces cloisons transversales. Ces aiguilles peuvent atteindre jusqu'à 5<sup>mm</sup> et 7<sup>mm</sup> de longueur; on les extrait facilement. Dans les lacunes du limbe foliaire, la ramification des poils est beaucoup plus abondante et plus irrégulière; voir (p. 469) la fig. 317, G, prise dans la Tornélie (*Tornelia fragrans*).

Dans le parenchyme de la tige du Rhizophore (*Rhizophora*), on trouve des poils internes épaissis en longues aiguilles, tout semblables à ceux des Monstérées. Dans la tige et les feuilles des Crins (*Crinum*), les poils des lacunes sont de longues cellules dont la membrane est épaissie en une ou plusieurs spires déroulées, au point de simuler des vaisseaux spiralés (fig. 437); ils atteignent jusqu'à 13<sup>mm</sup>,5 de longueur.

**Espaces intercellulaires formés par destruction.** — Les espaces intercellulaires qui tirent leur origine d'une destruction locale du parenchyme sont toujours des chambres ou des canaux. A leur contour irrégulier, bordé par les restes des cellules déchirées, on les distingue facilement des chambres aérifères formées par dissociation. Telle est la cavité centrale de la tige creuse des

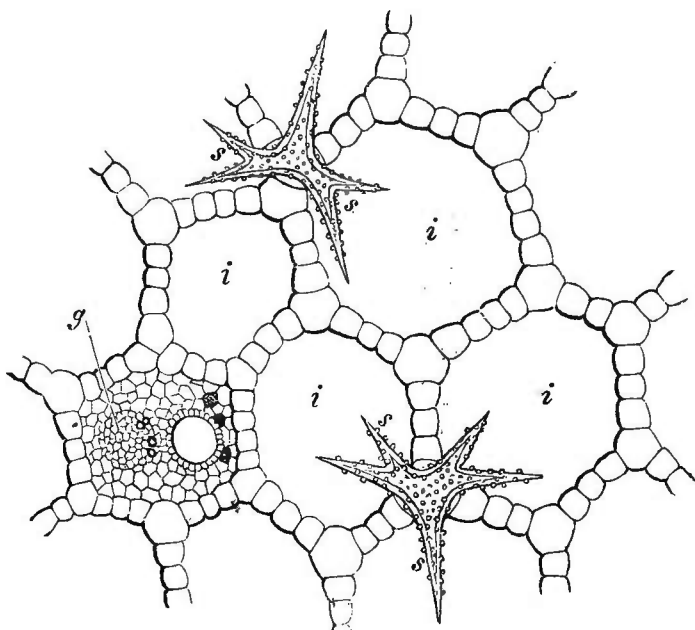


Fig. 435. — Partie d'une section transversale du pétiole de Nénuphar (*Nuphar adenum*); *i, i*, canaux aérifères; *s*, poils internes étoilés; *g*, faisceau libéroligneux (Sachs).

Prêles, des Graminées, Ombellifères, Composées, Labiées, etc. ; telles sont aussi les cavités des feuilles des Graminées, des Ombellifères, de l'Ail (*Allium*), de l'Asphodèle (*Asphodelus*), du Rubanier (*Sparganium*), de la Massette (*Typha*), etc.. Dans la tige, les cavités sont toujours interrompues aux nœuds. D'un nœud à l'autre, elles s'étendent le plus souvent sans discontinuité ; parfois cependant elles sont entrecoupées de diaphragmes plus ou moins épais, formés par autant de tranches de parenchyme qui ont échappé à la destruction, comme dans la tige du Souchet (*Cyperus*), de l'Héléocharide (*Heleocharis*), de l'Eriophore (*Eriophorum*), du Jonc (*Juncus*), etc., dans les feuilles du Vaquois (*Pandanus*), de la Massette (*Typha*), etc. Ces diaphragmes sont de

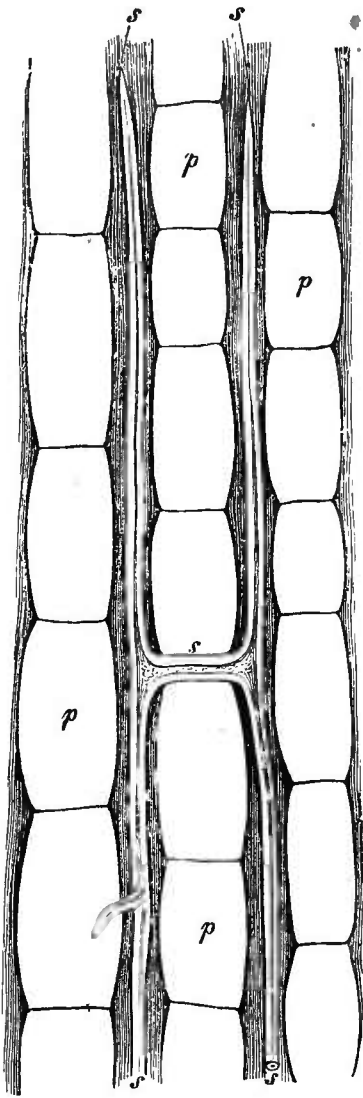


Fig. 436. — Partie d'une section longitudinale du pétiole du Monstère (*Monstera deliciosa*) ; *s*, poil interne en H dans les lacunes aérifères du parenchyme *p* (Sachs).

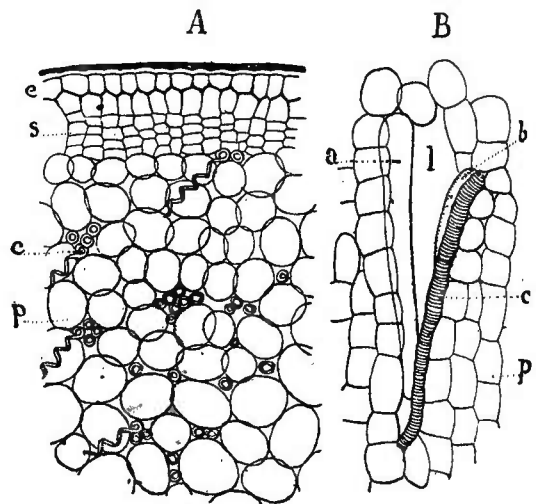


Fig. 437. — Poils internes spiralés de la tige du Crin (*Crinum americanum*). A, section transversale de l'écorce, montrant les poils libres dans les méats du parenchyme, avec leur spirale déroulée ; *e*, épiderme ; *s*, liège. B, section longitudinale, montrant les poils en voie de développement dans le méat ; *a*, *b*, poils non encore épaissis ; *c*, poil spiralé (d'après Mangin).

la même nature que le tissu détruit ; les méats y sont étroits si le parenchyme était dense, comme dans la Laiche (*Carex*), le Scirpe (*Scirpus*), l'Iride (*Iris pseudacorus*), etc., larges s'il était étoilé, comme dans la Massette (*Typha*), le Rubanier (*Sparganium*), le Vaquois (*Pandanus*), le Jonc (*Juncus*), etc. Ils renferment les anastomoses transverses des nervures.

### ARTICLE III

#### MORPHOLOGIE DES APPAREILS

Plusieurs tissus juxtaposés, concourant à un même but, à une fonction commune, constituent un *appareil*, l'appareil de cette fonction. Dans les plantes les plus différenciées, on distingue deux sortes d'appareils. Les uns

exercent une fonction mécanique, ce sont : l'appareil *tégumentaire* ou *protecteur*, l'appareil de *soutien*, l'appareil *conducteur*, et l'appareil *conjonctif*, qui sert à réunir tous les précédents. Les autres remplissent un rôle chimique, ce sont : l'appareil *assimilateur*, l'appareil de *réserve*, l'appareil *sécréteur*, et l'appareil *absorbant*. Il faut y ajouter l'appareil *aérifère*, constitué par l'ensemble des méats, lacunes, chambres et canaux, qui traversent le corps et dont le rôle est à la fois chimique et mécanique.

Étudions maintenant ces divers appareils.

## § 10

### Les appareils mécaniques.

Considérons d'abord les appareils mécaniques.

**Appareil tégumentaire ou protecteur.** — C'est dans les parties du corps exposées à l'air et à la lumière, surtout quand elles sont destinées à vivre longtemps, que l'appareil tégumentaire prend le plus de développement ; il se réduit beaucoup dans les membres souterrains ou submergés, et dans ceux qui vivent peu de temps à l'air.

Chez les Thallophytes, notamment dans la partie massive du thalle et dans les appareils sporifères des grands Champignons, ainsi que dans la tige de la

plupart des Mousses, l'appareil protecteur est constitué simplement par la zone externe du parenchyme homogène qui compose tout le corps de ces plantes. Les cellules y deviennent d'autant plus petites, plus serrées et plus résistantes qu'elles sont plus rapprochées de la surface, et souvent leurs membranes épaissies prennent des colorations plus ou moins sombres ; souvent aussi celles de l'assise la plus externe se développent en poils. Dans la tige des Sphaignes (*Sphagnum*), l'appareil tégumentaire se complique déjà et se montre composé de deux couches distinctes, différenciées dans le parenchyme général (fig. 438). L'externe est formée d'une ou de quelques assises de larges cellules vides, qui s'ou-

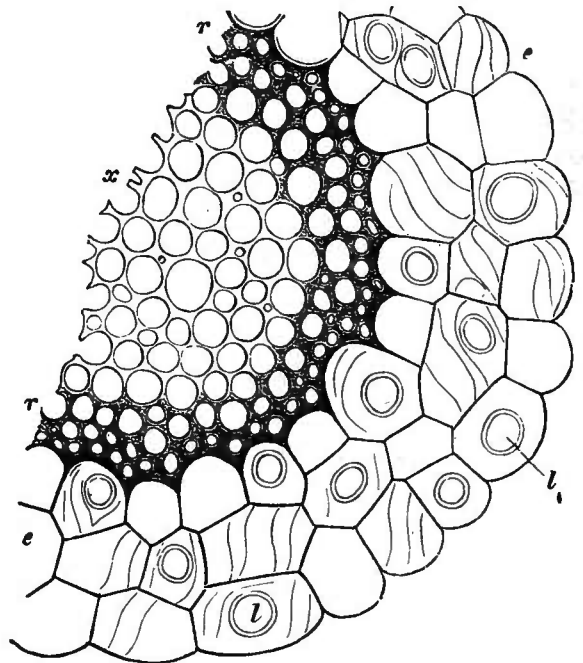


Fig. 438. — Section transversale de la tige du Sphaigne (*Sphagnum cymbifolium*). Autour du parenchyme interne *x*, l'appareil tégumentaire comprend une couche de cellules étroites et sombres *r*, et une couche *e* de cellules larges, claires, spiralées, trouées en *l* (Sachs).

ouvrent au dehors et les unes dans les autres par de grands trous, et dont la membrane mince et peu colorée se trouve renforcée parfois par des rubans d'épaississement spiralés. L'interne a ses cellules beaucoup plus étroites, progressivement élargies vers l'intérieur, à parois uniformément épaissies et fortement colorées.

Dans le thalle de certaines Hépatiques et dans l'appareil sporifère des Mousses, mais surtout dans la tige et dans les feuilles de toutes les plantes vasculaires, l'appareil tégumentaire est constitué tout au moins par une assise de cellules plus ou moins fortement cutinisées, en un mot par une assise de tissu cutineux (p. 598, fig. 407 et 408).

A cette assise cutinisée s'associent souvent, pour la renforcer, des cellules du parenchyme sous-jacent, qui se différencient par rapport aux autres. Ce tissu tégumentaire de renforcement peut être formé d'une couche continue de cellules courtes à parois minces et à contenu aqueux; il atteint alors parfois une grande épaisseur, comme dans plusieurs Tradescanties (*Tradescantia*) et beaucoup de Broméliacées. Mais le plus souvent ses cellules épaississent fortement leurs membranes et constituent soit du collenchyme, soit du parenchyme scléreux, soit du sclérenchyme. Le collenchyme tégumentaire forme, sous l'assise cutineuse, tantôt une couche continue de cellules courtes, tantôt une série de faisceaux de cellules longues, parallèles entre eux, séparés par des bandes de parenchyme ordinaire le long desquelles se localisent les stomates (pétioles et tiges d'Ombellifères, Aroïdées, etc.). Le parenchyme scléreux tégumentaire forme d'ordinaire une couche continue, interrompue sous les stomates, comme dans la tige des Palmiers : Cocotier (*Cocos*), Eléide (*Elæis*), Mauricier (*Mauritia*), etc. Les fibres du sclérenchyme tégumentaire sont tantôt isolées, comme dans les feuilles des Cycadées, tantôt groupées en faisceaux parallèles, comme dans la tige des Casuarines (*Casuarina*), des Ephédres (*Ephedra*), des Prêles (*Equisetum*) et dans les feuilles de Phorme (*Phormium*), de Palmiers, de Cypéracées, etc., tantôt réunies en une couche continue, comme dans les feuilles de Conifères, d'Ananas (*Ananassa*), de Vande (*Vanda*), etc. Quand une plus forte résistance devient nécessaire, ces cellules de renforcement s'allongent perpendiculairement à la surface du membre, en forme de prismes serrés, comme dans la tige des Restiacées, le sporocarpe de la Marsilie (*Marsilia*) et de la Pilulaire (*Pilularia*), le tégument de la graine des Légumineuses, etc.

Lorsqu'ils sont caducs, le tissu cutineux et ses divers tissus de renforcement sont plus tard remplacés par du tissu subéreux secondaire, et c'est ce dernier qui constitue, à partir de ce moment, la partie essentielle de l'appareil tégumentaire.

Dans la racine, l'assise périphérique, dont les cellules se prolongent, comme on sait, en poils absorbants, quand elle persiste en se desséchant et se subérissant, entre déjà dans la composition de l'appareil tégumentaire. Mais c'est surtout à l'assise sous-jacente, ou à plusieurs des assises sous-jacentes si la racine est épaisse, qu'est ordinairement dévolu le rôle protecteur. A cet effet, les cellules de cette assise, fortement unies entre elles latéralement sans laisser de méats, subérissent leurs membranes et parfois même les plissent ou les épaississent fortement, comme dans la Vanille (*Vanilla*), etc. A ce tissu subéreux vient quelquefois s'ajouter en dedans une couche plus ou moins épaisse de sclérenchyme, comme dans certains Philodendres (*Philodendron*), certaines Laïches (*Carex*), etc. Parfois elle est renforcée et plus tard exfoliée par un tissu subéreux secondaire, qui constitue désormais la partie essentielle de l'appareil tégumentaire.

Enfin le tissu plissé interne (p. 605, fig. 412), surtout lorsqu'il épaissit ses membranes, doit être considéré, dans les divers membres, comme une partie intégrante de l'appareil tégumentaire, plus profondément située que celles dont il vient d'être question.

**Appareil conducteur. Faisceaux libériens, faisceaux ligneux, faisceaux libéroligneux.** — L'appareil conducteur n'est nettement différencié du parenchyme que chez les plantes à racines. Il s'y compose de deux tissus : le tissu criblé qui transporte essentiellement les matières insolubles, et le tissu vasculaire qui conduit l'eau et les substances dissoutes. Quelquefois seul, mais le plus souvent mélangé d'autres tissus qui l'aident à remplir sa fonction, le tissu criblé forme des faisceaux qui courent sous forme de cordons dans toute l'étendue du corps de la plante; on les nomme *faisceaux libériens*; leur ensemble est le *liber* de la plante. De même, le tissu vasculaire; parfois seul, mais ordinairement accompagné de divers tissus accessoires qui l'aident à jouer son rôle, constitue des faisceaux parallèles aux faisceaux libériens, qui cheminent, comme eux, dans toute la longueur du corps; on les appelle *faisceaux ligneux*; leur ensemble constitue le *bois* de la plante.

Dans la jeune racine, les faisceaux libériens et les faisceaux ligneux sont isolés; ils alternent côte à côte et cheminent parallèlement sans se réunir, ni se rami-

fier, dans toute la longueur du membre (voir p. 605, la fig. 412, où *v* sont deux faisceaux ligneux et *l* deux faisceaux libériens). Dans la tige et dans la feuille, au contraire, ils sont intimement unis deux par deux en faisceaux doubles, nommés *libéroligneux* (fig. 439). Dans la tige, les faisceaux libéroligneux suivent une marche plus ou moins flexueuse; aux nœuds, tandis que certains d'entre eux passent dans la feuille, d'autres se ramifient pour les réparer, ou s'unissent à leurs voisins par des branches d'anastomose transverse.

Une fois dans les feuilles, dont ils constituent les nervures, les faisceaux

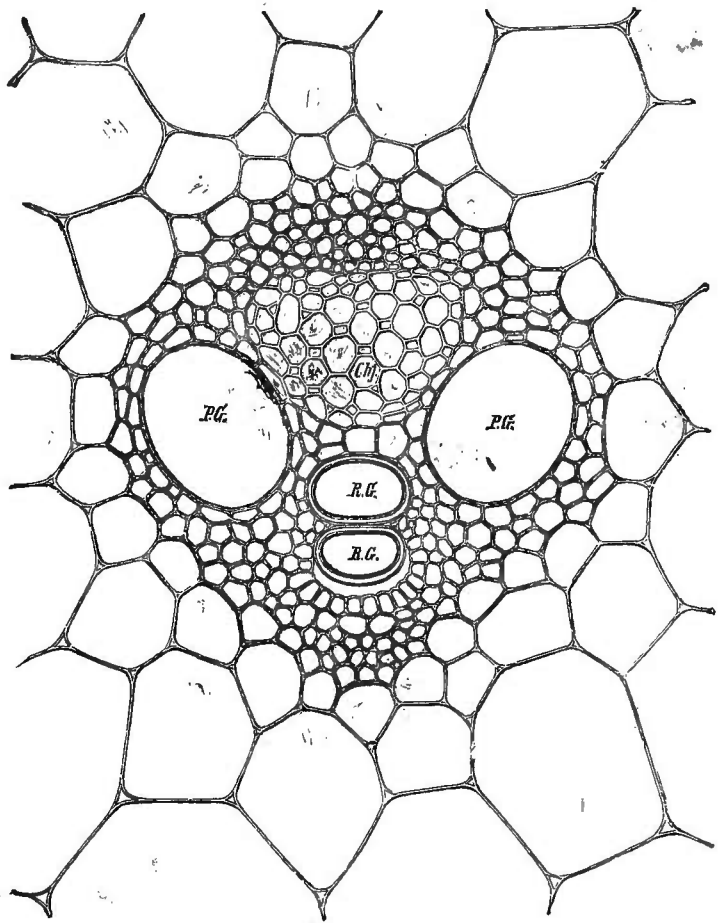


Fig. 439. — Faisceau libéroligneux collatéral de la tige de la Canne (*Saccharum officinarum*), en section transversale. Le liber est formé de tubes criblés *Cb* mêlés de parenchyme; le bois, de vaisseaux annelés *R.G.* et ponctués *P.G.*, séparés par du parenchyme. Le tout est entouré par une gaine de sclérenchyme (d'après Kny).

libéroligneux s'y ramifient et s'y anastomosent de diverses manières, comme on l'a vu (p. 285), puis enfin s'y terminent.

Dans la très grande majorité des cas, les deux moitiés du faisceau libéroligneux ne sont accolées l'une à l'autre que par une partie de leur surface, le

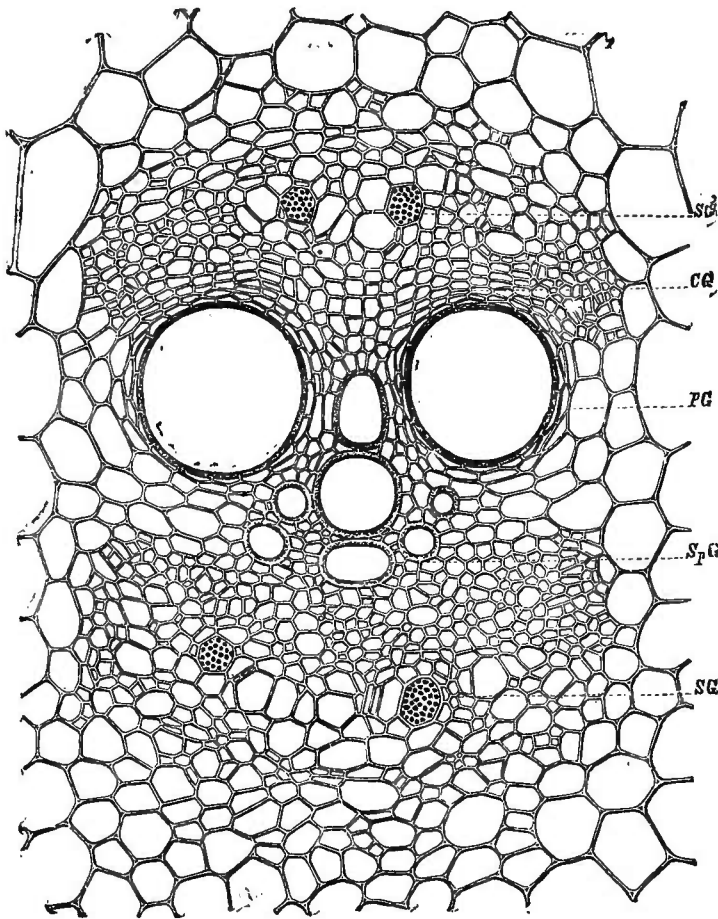


Fig. 440. — Faisceau libéroligneux bicollatéral à deux libers de la tige de la Courge (*Cucurbita Pepo*), en section transversale. Le bois, formé de vaisseaux spiralés SpG et ponctués PG, est compris entre un liber en dehors SG et un autre liber en dedans SG (d'après Kny).

reste est en contact avec le tissu d'alentour ; le faisceau est dit *collatéral* (fig. 439). Quelquefois l'une des parties se répète au bord opposé de l'autre ; le faisceau est dit alors *bicollatéral*. Dans ce cas il peut arriver que le liber soit enfermé entre deux bois ; mais bien plus souvent c'est le bois qui est compris entre deux libers (*Cucurbitacées*, fig. 440, etc.). Ailleurs enfin l'une des parties est centrale et l'autre l'enveloppe complètement ; le faisceau est dit *concentrique*. Alors, c'est tantôt le liber qui est au centre, entouré de tous côtés par le bois, comme dans le rhizome de certaines *Monocotylédones* : *Acore* (*Acorus*), *Iride* (*Iris*), *Souchet* (*Cyperus*), *Jonc* (*Juncus*), etc. ; tantôt c'est le bois qui est central et le

liber périphérique. Un même faisceau peut d'ailleurs offrir, aux divers points de son parcours, l'une ou l'autre de ces dispositions.

Dans la tige, les faisceaux collatéraux sont normalement orientés de manière à tourner leur bois en dedans et leur liber en dehors. Dans le limbe de la feuille, ils dirigent, par conséquent, leur bois en haut et leur liber en bas.

Aux faisceaux libériens et ligneux de la racine, mais surtout aux faisceaux libéroligneux de la tige et des feuilles, se trouvent souvent accolés des faisceaux de sclérenchyme, si intimement unis avec eux et si nettement séparés du tissu d'alentour qu'on les a considérés longtemps comme faisant partie intégrante des faisceaux conducteurs. Le plus souvent le sclérenchyme revêt en forme d'arc la face externe, libérienne, du faisceau libéroligneux, comme dans la tige et la feuille de la plupart des *Dicotylédones*, dans la feuille du *Safran* (*Crocus*), de l'*Agave* (*Agave*), etc. ; quelquefois il recouvre sa face interne, ligneuse, comme dans la tige du *Souchet* (*Cyperus*), etc., ou les deux faces en même temps, comme dans la tige du *Balisier* (*Canna*), dans

la feuille du Bananier (*Musa*), etc. Ailleurs enfin, il s'étend aussi sur les flancs et enveloppe tout le faisceau d'une gaine continue (fig. 439), quelquefois également épaisse en tous les points, comme dans le rhizome de la Laiche (*Carex*), etc., ordinairement plus épaisse en dehors du liber, parfois au contraire plus épaisse en dedans du bois, comme dans le rhizome du Scirpe (*Scirpus lacustris*), dans la tige de la Canne (*Saccharum*), etc. Plusieurs faisceaux conducteurs voisins peuvent se trouver réunis par leurs faisceaux ou par leurs gaines de sclérenchyme; dans le second cas, ils paraissent nichés dans une couche scléreuse continue.

Quand les faisceaux libéroligneux sont rendus de la sorte plus solides et plus résistants que le tissu qui les sépare, il est facile de les isoler sur de grandes étendues. Que l'on déchire, par exemple, un pétiole de Plantain (*Plantago*), on les verra pendre hors du parenchyme comme autant de fils assez gros, extensibles et élastiques. Pour les mettre en liberté dans la Ptéride (*Pteris aquilina*), sous forme de rubans jaunes très solides, il suffit d'arracher d'abord l'appareil tégumentaire du rhizome, et de râcler ensuite le parenchyme mucilagineux interne. Si l'on fait macérer les feuilles âgées des arbres, des péricarpes de fruits, des tiges charnues de Cactées, etc., le parenchyme qui entoure les faisceaux libéroligneux se détruit et laisse ces derniers à l'état d'une sorte de squelette, qui rappelle plus ou moins la forme primitive du membre. Avec des tiges de Fougères arborescentes, de Dragonnier (*Dracæna*), de Yuque (*Yucca*), de Maïs (*Zea*), etc., quand le parenchyme y a été détruit par une putréfaction lente et qu'il ne subsiste plus que le tissu tégumentaire et les faisceaux libéroligneux internes, on obtient des squelettes fort beaux et très instructifs.

Cet isolement n'est plus possible quand les faisceaux libéroligneux, étant dépourvus de sclérenchyme, sont beaucoup plus mous que le tissu ambiant, comme dans beaucoup de plantes submergées, telles que l'Élodée (*Elodea*), le Myriophylle (*Myriophyllum*), etc., ou lorsque le tissu qui les entoure s'est de bonne heure durci et sclérifié autant qu'eux, comme dans les tiges âgées des Dicotylédones et des Conifères.

Quand il atteint son développement complet, outre ses tubes criblés, le liber du faisceau libéroligneux contient du parenchyme à parois minces interposé, qu'on nomme *parenchyme libérien*; il renferme aussi, diversement disposées, des fibres de sclérenchyme, qu'on nomme *sclérenchyme libérien*, ou *fibres libériennes*. De même le bois, quand il est complètement développé, a ses vaisseaux entremêlés de parenchyme, qui est le *parenchyme ligneux*, et souvent de fibres de sclérenchyme, qui composent le *sclérenchyme ligneux*, ou les *fibres ligneuses*. La figure 441 représente la section longitudinale radiale d'un faisceau libéroligneux collatéral aussi complet que possible, pris dans une Dicotylédone.

**Appareil de soutien ou stéréome.** — Dans les plantes inférieures à structure cellulaire, le fait seul du cloisonnement, joint à la turgescence des cellules, donne au corps une solidité suffisante, sans qu'il ait besoin pour se supporter d'un appareil spécial. Il en est de même dans les plantes vasculaires submergées. La plupart des végétaux supérieurs, au contraire, qui se

dressent dans l'air, s'y ramifient et y acquièrent de grandes dimensions, ont

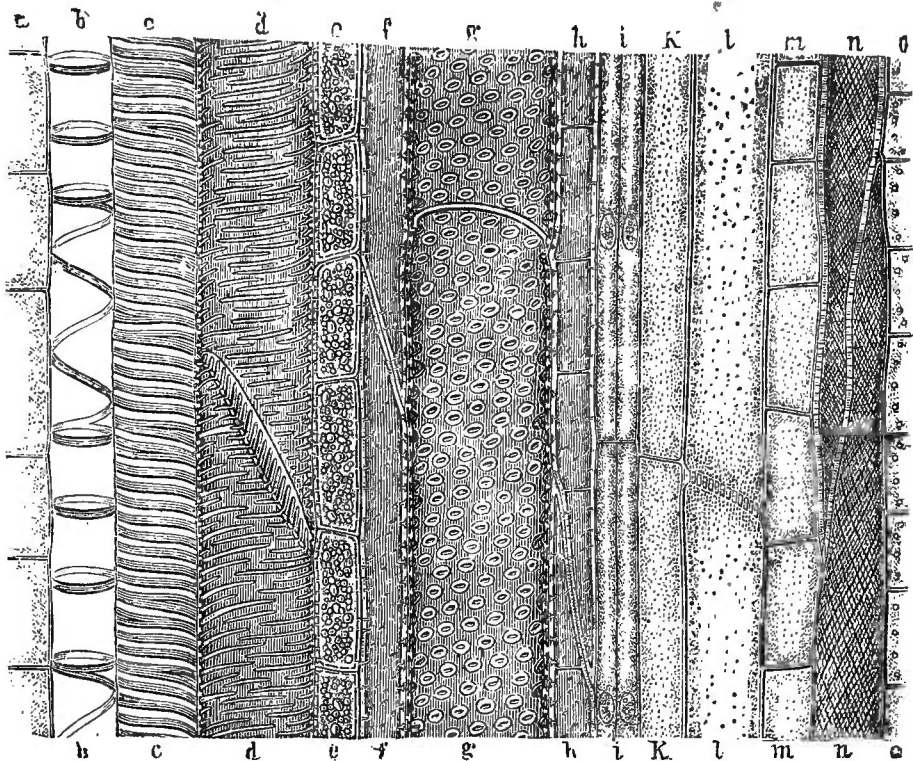


Fig. 441. — Section longitudinale radiale d'un faisceau libéroligneux collatéral pris dans la tige d'une Dicotylédone. *a*, parenchyme externe ; *a*, parenchyme interne ; *ni*, liber ; *ib*, bois. Le liber comprend : *n*, fibres libériennes ; *m*, parenchyme court ; *l*, tube criblé ; *k*, parenchyme long. Le bois comprend : *b*, fibres ligneuses cloisonnées ; *g*, vaisseau ponctué aréolé ouvert ; *f*, fibres ligneuses ; *e*, parenchyme ligneux ; *d*, vaisseau rayé fermé ; *c*, vaisseau spiralé ; *h*, vaisseau annelé et spiralé (d'après Kny).

à l'intérieur du corps un appareil de soutien plus ou moins développé, que l'on peut comparer au squelette des animaux vertébrés.

Il comprend d'abord : 1° les cellules isolées, les faisceaux ou la couche de collenchyme, de parenchyme scléreux ou de sclérenchyme qui s'étendent sous l'assise périphérique et qui entrent déjà, comme on sait (p. 648), dans la composition de l'appareil tégumentaire ; 2° les faisceaux ou gaines de collenchyme, de parenchyme scléreux ou de sclérenchyme annexés, comme on vient de le voir, aux faisceaux conducteurs ; 3° enfin, les éléments scléreux qui font partie intégrante du liber et du bois de ces faisceaux. Mais en outre il renferme des parties qui lui appartiennent en propre. On rencontre souvent, en effet, dans l'intervalle compris entre l'appareil tégumentaire et l'appareil conducteur, ainsi que dans l'espace circonscrit par ce dernier, des couches, des faisceaux, une colonne centrale ou des cellules isolées de collenchyme, de parenchyme scléreux ou de sclérenchyme. Il y faut joindre encore les poils scléreux des lacunes aérifères et l'assise plissée profonde quand elle devient scléreuse. Tous ensemble, ces couches, ces faisceaux, ces gaines, ces massifs, ces éléments isolés, constituent l'appareil mécanique de solidification de la plante, auquel on a donné le nom de *stéréome*, appelant *stéréides* les cellules qui le composent, quelles qu'en soient la nature et la situation particulières (1).

(1) Schwendener : *Das mechanische Princip in anatomischen Bau*. Leipzig, 1874.



Dans un membre donné, le stéréome est toujours disposé conformément au principe mécanique qui régit la construction d'une maison, d'une tour, d'un pont, etc., c'est-à-dire de manière à obtenir, avec la moindre dépense de matière, la plus grande solidité.

Cette condition générale peut être satisfaite de bien des manières; aussi le stéréome affecte-t-il les dispositions les plus variées; il suffira d'indiquer ici les principales (fig. 442).

Le stéréome du membre se rattache quelquefois tout entier à une seule des trois origines énoncées plus haut. Il appartient tout entier soit à l'appareil tégumentaire (b), comme dans la tige des Prêles (*Equisetum*), etc. soit à l'appareil conducteur (c), comme dans la tige des Bambous, (*Bambusa*), etc. Ou bien il est tout entier indépendant de ces deux appareils, formant soit une couche continue (d), comme dans la tige des Cucurbitacées, du Pennisète (*Pennisetum*), etc., soit des faisceaux parallèles aux faisceaux conducteurs.

Le plus souvent, il se rattache à la fois à deux de ces trois origines, et cela de trois manières différentes : 1° En partie périphérique, en partie annexé aux faisceaux conducteurs (e) : tige de Scirpe (*Scirpus*), Souchet (*Cyperus*), Jonc (*Juncus*), etc., pétiole d'Aralie (*Aralia*), etc., ces deux parties pouvant d'ailleurs se rapprocher ou se confondre en une seule (e'), comme dans l'Érianthe (*Erianthus*), etc.; c'est un cas très fréquent. 2° En partie périphérique et en partie indépendant (f) : tige de Fimbristyle (*Fimbristylis*), etc., ces deux parties pouvant s'unir en une seule (f'). 3° En partie annexé aux faisceaux conducteurs, en partie indépendant (g) : tige de Massette (*Typha*), Marante (*Maranta*), etc., ces deux parties pouvant se confondre en une seule (g') : tige de Jonc (*Juncus*), de Luzule (*Luzula*), etc.

Enfin il se rattache parfois aux trois origines à la fois. Les trois parties peuvent être alors : 1° indépendantes (h); 2° unies deux par deux, la troisième restant libre (h', h''); 3° unies toutes les trois en un système unique (h''') : tige de Clade (*Cladium Mariscus*), Molinie (*Molinia cærulea*), Calamagrostide (*Calamagrostis*), etc. Dans le dernier cas (h'''), le stéréome forme un système continu, qui part de l'assise cutineuse et s'avance plus ou moins loin vers l'intérieur, englobant les faisceaux et les rattachant les uns aux autres.

Ces diverses manières d'être de l'appareil mécanique sont d'ailleurs reliées l'une à l'autre par une foule de transitions.

**Appareil conjonctif.** — Au point de vue mécanique, tout ce qui est compris

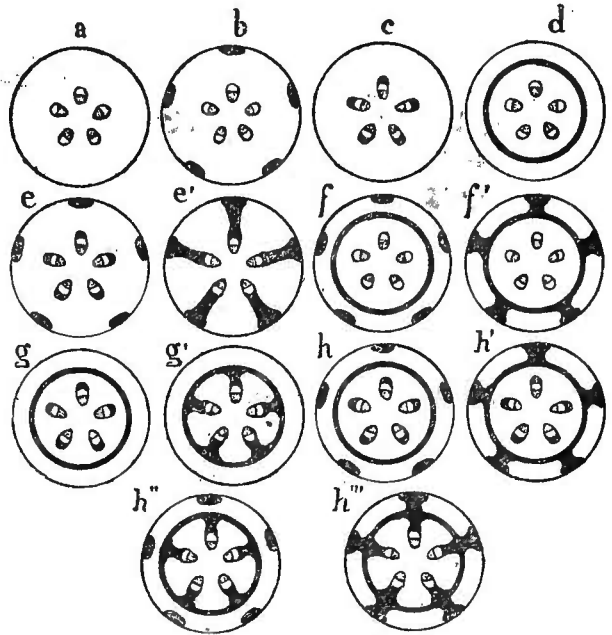


Fig. 442. — Principales dispositions de l'appareil de soutien dans une tige à cinq faisceaux libéroligneux collatéraux, en section transversale. Le stéréome est marqué en noir; le liber des faisceaux est laissé en blanc, le bois est pointillé; nul en a, le stéréome est simple en b; c, d, double en e, e', f, f', g, g', triple en h, h', h'', h'''

dans les intervalles des trois appareils précédents, tout ce qui sert à les réunir pour former le membre, constitue l'appareil conjonctif. L'appareil conjonctif est donc d'autant plus développé, toutes choses égales d'ailleurs, que les trois autres le sont moins. Si son rôle mécanique est peu important, en revanche c'est dans cet appareil conjonctif que s'accomplissent les actes chimiques d'assimilation, de mise en réserve, de sécrétion ; c'est aussi dans sa masse que se trouvent creusés les méats, lacunes et canaux qui composent l'appareil aérifère ; enfin c'est à ses dépens que se constitue l'appareil absorbant.

## § 11.

### Les appareils chimiques.

**Appareil assimilateur.** — L'assimilation du carbone à l'aide de la chlorophylle peut s'accomplir, il est vrai, par certaines parties de l'appareil tégumentaire, comme le tissu cutineux ou le collenchyme à cellules courtes, quand ces deux tissus renferment des chloroleucites ; elle peut avoir lieu aussi dans l'appareil conducteur, à l'intérieur des cellules du parenchyme libérien ou ligneux, quand elles sont vertes. Mais elle s'opère éminemment par la région périphérique de l'appareil conjonctif, située au dessous du système tégumentaire, notamment dans les tiges et dans les feuilles. C'est là, en effet, que les chloroleucites abondent, en même temps que la lumière et l'acide carbonique y accèdent facilement. Le tissu stomatique, dans les cellules sont presque toujours pourvues de chlorophylle, fait aussi partie de l'appareil assimilateur.

**Appareil de réserve.** — La mise en réserve a lieu en partie dans l'appareil conducteur lui-même. Les cellules du parenchyme libérien et ligneux contiennent souvent de l'amidon au printemps. Mais c'est surtout au sein de l'appareil conjonctif que cette fonction s'exerce, dans sa région centrale, comme dans les tubercules de Pomme de terre et d'Asphodèle, ou dans sa région périphérique, comme dans les tubercules de Ficaire et d'Orchide.

**Appareil sécréteur.** — La sécrétion s'opère assez souvent, on l'a vu, aux dépens de cellules appartenant aux assises périphériques qui constituent dans la majeure partie de leur étendue l'appareil tégumentaire. On rencontre fréquemment le tissu sécréteur dans l'appareil conducteur et surtout dans le liber, plus rarement dans le bois. Mais souvent aussi, c'est dans l'appareil conjonctif que se trouvent différenciées les cellules sécrétrices.

**Appareil absorbant.** — Dans les plantes vasculaires, l'appareil absorbant est essentiellement constitué par l'assise périphérique de la racine, dont les cellules s'allongent en poils. Il faut y ajouter, dans les végétaux aquatiques submergés, l'assise superficielle à membranes minces et peu ou point cutinisées de la tige et des feuilles.

**Appareil aérifère.** — Cet appareil comprend toutes les cavités aérifères du corps de la plante, quelle qu'en soit l'origine, qu'elles proviennent de la dissociation du tissu, de la destruction locale des cellules, ou simplement de la mort des cellules avec admission de l'air dans leurs cavités. Il comprend donc des portions de l'appareil tégumentaire, notamment les stomates par où il dé-

bouche dans l'air, les poils morts, le liège, le voile des racines aériennes d'Orchidées, etc. Il envahit parfois l'appareil conducteur ; on voit, en effet, des vaisseaux du bois se résorber et être remplacés par de l'air dans beaucoup de plantes aquatiques ; dans les végétaux terrestres, les mêmes vaisseaux sont souvent occupés en partie par de l'air, dans les cas de forte chlorovaporisation et d'incomplète provision d'eau dans le sol. Mais c'est surtout dans le système conjonctif que s'étendent les méats, lacunes, chambres et canaux aérifères. Dans les plantes aquatiques, les canaux aérifères cheminent parallèlement aux faisceaux conducteurs et sont disposés régulièrement par rapport à eux.

## SECTION II

### PHYSIOLOGIE DE LA CELLULE, DES TISSUS ET DES APPAREILS

Sachant maintenant de quelles parties se composent et comment se forment les cellules constitutives du corps, sachant aussi comment ces cellules se différencient pour produire les divers tissus et comment les tissus à leur tour se groupent pour composer les divers appareils, il reste à étudier les phénomènes qui ont leur siège dans la cellule, dans les tissus et dans les appareils.

## ARTICLE I

### PHYSIOLOGIE DE LA CELLULE

Les phénomènes dont la cellule est le siège sont de deux sortes. Les uns se manifestent par des échanges entre la cellule et le milieu extérieur ; ce sont les mieux connus. Les autres s'accomplissent dans le sein même de la cellule, par l'action réciproque de ses divers éléments ; malheureusement la plupart de ces phénomènes intimes, tant physiques que chimiques, sont encore enveloppés d'obscurité et l'on devra se borner ici à en signaler quelques-uns.

#### § 12.

#### Phénomènes externes de la cellule.

**Résumé des notions acquises.** — Puisque le corps de la plante est ordinairement composé de cellules juxtaposées et se ressemblant toutes par leurs propriétés générales, la physiologie générale externe de la cellule se confond avec la physiologie générale externe du corps. Tout ce qui a été dit au chapitre 1 du Livre I (p. 82 à p. 190) des conditions extérieures que la plante exige pour manifester sa vie, de l'action qu'elle exerce en vivant sur les diverses parties constitutives, pondérables et impondérables, du milieu externe, tout cela s'applique directement à la cellule elle-même et en particulier à son protoplasme, à son noyau et à ses leucites.

C'est le protoplasme qui est cette donnée primitive dont on a vu qu'il faut

nécessairement partir pour étudier le développement de la plante (p. 83). C'est le protoplasme qui, pour entretenir sa vie et notamment pour croître, exige une certaine nature et une certaine intensité de radiations (p. 92), une certaine qualité et une certaine quantité d'aliment (p. 95). C'est en modifiant inégalement la croissance du protoplasme que la pesanteur, la radiation, etc., provoquent dans le corps les courbures géotropiques (p. 111), actinotropiques (p. 122), thermotropiques (p. 94), etc.

Plus tard, c'est encore en agissant sur le protoplasme développé que la radiation détermine les mouvements actinotactiques (p. 134).

C'est le protoplasme qui absorbe des radiations (p. 92), qui respire (p. 144), qui transpire (p. 152), qui absorbe l'eau et les matières dissoutes (p. 157), etc.

Dans les cellules vertes, ce sont les chloroleucites qui, sous l'influence des radiations absorbées par la chlorophylle (p. 169), décomposent l'acide carbonique (p. 173) et par conséquent réalisent la synthèse des hydrates de carbone (p. 182). Ce sont eux aussi, qui, sous la même influence, provoquent la chlorovaporisation (p. 185).

En un mot, toute l'activité externe de la plante n'est autre chose que l'activité externe du protoplasme et de ses leucites. Après cette revue rapide des notions acquises, il suffira donc de donner quelques compléments sur ce sujet.

**Influence de la température sur les mouvements du protoplasme.** — Parmi les variations du milieu extérieur, celle à laquelle le protoplasme se montre le plus sensible est certainement la variation de température. On en a immédiatement la preuve en mesurant dans une plante donnée, à diverses températures, la vitesse du mouvement protoplasmique (p. 459).

Si c'est le mouvement ciliaire qu'on observe (p. 463), on le voit, dans le Chlamydocoque (*Chlamydococcus pluvialis*) par exemple, commencer seulement vers 5°, s'accélérer progressivement à mesure que la température s'élève, jusqu'à un certain maximum, puis se ralentir rapidement à mesure que la température continue d'augmenter, pour cesser à 43°. Si c'est le mouvement circulatoire intérieur que l'on étudie (p. 465), on le voit commencer à une certaine température, variable suivant les plantes : à 0°,5 dans la Nitelle (*Nitella flexilis*), à 10°-11° dans les poils de la Courge (*Cucurbita*), de la Tomate (*Lycopersicum*), de la Tradescantie (*Tradescantia*), ou dans le parenchyme foliaire de la Vallisnérie (*Vallisneria*), etc. Sa vitesse augmente ensuite progressivement avec la température, jusqu'à un certain maximum, qui est atteint à 37° dans la Nitelle, entre 30° et 40° dans les autres plantes citées. Puis elle décroît rapidement jusqu'à devenir nulle, à mesure que la température continue de s'élever ; dans la Nitelle, le courant protoplasmique s'arrête subitement un peu au-dessus de 37° ; dans les poils de Tradescantie et de Courge, il se ralentit de plus en plus au-dessus de 40°, ne cesse qu'à 49° dans le premier exemple, et seulement au-dessus de 50° dans le second. Il reprend ensuite, si la température s'abaisse.

La marche du phénomène, quand la température varie lentement et progressivement entre les deux limites et l'optimum, est donc une nouvelle application de la loi générale formulée à la page 93 et dont on a déjà rencontré de nombreux exemples.

Il en est tout autrement si la température vient à subir une brusque et forte variation entre ces mêmes limites. Qu'il s'agisse d'un échauffement ou d'un refroidissement, l'effet produit est le même : le mouvement s'arrête aussitôt. Un peu plus tard il reprend, mais ce n'est que peu à peu qu'il acquiert la vitesse correspondant à la température nouvelle. Ainsi dans un poil d'Ecballe (*Ecballium agreste*), brusquement refroidi de 40° à 16°, le mouvement protoplasmique s'arrête au bout d'une minute; sept minutes après, il recommence, mais c'est seulement au bout de dix-huit minutes qu'il reprend sa vitesse normale. Dans ce même poil, brusquement réchauffé de 16° à 40°, le mouvement s'arrête au bout de six à huit minutes; il reprend seulement après une demi-heure et plus, pour acquérir de nouveau, quelques minutes plus tard, la rapidité qui correspond à cette température élevée.

**Effet des températures très basses et très élevées sur le protoplasme.** — Si l'on veut maintenant étudier l'effet produit sur la cellule par les températures plus basses ou plus hautes que celles où s'arrête le mouvement protoplasmique, il est nécessaire de la considérer séparément à l'état de vie manifestée et à l'état de vie latente.

Al'état de vie manifestée, c'est-à-dire abondamment pourvue d'eau dans toutes ses parties et notamment dans ses hydroleucites, la cellule peut être soumise, soit à une température beaucoup plus basse que celle où le mouvement s'arrête et même notablement inférieure à 0°, soit à une température plus élevée que la limite supérieure, sans que le protoplasme perde pour cela le pouvoir de reprendre sa mobilité au retour de la température favorable. Ainsi, après dix minutes d'exposition dans l'air à une température de — 8°, le protoplasme des poils staminaux de la Tradescantie (*Tradescantia virginica*) se trouve séparé de la membrane et contracté au milieu en plusieurs masses sphériques complètement immobiles. Réchauffé à 17°, après une minute et demie le mouvement recommence dans ces sphères; celles-ci se renflent, se rejoignent, s'appliquent de nouveau contre la membrane, poussent des bras qui s'anastomosent en réseau; en un mot, le corps protoplasmique reprend sa configuration et sa mobilité normales. Sous l'influence des premiers froids de l'hiver et souvent après une seule nuit de gelée, les cellules du parenchyme des feuilles persistantes ramassent de même leur protoplasme et leurs chloroleucites en forme de pelotes, d'où résulte un changement de teinte, qui disparaît, avec la cause qui l'a produite, après quelques jours d'une température plus élevée. De même, si l'on a exposé pendant vingt-cinq minutes dans l'air humide à 50°-51° des poils de Courge et de Tomate, ils ont leur protoplasme contracté çà et là contre la paroi en masses sphériques immobiles; ramenés à 20°, ils montrent, quatre heures après, le réseau protoplasmique entièrement reformé et en mouvement actif.

Mais on arrive bientôt, tant vers le haut que vers le bas, à une limite de température au delà de laquelle les changements amenés dans la forme et dans la condition du protoplasme sont irréparables, où le protoplasme est tué. Ces limites sont très variables suivant les plantes; les diverses espèces d'un même genre, bien plus, les divers individus d'une même espèce diffèrent parfois beaucoup sous ce rapport. Tandis que chez certaines Phanérogames

des contrées méridionales le protoplasme est déjà tué à 0°, dans certains Champignons de consistance dure et notamment dans les Lichens, dans les Diatomées, dans les Hépatiques et les Mousses, dans le Gui (*Viscum*) et quelques autres Phanérogames, il supporte sans périr les températures les plus basses. D'autre part une température de 50° suffit ordinairement pour tuer le protoplasme; pourtant certaines plantes inférieures supportent des températures beaucoup plus élevées; ainsi diverses Bactériacées, un Bacille, un Microcoque, croissent, se multiplient et se reproduisent encore vers 75°, pourvu que le liquide nutritif soit neutre (1).

Cette restriction nous amène à dire un mot de la grande différence qu'on observe dans l'effet de la température sur le protoplasme, suivant la nature du milieu où l'échauffement se produit. Dans l'air, la cellule résiste à une température plus élevée que dans l'eau; dans un liquide neutre ou légèrement alcalin, elle supporte une température qui la ferait périr aussitôt dans une liqueur faiblement acide. De plus, l'action de la chaleur est fonction du temps; telle cellule qui résiste à 50° pendant un quart d'heure est tuée par un séjour d'une demi-heure à cette même température. Dans les expériences de ce genre, il est donc nécessaire de faire toujours agir la température de la même manière et pendant le même temps, pour obtenir des résultats comparables.

À l'état de vie latente, c'est-à-dire plus ou moins complètement desséchée, la cellule résiste beaucoup mieux aux températures extrêmes. La plupart des graines, par exemple, peuvent, sans en souffrir, demeurer exposées pendant deux heures à une température de — 80°. Quelques-unes, qui conservent plus d'eau, sont tuées; au contraire, par un froid suffisamment intense; ainsi les graines d'Érable (*Acer*) périssent vers — 20°. De même les bourgeons hibernants des plantes ligneuses supportent les grands froids de l'hiver, tandis qu'il suffit de la gelée blanche d'une nuit de printemps pour tuer leurs jeunes feuilles en voie d'épanouissement. D'autre part, les graines de Pois (*Pisum*), de Blé (*Triticum*), etc., peuvent être maintenues pendant une heure à 70° sans perdre leur faculté germinative, tandis qu'elles meurent un peu au-dessus de 50° quand elles se trouvent en cours de germination.

**Gel et dégel de la cellule** (2). — Dans certaines plantes (Lichens, Mousses, etc.), les cellulès abondamment pourvues d'eau dans toutes leurs parties, notamment dans leur suc cellulaire, paraissent ne geler jamais. Le plus souvent cependant elles se congèlent à une température plus ou moins basse, durcissent et craquent sous le doigt. Voici alors comment les choses se passent.

Tout d'abord la très mince couche d'eau qui recouvre la face externe de la membrane se congèle et forme à l'extérieur une première pellicule de glace. Aussitôt, une nouvelle et très mince couche d'eau s'échappe à travers la membrane pour en revêtir la surface; elle s'y congèle à son tour en épaississant vers l'intérieur la couche de glace déjà formée; et les choses continuent ainsi, car par sa face interne la membrane absorbe incessamment dans le

(1) Ph. Van Tieghem : *Sur des Bactériacées vivant à la température de 74°* (Bull. de la Soc. bot., XXVIII, 1881).

(2) Sachs : *Krystallbildungen bei dem Gefrieren* (Abhandl. der k. Sachs. Gesellschaft der Wiss., t. XII, 1860). — Prillieux : *Des effets de la gelée sur les plantes* (Bull. de la Soc. bot., t. XVI, 1869).

protoplasme et dans le suc cellulaire de nouvelle eau d'imbibition pour remplacer celle qui se solidifie à sa face externe. La première couche de glace est formée de tables hexagonales qui se touchent de tous les côtés; plus tard, en s'épaississant progressivement par la base, ces tables se transforment en prismes et tous ces prismes accolés forment une croûte de glace, de plus en plus épaisse et friable. En même temps le suc cellulaire se concentre de plus en plus, tandis que la membrane, le protoplasme et le noyau voient diminuer progressivement la proportion d'eau d'imbibition qu'ils renfermaient; la cellule tout entière se contracte d'autant. Le poids de glace ainsi formée peut dépasser le quart du poids total de la cellule. En résumé, les cristaux de glace se forment toujours en dehors des cellules, jamais dans leur intérieur. A dire vrai, la cellule ne gèle jamais.

Quand les cellules sont unies en tissu, c'est sur les faces libres, confinant aux méats et aux lacunes, que se forment les cristaux de glace; en grandissant, ils acquièrent souvent un volume considérable et déchirent le tissu d'alentour (fig. 443). Souvent ils soulèvent la couche périphérique du membre; parfois même ils la déchirent et viennent faire saillie au dehors sous forme de lames ondulées.

Ainsi opérée, la congélation ne semble pas entraîner par elle-même la mort du protoplasme; les Navicules (*Navicula*), par exemple, gèlent entre  $-12^{\circ},5$  et  $-25^{\circ}$  et continuent de vivre après le dégel. Tout paraît dépendre de la manière dont le dégel a lieu. S'il est lent, la cellule reprend peu à peu ses propriétés; s'il est brusque, elle en meurt. En effet, si les prismes de glace fondent lentement à leur base, l'eau produite est reprise à mesure par la membrane en contact, et de proche en proche, par une marche inverse, les propriétés de la membrane, du protoplasme et du suc cellulaire se rétablissent peu à peu dans leur état primitif. Au contraire, si la croûte de glace fond brusquement, une partie de l'eau formée s'écoule au dehors, ou dans les lacunes du tissu, avant d'avoir pu être absorbée par les cellules; ni la concentration du suc cellulaire, ni l'imbibition du protoplasme, des noyaux et de la membrane, ne peuvent donc plus revenir à leur état primitif et normal. On comprend dès lors pourquoi les chances de congélation et par conséquent de destruction par un brusque dégel sont d'autant plus grandes que la cellule renferme une plus grande quantité d'eau. On voit aussi pourquoi certaines cellules sont tuées par un dégel trop brusque quand elles ont été gelées à une température très basse, tandis que ces mêmes cellules, tout aussi brusquement dégelées, ne souffrent pas quand la congélation a eu lieu à une température moins basse. Quant aux déchirures et aux dislocations que la congélation détermine dans les tissus, elles n'ont qu'une très faible importance au point de

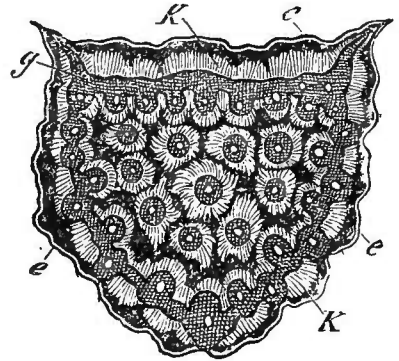


Fig. 443. — Section transversale d'un pétiole lentement congelé d'Artichaut (*Cynara Scolymus*): e, l'épiderme décollé; g, le parenchyme dans lequel on voit, laissées en blanc, les sections des nervures. Il s'est déchiré régulièrement pendant la congélation, et la surface libre de chacun de ses fragments est revêtue d'une croûte de glace k, formée de prismes perpendiculaires à la surface et serrés côte à côte. Les espaces vides sont représentés tenus entièrement noirs dans la figure (Sachs).

vue de la vie ou de la mort de l'ensemble après le dégel. On en a la preuve dans ce fait que les pétioles d'Artichaut (*Cynara*) dont la figure 443 représente l'état congelé, après avoir été dégelés lentement, sont demeurés vivants jusqu'en plein été.

**Influence de quelques autres agents extérieurs sur le protoplasme.** — Toute action mécanique exercée sur le protoplasme : pression, choc, etc., en arrête aussitôt les mouvements et, si elle est assez forte, en modifie la forme et la disposition; le corps protoplasmique se ramasse au centre de la cellule en une ou plusieurs masses sphériques, ou bien au contraire s'étale à la périphérie en une couche pariétale. Mais ce n'est là qu'un effet passager, à moins que l'action mécanique n'ait dépassé un certain degré. Quelques minutes après que la cause a cessé, ou même quelquefois pendant qu'elle continue d'agir, le protoplasme reprend sa mobilité.

Dans une grande cellule de Charagne (*Chara*) ou de Nitelle (*Nitella*), pincée ou liée par le milieu, le courant cesse d'abord, puis recommence indépendamment dans chaque moitié, comme dans deux cellules distinctes. Si l'on vient à plonger la cellule dans une dissolution sucrée ou saline (nitrate de potasse ou de chaux, etc.), assez concentrée pour déterminer une prompt contraction du corps protoplasmique, le mouvement s'arrête pendant la contraction; il reprend quand la cellule est replacée dans l'eau pure. Quand la dissolution, faible au début, se concentre peu à peu de manière à contracter lentement le protoplasme, le mouvement ne s'interrompt pas, et lorsque le corps protoplasmique s'est ramassé en plusieurs masses sphériques, il se poursuit indépendamment dans chacune de ces masses (Vallisnérie, Hydrocharide, etc.). Si l'on vient alors à affaiblir tout à coup la concentration du liquide externe, le corps protoplasmique se dilate brusquement et le mouvement s'arrête, pour recommencer plus tard quand le protoplasme aura repris, en s'appliquant contre la membrane, sa disposition primitive.

Un courant électrique constant suffisamment faible n'exerce aucune action sur la mobilité du protoplasme; mais la fermeture ou l'ouverture de ce même courant agit comme un choc, ou comme une brusque variation de température, c'est-à-dire interrompt le mouvement, qui reprend bientôt avec sa vitesse primitive. Il en est de même des courants d'induction. Quand la cellule reçoit les courants d'induction entre deux électrodes suffisamment pointues, le mouvement ne s'y arrête que dans la portion du protoplasme située en regard des électrodes; au-dessus et au-dessous, le corps protoplasmique conserve sa disposition et sa mobilité.

Considérons maintenant les phénomènes qui s'accomplissent dans l'intérieur de la cellule, d'abord les phénomènes physiques, puis les phénomènes chimiques.

### § 13

#### Phénomènes physiques internes de la cellule.

**Turgescence de la cellule (1).** — Quand elle n'est ni cutinisée, ni subérisée,

Sachs : *Traité de Botanique*, p 917, 1874. — De Vries : *Untersuchungen über die mecha-*



La membrane cellulaire est très perméable aux liquides et aux substances solides ou gazeuses dissoutes. La cutinisation et la subérisation ne font d'ailleurs que diminuer cette perméabilité, elles ne la suppriment pas; c'est seulement lorsque la membrane est imprégnée de cire ou de corps gras, qu'elle devient tout à fait imperméable à l'eau. La couche périphérique du protoplasme, ou membrane albuminoïde de la cellule, se laisse aussi traverser par les liquides et les matières dissoutes, mais beaucoup moins facilement que la membrane cellulosique. Bien des substances pénètrent à travers la première, qui sont arrêtées par la seconde; tandis que les matières qui sortent de la seconde ne sont pas arrêtées par la première. L'inverse pourrait avoir lieu, il est vrai, pour certaines substances, mais le fait n'a pas été constaté jusqu'ici, excepté pour les particules solides qui peuvent, on l'a vu, traverser la couche périphérique du protoplasme et qui ne passent pas à travers la membrane cellulosique.

Tant qu'elle est continue, sans déchirure, c'est-à-dire tant que le protoplasme est vivant, c'est donc la membrane albuminoïde qui décide seule des échanges osmotiques de la cellule, empêchant d'entrer des substances qui sans elle envahiraient le protoplasme et le suc cellulaire, retenant à l'intérieur des matières qui sans elle se répandraient aussitôt dans le milieu externe. C'est le rôle prépondérant de cette couche, qui rend très difficile l'étude expérimentale des phénomènes osmotiques de la cellule. Car elle n'est pas directement accessible, et ses propriétés ne peuvent pas être déduites d'expériences faites soit sur des membranes cellulosiques, soit sur les membranes artificiellement préparées dont il sera question tout à l'heure. De plus, ses facultés osmotiques peuvent se modifier d'un instant à l'autre dans la même cellule. Aussi est-on encore très peu avancé sur ce sujet. Les conditions d'osmose cellulaire des sucres, par exemple, substances pourtant si répandues dans les plantes, sont encore l'objet des assertions les plus contradictoires.

Quoi qu'il en soit, l'eau absorbée par osmose et qui va s'accumulant dans les hydroleucites qu'elle distend à mesure, développe dans le protoplasme une pression de dedans en dehors qui applique tout d'abord étroitement la couche périphérique contre la membrane de cellulose, puis distend celle-ci de plus en plus fortement; la membrane résiste, grâce à son élasticité, et de là naît cet état de tension intérieure et de rigidité externe qu'on appelle la *turgescence* de la cellule (p. 521).

Il est facile de se représenter clairement cette tension antagoniste de la membrane et du contenu en construisant une sorte de cellule artificielle. On prend un tube de verre large et court dont on ferme une extrémité avec une membrane de vessie de porc, fraîche, dépourvue de trous et solidement ajustée. On remplit le tube avec une dissolution concentrée de sucre ou de gomme et on le ferme en haut avec un autre fragment de vessie. Plongé dans l'eau, ce petit tambour, qui n'est autre qu'un endosmomètre à deux membranes, absorbe le liquide avec une grande force; les disques de vessie, déjà fortement tendus auparavant sur les deux sections du tube, se renflent, deviennent hémisphé-

*nischen Ursachen der Zellstreckung*, Leipzig, 1877. *Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft* Jahrb. für wiss. Bot., XIV, p. 562, 1884). — *Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen* (*Ibid.*, XVI, p. 465, 1885).

riques et offrent une grande résistance à la pression. Si avec une fine aiguille on pique la membrane ainsi distendue, on voit s'échapper un filet d'eau qui s'élançe à plusieurs décimètres de hauteur. La force qui projette l'eau avec autant de puissance n'est autre chose que l'élasticité de la membrane distendue ; mais la cause qui a mis en jeu cette élasticité en tendant la membrane, c'est l'attraction endosmotique exercée sur l'eau extérieure par le sucre contenu dans la cellule.

**Causes qui modifient la turgescence. Plasmolyse.** — Ceci posé, supposons la cellule parvenue à un état moyen de turgescence, et recherchons les causes externes et internes qui modifient la tension, soit pour l'augmenter, soit pour la diminuer. D'abord, il est facile de voir que toute pression locale exercée du dehors, ainsi que toute flexion, augmente la turgescence, tandis que toute traction, au contraire, la diminue. D'autre part, si l'on vient à plonger la cellule dans une dissolution suffisamment concentrée, sa turgescence s'amoinçrit ou même s'annule complètement, à mesure qu'elle perd de l'eau. Dans le dernier cas, le corps protoplasmique se contracte jusqu'à ce que la concentration interne, qui va croissant, fasse équilibre à l'action osmotique de la dissolution externe. Cette contraction du corps protoplasmique, sous l'influence d'une dissolution extérieure, a reçu le nom de *plasmolyse*. Enfin toutes les fois que l'activité de la cellule donne naissance, soit dans le protoplasme, soit dans les hydroleucites, à de nouvelles substances solubles, toutes les fois aussi que des matières solubles viennent à s'y solidifier ou à se transformer en d'autres substances solubles douées de qualités osmotiques différentes, les propriétés osmotiques de l'ensemble se trouvent modifiées et la turgescence varie. Ces variations de turgescence par des causes internes sont extrêmement fréquentes dans le cours de la vie d'une cellule.

Les diverses substances solubles externes diminuent d'autant plus la turgescence de la cellule qu'elles sont plus diffusibles dans l'eau. Ainsi, pour commencer à contracter le protoplasme des cellules sucrées de la racine de Bette (*Beta*), il faut que la dissolution extérieure renferme : 27 à 28 p. 100 de sucre de Canne ; 17 à 18 p. 100 de sulfate de soude ; 6 à 7 p. 100 de nitrate de soude ou de potasse ; 4 à 5 p. 100 de chlorure de potassium ; 3 à 4 p. 100 de chlorure de sodium. Le sel marin est donc un agent de plasmolyse 7 fois plus actif que le sucre. Quand elles sont renfermées dans la cellule, c'est dans le même ordre que ces diverses substances se rangent comme agents de turgescence. Les acides organiques : tartrique, malique, citrique, et leurs sels alcalins sont aussi des agents très énergiques de plasmolyse et de turgescence.

**Intensité de la turgescence.** — S'il n'a pas encore été possible de mesurer exactement la turgescence que prend une cellule dans des conditions déterminées, on a pu cependant de diverses manières s'assurer que cette tension atteint souvent une grande intensité. On plasmolyse, par exemple, un organe turgescant de longueur connue (rameau, pédicelle, pétiole, etc.) ; il se raccourcit en perdant sa turgescence ; on détermine ensuite le poids nécessaire pour le ramener, en l'étirant, à sa longueur première. On a trouvé ainsi que la turgescence des cellules du pédicelle floral atteint 3 atmosphères dans la *Frœlichia* (*Frœlichia floridana*), 4 1/2 atmosphères dans la *Thrinçie*

(*Thrinicia hispida*), 6 1/2 atmosphères dans le Plantain (*Plantago amplexicaulis*). Dans les cellules du renflement moteur du pétiole primaire de la Sensitive (*Mimosa pudica*), la turgescence diminue à chaque excitation d'environ 5 atmosphères, sans cependant s'annuler complètement ; dans le renflement moteur du Haricot (*Phaseolus*), elle atteint environ 7 atmosphères. A en juger par la pression nécessaire pour la ramener après son isolement à la longueur qu'elle avait dans la tige, la moelle de l'Hélianthe (*Helianthus annuus*) aurait dans ses cellules une turgescence de 13 1/2 atmosphères. Pour annuler par plasmolyse la turgescence des cellules dans un renflement moteur de Sensitive, il suffit d'une dissolution sucrée à 8 p. 100 ; que l'on juge par là de la grandeur de la tension dans les cellules sucrées de la racine de Bette (*Beta*), où il faut, pour supprimer la turgescence, une solution sucrée à 27 p. 100.

**Influence de la turgescence de la cellule sur sa croissance (1).** — Il est naturel de penser que la forte pression hydrostatique dont la jeune cellule est le siège joue un rôle prépondérant dans sa croissance et que peut-être elle en est la cause déterminante. C'est grâce à elle que s'explique notamment, on l'a vu (p. 560), la croissance superficielle de la membrane par interposition de particules nouvelles de cellulose entre les anciennes.

S'il en est ainsi, un organe plasmolysé devra cesser de croître, pour reprendre sa croissance quand on lui aura fait reprendre sa turgescence : ce que l'expérience confirme. S'il en est ainsi, dans la région de croissance d'un organe, la turgescence des cellules devra suivre, du sommet à la base, la même marche que la croissance partielle ; la courbe de turgescence des diverses tranches devra coïncider avec la courbe de leurs accroissements simultanés. C'est effectivement ce qui a lieu. En mesurant sur divers pédicelles floraux : Butome (*Butomus*), Fluteau (*Alisma*), Céphalaire (*Cephalaria*), Plantain (*Plantago*), Pavot (*Papaver*), etc. ; sur des tiges : Pharbitis (*Pharbitis*), Clématite (*Clematis*), Haricot (*Phaseolus*), etc. ; sur des racines : Fève (*Vaba*), etc., la turgescence de chacune des tranches de la région de croissance par la différence de longueur entre l'état normal et l'état plasmolytique, différence qui peut atteindre jusqu'à 15 p. 100, on voit qu'elle va croissant à partir du sommet, pour atteindre son maximum précisément à l'endroit du maximum de croissance ; puis elle diminue progressivement à mesure qu'on descend et cesse précisément à la limite inférieure de la région de croissance. La croissance varie donc avec l'âge de la cellule exactement comme la turgescence.

Il est dès lors probable que c'est en modifiant la turgescence des jeunes cellules, que les causes internes ou externes (pesanteur, radiation, etc.), agissent, comme on l'a vu (p. 111 et p. 120), sur la croissance du corps. Le problème qui consiste à déterminer le mécanisme de la croissance se trouve ainsi reculé ; il n'est pas résolu.

**Cellules artificielles (2).** — Les diverses membranes (vessie de porc ou de bœuf, lames de collodion, papier parcheminé, etc.), dont les physiiciens font

(1) H. de Vries : *loc. cit.*, p. 90, 1877.

(2) Traube : *Archiv für Anatomie und Physiologie*, p. 87, 1867 et *Botanische Zeitung*, 1875, p. 56. — Pfeffer : *Osmotische Untersuchungen*, Leipzig, 1877.

habituellement usage pour étudier les phénomènes d'osmose, sont percées de véritables trous. Les résultats de ces expériences ne peuvent donc pas s'appliquer directement à la membrane cellulosique, encore moins à la membrane albuminoïde. Il n'en est pas de même avec certaines membranes obtenues par voie de précipitation chimique et dont la constitution se rapproche beaucoup plus de celle des membranes vivantes. Aussi l'étude attentive de ces membranes précipitées a-t-elle jeté du jour sur le mode de formation et sur les propriétés osmotiques de la couche membraneuse du protoplasme ; comme cette dernière, ces membranes artificielles se montrent, en effet, imperméables à beaucoup de substances qui traversent la membrane cellulosique.

Si l'on introduit une goutte d'une dissolution de sulfate ou de chlorure de cuivre dans une dissolution de cyanoferrure de potassium, on la voit aussitôt s'entourer de tous côtés d'un précipité de cyanoferrure de cuivre, formant une membrane continue qui sépare désormais les deux dissolutions et empêche leur mélange direct. Beaucoup d'autres corps produisent des membranes analogues et permettent de réaliser ces sortes de *cellules artificielles*. Les mieux étudiées sont celles de tannate de gélatine. Pour les préparer, on trempe le bout d'une baguette de verre dans une solution de gélatine amenée à l'état sirupeux par une ébullition d'environ 36 heures ; on laisse la goutte se dessécher à l'air pendant quelques heures, puis on plonge la baguette de verre dans une dissolution de tannin à 2 p. 100. Après quelques minutes, à la surface de la gélatine, qui se dissout peu à peu, il se forme une membrane continue et transparente de tannate de gélatine, imperméable à ses deux composants. Distendue de plus en plus par l'eau qui la traverse pour aller dissoudre la gélatine intérieure, la cellule artificielle ainsi formée devient de plus en plus turgescente ; aussi sa membrane s'accroît-elle à mesure en surface par interposition de nouvelles particules de tannate de gélatine entre les anciennes. Cette croissance est égale dans tous les points et la membrane en se dilatant demeure sphérique, tant que le noyau gélatineux n'est pas entièrement dissous. Plus est grande d'ailleurs la différence de concentration des deux liquides en présence, plus la membrane est solide et fortement tendue. Si à la gélatine on ajoute environ 15 pour 100 de sucre, l'endosmose est plus forte et la croissance de la membrane plus rapide. Si en même temps on a dissous dans la gélatine un peu de bleu d'aniline, on s'assure immédiatement que cette substance ne traverse pas la membrane de tannate de gélatine. Si l'on ajoute à la gélatine un peu de sulfate d'ammoniaque et à la dissolution de tannin un peu de chlorure de baryum, il se produit une membrane de tannate de gélatine, à l'intérieur de laquelle se dépose un précipité de sulfate de baryte qui en rapetisse encore les interstices. Aucun des quatre composants ne peut traverser la membrane ainsi incrustée, qui demeure pourtant perméable au chlorhydrate d'ammoniaque et à l'eau.

Une pareille membrane précipitée peut aussi prendre naissance au contact de l'eau pure. Le tannate de gélatine, insoluble dans une dissolution étendue de tannin, est soluble dans une dissolution concentrée. Si donc on introduit dans l'eau pure une goutte d'une dissolution concentrée de tannin chargée de tannate de gélatine, la surface de la goutte se revêt aussitôt d'une membrane

de tannate de gélatine. Aussi longtemps que la dissolution de tannin ainsi enveloppée est assez concentrée, la membrane tend à se dissoudre en dedans en même temps qu'elle se forme en dehors, de sorte qu'elle ne peut pas dépasser une faible épaisseur. Il y a sans doute une analogie frappante entre ce phénomène et la formation bien constatée d'une couche membraneuse à la surface du protoplasme par le seul contact de l'eau (fig. 311, p. 457) ; mais ce dernier résultat est atteint par un mécanisme tout différent, car, au contact de l'air ou de l'huile, le protoplasme se revêt aussi d'une couche membraneuse.

## § 14

### Phénomènes chimiques internes de la cellule.

**Assimilation et désassimilation.** — On a vu (p. 104) quels sont les éléments chimiques nécessaires à l'édification du corps de la plante, et par conséquent de chacune des cellules qui le composent. Ces éléments peuvent s'introduire tous dans la cellule à l'état de sels minéraux, et là, se combiner progressivement à l'intérieur du protoplasme et des leucites pour former des composés de plus en plus complexes, puis enfin des substances albuminoïdes. Mais ils peuvent aussi être absorbés directement sous forme de combinaisons organiques plus ou moins compliquées, ce qui abrège d'autant et peut même supprimer le travail synthétique de la cellule. C'est à ce travail synthétique, par lequel les éléments chimiques des composés minéraux du milieu extérieur deviennent finalement parties intégrantes du corps protoplasmique, du noyau, des leucites et de la membrane, qu'il convient de donner en général le nom d'*assimilation*. Une même cellule peut d'ailleurs, suivant les conditions extérieures où elle est placée, assimiler plus ou moins, ou même n'assimiler pas du tout si les matériaux constitutifs du protoplasme lui parviennent tout formés ; ce dernier cas se présente, par exemple, quand la cellule s'accroît par simple adjonction d'un protoplasme voisin. L'assimilation n'est donc pas une condition nécessaire de la vie et de la croissance de la cellule.

Qu'ils aient été assimilés peu à peu par la cellule, ou qu'ils soient venus tout faits du dehors, les matériaux ainsi incorporés au protoplasme, au noyau et aux leucites alimentent la croissance.

Plus tard, ils subissent une série de transformations qui les simplifient de plus en plus et leur font pour ainsi dire redescendre un à un tous les degrés que l'assimilation leur avait fait monter. Ce travail de décomposition chimique, qu'on appelle la *désassimilation*, doit être soigneusement distingué du travail de synthèse chimique qui constitue l'assimilation. Parvenus à divers degrés de l'échelle descendante, les produits de désassimilation peuvent d'ailleurs, sans sortir de la cellule, être repris par le travail assimilateur, être *réassimilés* ; leur apparition n'est alors que transitoire. La désassimilation est un phénomène général et nécessaire à la vie de la cellule ; toute cellule à l'état de vie manifestée est en voie de continuelle désassimilation.

Les composés minéraux que la cellule puise dans le milieu extérieur et qui constituent les matériaux premiers de l'assimilation sont, à peu d'exceptions

près, fortement oxygénés. Les divers produits de l'assimilation, au contraire, sont pauvres en oxygène et quelques-uns même en sont totalement dépourvus. Il en résulte que l'assimilation est un phénomène général de désoxydation et de consommation de chaleur. La désassimilation qui, à l'aide de produits pauvres en oxygène, donne naissance à des composés d'ordinaire fortement oxygénés, parmi lesquels l'acide carbonique ne manque jamais, est, au contraire, un phénomène général d'oxydation et de dégagement de chaleur. Il y aura donc fixation de radiations et élimination d'oxygène, toutes les fois que dans la cellule l'assimilation prévaudra sur la désassimilation; il y aura mise en liberté de radiations et absorption d'oxygène, toutes les fois que le contraire aura lieu ou que la désassimilation se trouvera seule en jeu.

**Entre l'assimilation et la croissance, il y a la mise en réserve.** — Assimilation, croissance, désassimilation se suivent quelquefois de très près. Consommés et décomposés peu de temps après leur formation, les produits assimilés ou en cours d'assimilation ne font alors dans la cellule qu'une apparition de courte durée. Souvent, au contraire, ils s'y accumulent et s'y mettent en réserve sous une forme déterminée, pour n'être que plus tard utilisés pour la croissance, puis désassimilés. Entre l'assimilation, qui produit ces matériaux de réserve, et la croissance, qui les consomme, on remarque parfois une remarquable alternance, expression d'une division du travail dans le temps. Ainsi, pendant le jour, une cellule de *Spirogyre* (*Spirogyra*) assimile et amasse sa réserve, mais ne croît pas et ne se cloisonne pas; pendant la nuit, elle croît et se cloisonne en dépensant sa réserve, mais n'assimile pas. Mais même alors que l'assimilation et la croissance s'opèrent simultanément, on peut se convaincre que la croissance actuelle a lieu aux dépens de matériaux de réserve produits par une assimilation antérieure, tandis que l'assimilation actuelle reconstitue la réserve à mesure qu'elle s'épuise. La croissance paraît donc être toujours indirecte, toujours précédée d'une mise en réserve, pendant un temps plus ou moins long, des matériaux assimilés qu'elle utilise.

Les matériaux en réserve peuvent s'immobiliser et s'emmagasiner dans la cellule à diverses phases du travail assimilateur. L'amidon, par exemple, l'inuline, le saccharose, etc., sont mis en réserve à un degré d'assimilation moins avancé que les cristalloïdes protéiques des grains d'aleurone. Pour eux, le travail synthétique s'est trouvé interrompu à un certain moment; c'est plus tard seulement qu'il s'achèvera pour fournir aussitôt à la croissance les substances albuminoïdes qui lui sont nécessaires. De même, la désassimilation peut s'arrêter à diverses phases, et les produits correspondants s'accumuler dans la cellule, soit pour être repris plus tard par le travail assimilateur et jouer en définitive le rôle de matériaux de réserve, comme l'asparagine par exemple, soit pour être indéfiniment immobilisés à cet état, comme l'acide oxalique, soit enfin pour subir des décompositions ultérieures, comme les huiles essentielles. Il est d'ailleurs impossible souvent de décider si une substance moyennement compliquée, qu'on rencontre à un moment donné dans une cellule, correspond à une phase ascendante du travail assimilateur ou à une phase descendante de la désassimilation.

**Assimilation simultanée du carbone, de l'hydrogène et de l'oxygène;**

**son premier produit** (1). — Suivre pas à pas, pour chacun des douze éléments chimiques nécessaires à l'édification de la cellule, la marche synthétique de son assimilation, est chose encore impossible. Bornons-nous ici à considérer les quatre éléments les plus importants : carbone, hydrogène, oxygène et azote. Le carbone, qui est présent dans toute combinaison organique et qui, dans l'ensemble de la cellule, entre ordinairement pour la moitié du poids, entraîne du même coup dans son assimilation l'hydrogène et l'oxygène ; l'azote est l'objet d'une assimilation ultérieure qui dépend de la première.

C'est seulement, comme on sait, lorsqu'elle contient de la chlorophylle et seulement lorsqu'elle reçoit en outre certaines radiations lumineuses, que la cellule assimile le carbone. Le phénomène consiste dans la décomposition de l'acide carbonique absorbé dans le milieu extérieur, avec dégagement d'un volume égal d'oxygène et fixation du carbone sur les éléments de l'eau (p. 173 et suiv.). Cette décomposition et cette synthèse des hydrates de carbone est localisée dans les chloroleucites (p. 182). On ignore encore la nature du premier hydrate de carbone qui se produit dans ces conditions, si c'est un saccharose, sucre de Canne ou maltose, un glucose ou une dextrine. Ce qu'on sait bien, c'est qu'une partie de ce corps se met aussitôt en réserve dans les chloroleucites mêmes, sous forme de grains d'amidon (p. 182).

Les cellules dépourvues de chlorophylle sont incapables de décomposer l'acide carbonique et par suite d'assimiler le carbone (2). Cet élément doit leur être fourni sous la forme de composés organiques plus ou moins complexes, tout au moins ternaires, produits eux-mêmes au préalable, soit par l'assimilation du carbone dans des cellules vertes, comme le sucre ou l'acide tartrique, soit par la synthèse artificielle du laboratoire, comme l'acide acétique ou l'alcool. C'est ainsi, par exemple, qu'avec de l'alcool produit par synthèse à partir des éléments, pour seul aliment carboné, on peut entretenir indéfiniment la croissance de certaines plantes inférieures, comme le Microcoque du vinaigre (*Micrococcus aceti*) et la Levure mycoderme (*Saccharomyces Mycoderma*).

**Assimilation de l'azote.** — A l'aide de ces composés ternaires, reçus du

(1) Sachs : Botanische Zeitung, 1864, p. 289. — Pfeffer : Pflanzenphysiologie, p. 187, 1881.

(2) Des recherches nouvelles ont apporté tout récemment une restriction importante à la généralité de cette proposition. Certaines matières colorantes, distinctes de la chlorophylle à la fois par leur couleur et par la nature des radiations qu'elles absorbent, donnent au protoplasme qu'elles imprègnent la propriété de décomposer l'acide carbonique à la lumière et de dégager l'oxygène en assimilant le carbone. Telle est la *bactériopurpurine*, qui colore uniformément le protoplasme des cellules chez diverses Algues de la famille des Bactériacées, notamment la Bactérie rouge (*Bacterium rubescens*) et la B. photométrique (*B. photometricum*), le Microcoque vineux (*Micrococcus vinosus*) et le M. d'Oken (*M. Okeni*), le Clathrocyste rose (*Clathrocystis roseo-persicina*), etc. Cette substance, dont la couleur varie du pourpre bleuâtre au pourpre brun, absorbe fortement les radiations incidentes au voisinage de la raie F, au voisinage de la raie D et dans la région infrarouge, entre  $\lambda = 0,8$  et  $\lambda = 0,9$ , tandis qu'elle laisse passer les radiations entre B et C, que la chlorophylle absorbe si fortement. A l'aide de ces radiations absorbées, et cela tout aussi bien dans la région infrarouge que dans la région lumineuse, ces Algues décomposent l'acide carbonique et en mettent l'oxygène en liberté. On s'en assure en se servant, comme réactifs, de Bactéries incolores très sensibles à l'oxygène, suivant la méthode indiquée p. 175.

Engelmann : *Les Bactéries pourpres et leurs relations avec la lumière* (Archives néerlandaises, XXIII, p. 151, 1889).

dehors ou produits dans son sein, à l'aide des hydrates de carbone, par exemple, la cellule poursuit activement le travail assimilateur en y combinant l'azote pour former en définitive les matières albuminoïdes. Pour cette seconde phase, il est indifférent que la cellule soit verte ou incolore, exposée à la lumière ou à l'obscurité, pourvue ou non d'acide carbonique; l'assimilation de l'azote à partir des composés ternaires est une propriété générale du protoplasme.

Les matériaux premiers de cette assimilation sont l'acide nitrique ou l'ammoniaque, absorbés par la cellule dans le milieu extérieur sous forme de nitrates ou de sels ammoniacaux. L'azote libre n'est pas assimilé. En entrant en combinaison avec les hydrates de carbone pour former la matière albuminoïde, l'acide nitrique doit subir une réduction et perdre de l'oxygène; celui-ci ne se dégage pas à l'état libre; il se porte probablement sur les substances en voie de désassimilation, pour former notamment les acides organiques. Il est vraisemblable aussi qu'il se forme d'abord des amides, comme l'asparagine, la leucine, la tyrosine, et que c'est aux dépens de ces derniers que s'édifient ultérieurement les matières albuminoïdes; mais la marche progressive de cette synthèse est encore inconnue.

Toujours est-il que l'acide nitrique est en général préférable à l'ammoniaque comme source d'azote, surtout pour les Phanérogames. Les deux corps paraissent équivalents pour les moisissures, comme le Pénicille (*Penicillium*), l'Aspergille (*Aspergillus*), etc.; pour la Levûre de bière (*Saccharomyces cerevisiæ*), l'ammoniaque vaut mieux que l'acide nitrique. On peut d'ailleurs abrêger le travail synthétique de la cellule en lui présentant toutes faites des combinaisons azotées plus ou moins complexes, résultant soit d'une synthèse naturelle opérée au préalable dans d'autres cellules, soit de la synthèse artificielle du laboratoire. La condition nécessaire est que ces substances azotées soient capables de traverser la couche périphérique du protoplasme. C'est ainsi qu'on a pu cultiver diverses Phanérogames (Maïs, Avoine, Seigle, etc.) et diverses moisissures, en leur donnant l'azote sous la forme de corps amidés (asparagine, leucine, tyrosine, urée, glycolamine, acétamide, acide hippurique, etc.). La culture ne réussit ordinairement pas avec les matières albuminoïdes, parce qu'elles ne sont pas absorbées par la cellule, à moins que celle-ci ne produise de la pepsine qui les transforme en peptones. Toutefois la condition d'absorption n'est pas suffisante, car on n'a pas réussi à cultiver les plantes en leur présentant comme sources d'azote certaines substances organiques parfaitement absorbables, comme l'acide picrique, la morphine, la quinine, la caféine, etc.

**Mode d'emploi des matériaux de réserve. Digestion intracellulaire.** — Les substances assimilées sont mises en réserve dans la cellule à un état tel que, pour être reprises plus tard par le travail assimilateur, elles devront subir au préalable une transformation. Sous leur forme actuelle, elles ne sont pas directement assimilables; il faut qu'elles le redeviennent. Insolubles, comme l'amidon, l'huile, les cristaalloïdes protéiques, etc., il faut qu'elles soient ramenées à l'état soluble; dissoutes dans le suc cellulaire, comme les saccharoses, les glucosides, etc., il faut qu'elles soient dédoublées et simplifiées. On a



vu (p. 156 et p. 430) comment ce résultat est atteint au moyen des diastases, agents d'hydratation et de dédoublement. La présence de ces corps dans la cellule est indispensable, non seulement à la reprise du travail assimilateur et de la croissance qui en résulte, après chaque intervalle de repos, mais encore à la continuation même de la synthèse et de la croissance pendant la période d'activité, puisque cette dernière paraît toujours s'accomplir aux dépens de matériaux de réserve.

Quand les matériaux de réserve sont insolubles, les diastases correspondantes les rendent solubles en les hydratant et les dédoublant ; le phénomène est alors une digestion proprement dite ; c'est une digestion intracellulaire. Telle est l'action de l'amylase sur l'amidon, de la pepsine sur les corps albuminoïdes, de la saponase sur les corps gras, de la cellulase sur la cellulose, etc. Quand ils sont dissous, les diastases correspondantes ne les hydratent et ne les dédoublent pas moins et, sauf le changement d'état, chose après tout secondaire, le phénomène est le même ; il doit aussi recevoir le même nom : c'est encore une digestion. En réalité, le saccharose est digéré par l'invertine, l'amygdaline par l'émulsine, etc., ni plus ni moins que l'amidon par l'amylase et la matière albuminoïde par la pepsine.

**Substances plastiques et produits éliminés.** — Tous les composés chimiques qui prennent naissance dans la série ascendante des phénomènes d'assimilation ne sont pas toujours et nécessairement employés à l'édification et à la croissance du corps protoplasmique, des leucites, du noyau et de la membrane. Par contre, tous les produits qui se trouvent formés dans le cours descendant des phénomènes de désassimilation ne sont pas toujours et nécessairement devenus inutiles à l'organisme. Quelques-uns des premiers peuvent demeurer indéfiniment sans emploi ; plusieurs des seconds sont repris, comme il a été dit, dans le courant synthétique et réassimilés. A l'ensemble des composés susceptibles de prendre part à l'édification et à la croissance des diverses parties de la cellule, quelle qu'en soit l'origine, on donne habituellement le nom de *substances plastiques*. L'amidon, les sucres, ordinairement aussi les glucosides et les corps gras, sont les substances plastiques de la membrane cellulosique ; les amides, les cristoïdes protéiques, les grains d'aleurone et en général les matières albuminoïdes, sont les substances plastiques du protoplasme, du noyau et des leucites. Quelle qu'en soit l'origine aussi, tous les composés formés dans la cellule, qui ne prennent désormais aucune part directe à la croissance, sont des *substances éliminées*. Les gommes, les huiles essentielles et les résines, le tannin, l'acide oxalique et sans doute aussi d'autres acides, les matières colorantes autres que la chlorophylle, peut-être aussi les alcaloïdes, sont des produits d'élimination.

## ARTICLE II

### PHYSIOLOGIE DES TISSUS ET DES APPAREILS

Un tissu étant un ensemble de cellules douées des mêmes propriétés, un

multiple de cellules, un appareil étant une association de tissus doués de propriétés analogues et tendant au même but, la physiologie spéciale des tissus se confond à bien des égards avec la physiologie spéciale des cellules qui les composent et celle des appareils avec celle des tissus qui les constituent. En poursuivant l'étude morphologique des tissus et des appareils, on a suffisamment indiqué le rôle particulier, mécanique ou chimique, dévolu à chacun d'eux, pour qu'il soit inutile d'y revenir ici. Mais du fait même de la juxtaposition des cellules en tissus cohérents, ainsi que de l'association des tissus en appareils massifs, il résulte certaines propriétés nouvelles qu'il convient de signaler. On insistera notamment sur les tensions propres qui se développent dans les tissus et dans les appareils pendant la durée de la croissance et qui y persistent quelquefois quand la croissance a pris fin.

### § 15

#### Tension des tissus et des appareils (1).

Les deux causes principales de la tension des tissus sont la turgescence des cellules (voir p. 660) et l'imbibition des membranes.

**Tension des divers tissus due à la turgescence des cellules.** — Les tissus de cellules mortes : sclérenchyme, tissu criblé, tissu vasculaire, n'ont évidemment pas de tension de turgescence. Parmi les tissus de cellules vivantes, le méristème, primitif ou secondaire, où les hydroleucites sont très petits et peu nombreux, n'a dans ses cellules qu'une turgescence très faible. La turgescence est faible également dans le tissu subéreux, le parenchyme scléreux et le collenchyme. C'est dans les divers parenchymes à parois minces et surtout dans le tissu sécréteur qu'elle atteint toute son intensité. Elle peut y devenir assez forte, comme on sait, pour faire filtrer à travers la membrane une partie du suc cellulaire ou des produits liquides de sécrétion, qui s'épanchent soit au dehors, soit dans les lacunes intérieures, soit dans une cellule voisine.

Dans un tissu turgescant, la tension totale, c'est-à-dire la pression exercée sur le milieu extérieur ou sur les tissus voisins, est une résultante assez compliquée des tensions élémentaires des cellules constitutives ; elle est loin d'être la somme, car les pressions exercées en sens contraire par les cellules contiguës s'annulent sur les faces de contact. Vient-on à dégager une cellule interne sur quelque une de ses faces, en enlevant les cellules qui la recouvraient, on augmente de ce côté sa turgescence en supprimant les pressions antagonistes qui lui faisaient équilibre et on lui permet de prendre dans cette direction une croissance que celles-ci empêchaient. L'expérience se fait aisément en creusant une cavité dans le parenchyme d'une tige ou d'un pétiole ; délivrées des pressions qui les comprimaient, les cellules qui bordent la cavité s'accroissent dans l'espace vide, s'y cloisonnent et s'y multiplient au point de le combler parfois complètement. La formation des thyllés dans les vaisseaux,

(1) Sachs : *Traité de botanique*, p. 926, 1874.

dans les tubes criblés et dans les canaux sécréteurs, est un phénomène du même ordre (p. 641). En ce qui concerne les vaisseaux, par exemple, à partir du moment où leur turgescence n'est plus équilibrée par la pression hydrostatique du liquide vasculaire, les cellules de parenchyme qui entourent le vaisseau proéminent dans sa cavité à travers les ponctuations, s'y accroissent et s'y multiplient en se cloisonnant, de manière à l'oblitérer enfin entièrement.

**Tension des divers tissus due à l'imbibition des membranes cellulaires.** — La tension de turgescence est nulle, avons-nous dit, dans les tissus de cellules mortes et très faible dans les tissus de cellules vivantes dont les membranes sont fortement épaissies, comme dans le tissu subéreux ou cutineux, le parenchyme scléreux et le collenchyme. Mais précisément dans ces divers cas, à cause de leur grande épaisseur, les membranes cellulaires peuvent absorber de l'eau et en perdre, de manière à modifier sensiblement le volume des cellules et celui du tissu tout entier ; d'où une pression, assez intense pour vaincre de très fortes résistances. Ce sont les pressions ou tractions dues à cette cause qui déterminent la déhiscence des fruits, des sporanges, des anthères, les mouvements si remarquables des arêtes de l'Avoine (*Avena*) et du fruit des Erodos (*Erodium*), enfin l'apparente réviviscence de l'Anastaticie (*Anastatica hierochuntica*), vulgairement Rose de Jéricho.

Les pressions ainsi engendrées dans le sclérenchyme ligneux, par exemple, sont très fortes, mais très différentes suivant les directions. La dilatation du bois sous l'influence de l'imbibition a son maximum dans le sens de la périphérie, son minimum dans le sens de la longueur, une valeur moyenne suivant le rayon. Ainsi, dans l'Érable (*Acer*), on a mesuré pour la dilatation : suivant l'axe, 0,072, suivant le rayon 3,35, suivant la périphérie 6,59. Il en résulte que des tiges ligneuses prennent, en se desséchant, des fentes longitudinales, qui se referment quand elles viennent à s'imbiber de nouveau ; les changements de dimension dus à cette cause s'opèrent avec une force extraordinaire.

**Tension relative des diverses couches d'un même tissu.** — Quelle soit due à la turgescence des cellules ou simplement à l'imbibition de leurs membranes, la tension d'un tissu n'est pas toujours la même dans ses diverses parties. Si elle est plus forte dans une assise, plus faible dans l'assise voisine, il se développe entre ces deux assises, à l'intérieur du tissu, une tension relative, ou antagoniste. La première, en effet, distend passivement la seconde ; celle-ci résiste et comprime passivement sa voisine. La tension relative est dite *positive* dans la première assise, dont l'extension naturelle est empêchée ou gênée, *negative* dans la seconde, qui est passivement distendue par la première. De même, comme on sait, dans une cellule turgescence, la tension relative qui s'exerce entre le contenu et la membrane est positive dans le contenu, négative dans la membrane (voir p. 661).

Si l'on vient à séparer l'une de l'autre ces deux assises de tissu, ainsi tendues en sens inverse et qui se font équilibre, la première s'allonge, la seconde se raccourcit. Et réciproquement, toutes les fois qu'une couche de cellules, isolée du tissu dont elle faisait partie, s'allonge, on en conclut que dans le tissu elle était en tension positive et que ses voisines étaient passivement distendues par elle. Si l'on isole, au contraire, une lame renfermant les deux

bandés de tissu, cette lame se courbe, devenant concave du côté de la couche passivement distendue. Réciproquement, toutes les fois qu'une lame de tissu, une fois isolée, se courbe, c'est la preuve qu'il existait dans ce tissu une tension relative dont la courbure indique le sens.

Le sens seul de la tension est ainsi mis en évidence, nullement sa grandeur. Il faut se garder de croire, en effet, qu'il suffit de mesurer les changements de longueur des deux couches isolées d'un tissu, ou la grandeur de la courbure de la bande isolée qui les intéresse toutes deux, pour se faire une idée exacte de l'intensité de la tension, positive ou négative, qu'elles subissaient dans le tissu total. Un petit changement de longueur, une faible courbure, peut correspondre à une tension très forte ; un grand changement de longueur, une forte courbure, à une tension très faible. Tout dépend de l'extensibilité et de la compressibilité des couches considérées. C'est seulement à égalité d'extensibilité des deux couches, que la mesure précédente serait fondée.

De pareilles tensions antagonistes entre les diverses assises d'un seul et même tissu ne sont pas rares. On les observe, par exemple, fortement accusées entre les couches externes et les couches internes du tissu filamenteux homogène qui constitue le pied des grands Champignons à chapeau (Agaric, Bolet, etc.). Il suffit, pour qu'elles se développent, qu'il s'établisse de bonne heure entre les diverses assises une différence notable, soit dans l'extensibilité ou l'élasticité des membranes, soit dans la capacité de turgescence des contenus cellulaires.

**Tension des appareils.** — Chacun des tissus qui entre dans la composition d'un appareil y apporte sa tension propre, due soit à la turgescence, soit à l'imbibition des membranes ; ces diverses tensions se combinent et s'équilibrent dans une tension résultante, qui est la tension de l'appareil. Tout ce qu'on vient de dire de la tension relative des diverses couches d'un même tissu s'applique à plus forte raison, puisque les différences sont plus grandes, à la tension antagoniste des divers tissus d'un appareil. En isolant ces divers tissus, on reconnaîtra ceux dont la tension était positive dans l'appareil à ce qu'ils s'allongent, ceux dont la tension était négative à ce qu'ils se raccourcissent ; en séparant une lame coupée à travers l'appareil, cette lame se courbe, devenant convexe du côté des premiers, concave du côté des seconds.

C'est surtout dans l'appareil tégumentaire, entre le tissu cuticulaire et le tissu protecteur sous-jacent, dans l'appareil conducteur, entre le liber et le bois, dans le stéréome, entre le collenchyme et le sclérenchyme, dans l'appareil conjonctif, entre la zone externe et la région centrale, qu'on observe de fortes tensions antagonistes.

A leur tour, les divers appareils qui entrent dans la composition d'un membre y apportent leurs tensions propres. Ces tensions se combinent de diverses manières et s'équilibrent dans une tension résultante, qui est la tension du membre. On y reviendra plus loin, après avoir cherché comment les divers tissus et appareils se disposent pour constituer les membres de la plante : la racine, la tige, la feuille et la fleur ; ce qui fera l'objet des quatre chapitres suivants.

## CHAPITRE II

### LA RACINE

La morphologie et la physiologie externes de la racine ont été traitées au chapitre II du livre I<sup>er</sup> (p. 191 et p. 211). Il reste à étudier ici la morphologie interne, c'est-à-dire la structure de ce membre, et sa physiologie interne.

#### SECTION I

##### STRUCTURE DE LA RACINE

Établissons d'abord la structure de la racine à cette distance du sommet où le méristème primitif vient d'achever sa différenciation ; c'est sa structure *primaire*. Nous remonterons ensuite vers l'extrémité, pour trouver l'origine de cette structure primaire. Puis nous redescendrons vers la base, pour constater les changements qu'elle subit par les progrès de l'âge et qui la transforment souvent en une structure *secondaire* différente. Enfin, quand la racine se ramifie latéralement, il faudra que nous sachions comment les radicelles prennent naissance dans son sein et de quelle façon leurs divers tissus se raccordent avec ceux de la racine mère.

#### § 1

##### Structure primaire de la racine (1).

Lorsqu'elle a terminé la différenciation progressive de son méristème, la jeune racine, déjà dépouillée de sa coiffe, se montre composée d'un manchon

(1) Nägeli : Beiträge zur wiss. Botanik, I, 1858. — Ph. Van Tieghem : *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires*. 1<sup>er</sup> mémoire : *La Racine* (Ann. des sc. nat., 5<sup>e</sup> série, XIII, 1871). — Russow : *Vergleichende Untersuchungen...* (Mémoires de l'Acad. des sc. de Saint-Petersbourg, XIX, 1872) et *Betrachtungen über Leitbündelgewebe*, Dorpat, 1875. — De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 365, 1877. — Klinge : *Untersuchung der Gramineen- und Cyperaceenwurzeln* (Mémoires de l'Ac. des sc. de Saint-Petersbourg, XXVI, 1879). — L. Olivier : *Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XI, 1881). — Ph. Van Tieghem : *Sur le second bois primaire de la racine* (Bull. de la Soc. bot., XXXIV, 1887). *Sur l'exoderme de la racine des Restiacées* (Ibid., XXXIV, 1887). *Sur le réseau sus-endodermique de la racine* (Ibid., 1887). *Sur le réseau de soutien de l'écorce de la racine* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VII, 1888). *Sur les fibres libériennes primaires de la racine* (Ibid., VII, 1888). *Structure de la racine des Centrolépidées, Eriocaulées, Joncées, Mayacées, Xyridées* (Journal de botanique, I, 1887). Nombreuses observations dans *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VIII, 1888). — Sauvageau : *Structure de la racine des Najas et des Potamogeton* (Journal de botanique, III, 1889).

épais et mou, l'écorce, enveloppant un cylindre intérieur plus grêle et plus résistant, le *cylindre central*.

**Ecorce de la racine.** — L'écorce est constituée par un parenchyme à parois minces, qui se compose d'une succession d'assises et de couches concentriques diversement conformées. Analysons ce parenchyme de dehors en dedans (fig. 444).

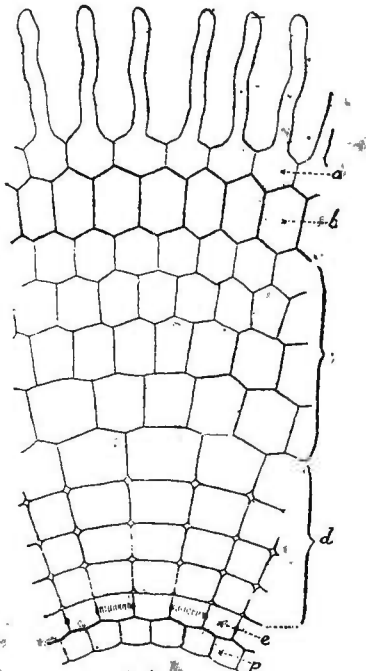


Fig. 444. — Portion d'une section transversale de l'écorce de la racine : a, assise pilifère ; b, assise subéreuse ; c, zone corticale externe ; d, zone corticale interne ; e, endoderme ; p, péricycle.

L'assise la plus externe est formée de cellules à membrane mince, dont la plupart se prolongent en longs doigts de gant de manière à constituer les poils absorbants étudiés plus haut (p. 193 et p. 220). C'est l'*assise pilifère* (a). Elle est ordinairement de courte durée ; en remplissant leur rôle, les poils s'usent, se flétrissent et le plus souvent se détachent.

La seconde assise est composée de cellules polyédriques plus grandes que les précédentes, plus allongées suivant le rayon que suivant la circonférence, intimement unies par leurs larges faces radiales. A mesure que l'assise pilifère se flétrit, elles subérisent leurs membranes de manière à protéger le corps de la racine après que l'absorption y a pris fin. C'est l'*assise subéreuse* (b).

Au-dessous s'étend une couche plus ou moins épaisse de cellules polyédriques disposées en assises concentriques, mais non en séries radiales, intimement unies entre elles sans laisser de méats, dont la dimension va croissant de dehors en dedans et dont le développement est centrifuge. C'est la zone externe de l'écorce proprement dite (c).

Elle est suivie d'une couche plus ou moins épaisse de cellules arrondies ou quadrangulaires sur la section transversale, disposées régulièrement à la fois en assises concentriques et en séries radiales, décroissant de grandeur par conséquent de dehors en dedans, et laissant entre leurs angles arrondis des méats quadrangulaires qui vont diminuant de la même manière ; leur développement est centripète. C'est la zone interne de l'écorce proprement dite (d).

Enfin l'assise la plus interne et aussi la plus jeune de cette couche, exactement superposée aux précédentes, est formée de cellules à membranes subérisées, fortement unies entre elles et comme engrenées par un cadre de plissements échelonnés le long de leurs faces latérales et transverses. En un mot, elle offre tous les caractères assignés plus haut à la variété plissée du tissu subéreux, ou tissu plissé (p. 605). C'est l'*endoderme* (e), qui entoure comme d'une ceinture le cylindre central ; voir aussi fig. 445, p.

**Cylindre central de la racine.** — Le cylindre central commence (fig. 445) par une assise de cellules à parois minces, sans plissements ni subérisation, abondamment pourvues de protoplasme, alternant avec celles de l'endoderme auxquelles elles sont intimement unies : c'est le *péricycle* (m, r).

Cette alternance, succédant tout à coup à la superposition radiale des cellules dans la zone interne de l'écorce, s'ajoute aux caractères particuliers de l'endo-

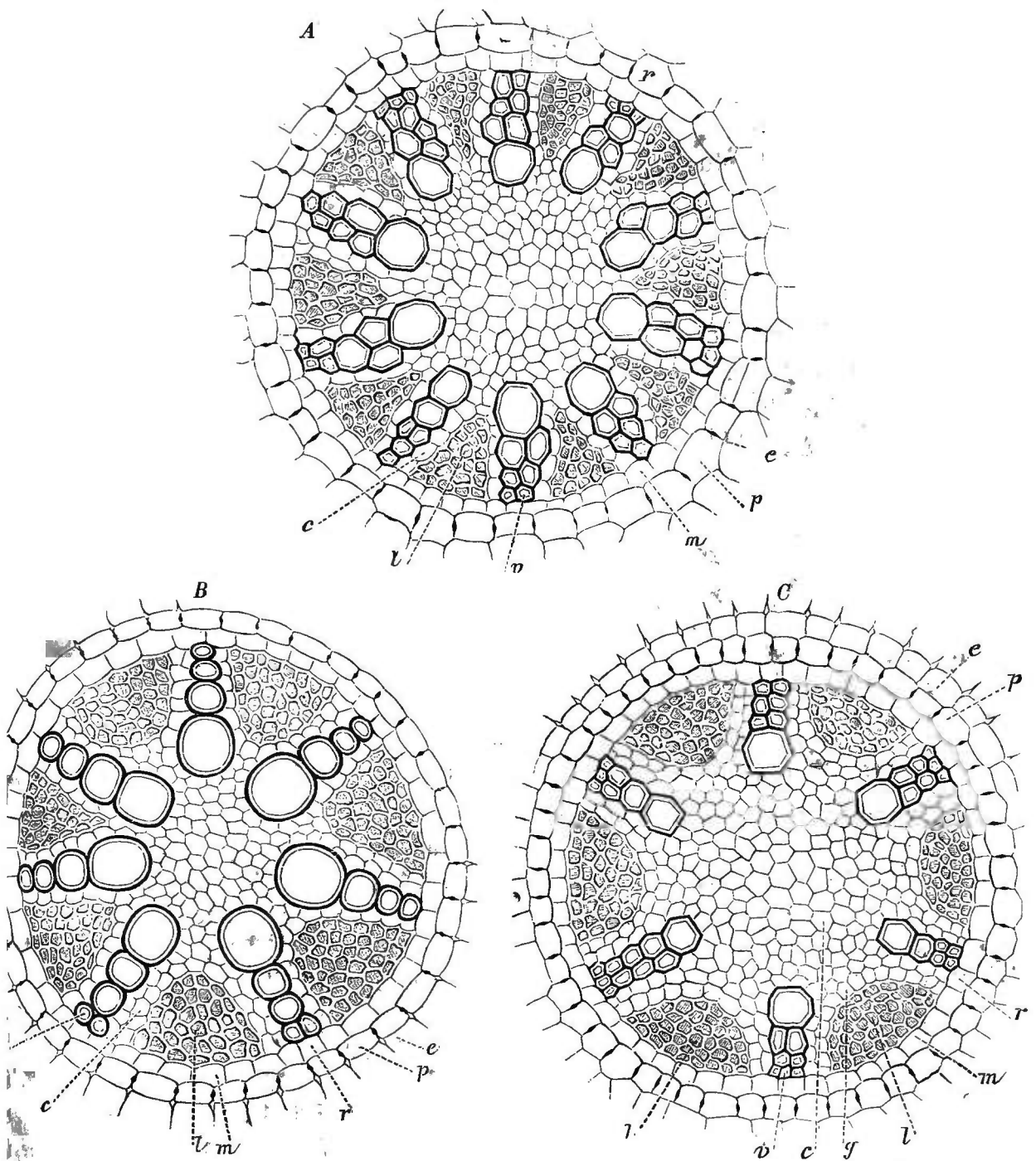


Fig. 445. — Sections transversales du cylindre central de la racine : A, dans une Cryptogame vasculaire, la Marattie (*Marattia laevis*); B, dans une Monocotylédone, la Colocase (*Colocasia antiquorum*); C, dans une Dicotylédone, l'Artanthe (*Artanthe elongata*), montrant l'identité de la structure primaire dans toutes les plantes vasculaires. e, assises internes de l'écorce proprement dite; p, endoderme; m, r, péricycle; l, faisceaux libériens; v, faisceaux ligneux; c, conjonctif (moelle et rayons médullaires).

derme pour rendre très nette la ligne de séparation de l'écorce et du cylindre central.

Contre le péricycle, en des points équidistants, s'appuient un certain nombre de faisceaux ligneux (v) et, au milieu des intervalles qui les séparent, tout autant de faisceaux libériens (l). Les uns et les autres s'étendent parallèle-

lement en ligne droite dans toute la longueur de la racine. Les faisceaux ligneux se projettent vers le centre en forme de lames rayonnantes, amincies en arête vers l'extérieur, progressivement épaissies vers l'intérieur, triangulaires par conséquent ou cunéiformes sur la section transversale. Ils sont composés de vaisseaux accolés dont le calibre, très étroit en dehors, s'élargit de plus en plus vers le centre et dont la différenciation est centripète. C'est le plus étroit, appuyé contre le péricycle, qui se forme le premier; c'est le plus large et le plus interne qui s'achève le dernier. Les vaisseaux les plus étroits sont d'ordinaire annelés ou spiralés, toujours fermés; les plus larges sont habituellement réticulés, scalariformes ou ponctués, parfois ouverts. Les faisceaux libériens sont plus élargis dans le sens de la circonférence et se projettent moins loin vers le centre que les faisceaux ligneux. Ils sont composés de tubes criblés accolés, dont le calibre est plus étroit en dehors, plus large en dedans, et dont la différenciation est centripète.

Entre les faisceaux ligneux et libériens, occupant aussi tout l'espace qu'ils laissent libre au centre, s'étend un parenchyme à parois minces dont les cellules prismatiques sont plus étroites en dehors, où elles sont intimement unies, plus larges en dedans, où elles laissent souvent entre elles des méats. On nomme *moelle* la région centrale libre de ce parenchyme, et *rayons médullaires* les lames rayonnantes qui séparent latéralement deux faisceaux voisins, lames qui ne comptent ordinairement qu'une, deux ou trois épaisseurs de cellules. Le péricycle n'est que l'assise la plus externe de ce parenchyme. Péricycle, rayons médullaires et moelle ne sont, en somme, que les trois parties d'un seul et même massif, qu'on peut appeler le *conjonctif* du cylindre central, parce qu'il sert à réunir entre elles les parties constitutives essentielles de ce cylindre, c'est-à-dire les faisceaux ligneux et les faisceaux libériens.

**Appareils constitutifs et symétrie de structure de la racine.** — Tel est l'ensemble des tissus qui composent la racine. Comment s'y distribuent-ils entre les divers appareils? L'assise pilifère est l'appareil absorbant de la racine. L'assise subéreuse sous-jacente, jointe à l'endoderme également subérisé, en constitue l'appareil tégumentaire. Les faisceaux ligneux et libériens forment l'appareil conducteur. L'appareil conjonctif comprend à la fois le parenchyme cortical situé entre l'assise subéreuse et l'endoderme, qui relie l'appareil absorbant à l'appareil conducteur, et le conjonctif du cylindre central, qui rejoint l'endoderme aux faisceaux et ceux-ci entre eux, c'est-à-dire le péricycle, les rayons médullaires et la moelle. Enfin l'appareil aérifère est constitué par l'ensemble des méats et lacunes de la zone intérieure de l'écorce et de la région interne de la moelle. On étudiera tout à l'heure la disposition de l'appareil de soutien et de l'appareil sécréteur.

Ces divers appareils, et notamment l'appareil conducteur où le nombre des faisceaux ne descend pas normalement au-dessous de deux pour chaque sorte, sont symétriques par rapport à l'axe de croissance. Il en résulte que la structure de la racine est, dans sa totalité, symétrique par rapport à cet axe.

Qu'elle soit terminale ou latérale, gemmaire, nodale ou adventive, primaire, secondaire ou d'ordre quelconque, qu'elle appartienne à une Cryptogame vasculaire, à une Gymnosperme, à une Monocotylédone ou à une



Dicotylédone, la racine possède toujours la structure que l'on vient d'esquisser, et qui est, par conséquent, sa structure générale et typique. Mais on y observe aussi, suivant sa nature et suivant les plantes, un certain nombre de modifications de détail dont il faut connaître les principales. Ces modifications intéressent les unes l'écorce, les autres le cylindre central. Reprenons donc une à une, à ce point de vue, les diverses parties qui composent ces deux régions.

**Principales modifications de l'écorce de la racine.** — 1° **Dans l'assise pilifère.** — On sait (p. 195 et 224) que l'allongement en poils des cellules de l'assise pilifère varie beaucoup avec les conditions de milieu. Dans les circonstances habituelles de leur végétation, quelques plantes se montrent même dépourvues de poils radicaux, aussi bien si la racine est aquatique, comme dans l'Elodée (*Elodea*), la Lemne (*Lemna*), la Pistie (*Pistia*), etc., que terrestre, comme dans l'Ophioglosse (*Ophioglossum*), ou aérienne, comme dans l'Epidendre (*Epidendrum*), la Vande (*Vanda*), etc. Chez d'autres, les cellules sont deux sortes : les unes plus courtes, isolées, géminées ou groupées côte à côte en un certain nombre, se développent en poils; les autres, plus longues, demeurent glabres : Lycopode (*Lycopodium*), etc. Il en résulte que les poils radicaux y sont plus espacés, épars, rapprochés par paires ou disposés en pinceaux (voir p. 195, fig. 59). Les poils se forment parfois très près du sommet, sous la coiffe qu'ils écartent, comme dans l'Azolle (*Azolla*), le Trocart (*Triglochin*), etc. On en trouve de rameux dans le Chou (*Brassica*), la Saxifrage (*Saxifraga*), etc., et de pluricellulaires dans certaines Broméliacées. Prolongées ou non en poils, les cellules de l'assise pilifère renferment quelquefois de la chlorophylle, comme dans l'Azolle (*Azolla*) et la Lemne (*Lemna*). Dans leur jeune âge, elles gélifient souvent sur leur face libre la couche externe de leur membrane (Graminées, Cypéracées, etc.). La couche de gelée ainsi formée détache la coiffe du corps de la racine, et plus tard se dissout dans le liquide du sol.

Dans certains cas, notamment dans les racines aériennes (nombreuses Orchidées, diverses Aroïdées, etc.), l'assise pilifère est persistante et forme un voile. Incolores ou colorées en brun plus ou moins foncé, mais toujours fortement subérisées, ses membranes tantôt demeurent minces et sans sculpture, comme dans l'Anthure (*Anthurium violaceum*), l'Hartwégie (*Hartwegia comosa*), le Hoyer (*Hoya carnosae*), etc., tantôt s'épaississent soit dans toute la surface en ne laissant que des punctuations, soit sur les arêtes, comme dans le Sarcopode (*Sarcopodium*) et le Cirrhopétale (*Cirrhopetalum*), mais le plus souvent en forme de spires ou de réseau qui s'étendent sur toute la longueur des poils, comme dans la Vanille (*Vanilla planifolia, aphylla*, etc.). Il arrive souvent alors que l'assise pilifère ne demeure pas simple; de bonne heure ses cellules se cloisonnent, de manière à former une couche plus ou moins épaisse où l'on peut compter jusqu'à 18 rangées, comme dans certains Cyrthopodes (*Cyrthopodium*), dont la plus externe se prolonge en poils dans des conditions favorables. Isodiamétriques ou allongées dans le sens de la racine et intimement unies entre elles sans laisser de méats, toutes les cellules de cette couche pilifère sont semblables, pleines d'air ou d'eau, fortement subérisées,

ordinairement incolores, quelquefois brunes, parce que la membrane a bruni, comme dans l'Erie (*Eria stellata*), les Anthures (*Anthurium*), etc., ou parce qu'elles contiennent une masse solide d'un rouge brun, comme dans la Trichotomie (*Trichotomia ferox*). Quelquefois lisses : Trichotomie (*Trichotomia ferox*), Homalonème (*Homalonema*), Aglaonème (*Aglaonema*), divers Anthures (*Anthurium Miquelatum*), divers Crins (*Crinum*), etc., les membranes sont le plus souvent munies d'épaississements ordinairement spiralés : nombreuses Orchidées épiphytes, Anthure (*Anthurium crassinervium*), Imantophylle (*Imantophyllum*), etc., parfois réticulés : Sobralie (*Sobralia*), Dendrocolle (*Dendrocolla*), Vande (*Vanda*), etc. Il n'est pas rare qu'entre les tours de spire la membrane soit percée de trous, de manière à faire communiquer les cavités cellulaires entre elles et avec le milieu extérieur. Cette couche de cellules spiralées ressemble alors à celle de la tige des Sphaignes (*Sphagnum*), (voir p. 647, fig. 438).

2° Dans l'assise subéreuse. — En même temps qu'elle les subérise, l'assise subéreuse épaisit quelquefois beaucoup ses membranes, d'abord sur les faces

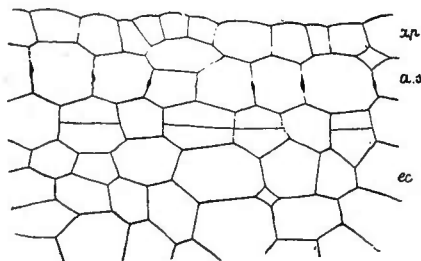


Fig. 446. — Portion d'une section transversale de l'écorce de la racine du Calophylle (*Calophyllum Calaba*), montrant les plissements de l'assise subéreuse *as*; *ap*, assise pilifère; *ec*, écorce.

externe et latérales, plus tard aussi sur la face interne, comme dans la Vanille (*Vanilla aromatica*) et beaucoup d'autres Monocotylédones. Ailleurs elle prend, sur les faces latérales et transverses, des plissements échelonnés plus ou moins larges, qui engrènent fortement les cellules entre elles et par lesquels commence la subérisation : ces plissements se traduisent par des marques noires sur les coupes transversales (fig. 446). En un mot, elle revêt le caractère du tissu plissé et ressemble alors à l'endo-

derme ; c'est ce qu'on voit chez bon nombre de Dicotylédones : Asclépiade (*Asclepias*), Calophylle (*Calophyllum*), etc., et chez diverses Monocotylédones : Orchidées, Restiacées, etc.

Chez les Géraniées : Géraine (*Geranium*), Erode (*Erodium*), Pélargone (*Pelargonium*), etc., chez diverses Sapindacées : Savonnier (*Sapindus*), Kœlreutérie (*Kœlreuteria*), etc., et Simarubées : Brucée (*Brucea*), Ailante (*Ailantus*), etc., la membrane s'épaissit sur les faces latérales et transverses, en une bande qui entoure chaque cellule d'un cadre rectangulaire. Ensemble tous ces cadres lignifiés, qui se correspondent d'une cellule à l'autre, forment un réseau de soutien.

Dans les séries longitudinales qui composent cette assise, on voit assez souvent de longues cellules prismatiques alterner régulièrement avec de courtes cellules arrondies ou ovales ; il en est ainsi au-dessous du voile dans les racines aériennes des Orchidées, Aroïdées, etc. Quand les premières s'épaississent et lignifient leur membrane, les secondes la conservent mince et molle. Celles-ci sont évidemment des places perméables, réservées dans la cuirasse subéreuse pour l'échange des gaz et des liquides entre le corps vivant de la racine et le milieu extérieur.

Quelquefois, surtout dans les grosses racines, les cellules de cette assise se cloisonnent de bonne heure parallèlement à la surface, de manière à former

une couche subéreuse plus ou moins épaisse : Asperge (*Asparagus*), Phalange (*Phalangium*), Dragonnier (*Dracæna*), Phénice (*Phœnix*), Massette (*Typha*), Vaquois (*Pandanus*), etc. ; elles se comportent alors comme celles de l'assise pilifère dans les exemples cités plus haut.

**3° Dans la zone corticale externe.** — Dans les racines très grêles, comme celles de l'Orge (*Hordeum*), de la Lemne (*Lemna*), de l'Elodée (*Elodea*), de la Marsilie (*Marsilia*), etc., et même dans certaines racines de grosseur moyenne, la zone corticale externe à développement centrifuge fait défaut ; les séries radiales de la zone interne viennent alors s'appliquer directement contre l'assise subéreuse, et toute l'écorce a un développement centripète. Ailleurs, au contraire, cette zone acquiert une très grande épaisseur au détriment de la zone interne et forme à elle seule la presque totalité de l'écorce proprement dite, comme dans le Monstère (*Monstera*), l'Epidendre (*Epidendrum*), le Cycade (*Cycas*), la Marattie (*Marattia*), etc. Elle laisse alors des méats entre ses cellules ; chez les Monstérées, il se développe dans ces méats des poils scléreux en navette ou en H (fig. 436, p. 646). Lorsque ce développement est excessif, la racine se renfle en tubercule, comme dans la Ficairie (*Ficaria*). Quand la racine est aérienne ou aquatique, cette zone est abondamment pourvue de chlorophylle. Ordinairement minces, lisses ou ponctuées, les membranes de ces cellules s'épaississent parfois soit aux angles en formant du collenchyme (Monstérées, etc.), soit en rubans spiralés ou réticulés, comme chez certaines Fougères : Polypode (*Polypodium*), Phymatode (*Phymatodes*), Acrostic (*Acrostichum*), etc, et chez diverses Conifères : Podocarpe (*Podocarpus*), Phylloclade (*Phyllocladus*), etc., soit en bandes disposées en forme de cadres sur les deux ou trois assises externes, comme dans le Torreyer (*Torreyia*), ou sur les assises internes, comme dans le Rhizophore manglier (*Rhizophora Mangle*). Les plus extérieures deviennent parfois scléreuses, creusées de canalicules, et forment une couche dure au-dessous de l'assise subéreuse : diverses Graminées et Cypéacées, Phénice (*Phœnix*), Lycopode (*Lycopodium*), etc. Les membranes sont ordinairement incolores, mais chez bon nombre de Fougères elles se colorent progressivement en brun rougeâtre de dehors en dedans.

**4° Dans la zone corticale interne.** — Dans les racines les plus grêles, comme celles des Lemnes (*Lemna minor*, etc.), la zone corticale interne se réduit à deux assises de cellules superposées, dont la plus intérieure est l'endoderme. Il en est quelquefois de même dans les racines épaisses, quand la zone externe y prend, comme on vient de le voir, un développement prédominant. Ailleurs, au contraire, elle se développe beaucoup plus que la zone externe, comme dans les Pontédéries (*Pontederia*), les Scirpes (*Scirpus*), etc. Dans les plantes aquatiques ou marécageuses, où elle est très épaisse, les méats de sa région externe grandissent beaucoup et s'unissent pour former de larges canaux aérifères, étendus dans toute la longueur de la racine, séparés latéralement par un seul plan de cellules, ordinairement dépourvus de diaphragmes, et qui se prolongent parfois vers l'intérieur jusque contre l'endoderme. Dans l'Ériocaulon (*Eriocaulon*) et l'Hydrocharide (*Hydrocharis*), ces canaux sont entrecoupés de diaphragmes. C'est quand le développement de ces lacunes est excessif que la racine se renfle en flotteur, comme il a été dit pour

les Jussières (*Jussiaea*) à la p. 208 (fig. 63). Dans les Graminées et les Cypéracées, les grandes lacunes de cette zone ont une autre origine : elles proviennent de la mort locale des cellules externes, dont les membranes flétries se rabattent en formant dans la lacune une série de lamelles verticales, tendues radialement chez les Cypéracées, tangentielllement chez les Graminées. Parfois cette destruction s'étend à tout le pourtour de cette région externe, à l'exception d'une seule série radiale de cellules qui réunit l'écorce externe à la région intérieure de l'écorce interne, comme dans le Barbon (*Andropogon*), le Souchet (*Cyperus*), etc. Ailleurs, au contraire, notamment chez un grand nombre de Fougères (Polypodiacées, Osmondacées, etc.), la zone interne de l'écorce est tout aussi bien dépourvue de méats que la zone externe.

Certaines cellules de la zone interne épaississent parfois leurs membranes en forme de collenchyme (Marattiacées, etc.), et même les lignifient en produisant du parenchyme scléreux. Ainsi, dans les Monstérées (*Raphidophora*, *Tornelia*, *Scindapsus*, *Monstera*, etc.), plusieurs rangées cellulaires concentriques, séparées de l'endoderme par quatre ou cinq assises ordinaires, forment un manchon scléreux continu. Ce manchon est plus épais dans les Laïches (*Carex*), où il commence contre l'endoderme, plus épais encore dans l'Agave (*Agave*), où il comprend l'endoderme lui-même et où toutes les cellules de l'écorce interne épaississent leurs membranes, les lignifient et les colorent d'abord en jaune, puis en rouge vif. Il en est de même chez un grand nombre de Fougères, où, à partir de l'endoderme, qui garde ses parois minces, l'écorce interne épaissit et lignifie progressivement ses membranes, soit également sur toutes les faces des cellules, comme dans le Polypode (*Polypodium*), le Blechne (*Blechnum*), le Phymatode (*Phymatodes*), etc., soit davantage sur les faces interne et latérales, comme dans la Scolopendre (*Scolopendrium*), etc.; ce manchon scléreux est çà et là interrompu en face des faisceaux ligneux du cylindre central.

Chez beaucoup de Conifères, comme le Cyprès (*Cupressus*), l'If (*Taxus*), etc., de Rosacées, comme le Prunier (*Prunus*), le Rosier (*Rosa*), le Poirier (*Pirus*), etc., de Caprifoliacées, comme la Viorne (*Viburnum*), le Chèvrefeuille (*Lonicera*), etc., l'épaississement et la lignification se localisent d'une manière remarquable sur l'avant-dernière assise de l'écorce interne, en contact avec l'endoderme. Les cellules de cette assise portent, au milieu de leurs faces latérales et transverses, une forte bande d'épaississement lignifiée; ces bandes s'unissent en forme de cadres rectangulaires, qui se juxtaposent d'une cellule à l'autre et forment tous ensemble un réseau à mailles rectangulaires qui donne à l'assise tout entière une grande solidité. Ces cadres s'étendent parfois sur plusieurs des assises qui entourent l'endoderme, et même sur toutes les assises de l'écorce interne : Genévrier (*Juniperus*), Séquoier (*Sequoia*), Araucarier (*Arancaria*), Frénéliier (*Frenela*), etc. Chez beaucoup de Crucifères, comme la Moutarde (*Sinapis*), la Giroflée (*Cheiranthus*), etc., il se fait aussi un réseau sus-endodermique, mais de plus chaque maille de ce réseau est remplie par un réticule plus ou moins fin (fig. 447), qui s'étend seulement sur la face interne des cellules et qui est parfois remplacé par une série de demi-anneaux parallèles (fig. 447, C). Chez certains Cycades

(*Cycas circinalis*, etc.), l'assise à cadres est séparée de l'endoderme par deux ou trois rangs de cellules ordinaires. Chez le Rhizophore manglier (*Rhizophora Mangle*), les cadres occupent la zone moyenne de l'écorce. Ailleurs ils sont remplacés par un épaississement spiralé qui s'étend à toutes les cellules de l'écorce interne : Podocarpe (*Podocarpus*); Phylloclade (*Phyllocladus*), Cymbide (*Cymbidium*), Oncide (*Oncidium*), etc.

5° Dans l'endoderme. — Les plissements subérisés de l'endoderme sont plus ou moins larges et plus ou moins marqués. Étroits, ils occupent d'ordinaire le milieu de la paroi, mais sont aussi quelquefois situés près de la face interne ou près de la face externe. Larges, ils s'étendent parfois sur toute la largeur de la face latérale et sont alors moins bien marqués. Ils peuvent même être très peu visibles ou manquer tout à fait. Comme d'autre part l'assise subéreuse peut être plissée, on voit qu'il faut se garder de faire entrer les plissements dans la définition de l'endoderme.

Simple partout ailleurs, l'endoderme se cloisonne tangentiellement chez les Prêles (*Equisetum*), et se subdivise en deux assises superposées, dont l'externe seule porte les plissements.

Les cellules endodermiques gardent souvent leurs parois minces. Il n'est pas rare pourtant qu'elles s'épaississent fortement et se lignifient; parfois c'est également sur toutes les faces (fig. 450), comme dans l'Epidendre (*Epidendrum*), le Dendrobe (*Dendrobium*), l'Auricule (*Auricula*), etc; ordinairement c'est beaucoup plus sur les faces interne et latérales, en forme de fer à cheval, comme dans le Smilace (*Smilax*), le Fragon (*Ruscus*), le Lis (*Lilium*), l'Iride (*Iris*), la Massette (*Typha*), la Vanille (*Vanilla*), etc. La sclérose de l'endoderme s'opère quelquefois par places, de manière que l'assise se trouve partagée en une alternance régulière d'arcs à parois épaisses en regard des faisceaux libériens et d'arcs à parois minces vis-à-vis des faisceaux ligneux. Les premiers sont ordinairement plus larges que les seconds (fig. 450), comme dans l'Epidendre (*Epidendrum*), le Philodendre (*Philodendron*), etc., quelquefois au contraire plus étroits, comme dans le Dendrobe (*Dendrobium*), l'Anthure (*Anthurium*), etc. Sans s'épaissir, les membranes des cellules endodermiques se colorent parfois de bonne heure en rouge, excepté en face des faisceaux ligneux (Conifères).

**Principales modifications du cylindre central de la racine.** — 1° Dans le péricycle. — Le péricycle manque chez les Prêles (*Equisetum*); les faisceaux libériens et ligneux s'y appliquent directement contre l'endoderme dédoublé. Il est interrompu en face des faisceaux ligneux (fig. 448), dont les arêtes touchent l'endoderme, chez beaucoup de Graminées, comme l'Orge (*Hordeum*), le Seigle (*Secale*), l'Avoine (*Avena*), le Paturin (*Poa*), la Fétuque (*Festuca*), etc, de Cypéracées, comme la Laïche (*Carex*), le Scirpe (*Scirpus*), etc., chez les Joncées, comme le Jonc (*Juncus*) et la Luzule (*Luzula*), ainsi que chez les

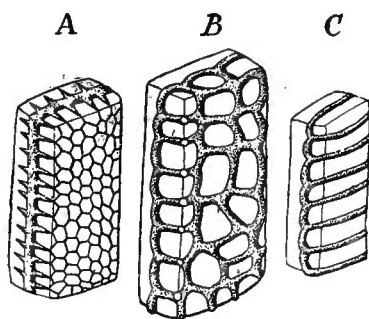


Fig. 447. — Une des cellules sus-endodermiques de la racine, vue obliquement par la face interne : A, dans la Moutarde (*Sinapis alba*); B, dans la Giroflée (*Cheiranthus Cheiri*); C, dans le Passerage (*Lepidium sativum*).

Eriocaulées, Centrolépidées, Xyridées et Mayacées, familles de Monocotylédones unies par d'assez étroites affinités. Il est, au contraire, continu en face

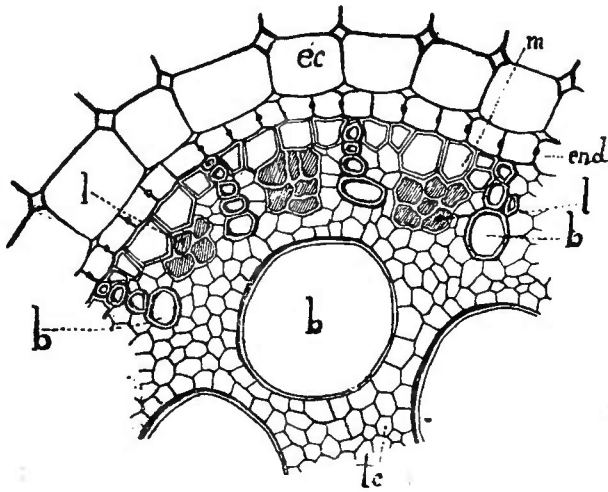


Fig. 448. — Portion d'une section transversale d'une racine de Maïs (*Zea*). *ec*, avant-dernière assise de l'écorce; *end*, endoderme; *m*, péricycle, interrompu en dehors des faisceaux ligneux *b*; *l*, faisceaux libériens; *tc*, conjonctif.

des faisceaux ligneux et interrompu vis à vis des faisceaux libériens, dont les tubes criblés touchent l'endoderme, dans les Potamots (*Potamogeton*), Nâïades (*Najas*), Zostères (*Zostera*), etc.

Ailleurs, au contraire, le péricycle cloisonne tangentiellement ses cellules et constitue une couche plus ou moins épaisse, soit dans tout son pourtour comme chez le Noyer (*Juglans*), le Smilace (*Smilax*), le Dactyle (*Dactylis*), le Pin (*Pinus*), le Cycade (*Cycas*), la Capillaire (*Adiantum*), etc., soit seulement en face des faisceaux li-

gneux en demeurant simple en dehors des faisceaux libériens, comme dans le Haricot (*Phaseolus*), le Pois (*Pisum*), etc., ou inversement, comme chez diverses Orchidées (fig. 450). Il garde ordinairement ses membranes minces, alors même que l'endoderme devient scléreux, comme dans la Massette (*Typha*), le Lis (*Lilium*), l'Iride (*Iris*), etc; pourtant il n'est pas rare qu'il se sclérifie comme l'endoderme (fig. 450), mais plus tard : Vanille (*Vanilla*), Smilace (*Smilax*), etc.

2° Dans le nombre des faisceaux ligneux et libériens. — Le nombre des faisceaux ligneux et libériens qui alternent contre le péricycle varie beaucoup suivant les plantes, et dans la même plante suivant la grosseur de la racine et le diamètre du cylindre central. Il s'abaisse à deux dans les racines les plus grêles (fig. 449); il s'élève au delà de cent dans les plus grosses (Palmiers, Pandanées, etc.). C'est seulement dans la racine terminale qu'il offre de la fixité. Il y est le plus souvent de deux (Crucifères, Papavéracées, Caryophyllées, Chénopodiacées, Ombellifères, Solanées, Labiées, Campanulacées, diverses Légumineuses : Lupin (*Lupinus*), Cytise (*Cytisus*), etc., diverses Composées : Chicorée (*Cichorium*), Chardon (*Carduus*), etc., diverses Monocotylédones : Ail (*Allium*), etc., diverses Conifères : Cyprès (*Cupressus*), etc. Il est quelquefois de trois : Gesse (*Lathyrus*), Vesce (*Vicia*), Pois (*Pisum*), etc. Il est souvent de quatre (Malvacées, Euphorbiacées, Convolvulacées, Cucurbitacées, diverses Légumineuses : Haricot (*Phaseolus*), etc., diverses Composées : Hélianthe (*Helianthus*), etc. Il est rarement de cinq, comme dans la Fève (*Faba*), de six, comme dans le Chêne (*Quercus*), etc., de huit comme dans le Hêtre (*Fagus*), etc. Cette fixité n'est d'ailleurs pas toujours absolue; la Capucine (*Tropæolum*), le Tagète (*Tagetes*) et le Nyctage (*Mirabilis*), par exemple, ont tantôt deux, tantôt quatre faisceaux ligneux et libériens dans leur racine terminale; le Marronnier (*Æsculus*) en a tantôt six et tantôt huit; le Châtaignier (*Castanea*) en a de dix à quatorze; dans les Pins (*Pinus*), Sapins (*Abies*),

Épicéas (*Picea*), etc., le nombre varie de trois à quatorze suivant les espèces

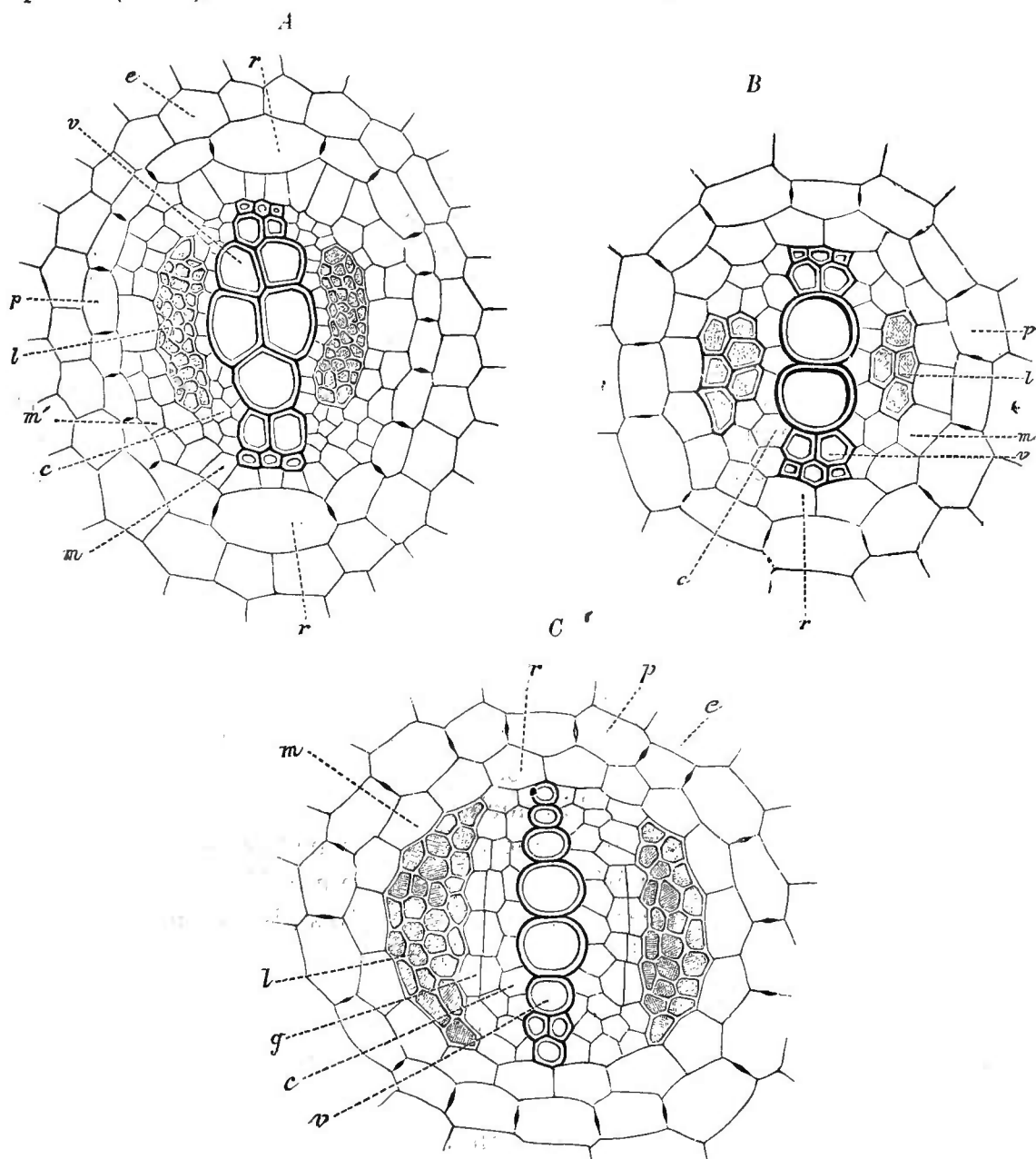


Fig. 449. — Sections transversales du cylindre central d'une racine binaire. A, dans une Cryptogame vasculaire : racine latérale de Cyathée (*Cyathea medullaris*). B, dans une Monocotylédone : racine terminale d'Ail (*Allium Cepa*). C, dans une Dicotylédone : jeune racine terminale de Bette (*Beta vulgaris*). La figure montre l'identité de la structure primaire dans toutes les plantes vasculaires ; mêmes lettres que fig. 445.

et les individus. Chez les Monocotylédones, il est souvent très élevé et varie beaucoup dans la même espèce suivant les individus.

3° Dans la structure des faisceaux ligneux. — La structure des faisceaux ligneux, notamment leur dimension radiale, varie à la fois suivant les plantes, et dans une même plante suivant le diamètre de la racine.

Le faisceau ligneux peut se réduire à un seul vaisseau étroit, appliqué contre le péricycle, comme dans l'Hydrocharide (*Hydrocharis*), ou contre l'endoderme, comme chez beaucoup de Cypéracées, etc. On voit alors assez souvent l'axe du cylindre central occupé par un large vaisseau, accolé aux vaisseaux externes, comme dans certains Potamots (*Potamogeton lucens*, etc.),

Eriocaulées, Centrolépidées, Xyridées et Mayacées, familles de Monocotylédones unies par d'assez étroites affinités. Il est, au contraire, continu en face

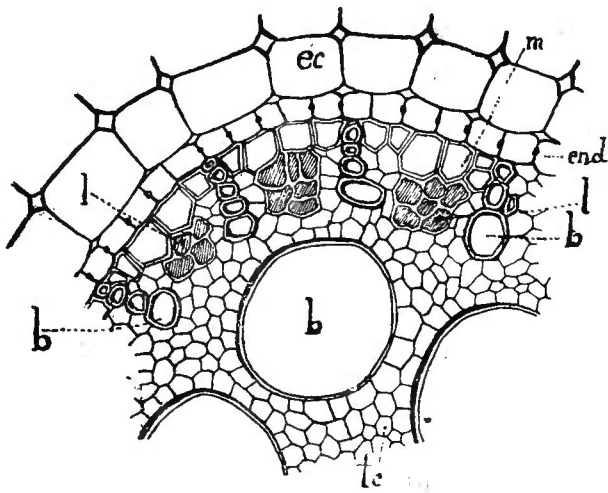


Fig. 448. — Portion d'une section transversale d'une racine de Maïs (*Zea*). *ec*, avant-dernière assise de l'écorce; *end*, endoderme; *m*, péricycle, interrompu en dehors des faisceaux ligneux *b*; *l*, faisceaux libériens; *tc*, conjonctif.

des faisceaux ligneux et interrompu vis à vis des faisceaux libériens, dont les tubes criblés touchent l'endoderme, dans les Potamots (*Potamogeton*), Nâïades (*Najas*), Zostères (*Zostera*), etc.

Ailleurs, au contraire, le péricycle cloisonne tangentiellement ses cellules et constitue une couche plus ou moins épaisse, soit dans tout son pourtour comme chez le Noyer (*Juglans*), le Smilace (*Smilax*), le Dactyle (*Dactylis*), le Pin (*Pinus*), le Cycade (*Cycas*), la Capillaire (*Adiantum*), etc., soit seulement en face des faisceaux li-

gneux en demeurant simple en dehors des faisceaux libériens, comme dans le Haricot (*Phaseolus*), le Pois (*Pisum*), etc., ou inversement, comme chez diverses Orchidées (fig. 450). Il garde ordinairement ses membranes minces, alors même que l'endoderme devient scléreux, comme dans la Massette (*Typha*), le Lis (*Lilium*), l'Iride (*Iris*), etc; pourtant il n'est pas rare qu'il se sclérifie comme l'endoderme (fig. 450), mais plus tard : Vanille (*Vanilla*), Smilace (*Smilax*), etc.

2° Dans le nombre des faisceaux ligneux et libériens. — Le nombre des faisceaux ligneux et libériens qui alternent contre le péricycle varie beaucoup suivant les plantes, et dans la même plante suivant la grosseur de la racine et le diamètre du cylindre central. Il s'abaisse à deux dans les racines les plus grêles (fig. 449); il s'élève au delà de cent dans les plus grosses (Palmiers, Pandanées, etc.). C'est seulement dans la racine terminale qu'il offre de la fixité. Il y est le plus souvent de deux (Crucifères, Papavéracées, Caryophyllées, Chénopodiacées, Ombellifères, Solanées, Labiées, Campanulacées, diverses Légumineuses : Lupin (*Lupinus*), Cytise (*Cytisus*), etc., diverses Composées : Chicorée (*Cichorium*), Chardon (*Carduus*), etc., diverses Monocotylédones : Ail (*Allium*), etc., diverses Conifères : Cyprès (*Cupressus*), etc. Il est quelquefois de trois : Gesse (*Lathyrus*), Vesce (*Vicia*), Pois (*Pisum*), etc. Il est souvent de quatre (Malvacées, Euphorbiacées, Convolvulacées, Cucurbitacées, diverses Légumineuses : Haricot (*Phaseolus*), etc., diverses Composées : Hélianthe (*Helianthus*), etc. Il est rarement de cinq, comme dans la Fève (*Faba*), de six, comme dans le Chêne (*Quercus*), etc., de huit comme dans le Hêtre (*Fagus*), etc. Cette fixité n'est d'ailleurs pas toujours absolue; la Capucine (*Tropæolum*), le Tagète (*Tagetes*) et le Nyctage (*Mirabilis*), par exemple, ont tantôt deux, tantôt quatre faisceaux ligneux et libériens dans leur racine terminale; le Marronnier (*Æsculus*) en a tantôt six et tantôt huit; le Châtaignier (*Castanea*) en a de dix à quatorze; dans les Pins (*Pinus*), Sapins (*Abies*),



Épicéas (*Picea*), etc., le nombre varie de trois à quatorze suivant les espèces.

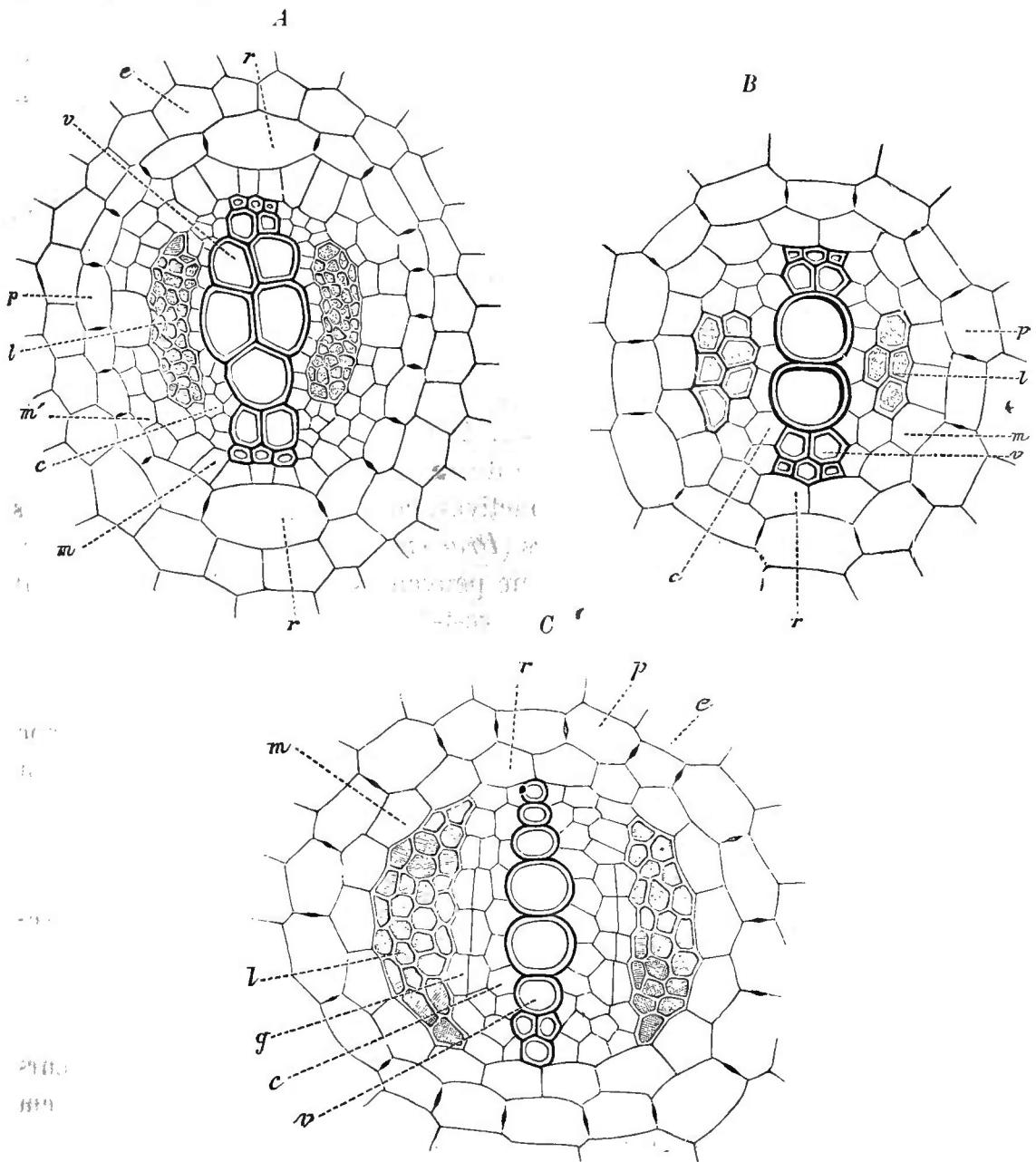


Fig. 449. — Sections transversales du cylindre central d'une racine binaire. A, dans une Cryptogame vasculaire : racine latérale de Cyathée (*Cyathea medullaris*). B, dans une Monocotylédone : racine terminale d'Ail (*Allium Cepa*). C, dans une Dicotylédone : jeune racine terminale de Bette (*Beta vulgaris*). La figure montre l'identité de la structure primaire dans toutes les plantes vasculaires ; mêmes lettres que fig. 445.

et les individus. Chez les Monocotylédones, il est souvent très élevé et varie beaucoup dans la même espèce suivant les individus.

**3° Dans la structure des faisceaux ligneux.** — La structure des faisceaux ligneux, notamment leur dimension radiale, varie à la fois suivant les plantes, et dans une même plante suivant le diamètre de la racine.

Le faisceau ligneux peut se réduire à un seul vaisseau étroit, appliqué contre le péricycle, comme dans l'Hydrocharide (*Hydrocharis*), ou contre l'endoderme, comme chez beaucoup de Cypéracées, etc. On voit alors assez souvent l'axe du cylindre central occupé par un large vaisseau, accolé aux vaisseaux externes, comme dans certains Potamots (*Potamogeton lucens*, etc.),

ou séparé d'eux par un ou deux rangs de cellules conjonctives, comme dans le Limnocharide (*Limnocharis*), l'Elodée (*Elodea*), etc. Ailleurs, il comprend deux ou trois vaisseaux superposés suivant le rayon : Paturin (*Poa*), Brome (*Bromus*), Orge (*Hordeum*), Pontédérie (*Pontederia*), etc., avec ou sans vaisseau axile. Ordinairement il contient un plus grand nombre de vaisseaux disposés, soit en une seule série radiale comme les tuyaux d'un jeu d'orgue (Ombellifères, etc.), soit en plusieurs séries accolées en une lame à section cunéiforme, parfois dilatée en éventail (Cycadées). Quelquefois les vaisseaux les plus étroits s'étalent contre le péricycle en une rangée tangentielle, de sorte que le faisceau offre sur la section la forme d'un T, comme dans l'Asperge (*Asparagus*). Tant qu'il ne se projette pas trop loin vers le centre, le faisceau reste continu; mais si le nombre des vaisseaux y dépasse une certaine limite, il se montre disjoint (fig. 450). Les larges vaisseaux internes se trouvent séparés de la lame rayonnante externe, et les uns des autres, par un ou plusieurs rangs de cellules conjonctives, comme dans les grosses racines des Monstères (*Monstera*), Dragonniers (*Dracæna*), Vaquois (*Pandanus*), etc. Il est clair que les faisceaux ligneux ne peuvent pas tous être disjoints, ni l'être tous au même degré. Aussi observe-t-on alors une alternance assez régulière entre les faisceaux moins développés, qui sont continus, et les faisceaux plus développés, qui sont disjoints à divers degrés.

Dans certaines plantes aquatiques, les vaisseaux résorbent leur membrane plus ou moins vite après son épaissement et sont remplacés par autant de lacunes : Fluteau (*Alisma*), Limnocharide (*Limnocharis*), Aponogète (*Aponogeton*), Elodée (*Elodea*), etc. Chez d'autres, ils ne l'épaississent même jamais : Naïade (*Naias*), Vallisnérie (*Vallisneria*), Lemne (*Lemna*), etc.

Après la formation des faisceaux ligneux centripètes plus ou moins développés dont il vient d'être question, il se fait souvent d'autres vaisseaux, isolés ou groupés, qui alternent avec eux, qui sont par conséquent superposés aux faisceaux libériens. Ces vaisseaux sont de même sorte et de même dimension que les plus internes des faisceaux centripètes. Quand il s'en fait plusieurs rangs, le développement en est centrifuge. Tous ensemble, ils constituent dans le cylindre central un second bois, alterne au premier. Si l'on nomme *protoxylème* le bois primitif, formé par les faisceaux centripètes alternes au liber, on nommera *métaxylème* ce bois surajouté, composé de vaisseaux centrifuges superposés au liber. Le métaxylème est tantôt isolé, tantôt relié latéralement au protoxylème. Si les faisceaux primitifs sont nombreux et rapprochés, comme chez beaucoup de Monocotylédones, il suffit d'un ou deux vaisseaux de métaxylème pour les relier deux par deux en forme de V sur la section transversale (fig. 448).

**4° Dans la structure des faisceaux libériens.** — Les faisceaux libériens offrent une série de modifications parallèles à celles des faisceaux ligneux et donnent lieu à des remarques analogues.

Réduit parfois à un seul tube criblé : Elodée (*Elodea*), Trocart (*Triglochin*), Aponogète (*Aponogeton*), Potamot (*Potamogeton*), etc., ou à deux ou trois tubes criblés : Blé (*Triticum*), Paspale (*Paspalum*), etc., Pontédérie (*Pontederia*), etc., le faisceau libérien en renferme ordinairement un assez grand

nombre. Le paquet ainsi formé s'étale suivant la circonférence, si les faisceaux sont peu nombreux et espacés, surtout s'il n'y en a que deux (fig. 449); ils s'allongent suivant le rayon s'ils sont nombreux et rapprochés (fig. 445), mais ils se projettent toujours moins loin vers le centre que les faisceaux ligneux alternes. Dans ce dernier cas, les tubes criblés internes sont d'ordinaire beaucoup plus larges que les externes. Enfin, si le nombre des tubes augmente au delà d'une certaine limite, le faisceau libérien se montre disjoint, les larges tubes criblés internes étant séparés du paquet extérieur, et les uns des autres, par des cellules conjonctives, comme dans les Monstères (*Monstera*), les Vaquois (*Pandanus*), etc. La même racine offre alors des faisceaux libériens de plusieurs dimensions, les uns petits et continus, les autres plus ou moins grands et à divers degrés disjoints, qui alternent assez régulièrement à la périphérie du cylindre central.

Les faisceaux libériens sont presque toujours dépourvus de fibres de sclérenchyme. Pourtant, chez beaucoup de Légumineuses : Haricot (*Phaseolus*), Pois (*Pisum*), etc., de Malvacées : Mauve (*Malva*), Ketmie (*Hibiscus*), Sterculie (*Sterculia*), Corète (*Corchorus*), etc., dans les Anones (*Anona*), les Micocouliers (*Celtis*), les Mûriers (*Morus*) et plusieurs Cycadées, on trouve, en dedans des tubes criblés les plus externes, un faisceau ou une couche de fibres très épaissies, ayant à son bord interne d'autres tubes criblés. Ces fibres partagent donc le faisceau libérien en deux parties : l'externe, formée la première, est le *protophloème*; l'interne, née en dernier lieu, est le *métaphloème*. Mais ici le métaphloème est superposé au protophloème.

5° **Dans la moelle et les rayons médullaires.** — Le volume du conjonctif, à part le péricycle, c'est-à-dire de la moelle et des rayons médullaires, varie beaucoup avec le diamètre du cylindre central. Dans les racines grêles, il arrive fréquemment que les faisceaux ligneux, prenant toute la longueur du rayon, viennent se toucher au centre, en formant soit une bande diamétrale (fig. 449), soit une étoile à trois, quatre, cinq rayons, etc. La moelle est alors supprimée et le conjonctif se réduit au péricycle et à une ou deux assises de cellules qui bordent chaque faisceau libérien, c'est-à-dire aux rayons. Dans les racines les plus grêles, ceux-ci peuvent à leur tour s'annuler et le cylindre central se réduire, sous le péricycle, à deux vaisseaux et à deux tubes criblés alternes, directement en contact. Dans les grosses racines, au contraire, où les faisceaux ligneux ne s'étendent que sur une petite partie du rayon, le conjonctif remplit tout l'espace laissé libre au centre, ainsi que les intervalles entre les diverses parties des faisceaux quand ils sont disjoints; la moelle est alors très large.

Quand il est très développé, le conjonctif conserve parfois ses membranes minces dans toute son étendue, comme dans la Valériane (*Valeriana*), l'Asphodèle (*Asphodelus*), etc.; mais souvent il les épaissit et les lignifie fortement (fig. 450). Plus ou moins précoce et plus ou moins complète suivant les plantes, cette sclérose est d'abord centripète. Elle commence de chaque côté de la région moyenne des faisceaux ligneux, en laissant pourtant entre les premières cellules épaissies et la paroi des vaisseaux une assise de cellules à parois minces. De là elle progresse peu à peu vers l'intérieur et latérale-

ment, et ne tarde pas à se rejoindre en un anneau continu en passant sur le bord interne des faisceaux libériens. Après quoi, elle s'avance plus ou moins

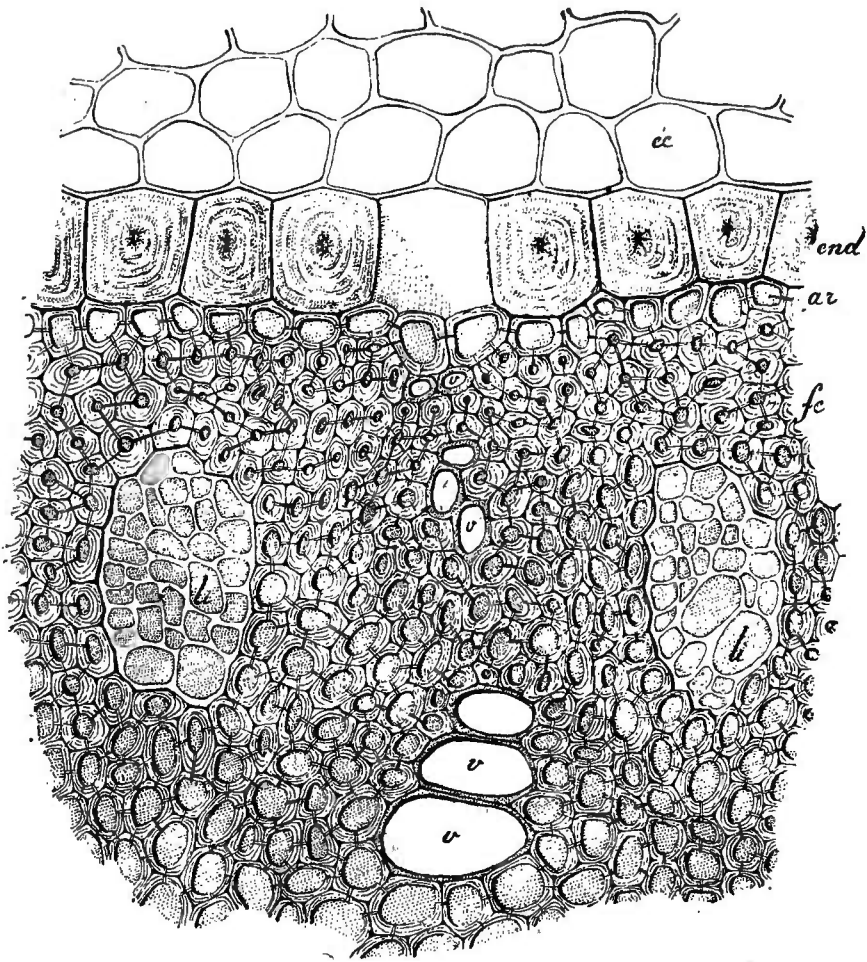


Fig. 450. — Portion d'une section transversale d'une racine âgée de Vande (*Vanda multiflora*). Sclérose complète : 1° de l'endoderme *end.*, à l'exception de la cellule située en face de chaque faisceau ligneux *v* : 2° du péricycle, formé ici, en dehors des faisceaux libériens, de quatre ou cinq assises, dont l'externe *ar*, qui passe seule en dehors des faisceaux ligneux *v*, se lignifie la dernière ; 3° des rayons et de la moelle. *li*, faisceaux libériens ; *v*, *v*, *v*, faisceau ligneux dissocié en trois groupes de vaisseaux.

rapidement vers le centre. C'est plus tard seulement que les cellules qui bordent les vaisseaux les plus étroits des faisceaux ligneux s'épaississent à leur tour et que la sclérose s'étend, comme il a été dit plus haut, aux cellules du péricycle situées en dehors des faisceaux libériens ; dans cette seconde période, elle est centrifuge. La lignification est souvent complète, comme dans l'Agave (*Agave*), beaucoup d'Aroïdées, etc. ; mais souvent aussi elle s'arrête dans sa marche vers l'intérieur et laisse subsister au centre une masse plus ou moins considérable de larges cellules à parois minces, contenant souvent de l'amidon, séparées par des méats aérifères, comme dans l'Asperge (*Asparagus*), la Brassie (*Brassia*) et autres Orchidées, l'Alpinie (*Alpinia*), etc. Dans les grosses racines à faisceaux disjoints, la sclérose centrale s'opère d'abord autour des groupes ligneux et libériens épars dans le parenchyme conjonctif, de manière à former à chacun de ces groupes une gaine scléreuse, puis elle réunit ensemble plusieurs de ces groupes libériens et ligneux en un massif complexe. Elle s'arrête alors, en laissant le reste à l'état de paren-

chyme à parois minces rempli d'amidon, comme dans le Vaquois (*Pandanus*), la Freycinétie (*Freycinetia*), etc., ou bien elle envahit peu à peu jusqu'au centre tout le conjonctif, comme dans le Dragonnier (*Dracæna*), le Monstère (*Monstera*), etc.

**Disposition du sclérenchyme dans la structure primaire. Constitution du stéréome de la racine.** — La solidité dont la racine a besoin pendant sa période primaire lui est assurée d'ordinaire par la sclérose progressive et locale du parenchyme de l'écorce et surtout de celui du cylindre central, phénomène dont on vient d'étudier les principales modifications (fig. 450). C'est donc par du parenchyme scléreux, quelquefois par des poils scléreux internes, quelquefois aussi par du collenchyme, que le stéréome se constitue dans la structure primaire. Pourtant, du sclérenchyme proprement dit vient parfois s'y ajouter. Il se développe aussi bien dans l'écorce que dans le cylindre central. Dans l'écorce, il forme soit une couche continue plus ou moins épaisse, située au-dessous de l'assise subéreuse, comme dans certains Philodendres (*Philodendron*), soit des faisceaux épars dans la zone externe et dans la zone interne, comme dans les Vaquois (*Pandanus*), les Philodendres, etc., soit à la fois une couche fibreuse en dehors et des faisceaux fibreux en dedans, comme dans le Phénice (*Phœnix*), etc.; chez les Philodendres, chacun des faisceaux de sclérenchyme contient dans son axe un canal oléorésineux. Dans le cylindre central, il forme des faisceaux fibreux disséminés dans le parenchyme conjonctif, faciles à reconnaître d'avec les portions sclérifiées de ce parenchyme : Vaquois (*Pandanus*), Cyclanthe (*Cyclanthus*), etc.

**Disposition de l'appareil sécréteur dans la structure primaire de la racine.** — On trouve souvent, disséminées dans l'écorce de la racine, des cellules de forme ordinaire renfermant de l'huile essentielle, de la résine, du tannin, de l'oxalate de chaux en raphides, en mâcles radiées ou en cristaux isolés. Quelquefois ces cellules sécrétrices se groupent en une ou plusieurs assises. Dans l'Acore (*Acorus*) et la Valériane (*Valeriana*), par exemple, les cellules de l'assise subéreuse sont toutes remplies d'huile essentielle; de même, contre le bord externe de l'anneau scléreux signalé plus haut chez les Monstérées, s'appuie une assise de petites cellules contenant chacune un cristal d'oxalate de chaux.

Les grandes tubes laticifères rameux de la tige des Euphorbes (*Euphorbia*) étendent leurs branches dans les racines : on les y rencontre à la fois dans l'écorce externe sous l'assise subéreuse et dans le cylindre central à l'intérieur des faisceaux libériens. Les cellules laticifères ou tannifères disposées en files longitudinales, simples ou anastomosées en réseau, sont quelquefois localisées dans l'écorce (Marattiacées); le plus souvent elles sont confinées dans le cylindre central, annexées aux faisceaux libériens qui en possèdent une de chaque côté, comme chez diverses Aroïdées : Colocase (*Colocasia*), Xanthosome (*Xanthosoma*), Syngone (*Syngonium*), etc., ou interposées aux tubes criblés, comme chez les Composés Liguliflores.

Les canaux sécréteurs se localisent aussi tantôt dans l'écorce, tantôt dans le cylindre central, tantôt dans les deux régions à la fois. Ainsi la racine des Clusies (*Clusia*) a des canaux laticifères rangés en trois cercles, deux dans la

zone externe, un dans la zone interne de l'écorce; celle des Philodendres (*Philodendron*) et Homalonèmes (*Homalonema*) a des canaux oléorésineux disposés ordinairement en plusieurs cercles dans l'écorce, entourés chacun dans le premier genre d'une gaine de sclérenchyme qui manque dans le second. Dans les Composées Radiées et Tubuliflores, les canaux oléifères se rapprochent du cylindre central, car ils sont entaillés dans l'épaisseur même de l'endoderme en dehors des faisceaux libériens. A cet effet, un certain nombre de cellules endodermiques, formant un arc superposé au milieu du faisceau libérien, se dédoublent par une cloison tangentielle située d'ordinaire en dehors des plissements. En arrondissant leurs angles, ces cellules produisent des méats quadrangulaires où elles déversent une huile jaune ou verdâtre. L'arc de canaux oléifères ainsi constitué peut comprendre jusqu'à 15-20 méats, comme dans le Cirse (*Cirsium*), la Sarrète (*Serratula*), etc.; il en contient souvent 5-10, comme dans l'Hélianthe (*Helianthus*), le Tagète (*Tagetes*), etc.; il se réduit quelquefois à 2 ou à 1, comme dans le Cotule (*Cotula*), le Sénéçon (*Senecio*), la Pâquerette (*Bellis*), l'Erigère (*Erigeron*), etc. Quelquefois, comme dans certains Sénéçons, la cloison qui dédouble l'endoderme s'établit en dedans des plissements, de sorte que le canal oléifère a l'air d'appartenir au péricycle.

Dans les Ombellifères, les Araliées et les Pittosporées, les canaux oléifères sont réellement entaillés dans le péricycle. Ils y sont disposés en un arc plus ou moins large en face de chaque faisceau ligneux, le médian quadrangulaire, les autres triangulaires. Il y a, en outre, un canal unique en face du milieu de chaque faisceau libérien.

Le Pin (*Pinus*) et le Mélèze (*Larix*) ont aussi un canal résineux vis-à-vis de chaque faisceau ligneux; mais ce canal est situé au-dessous du péricycle et appartient en propre au faisceau ligneux, qui se bifurque souvent en V pour l'enserrer et même se rejoint en anneau en dehors de lui pour l'envelopper complètement. Dans les Anacardiées, chez diverses Clusiacées: Xanthochyme (*Xanthochymus*), Rhédie (*Rheedia*), etc., chez certaines Conifères: Araucarier (*Araucaria*), etc., les canaux sécréteurs sont situés à l'intérieur des faisceaux libériens, sous les tubes criblés les plus externes. Dans le Sapin (*Abies*), le Cèdre (*Cedrus*) et le Faux-mélèze (*Pseudolarix*), c'est le centre de la moelle qui est occupé par un canal résineux axile, le seul que la racine possède.

Enfin, certaines Clusiacées, comme la Mammée (*Mammea*) et le Calophylle (*Calophyllum*), ont à la fois de nombreux canaux oléorésineux dans l'écorce et un canal d'apparition assez tardive au centre de chaque faisceau libérien.

L'appareil sécréteur de la racine comprend quelquefois plusieurs sortes de cellules sécrétrices. Ainsi, par exemple, la racine de certaines Composées, comme le Scolyme (*Scolymus*) et la Lampsane (*Lapsana*), renferme à la fois des canaux sécréteurs en dehors du liber dans l'endoderme, et des cellules laticifères disposées en séries fusionnées à l'intérieur des faisceaux libériens. Pourtant cette coexistence est rare; en général, les diverses formes du tissu sécréteur de la racine tendent à se substituer l'une à l'autre et à se remplacer, comme on l'a dit en général (p. 628).

**Structure des racines tuberculeuses normales.** — Quand la racine se renfle en tubercule pendant sa période primaire, le gonflement est toujours provoqué par un développement excessif du parenchyme; mais la chose peut avoir lieu de deux manières différentes : par l'écorce ou par le cylindre central.

Dans les racines tuberculeuses de Ficaire (*Ficaria*), la masse du tubercule est formée par le développement considérable de l'écorce, dont les larges cellules sont gorgées d'amidon; le cylindre central y est très grêle. Dans les tubercules radicaux des Orchidées (*Orchis*), Ophrydes (*Ophrys*), etc., qui résultent de la conorescence de plusieurs racines (voir p. 209, fig. 64 et 65), c'est encore l'écorce commune à toutes ces racines qui réunit en une seule masse leurs cylindres centraux fort étroits, entourés chacun par son endoderme; cette écorce commune est très développée et ses cellules contiennent, les unes du mucilage, les autres de l'amidon. C'est encore par un développement considérable de l'écorce que les racines de Jussée (*Jussiaea*) (fig. 63, p. 208) se renflent en flotteurs. Ici les cellules corticales sont toutes rameuses, et, en ajustant leurs bras bout à bout, elles laissent entre elles de grands méats pleins d'air.

Il en est tout autrement dans les racines tuberculeuses des Asphodèles (*Asphodelus*), Hémérocailles (*Hemerocallis*), Calathées (*Calathea*), etc. Ici, l'écorce a une épaisseur ordinaire. C'est le cylindre central très développé qui constitue la masse charnue. Il est formé d'une énorme moelle parenchymateuse, à la périphérie de laquelle alternent un grand nombre de très petits faisceaux ligneux et libériens, jusqu'à 80 et 100 de chaque sorte. Quelques-uns des premiers ont leur vaisseau interne séparé des autres et isolé dans la moelle, entouré par une assise de cellules étroites, autour de laquelle se forment çà et là quelques cellules scléreuses.

**Anomalies de structure de la racine.** — La racine des Lycopodes (*Lycopodium*) se ramifie, comme on sait (p. 202), en dichotomie. Dans la plupart des espèces, la racine primaire a la structure normale, avec un nombre plus ou moins grand de faisceaux ligneux et libériens. A chaque dichotomie, ce nombre va diminuant et bientôt se réduit à deux pour chaque sorte. A la bifurcation suivante, chaque branche emporte avec elle un faisceau ligneux et deux moitiés de faisceaux libériens, qui s'unissent l'une à l'autre en forme d'arc. Constitué par un seul faisceau ligneux cunéiforme et par un seul faisceau libérien, étalé en arc et diamétralement opposé au premier, le cylindre central a perdu dès lors sa symétrie normale par rapport à l'axe; il n'est plus symétrique que par rapport à un plan, qui est le plan de bifurcation. On dirait d'un faisceau libéroligneux collatéral. Cette structure singulière se conserve désormais dans toutes les dichotomies ultérieures, parce que chaque branche entraîne la moitié du faisceau ligneux avec la moitié du faisceau libérien opposé. Ici, l'anomalie résulte du fait même de la dichotomie. Ailleurs, elle est due à une cause toute différente.

Chez quelques Lycopodes, comme le L. inondé (*L. inundatum*), le L. sélage (*L. Selago*), etc., la racine primaire n'a dans son cylindre central qu'un seul faisceau libérien, avec deux faisceaux ligneux unis en forme de V. La struc-

ture bilatérale, qui se conserve ensuite dans toutes les branches de la dichotomie, ne peut s'expliquer ici que par l'avortement de l'un des deux faisceaux libériens. Il en est de même chez certains Ophioglosses (*Ophioglossum*), comme l'O. vulgaire (*O. vulgatum*), l'O. de Portugal (*O. lusitanicum*), etc., tandis que d'autres espèces du même genre, comme l'O. palmé (*O. palmatum*), l'O. elliptique (*O. ellipticum*), etc., ont la structure binaire normale.

Chez les Sélaginelles (*Selaginella*) et les Isoètes (*Isoetes*), la racine primaire n'a dans son cylindre central qu'un seul faisceau ligneux avec deux faisceaux libériens unis en forme d'arc. C'est encore une structure bilatérale, due à l'avortement d'un des deux faisceaux ligneux, et qui se continue ensuite dans toutes les branches de la dichotomie.

Dans les radicelles tuberculeuses des Légumineuses et des Cycadées (p. 209), la tuberculisation est accompagnée d'une anomalie de structure. Le cylindre central de la radicelle se bifurque, en effet, un certain nombre de fois en des points très rapprochés et tous les petits cylindres centraux ainsi formés demeurent unis dans l'écorce commune. De là une structure qui ressemble à celle des tubercules d'Ophrydées, mais qui est due à une tout autre cause. Là, il y a condescence corticale de racines distinctes dès la base; ici, il y a ramification du cylindre central d'une racine unique. Si l'on appelle *stèle* un cylindre central, on dira que l'anomalie de structure offerte par les radicelles tuberculeuses des Légumineuses est une *polystélie*. Disposées en cercle dans la zone périphérique du tubercule, les stèles s'y montrent fréquemment formées de deux faisceaux ligneux latéraux et d'un seul faisceau libérien interne; le faisceau libérien du bord externe a avorté. A la polystélie s'ajoute donc la symétrie bilatérale des stèles, c'est-à-dire l'anomalie signalée plus haut chez certains Lycopodes et Ophioglosses.

## § 2

### Origine de la structure primaire de la racine.

Disposés comme il vient d'être dit, les divers tissus définitifs de la racine dérivent, comme on sait, de la différenciation d'un méristème primitif terminal, lequel, à son tour, provient du cloisonnement d'une cellule mère unique ou d'un groupe de cellules mères (p. 590). On sait aussi que, dans la racine, la cellule mère ou le groupe des cellules mères se cloisonnent tout autour, de manière à se trouver enveloppées de toutes parts par les segments qu'elles engendrent (p. 593 et p. 595); elles sont, par conséquent, situées à l'intérieur du méristème. Il s'agit maintenant de chercher comment la structure primaire s'édifie peu à peu à partir de la cellule mère unique ou du groupe des cellules mères.

**Formation de la racine par une cellule mère unique (1).** — A l'exception

(1) Nägeli et Leitgeb : *Entstehung und Wachstum der Wurzeln* (Nägeli's Beiträge, IV, 1868). — Ph. Van Tieghem : *Sur la limite du cylindre central et de l'écorce dans les Cryptogames vasculaires* (Journal de botanique, 1<sup>er</sup> novembre 1888) et : *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VIII, p. 363, 1888).



des Lycopodes et des Isoètes, les Cryptogames vasculaires forment leur racine par le cloisonnement d'une cellule mère unique. Prenons pour exemple la racine des Fougères (fig. 451 et 452, voir aussi p. 594, fig. 406).

La cellule mère a la forme d'une pyramide à trois faces, dont la base convexe et équilatérale est tournée vers le sommet du membre. Elle se cloisonne tour à tour parallèlement à ses quatre faces dans l'intervalle entre deux cloisonnements successifs, elle s'accroît de manière à avoir repris sa grandeur primitive avant la formation de la nouvelle cloison. Après trois cloisons successives parallèles aux faces planes, qui détachent trois segments en forme de tables triangulaires destinés au

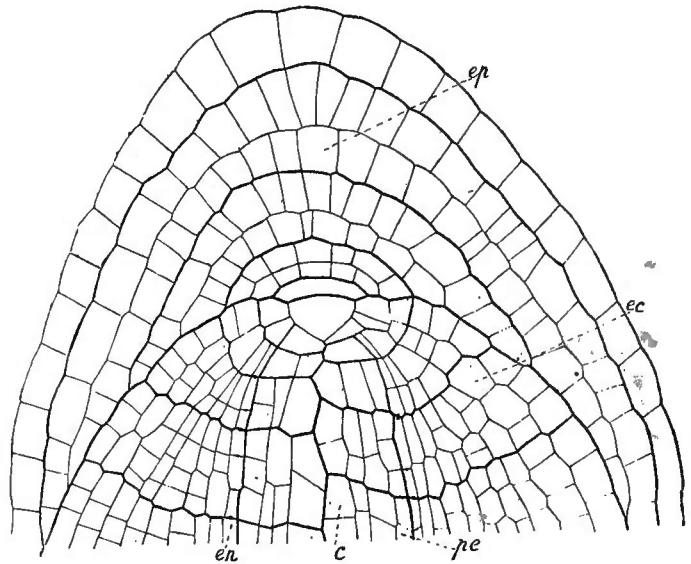


Fig. 451. — Section longitudinale axiale de l'extrémité de la racine de la Doradille (*Asplenium celtidifolium*). *ep*, épiderme, dont les assises sont dédoublées ; *ec*, écorce, dont la zone externe n'a que deux assises ; *en*, endoderme ; *pe*, péri-cycle ; *c*, cylindre central.

corps de la racine, il s'en fait normalement une quatrième parallèle à la face convexe, qui découpe un segment en forme de calotte destiné à la coiffe. Que deviennent les quatre segments ainsi découpés ?

Le segment en forme de calotte se partage tout d'abord, par deux cloisons rectangulaires dirigées suivant l'axe, en quatre cellules en croix, et de telle sorte que, dans deux calottes successives, les croix alternent à 45 degrés. Chacune de ces quatre cellules se divise ensuite par une cloison transverse en deux cellules, dont l'externe se partage à son tour en deux par une cloison radiale ; la calotte est alors formée de quatre grandes cellules intérieures et de huit cellules externes. Ordinairement les premières prennent ensuite une cloison tangentielle qui n'intéresse pas les cellules périphériques, de sorte que la calotte est dédoublée dans sa région centrale (fig. 451 et 452). Dans quelques Fougères, comme les Trichomanes (*Trichomanes*), par exemple, ce dédoublement n'a pas lieu. Plus tard, la moitié interne, refoulant le bord indivis dans le plan de la moitié externe, s'affranchit et le segment primitif paraît avoir produit deux calottes indépendantes. Toutes les calottes de parenchyme, ordinairement doubles, ainsi formées par les segments externes successifs, s'emboîtent l'une dans l'autre et constituent toutes ensemble l'épiderme de la racine. Elles s'exfolient complètement en dehors à mesure qu'il s'en forme de nouvelles en dedans. L'épiderme n'existe donc qu'autour du sommet et ne laisse rien de lui sur les flancs en dehors de l'écorce, qui est de bonne heure mise à nu. Il est tout entier caduc et constitue tout entier la coiffe.

Les segments détachés de la cellule mère parallèlement à ses trois faces planes s'empilent en trois séries pour former le corps de la racine. Chacun d'eux a la forme d'une table triangulaire qui occupe le tiers de la section ;

d'abord dirigé obliquement sur l'axe, il ne tarde pas à se placer transversalement. Il se divise d'abord, par une cloison longitudinale radiale, en deux moitiés inégales. Sur la section transversale, on voit alors six cellules triangulaires, dont trois parviennent jusqu'au centre et s'y touchent, tandis que les trois autres n'atteignent pas le centre. Chacune d'elles se partage ensuite par une cloison tangentielle, puis par une seconde cloison tangentielle intérieure à la première, en trois cellules. Les six cellules internes forment le cylindre central; les six cellules moyennes et les six cellules périphériques produisent ensemble l'écorce; ces deux régions de la racine sont désormais séparées. Mais il faut remarquer que leur séparation ne s'effectue que par la seconde cloison tangentielle et non par la première, qui découpe tout d'abord la zone corticale externe.

Tantôt les cellules externes ne prennent qu'une cloison tangentielle et la zone extérieure de l'écorce demeure mince, réduite à deux assises, savoir : l'assise pilifère et l'assise sub-

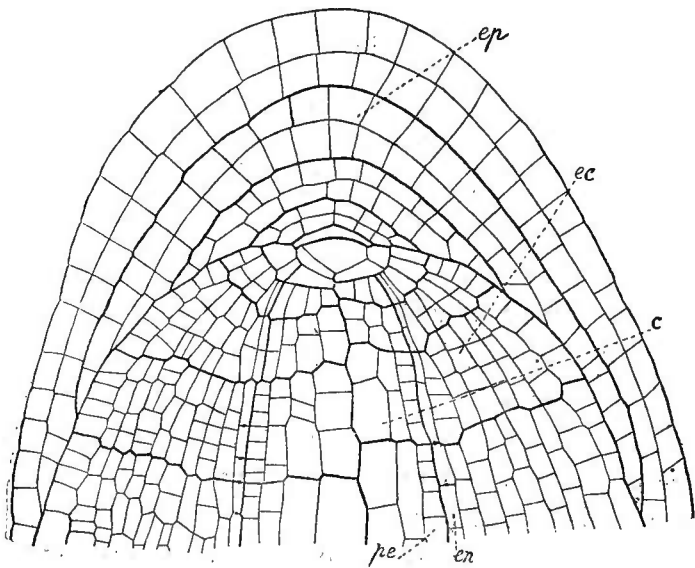


Fig. 452. — Section longitudinale axiale de l'extrémité de la racine de la Ptéride (*Pteris Blumeana*). *ep*, épiderme, dont les assises sont dédoublées; *ec*, écorce, dont la zone interne n'a que deux assises; *en*, endoderme; *pe*, péricycle; *c*, cylindre central.

reuse (fig. 451). Alors les cellules moyennes prennent une série de cloisons tangentielles dont la première découpe de très bonne heure l'endoderme et dont les autres, se succédant ordinairement en direction centrifuge, produisent une épaisse zone corticale interne. C'est le cas le plus fréquent : Polypode (*Polypodium*), Blechne (*Blechnum*), Aspide (*Aspidium*), Doradille (*Asplenium*), Acrostic (*Acrostichum*), Davallie (*Davallia*), Trichomane (*Trichomanes*), Cyathée (*Cyathaea*), Todée (*Todea*), etc.

Tantôt, au contraire, les cellules externes prennent une série de cloisons tangentielles et produisent une épaisse zone corticale externe (fig. 452). Alors les cellules moyennes ne prennent qu'une cloison tangentielle, qui découpe en dedans l'endoderme, en dehors l'assise sus-endodermique, et la zone corticale interne demeure très mince. Il en est ainsi dans les Ptérides (*Pteris*), Scolopendres (*Scolopendrium*), Capillaires (*Adiantum*), Lygodes (*Lygodium*), Hyménophylles (*Hymenophyllum*), etc. Dans l'un et l'autre cas, l'endoderme se sépare toujours de très bonne heure par la première cloison tangentielle des cellules moyennes.

Pour former le cylindre central, les six cellules internes se divisent d'abord, par une cloison tangentielle, en une cellule tabulaire externe et une cellule triangulaire interne. Les six cellules tabulaires externes, tantôt demeurent simples, tantôt se divisent tangentiellement une ou plusieurs fois et forment directement le péricycle, unisériel dans le premier cas (Ptéride, etc), plurisé-

rié dans le second (Capillaire, etc). Le péricycle s'individualise donc de très bonne heure en dedans de la cloison séparatrice du cylindre central, comme l'endoderme en dehors (fig. 451 et 452). Les six cellules triangulaires internes se cloisonnent bientôt dans tous les sens, et la direction du cloisonnement est centrifuge; aussi, la division terminée, les cellules périphériques sont-elles notablement plus petites que les cellules centrales. C'est alors que commence, contre le bord interne du péricycle, la différenciation des premiers vaisseaux et des premiers tubes criblés, différenciation qui progresse ensuite plus ou moins loin vers le centre, comme il a été dit plus haut, de manière à constituer en définitive les faisceaux ligneux, les faisceaux libériens et le conjonctif interposé (voir p. 683, fig. 449, A).

C'est ainsi que la jeune racine des Fougères s'édifie peu à peu à partir de sa cellule mère, et qu'elle poursuit indéfiniment sa croissance.

Il en est de même chez les Hydroptérides; notamment dans la Marsilie (*Marsilia*) (fig. 453). Ici, les assises successives de l'épiderme ne se dédoublent

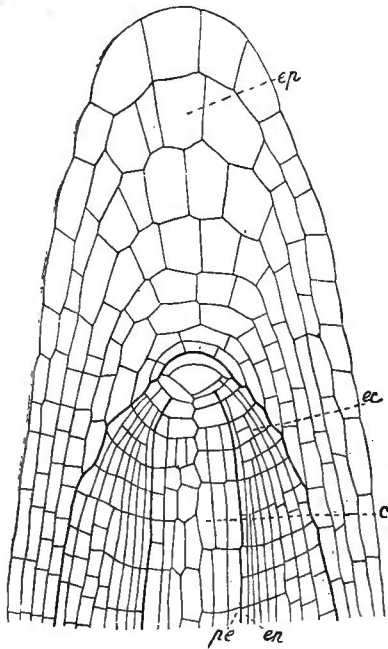


Fig. 453. — Section longitudinale axiale de l'extrémité de la racine de la Marsilie (*Marsilia Drummondii*). ep, épiderme, dont les assises demeurent simples; ec, écorce, dont la zone externe n'a que deux assises; en, endoderme; pe, péricycle; c, cylindre central.

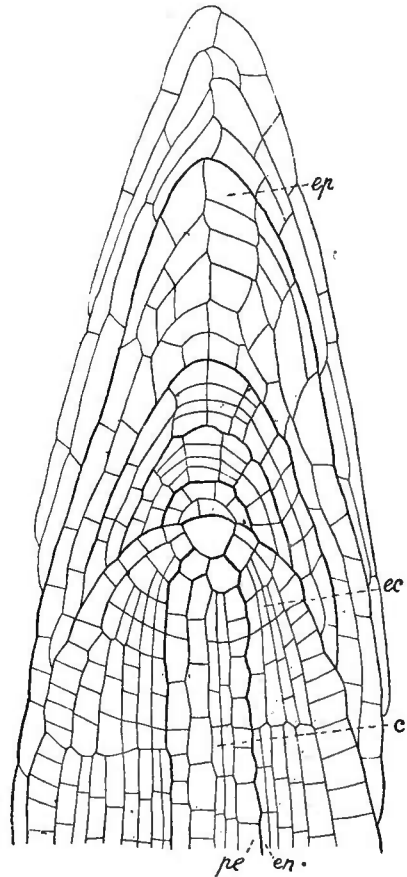


Fig. 454. — Section longitudinale axiale de la racine de la Prêle (*Equisetum variegatum*). ep, épiderme dont les assises se sont dédoublées deux ou trois fois; ec, écorce, dont l'assise externe demeure simple; en, endoderme, qui se dédouble; c, cylindre central.

pas. C'est la zone corticale interne qui est épaisse, tandis que la zone externe n'a que deux assises, comme dans les Polypodes, etc.; mais avec cette différence, que cette zone corticale interne, une fois l'endoderme séparé, a un développement régulièrement centripète.

Les choses se passent encore essentiellement de même chez les Prêles (*Equisetum*) (fig. 454), à trois différences près. D'abord, les calottes épidermiques, après s'être dédoublées comme chez la plupart des Fougères, subissent une ou deux nouvelles divisions tangentielles dans leurs deux moitiés et prennent ainsi plus d'épaisseur. Ensuite, c'est ici la première cloison tangentielle des segments triangulaires qui sépare le cylindre central de l'écorce, et non la seconde. Enfin et surtout, lorsque les douze cellules du cylindre central sont formées, les six externes subissent un cloisonnement répété dans divers sens, et c'est dans la zone ainsi constituée que se différencient plus tard les faisceaux ligneux, les faisceaux libériens et le parenchyme interposé, tandis que l'une des cellules internes grandit beaucoup et produit un large vaisseau axile. On voit que si le péricycle fait défaut dans cette racine, comme on l'a dit page 681, c'est parce que les matériaux qui lui sont destinés partout ailleurs y reçoivent un autre emploi. L'appareil conducteur a donc chez les Prêles une origine péricyclique, c'est-à-dire une origine tout autre que chez les Fougères.

**Formation de la racine par un groupe de cellules mères (1).** — Chez les Phanérogames, ainsi que chez les Lycopodes et les Isoètes parmi les Cryptogames vasculaires, la racine procède du cloisonnement d'un groupe de cellules mères. Celui-ci se compose de trois sortes de cellules superposées, spécialisées de manière à engendrer chacune une portion déterminée de la racine, dont elles sont les initiales : les supérieures, c'est-à-dire celles

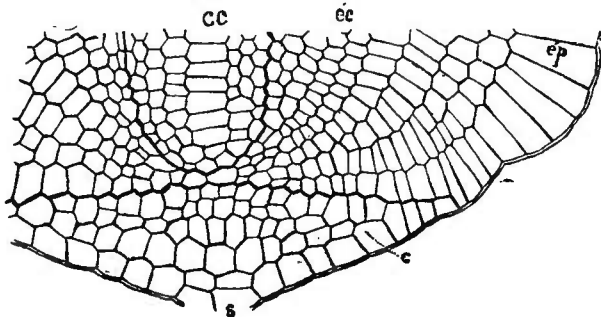


Fig. 455. — Section longitudinale axiale de l'extrémité de la racine terminale embryonnaire de la Pontédérie (*Pontederia cordata*). Les initiales inférieures donnent l'épiderme composé, qui tombe tout entier et devient la coiffe *c*; les moyennes produisent l'écorce *ec*, dont l'assise externe devient l'assise pilifère; les supérieures engendrent le cylindre central *cc*. L'épiderme de la tige *ep* se continue par l'épiderme de la racine; *s*, suspenseur (d'après Flahault).

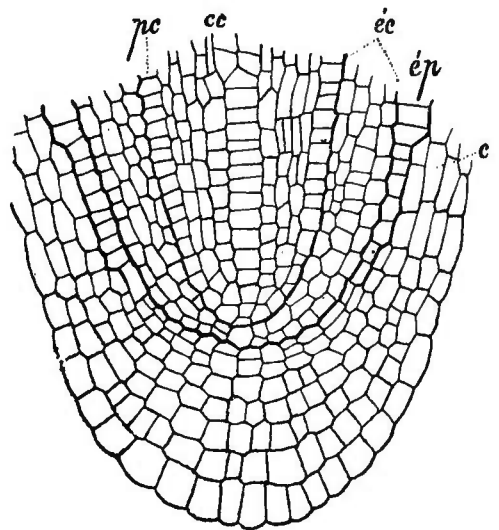


Fig. 456. — Section longitudinale axiale de l'extrémité de la racine terminale développée du Sarrasin (*Fagopyrum esculentum*). L'initiale inférieure donne l'épiderme composé, dont l'assise interne demeure adhérente et forme l'assise pilifère *ep* en forme d'escalier, tandis que tout le reste tombe et forme la coiffe *c*. La moyenne produit l'écorce *ec*; la supérieure donne le cylindre central *cc*, avec le péricycle *pc* (d'après Janczewski).

qui sont tournées vers la base du membre, produisent le cylindre central, les moyennes l'écorce et les inférieures l'épiderme (fig. 455 et 456). En d'autres ter-

(1) Flahault : *Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, VI, 1878). On y trouve résumés les nombreux travaux antérieurs, notamment : Hanstein (1868), Reinke (1871), Strasburger (1872), Russow (1872), Hieronymus (1874), Hegelmaier (1874), de Janczewski (1874), Holle (1876), Treub (1876), Eriksson (1877). — Schwendener : *Ueber das Scheitelwachstum der Phanerogamenwurzeln* (Sitzungsb. der Berliner Akademie, 1882). — Ph. Van Tieghem : *Croissance terminale de la racine des Nymphéacées* (Bull. de la Soc. bot. XXXIII, 1886). — Ph. Van Tieghem et H. Douliot : *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes* (Ann. des sc. nat. 7<sup>e</sup> série, VIII, 1888).

mes, le cylindre central, l'écorce et l'épiderme se continuent, à travers le groupe des cellules mères, par des initiales propres et chacune des trois régions constitutives du membre jouit, au sommet, d'une croissance indépendante. Il n'y a souvent qu'une initiale pour chaque région et le groupe des cellules mères se réduit alors à trois cellules superposées. Mais fréquemment aussi il y en a deux côte à côte dans la section longitudinale axile, c'est-à-dire quatre en réalité, équivalentes et se cloisonnant ensemble comme une cellule unique. Le groupe des cellules mères se compose alors de trois tétrades superposées.

L'initiale (ou les initiales) du cylindre central se cloisonne parallèlement à sa base et à ses côtés et produit ainsi indéfiniment des segments qui vont s'empiler. Ces segments se divisent à leur tour dans les trois directions et l'une des premières cloisons tangentielles des segments latéraux sépare le péricycle plus ou moins près du sommet. Celui-ci ou ne se cloisonne plus tangentiellement et demeure unisérié, ou se cloisonne une ou plusieurs fois et devient plurisérié. Les cellules qu'il recouvre subissent un grand nombre de cloisonnements dans tous les sens, qui se succèdent souvent sans ordre déterminé, quelquefois en direction nettement centrifuge. Dans le massif ainsi constitué, se différencient plus tard en direction centripète les faisceaux ligneux, les faisceaux libériens et le conjonctif interposé.

L'initiale (ou les initiales) de l'écorce ne se cloisonne que parallèlement à ses faces latérales, pour donner des segments qui vont s'empiler en autant de séries qu'elle a de côtés. Elle ne prend jamais de cloison parallèle à ses bases. Ses segments se cloisonnent progressivement dans les trois directions. Les cloisons tangentielles, notamment,

s'y succèdent ordinairement en direction régulièrement centripète et c'est la dernière de toutes qui sépare l'endoderme. Celui-ci est donc, contrairement à ce qu'on a vu chez les Cryptogames vasculaires, individualisé très tard. Les diverses assises corticales ainsi formées de dehors en dedans ne se subdivisent pas, à l'exception d'une seule. Chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, c'est l'assise la plus externe de l'écorce qui subit une série de cloisonnements tangentiels ordinairement centrifuges et qui produit ainsi la zone corticale externe, dont l'assise la plus extérieure devient l'assise subéreuse,

tandis que tout le reste, développé en direction centripète, forme la zone corticale interne. Chez les Monocotylédones et les Nymphéacées, l'assise corticale externe demeure indivise et devient l'assise pilifère; c'est la seconde assise qui subit le cloisonnement tangentiel centrifuge et produit la zone corticale externe, dont l'assise la plus extérieure devient l'assise subéreuse. Chez

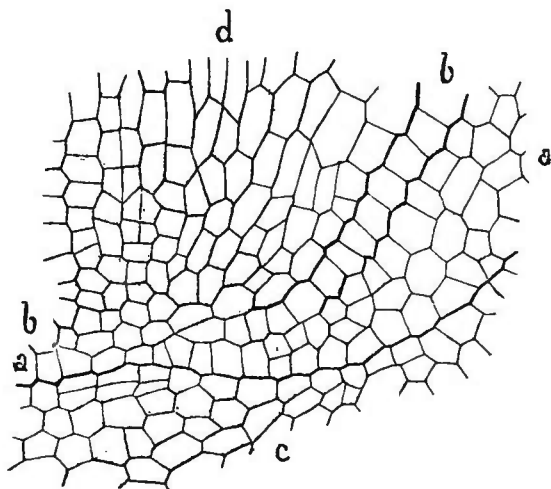


Fig. 457. — Portion d'une section longitudinale axiale de l'extrémité d'une racine aérienne d'un *Oncidium*. L'initiale inférieure donne l'épiderme composé *c*; les moyennes donnent l'écorce *d*, dont l'assise externe se divise très près du sommet pour former l'assise pilifère composée ou voile *a*; *b*, assise subéreuse (d'après de Bary).

quelques Monocotylédones seulement, l'assise corticale externe se divise aussi (fig. 457) et produit, comme on sait (p. 677), une couche pilifère ou *voile*. Dans les deux cas, cette subdivision ultérieure de l'une des assises corticales primitives peut fort bien ne pas avoir lieu et alors l'écorce tout entière a un développement centripète.

L'initiale (ou les initiales) de l'épiderme se cloisonnent à la fois parallèlement à leur face externe et à leurs faces latérales, produisant ainsi et en même temps, en dehors et sur les flancs, des séries de segments qui s'empilent pour former l'épiderme, lequel est par conséquent toujours composé et de plus en épais vers le sommet. Les assises dont il se compose tantôt restent simples (fig. 455 et 456), tantôt se dédoublent une ou plusieurs fois par des cloisons tangentielles. Elles s'exfolient en dehors, à mesure qu'il s'en fait de nouvelles en dedans.

Chez les Dicotylédones, à part les Nymphéacées, chez les Gymnospermes, chez les Lycopodes et les Isoètes, l'assise la plus interne de l'épiderme composé demeure, après l'exfoliation des autres, indéfiniment adhérente à l'écorce de la racine. Son contour externe est entaillé en forme d'escalier, contre chaque gradin duquel s'appuyait une des assises exfoliées (fig. 456). En d'autres termes, la coiffe, c'est-à-dire l'ensemble des parties caduques, y est formée par l'épiderme moins son assise interne (*ep*). Cette assise interne mise à nu devient plus tard l'assise pilifère, qui est ici, par conséquent, de nature épidermique.

Chez les Monocotylédones et les Nymphéacées, au contraire, l'épiderme s'exfolie tout entier, il devient tout entier la coiffe et c'est l'assise externe de l'écorce, dont le contour est lisse, qui, une fois mise à nu, devient l'assise pilifère (fig. 455). Celle-ci est donc de nature corticale. Sous ce rapport, ces plantes se comportent comme les Cryptogames vasculaires ordinaires.

En résumé, si l'on appelle *monacrorhizes* les plantes dont la racine croît par une cellule mère unique, c'est-à-dire n'a qu'un sommet, et *triacrorhizes* (1) celles dont la racine croît par trois cellules mères (ou groupes de cellules mères), c'est-à-dire a trois sommets, le premier groupe renferme les Cryptogames vasculaires, moins les Lycopodes et les Isoètes; le second comprend les Phanérogames, plus les Lycopodes et les Isoètes. D'autre part, si l'on appelle *liorhizes* les plantes dont la racine perd tout son épiderme et a une surface lisse, et *climacorrhizes* (2) celles dont la racine garde adhérente l'assise épidermique interne et a une surface en escalier, le premier groupe comprend les Cryptogames vasculaires, moins les Lycopodes et les Isoètes, les Monocotylédones et les Nymphéacées; le second renferme les Dicotylédones, moins les Nymphéacées, les Gymnospermes, les Lycopodes et les Isoètes.

**Exceptions offertes par quelques Monocotylédones aquatiques.** — Quelques Monocotylédones aquatiques, dont les racines latérales n'ont qu'une courte croissance terminale, font à la règle précédente une exception qui se manifeste à deux degrés. Chez les Hydrocharides (*Hydrocharis*) et les Lemnes (*Lemna*), il y a encore trois initiales superposées, mais l'initiale de l'épiderme ne prend jamais de cloisons tangentielles; l'épiderme reste donc simple. Il

(1) De *μονος*, un, *τρεις*, trois, *ἀκροσ*, sommet et *ρίζα*, racine.

(2) De *λειος*, lissé, *κλιμαξ*, escalier et *ρίζα*, racine.

demeure aussi indéfiniment adhérent à l'écorce de la racine. En un mot, ces plantes n'ont pas de coiffe épidermique. Chez la Pistie (*Pistia*) et les Pontédéries (*Pontederia*), le sommet de la racine n'a que deux initiales superposées : l'interne pour le cylindre central, l'externe pour l'écorce. Il n'y a donc pas d'épiderme, partant pas de coiffe épidermique. On peut dire que chez ces plantes l'épiderme avorte. Dans ces quatre genres, la racine latérale possède bien autour de son sommet, au moins au début, une partie caduque, une coiffe apparente; mais cette coiffe lui est étrangère, comme on le verra plus loin, et ne peut être assimilée à la coiffe épidermique des plantes ordinaires.

**Enchevêtrement des trois sortes d'initiales.** — Les trois initiales ou tétrades d'initiales qui composent le groupe des cellules mères de la racine chez les Triacrorhizes, ainsi que les segments encore indivis ou déjà en voie de cloisonnement tangentiel qui les entourent, sont souvent bien distincts et séparés par un contour net, continu et régulier. Mais il peut arriver aussi que les trois sortes d'initiales et leurs segments respectifs soient semblables de forme et de dimension, et de plus soient enchevêtrés plus ou moins les uns dans les autres, séparés par une ligne plus ou moins irrégulière et brisée. Il s'établit alors une certaine confusion apparente entre les initiales et entre leurs segments respectifs, bien qu'en réalité ces initiales fonctionnent alors tout aussi indépendamment que dans le cas ordinaire. Tantôt l'enchevêtrement ne se produit qu'entre deux sortes d'initiales, les autres demeurant très distinctes; le plus souvent c'est entre les initiales de l'épiderme et celles de l'écorce, rarement entre celles de l'écorce et celles du cylindre central; les deux régions paraissent alors confluer au sommet dans un groupe d'initiales communes. Tantôt l'enchevêtrement porte à la fois sur les trois sortes d'initiales, et les trois régions de la racine, nettement distinctes un peu plus bas, semblent se confondre au sommet dans un groupe homogène d'initiales communes.

Ces différences ne sont qu'apparentes; au fond, les choses se passent toujours de la même manière. Elles se rencontrent d'ailleurs dans les familles les plus diverses, aussi bien chez les Monocotylédones, que chez les Dicotylédones et les Gymnospermes. On les observe très souvent dans la même famille entre genres voisins, dans le même genre entre espèces voisines, bien mieux dans la même espèce suivant le diamètre de la racine considérée, une racine grêle, par exemple, ayant ses trois initiales et leurs premiers segments bien distincts, pendant qu'une racine épaisse de la même plante les a plus ou moins confondus, c'est-à-dire plus ou moins difficiles à distinguer. Elles paraissent dues à une activité plus grande, accompagnée d'une certaine irrégularité dans le cloisonnement des initiales et de leurs segments. En tout cas, elles sont sans importance. Il faut seulement éviter de prendre pour objets d'étude les plantes où leur action perturbatrice s'exerce le plus fortement. Par exemple, si l'on veut étudier la croissance terminale de la racine des Légumineuses, on choisira un Lotier (*Lotus*), un Amorphe (*Amorpha*), une Casse (*Cassia*), etc., où les trois sortes d'initiales sont bien distinctes, plutôt qu'un Haricot (*Phaseolus*), un Pois (*Pisum*), un Chiche (*Cicer*), etc., où elles sont fort enchevêtrées et difficiles à mettre en évidence.

**Épiderme et coiffe de la racine.** — On vient de voir que chez les Triacrorhizes l'initiale externe, ou la paire d'initiales externes, par ses cloisonnements tangentiels centripètes répétés, bientôt suivis de nombreuses cloisons transverses, radiales et quelquefois aussi tangentielles dans les segments ainsi formés, produit un épiderme composé de plus en plus épais et que cet épiderme est de bonne heure caduc, tantôt en totalité, tantôt à l'exception de son assise interne. Dans le premier cas, il constitue tout entier la coiffe ; dans le second, il produit à la fois la coiffe et l'assise pilifère.

Chez les Monacrorhizes, chaque segment découpé vers l'extérieur par la cellule mère produit un épiderme partiel, qui demeure quelquefois simple comme dans la Marsilie (*Marsilia*) (fig. 453), le Trichomane (*Trichomanes*), etc., mais le plus souvent se dédouble une ou plusieurs fois (fig. 451, 452, 454). C'est l'ensemble de ces épidermes partiels et tout entiers caducs, qui constitue à un moment donné l'épiderme de la racine, lequel est ici multiple. Il n'y a d'exception que chez les Azolles (*Azolla*), où il ne se forme, comme on le verra plus loin, qu'un seul épiderme partiel, bientôt dédoublé.

Quand on a étudié, comme on l'a fait plus haut (p. 674 et suiv.), la structure de la racine après sa différenciation complète, c'est-à-dire à un âge ou à un niveau où la coiffe est déjà détachée, l'épiderme échappe donc forcément, soit parce qu'il a en réalité totalement disparu à ce niveau, comme chez les Liorhizes, soit parce que sa seule assise adhérente paraît appartenir à l'écorce sous-jacente, comme chez les Climacorhizes. Des trois régions constitutives du membre, l'observation à cet âge n'en montre ainsi que deux : l'écorce et le cylindre central. Pour retrouver la troisième, c'est-à-dire l'épiderme, il est nécessaire de recourir, comme on vient de le faire, à l'étude du sommet en voie de croissance.

Ainsi constitué, l'épiderme recouvre, à un moment donné, l'extrémité de la racine d'un bonnet plus ou moins allongé suivant les plantes, plus ou moins épais au sommet, progressivement aminci vers le bord où il se réduit à une assise, libre et bientôt interrompue chez les Liorhizes, adhérente à l'écorce et se continuant indéfiniment à sa surface chez les Climacorhizes. Quelquefois les cellules y conservent leur disposition régulière à la fois en séries longitudinales et en assises concentriques progressivement confluentes du sommet à la base. Ailleurs elles ne conservent que leur superposition en séries longitudinales, les séries parallèles situées dans la région centrale constituant une sorte de colonne axile souvent très épaisse (fig. 458) ; ou bien elles sont seulement disposées en assises concentriques (fig. 456). Ailleurs enfin elles sont polyédriques et irrégulièrement ajustées en tous sens (fig. 455). Dans tous les cas, elles sont intimement unies, sans laisser de méats, et leur membrane est mince, sans sculpture. Jeunes, c'est-à-dire dans la région interne, elles renferment un protoplasme avec un noyau, des léucites et souvent des grains d'amidon, mis en réserve pour alimenter le travail de croissance et de cloisonnement des initiales et de leurs segments. Agées, c'est-à-dire dans la région externe, elles meurent progressivement et se vident, ou bien ne contiennent que des globules d'huile ou des cristaux d'oxalate de chaux en mâcles sphériques ou en raphides.



En même temps, elles se détachent d'ordinaire, et cela de deux manières différentes. Tantôt la couche moyenne des membranes se gélifie, se dissout, les cellules des diverses files longitudinales s'isolent et la coiffe va s'émiettant pour ainsi dire à la périphérie dans un liquide visqueux (fig. 458). Chez

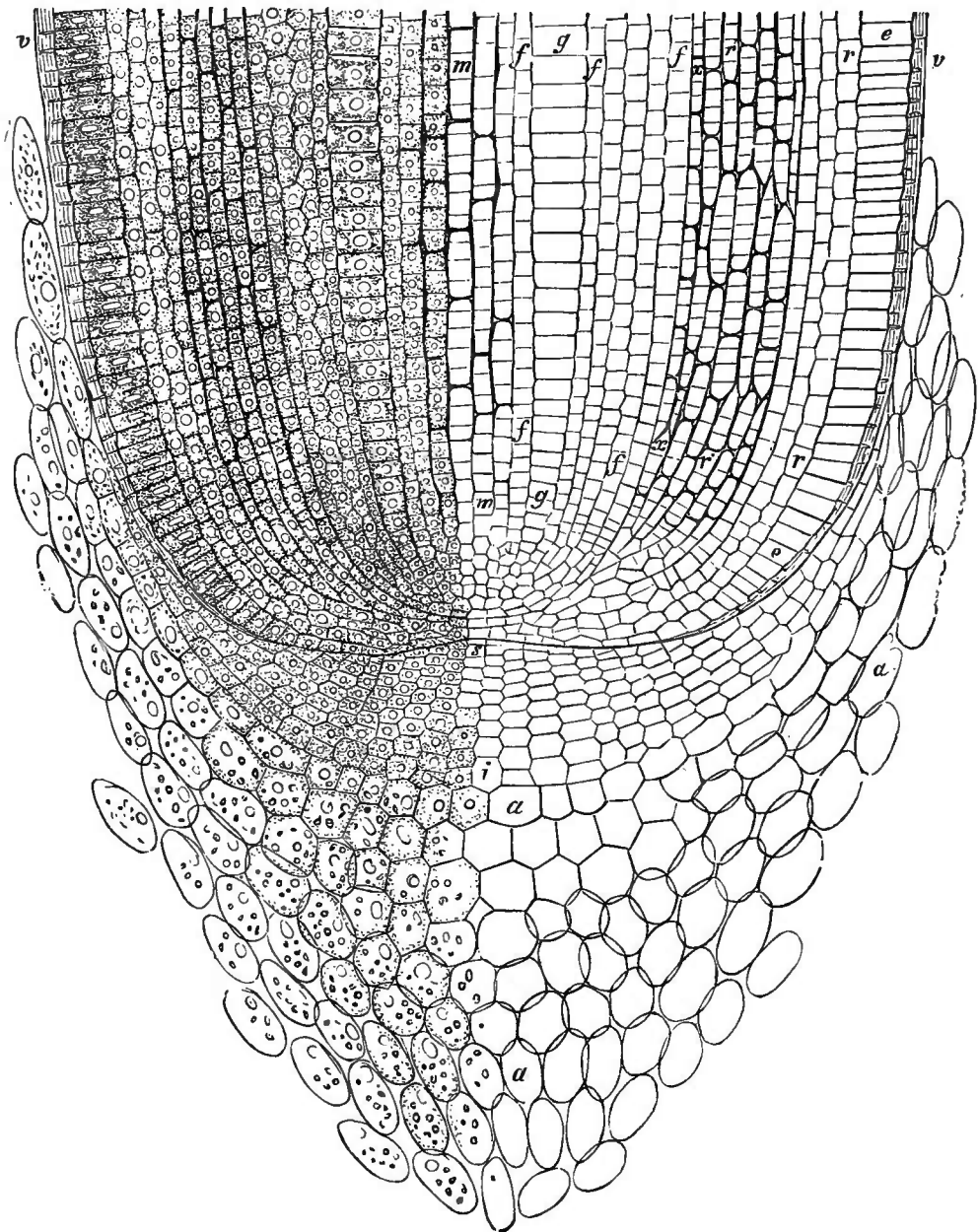


Fig. 458. — Section longitudinale axile de l'extrémité de la racine du Maïs (*Zea Mays*). Les deux initiales externes produisent l'épiderme composé avec ses deux zones : l'une jeune *i* à cellules polyédriques ; l'autre âgée *a* à cellules arrondies en voie de désagrégation ; *v* ligne gélifiée qui sépare l'épiderme de l'écorce. Les deux initiales moyennes (c'est à tort que la section, qui n'est pas tout à fait axile, en représente deux paires superposées) donnent l'écorce *rr*, avec l'assise pilifère *e* et l'endoderme *x*. Les deux initiales internes donnent le cylindre central *f m g*, où *g* est un futur vaisseau (d'après Sachs).

les Monocotylédones, la gélification frappe jusqu'aux membranes externes de l'assise périphérique de l'écorce (fig. 458, *v*), ce qui fait que l'assise la plus interne de l'épiderme se détache comme les autres (Graminées, Cypérocées, etc.). Chez les Dicotylédones, elle s'arrête à la ligne de gradins qui sépare l'avant-dernière assise de la dernière ; il en résulte que celle-ci ne se

détache pas (Crucifères, Papavéracées, etc.). Tantôt, au contraire, les membranes se subérisent et les cellules demeurent adhérentes latéralement, mais les assises externes, progressivement déchirées par la croissance interne, se séparent et se détachent en feuillettes : l'épiderme s'exfolie (Palmiers, etc.).

Pour l'aspect extérieur et le rôle physiologique de la coiffe, dont nous connaissons maintenant la nature épidermique, voir p. 192, fig. 56.

### § 3

#### Origine, insertion, croissance interne et sortie des radicelles.

Sachant comment la structure primaire de la racine s'édifie peu à peu au sommet, il est nécessaire de chercher comment ce sommet lui-même prend naissance. S'il s'agit d'une racine primaire, c'est à l'intérieur de la tige ou de la feuille, et la question ne pourra être étudiée que plus tard. Mais s'il s'agit d'une racine secondaire, tertiaire, etc., en un mot d'une radicelle d'ordre quelconque, c'est à l'intérieur d'une racine mère, et il faut maintenant aborder ce problème, en cherchant d'abord le lieu d'origine, ainsi que le mode de formation et d'insertion de la radicelle, puis le mécanisme suivant lequel elle s'accroît à l'intérieur de la racine mère et suivant lequel elle s'en échappe pour continuer à se développer au dehors.

Le lieu d'origine, ainsi que le mode de formation et d'insertion de la radicelle, n'est pas le même si la plante est monacrorhize et si elle est triacrorhize. Il faut donc étudier séparément sous ce rapport les Cryptogames vasculaires et les Phanérogames.

**Origine, formation et insertion des radicelles chez les Cryptogames vasculaires** (1). — Les Lycopodiniées ramifient leur racine en dichotomie, sans produire de véritables radicelles; on y reviendra plus loin (p. 712). Il n'y a donc à considérer ici que les Filicinées (fig. 459) et les Équisétinées (fig. 460).

La radicelle de ces plantes prend naissance tout entière dans une seule cellule appartenant à l'endoderme de la racine mère. Cette cellule, qu'on peut appeler *rhizogène*, est située ordinairement en face d'un faisceau ligneux, quel que soit le nombre des faisceaux ligneux constitutifs (fig. 449, A, r); en sorte que les radicelles sont disposées sur autant de rangées longitudinales qu'il y a de faisceaux ligneux, le plus souvent en deux rangées, parce que la structure est le plus souvent binaire (fig. 459). Pourtant, la cellule rhizogène est parfois située un peu latéralement; il en est nécessairement ainsi dans les Prêles (*Equisetum*), où, comme on sait (p. 681), chaque vaisseau externe vient s'appuyer directement contre l'endoderme à l'endroit d'une cloison (fig. 460); chaque radicelle fait alors un petit angle avec le rayon du faisceau ligneux, et toutes ensemble les radicelles sont disposées en deux fois autant de rangées, rapprochées deux par deux du côté des faisceaux ligneux (fig. 460).

Plus grandes que leurs voisines, les cellules rhizogènes forment, en face de chaque faisceau ligneux, une série longitudinale, dans laquelle deux cellules

(1) Nägeli et Leitgeb : *loc. cit.*, 1868. — Ph. Van Tieghem et H. Douliot : *loc. cit.*, p. 363, 1888.

mères consécutives sont séparées par un certain nombre de cellules plus petites et stériles. Elles se montrent déjà différenciées au voisinage du sommet, avant

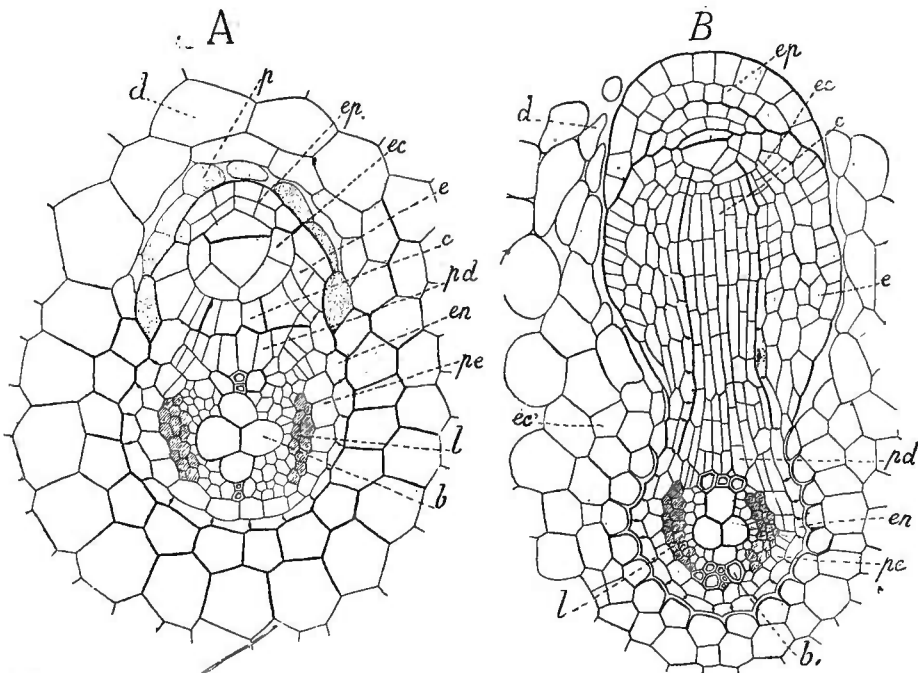


Fig. 459. — Section transversale d'une racine binaire de Pteride (*Pteris cretica*), passant par l'axe d'une radicelle, à deux états. — A, la cellule rhizogène, après avoir découpé ses trois cellules basilaires, a formé un segment épidermique déjà dédoublé *ep*, trois segments internes qui n'ont pris encore que la cloison médio-corticale *ec* et un second segment épidermique encore simple. Dans les cellules basilaires, le cylindre central *c* est séparé de l'épistèle *e*; *pd*, pédicule péricyclique; *p*, poche digestive transitoire, en voie de dissociation et de résorption; *d*, cellules corticales en voie de digestion; *en*, endoderme; *pe*, péricycle; *l*, faisceaux libériens; *b*, faisceaux ligneux dont les deux premiers vaisseaux sont seuls épaissis. — B, état plus avancé; mêmes lettres. La poche a disparu. L'épiderme de la radicelle a deux segments dédoublés et un troisième encore simple. Au-dessus des cellules basilaires, il y a trois segments triangulaires; dans le dernier de droite, le cylindre central n'est pas encore séparé de l'écorce interne; dans celui de gauche, la séparation est faite. La zone corticale interne n'a que deux assises et l'endoderme se raccorde à travers l'épistèle *e* avec celui de la racine mère. Comparer cette figure à la fig. 452, p. 692.

que les vaisseaux ne soient encore épaissis. Dans les Marsilies (*Marsilia*), par exemple, chaque segment primitif de la racine mère se dédouble d'abord deux fois transversalement, puis chaque quart se dédouble de nouveau. En face de chaque faisceau ligneux, celle des deux cellules endodermiques issues de ce dernier dédoublement qui est tournée vers le sommet de la racine grandit beaucoup et devient une cellule rhizogène; l'autre demeure plate et stérile. Chaque segment primitif donne donc quatre cellules rhizogènes.

Pour produire une radicelle, la cellule rhizogène découpe d'abord, par trois cloisons obliques qui convergent au centre de sa face interne, et dont la première est tournée vers la base de la racine, trois cellules basilaires enveloppant une cellule tétraédrique, qui est la cellule mère de la radicelle. Cette cellule prend d'abord une cloison convexe en dehors, qui détache le premier segment épidermique, puis trois cloisons parallèles à ses faces planes, qui séparent trois segments triangulaires internes, puis une nouvelle cloison externe, et ainsi de suite. Les segments épidermiques et les segments triangulaires se cloisonnent ensuite comme au sommet de la racine mère, ainsi qu'il a été dit plus haut (p. 691). Les trois cellules basilaires se cloisonnent comme les segments triangulaires, et produisent à l'intérieur la base du cylindre central,

à l'extérieur une zone qui est la base commune de l'écorce et de l'épiderme,

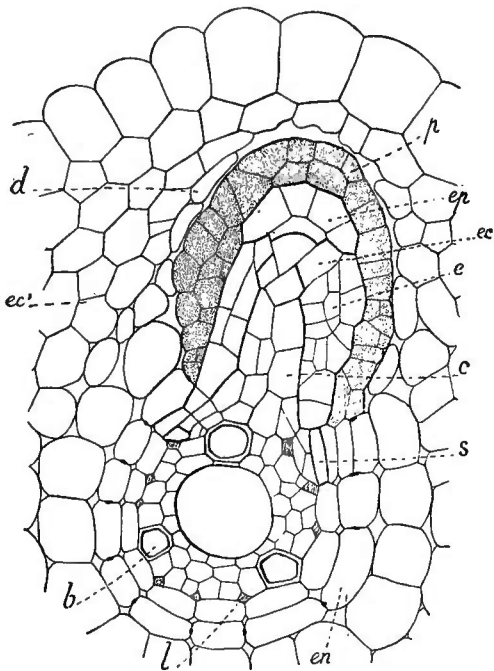


Fig. 460. — Section transversale d'une racine ternaire de Prêle (*Equisetum variegatum*), passant par l'axe d'une jeune radicelle, déviée vers la droite. Au-dessus des trois cellulés basilaires, où le cylindre central *c* est séparé de l'épistèle *e*, la cellule tétraédrique a découpé un segment épidermique encore simple *ep*, trois segments internes séparés en cylindre central *c* et écorce *ec*, et un second segment épidermique encore entier. L'assise externe de l'endoderme dédoublé *en*, qui porte les plissements, a formé une poche digestive double *p*; *d*, cellules en voie de digestion de l'écorce *ec'*; *l*, tubes criblés en contact avec l'endoderme; *b*, vaisseaux contre l'endoderme; *s*, cellule scléreuse.

mais qui n'est ni l'écorce ni l'épiderme. Nous nommerons *épistèle* cette zone neutre qui entoure la base du cylindre central, dans laquelle ni l'écorce ni l'épiderme ne sont séparés. Il se constitue de la sorte un cône de méristème, qui s'avance dans l'écorce et qui s'y comporte comme il sera dit tout à l'heure.

Les cellules du péri-cycle sous-jacentes à la cellule rhizogène ne contribuent à la formation de la radicelle qu'en produisant les raccords nécessaires à l'insertion de ses vaisseaux et de ses tubes criblés sur les vaisseaux et les tubes criblés de la racine mère; dans les Prêles, où le péri-cycle manque, l'insertion est immédiate (fig. 460). Le plus souvent, ces cellules péri-cycliques s'accroissent peu radialement (fig. 459); mais quelquefois elles s'allongent fortement et poussent la cellule rhizogène dans l'écorce, formant ainsi un pédicule d'insertion plus ou moins développé (Marattiacées, Osmondacées, etc.). Dans tous les cas, les faisceaux ligneux de la radicelle s'attachent directement au faisceau ligneux correspondant de la racine, tandis que ses faisceaux libériens dévient à droite et à gauche pour aller

prendre insertion sur les faisceaux libériens voisins. Si la structure de la radicelle est binaire, comme il arrive presque toujours ici, ses deux faisceaux ligneux sont situés dans un plan perpendiculaire au faisceau ligneux d'insertion. C'est ce que montre la figure 461, qui représente une section longitudinale tangentielle d'une racine de Fougère rencontrant une radicelle binaire dans son trajet à travers l'écorce.



Fig. 461.

#### Origine et formation des radicelles chez les Phanérogames (1).

— Dans les Phanérogames, l'origine des radicelles est plus profonde. C'est, en effet, le péri-cycle qui les produit.

Considérons d'abord le cas, de beaucoup le plus fréquent, où le péri-cycle est formé d'une simple assise de cellules (fig. 462). Un certain nombre de ces cellules, disposées côte à côte en une petite plage circulaire, entrent en

(1) E. de Janczewski : *Recherches sur le développement des radicelles dans les Phanérogames* (Ann. des sc. nat. 5<sup>e</sup> série, XX, 1874). — Ph. Van Tieghem et H. Douliot : *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes* (Ann. des sc. nat. 7<sup>e</sup> série, VIII, p. 12 à p. 362, 1888).

jeu toutes à la fois et constituent la *plage rhizogène*. Sur la section transversale de la racine mère passant par son centre, elle apparaît comme un arc, l'*arc rhizogène*; sur la section longitudinale passant par son centre, elle se montre comme une file, la *file rhizogène*. Supposons maintenant que le nombre des cellules de l'arc ou de la file rhizogène soit impair, c'est-à-dire que le centre de la plage soit occupé

par une cellule unique, ce qui est le cas le plus fréquemment réalisé (fig. 462, A, et fig. 463). Cette cellule s'allonge tout d'abord radialement et en même temps s'élargit progressivement vers l'extérieur, en forme d'éventail. Les autres font de même, mais de moins en moins à mesure qu'elles sont plus éloignées du centre, et celles de la périphérie s'accroissent très peu. Il se forme ainsi un petit coussinet lenticulaire, fortement convexe en dehors, plan ou faiblement convexe en dedans. Ensuite, la cellule

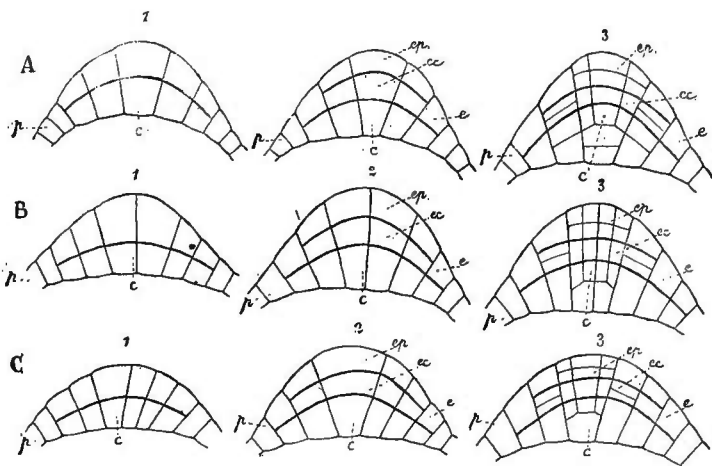


Fig. 462. — Formation de la radicle dans une racine de Phanérogame, à péricycle unisériel *p*. — A, l'arc rhizogène comprend cinq cellules. 1, ces cellules se sont accrues et ont pris toutes une cloison tangentielle, séparant en dedans le cylindre central *c*. 2, une seconde cloison tangentielle s'est formée en dehors de la première dans les trois cellules médianes, séparant l'épiderme *ep* de l'écorce *ec*, tandis que les cellules latérales indivises constituent l'épistème *e*. 3, les initiales des trois régions commencent à produire leurs segments et ceux-ci à se cloisonner. — B, l'arc rhizogène comprend six cellules, dont les deux médianes s'accroissent également, et chaque région a une paire d'initiales; mêmes états. — C, l'arc rhizogène a encore six cellules, mais l'une des médianes refoule l'autre et devient centrale; mêmes états.

centrale se divise par une cloison tangentielle sensiblement médiane (fig. 462 et 463), et les autres font de même de proche en proche, jusqu'à la périphérie; toutes ces cloisons se correspondent de manière à diviser la lentille tout entière, comme par une cloison unique fortement convexe en dehors, en deux assises (fig. 462, A, 1, et 463, A). L'assise interne, plan convexe ou même biconvexe, constitue le cylindre central de la radicle et sa cellule médiane en est l'initiale.

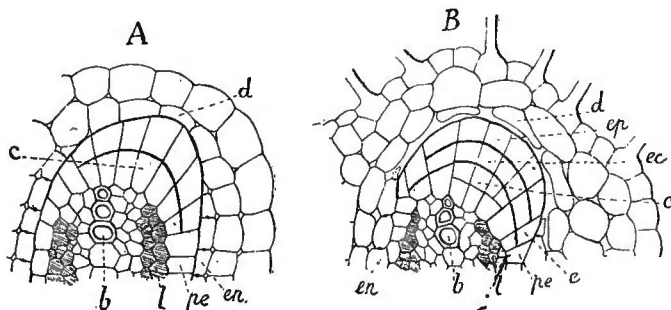


Fig. 463. — Portion d'une section transversale de la racine terminale binaire de la Julienne (*Hesperis matronalis*), passant par l'axe d'une radicle à deux états. A, l'arc rhizogène comprend sept cellules et a pris la cloison séparatrice du cylindre central *c*. B, les cinq cellules médianes ont seules pris la seconde cloison séparatrice de l'écorce *ec* et de l'épiderme *ep*; les autres forment l'épistème *e*; *d*, cellules corticales en voie de digestion; *en*, endothèque; *pe*, péricycle; *l*, faisceaux libériens; *b*; faisceaux ligneux.

Dans l'assise externe, qui est fortement concave convexe, la cellule centrale ne tarde pas à se diviser à son tour par une cloison tangentielle, et ses voisines font de même de proche en proche; mais le cloisonnement s'arrête avant d'atteindre le bord de la lentille et il subsiste à la périphérie un ou plusieurs rangs de cellules indivises (fig. 462, A, 2, et fig. 463, B). Des deux nouvelles assises

ainsi formées, l'interne constitue l'écorce de la radicelle, et sa cellule médiane en est l'initiale; l'externe constitue l'épiderme de la radicelle, et sa cellule centrale en est l'initiale. Quant à la bordure de cellules indivises, elle forme autour de la base du cylindre central une zone neutre qui n'appartient ni à l'écorce ni à l'épiderme, qui est la base commune de l'écorce et de l'épiderme, où l'écorce et l'épiderme sont demeurés confondus. Ici, comme chez les Cryptogames vasculaires, nous désignerons cette zone neutre sous le nom d'*épistèle*.

C'est donc la cellule centrale de la plage rhizogène qui seule, par deux cloisonnements tangentiels successifs, produit les initiales des trois régions de la radicelle, initiales qui sont et demeurent indéfiniment distinctes et superposées; c'est elle qui est véritablement la cellule mère de la radicelle. Les autres n'ont à jouer qu'un rôle accessoire; elles produisent les flancs de la base du cylindre central, la base de l'écorce, la base de l'épiderme et l'épistèle: en un mot, toute la partie inférieure, par laquelle s'opère l'insertion de la radicelle sur la racine mère. On peut en désigner l'ensemble sous le nom de *cellules annexes*.

Si le nombre des cellules de l'arc ou de la file rhizogène est pair, c'est-à-dire si le centre de la plage est occupé par quatre cellules diagonalement situées, les choses se passent au fond de la même manière. Mais de deux

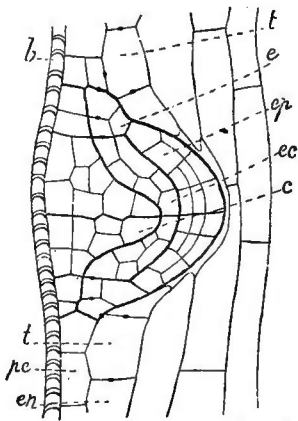


Fig. 464. — Section longitudinale de la racine terminale binaire de l'Amarante (*Amarantus chlorostachys*), passant par l'axe d'une radicelle encore incluse. La file rhizogène comprend quatre cellules, dont les deux médianes seules, également développées, séparent l'écorce et l'épiderme; chacune des trois régions a une paire d'initiales. Mêmes lettres.

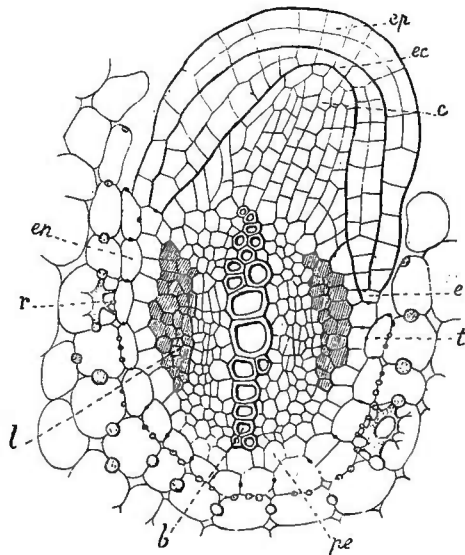


Fig. 465. — Section transversale de la racine terminale de la Moutarde (*Sinapis alba*), passant par l'axe d'un radicelle plus avancée. L'épiderme *ep* est double autour du sommet. L'écorce, avec ses deux initiales *ec* entre deux segments indivis, est double sur les flancs. Le cylindre central *c* a subi de nombreux cloisonnements. Mêmes lettres; *t*, cellule triplissée; *r*, réseau sus-endodermique.

464). Ou bien l'une des cellules médianes s'accroît radialement et en largeur plus fortement que les autres, qu'elle rejette latéralement, et c'est elle seule qui produit, comme dans le cas précédent, une initiale pour chacune des trois régions (fig. 462, *C*). Ce second mode est de beaucoup le plus fréquent.

Une fois les trois régions séparées comme il vient d'être dit, elles s'accrois-

choses l'une. Ou bien les quatre cellules centrales s'accroissent et se cloisonnent toutes ensemble et également, comme la cellule centrale unique du cas précédent, pour donner quatre initiales au cylindre central, autant à l'écorce et autant à l'épiderme; dans la coupe longitudinale axiale du mamelon, chacune des trois régions possède alors une paire d'initiales équivalentes (fig. 462, *B* et fig.

sent et les cellules s'y divisent à mesure qu'elles grandissent (fig. 464 et 465). Dans les cellules annexes, la croissance et le cloisonnement sont limités et se bornent à produire la base des trois régions, avec toute l'épistèle. Dans les initiales, au contraire, la croissance et le cloisonnement se poursuivent indéfiniment et s'opèrent comme il a été plus haut (p. 694) au sommet de la racine mère (fig. 465). S'il n'y a qu'une initiale pour chaque région, il se fait des segments parallèlement à toutes ses faces latérales. S'il y en a quatre, il ne s'en fait que parallèlement aux faces externes libres; de sorte que les quatre initiales se comportent, en définitive, comme une initiale unique. A mesure que la radicelle s'édifie ainsi dans le péricycle, elle proémine de plus en plus en forme de cône à la surface du cylindre central et s'enfonce de plus en plus dans l'écorce (fig. 464 et 465), vis à vis de laquelle elle se comporte comme il sera dit plus loin.

Vers l'intérieur, le cylindre central de la jeune radicelle raccorde directement, à mesure qu'ils s'y différencient, ses faisceaux ligneux et libériens, ainsi que son péricycle, respectivement avec ceux de la racine mère. Si la structure en est binaire, les deux faisceaux ligneux sont situés en haut et en bas, les deux faisceaux libériens à droite et à gauche; en d'autres termes, le plan des deux faisceaux ligneux passe par l'axe de la racine mère (fig. 466), tandis qu'il lui était perpendiculaire chez les Cryptogames vasculaires. Le raccord de l'épiderme et de l'écorce se fait nécessairement par l'intermédiaire de l'épistèle. L'assise externe de celle-ci se place dans le prolongement de l'épiderme, qu'elle raccorde avec le bord externe du péricycle. Son assise interne prend aussi, sur les faces radiales et transverses de ses cellules, les plissements subérisés de l'endoderme, qu'elle prolonge et raccorde à travers le péricycle avec l'endoderme de la racine mère. A cet effet, la cellule endodermique correspondante de la racine mère prend sur sa face interne, au point considéré, une série de plissements échelonnés, bientôt subérisés; elle porte donc, sur la section transversale, une marque noire sur trois de ses faces (fig. 464 et 465, *t*). Cette cellule de raccord à trois séries de plissements, ou cellule *triplissée*, offre un point de repère très précieux pour les recherches sur l'origine des radicelles.

Le nombre des cellules qui composent l'arc rhizogène varie suivant les plantes et, dans une même plante, suivant les radicelles considérées. Il peut s'élever au-dessus de vingt ou s'abaisser à trois (fig. 467), la cellule mère et deux cellules annexes; dans ce dernier cas, la première seule est intéressée par la cloison séparatrice de l'épiderme et de l'écorce, les deux autres forment l'épistèle. Il est très rare qu'il se réduise à l'unité, par défaut de cellules annexes. La cellule mère se partage alors par des cloisons radiales, par

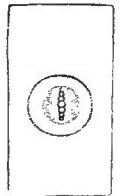


Fig. 466.

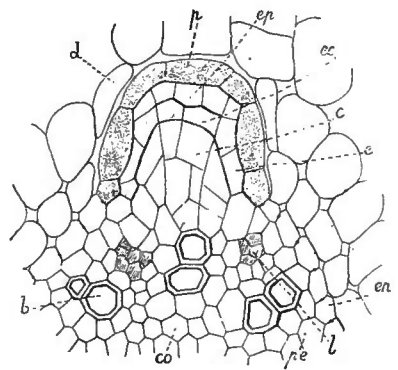


Fig. 467. — Section transversale d'une racine latérale de *Tradescantia discolor*, passant par l'axe d'une jeune radicelle. L'arc rhizogène comprend trois cellules, dont la médiane seule sépare l'écorce *cc* et l'épiderme *ep*, les deux latérales formant l'épistèle *e*. Mêmes lettres; *p*, poche digestive simple, formée par l'endoderme *en*.

exemple en trois, et la seconde cloison tangentielle n'intéresse que le segment médian, les deux autres formant l'épistèle.

Considérons maintenant le cas où le péricycle est formé de plusieurs assises de cellules, à l'endroit où naît une radicelle (fig. 469). La plage rhizogène comprend alors toute l'épaisseur du péricycle. Néanmoins, c'est presque toujours l'assise externe seule qui, agrandissant radialement et cloisonnant ses cellules comme il vient d'être dit, produit la radicelle, c'est-à-dire l'épiderme, l'écorce, le sommet et la périphérie du cylindre central, enfin l'épistèle. L'assise interne, ou les assises internes s'il y en a plus de deux, accroissent bien aussi et cloisonnent leurs cellules, mais elles ne produisent que la région inférieure et interne du cylindre central, région souvent plus volumineuse au début que le reste de la radicelle; elles se comportent, sous ce rapport, comme les cellules annexes de l'assise externe; elles ne sont aussi, toutes ensemble, que des cellules annexes. En d'autres termes, la radicelle proprement dite dérive dans ce cas presque toujours tout entière de la cellule centrale ou des quatre cellules centrales du rang externe de la plage rhizogène. Quand le péricycle est composé, les choses se passent donc au fond presque toujours de la même manière que lorsqu'il est simple.

Les exceptions sont rares et liées à des circonstances locales. Dans le Chanvre (*Cannabis*) et le Houblon (*Humulus*), par exemple, où la racine terminale a trois ou quatre assises au péricycle, l'assise externe produit directement l'épiderme de la radicelle, pendant que la seconde assise, en se dédoublant tangentiellement, donne l'écorce et le cylindre central. Il n'y a donc pas ici d'épistèle. Mais dans les radicelles de ces mêmes plantes, le péricycle est unisériel et les radicelles d'ordre supérieur s'y forment suivant la règle ordinaire. L'exception qu'elles offrent s'y trouve donc localisée dans la racine terminale. Dans la racine terminale des Pins (*Pinus*), Sapins (*Abies*), etc., où le péricycle est composé, c'est la seconde assise qui, par deux cloisons tangentielles, produit les initiales des trois régions. La première est consacrée à un autre usage, comme on le verra plus loin.

En résumé, chez les Phanérogames, la radicelle naît dans le péricycle et un double cloisonnement tangentiel de la cellule mère y sépare aussitôt les initiales des trois régions; ces plantes sont à la fois *péricyclorhizes* et *triacrorhizes*. Chez les Cryptogames vasculaires, la radicelle naît dans l'endoderme et sa cellule mère demeure entière; ces plantes sont à la fois *endodermorhizes* et *mcnacrhorhizes*.

**Disposition des radicelles chez les Phanérogames (1).** — Fonctionnant comme il vient d'être dit, la plage rhizogène péricyclique occupe chez les Phanérogames une position déterminée par rapport aux faisceaux ligneux et libériens du cylindre central de la racine mère, et cette position entraîne celle des radicelles. Il y a ici, sous ce rapport, deux cas à distinguer (fig. 468).

(1) Ph. Van Tieghem: *Mémoire sur la racine* (Ann. des sc. nat., 5<sup>e</sup> série, XII, 1871). — *Recherches sur la disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines des Phanérogames* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, V, p. 130, 1887). *Structure de la racine et disposition des radicelles dans les Centrolépидées, Eriocaulées, Joncées, Xyridées et Mayacées* (Journal de botanique, I, p. 305, 1887). *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes* (Ann. des sc. nat. 7<sup>e</sup> série, VIII, 1888).



Si le cylindre central renferme plus de deux faisceaux ligneux et de deux faisceaux libériens, la plage pose son centre en face d'un faisceau ligneux, et par conséquent les radicelles sont disposées sur la racine en autant de séries longitudinales qu'il y a de faisceaux; leur disposition est *isostique* (fig. 468, *b*).

Si le cylindre central n'a que deux faisceaux ligneux et deux faisceaux libériens, la plage rhizogène pose son centre quelque part entre un faisceau ligneux et un faisceau libérien, en correspondance avec le rayon conjonctif qui les sépare : tantôt au milieu de l'intervalle entre le vaisseau médian externe du faisceau ligneux et le tube criblé médian externe du faisceau libérien (fig. 468, *a*), tantôt plus près du vaisseau médian externe (fig. 468, *e*), tantôt plus près du tube criblé médian externe (fig. 468, *c*). Les radicelles sont alors disposées en deux fois autant de rangées longitudinales qu'il y a de faisceaux, c'est-à-dire en quatre rangées; leur disposition est *diplostique*. Les quatre séries sont équidistantes dans le premier des trois cas signalés plus haut, rapprochées deux par deux du côté des faisceaux ligneux dans le second, du côté des faisceaux libériens dans le troisième.

De ces deux règles de position, la seconde est tout à fait générale; la première souffre deux exceptions, mais si l'on montre que c'est parce que la chose y est impossible, on conviendra que ces exceptions sont de celles qui fortifient la règle.

L'une de ces exceptions est offerte, chez les Dicotylédones, par les Umbellifères, les Araliées et les Pittosporées. Dans ces trois familles, en effet, le péri-cycle unisériel est, comme on l'a vu (p. 688), creusé de canaux sécréteurs en face des faisceaux ligneux, de sorte que la plage rhizogène pose son centre dans l'intervalle entre un faisceau ligneux et un faisceau libérien. Il en résulte que la disposition des radicelles y est diplostique, tout aussi bien si le nombre des faisceaux ligneux et libériens est supérieur à deux, que s'il est égal à deux.

La seconde exception est offerte chez les Monocotylédones par ces nombreuses Graminées (fig. 469), Cypéracées, Eriocaulées, Centrolépidées, Joncées, Xyridées et Mayacées, où le péri-cycle manque ou est très amoindri en face des faisceaux ligneux, comme il a été dit p. 681 (fig. 448). Les radicelles n'y peuvent pas naître à leur place normale. Elles s'y développent là où le péri-cycle existe et où ses cellules possèdent leur plus grande dimension, c'est-à-dire en dehors des faisceaux libériens (fig. 469). Le nombre de leurs rangées n'en est pas changé, la disposition est encore isostique; sous ce rapport, cette seconde exception est moins forte que la première.

**Radicelles doubles** (1). — Une autre sorte d'exceptions, plus apparente que

(1) Ph. Van Tieghem : *Sur les racines doubles et les bourgeons doubles des Phanérogames* (Journal de botanique, I, p. 19, 1887).

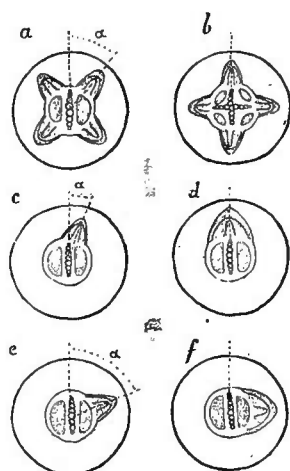


Fig. 468. — Disposition des radicelles dans la racine mère chez les Phanérogames. *a*, disposition diplostique dans la structure binaire, avec déviation  $\alpha = 45^\circ$ ; *c* la même avec  $\alpha < 45^\circ$ ; *e*, la même avec  $\alpha > 45^\circ$ ; *b*, disposition isostique dans la structure quaternaire. *d*, radicelle double en face d'un faisceau ligneux; *f*, radicelle double en face d'un faisceau libérien.

réelle, est due à une cause toute différente et se rencontre çà et là chez les

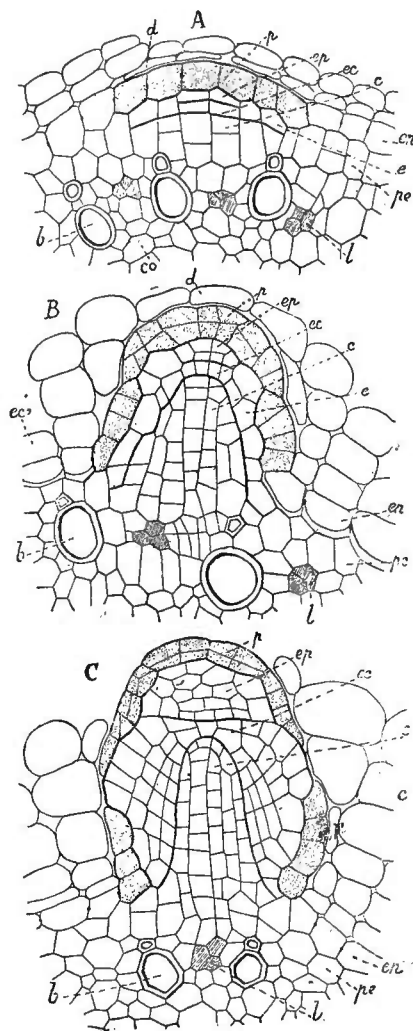


Fig. 469. — Section transversale d'une racine latérale de Canne (*Saccharum officinarum*), passant par l'axe d'une radicelle située en face d'un faisceau libérien. Le péricycle est simple et formé de petites cellules vis à vis des faisceaux ligneux, double et formé de grandes cellules en dehors des faisceaux libériens. A, l'arc rhizogène comprend six cellules de l'assise péricyclique externe; il a déjà pris ses deux cloisons tangentielles, dont l'externe n'intéresse que les deux cellules médianes. B, état plus avancé; l'endoderme forme une poche digestive, double au sommet. C, état plus âgé; la poche est incorporée à la base, détachée plus haut en forme de bonnet; d, cellules corticales digérées; p, poche digestive; en, endoderme; pe, péricycle; l, faisceau libérien; b, faisceau ligneux; co, conjonctif; ep, épiderme, ec, écorce, séparés seulement au sommet; e, épi-stèle très développée.

Phanérogames les plus diverses. Dans la disposition isostique, par exemple, l'arc rhizogène, dont le milieu correspond à un faisceau ligneux, s'étend plus ou moins loin de chaque côté par dessus les faisceaux libériens. Si donc deux radicelles prennent naissance au même niveau en face de deux faisceaux ligneux voisins, leurs arcs rhizogènes empiéteront l'un sur l'autre et se confondront en un seul arc plus large, qui produira aussi une seule radicelle plus grosse que les autres, d'origine double, insérée en face du faisceau libérien interposé. Prise pour simple et ordinaire, cette radicelle ferait à la règle de position une exception comparable à celle des Graminées, Cypéracées, etc., mais sans explication correspondante. En réalité, elle est double, et c'est sa double origine qui explique sa situation anormale.

De même, dans la disposition diplostique, l'arc rhizogène s'étend souvent plus ou moins loin par dessus le faisceau ligneux voisin (fig. 468, c). Si deux radicelles prennent alors naissance au même niveau de part et d'autre du même faisceau ligneux, leurs deux arcs se confondent en un seul et produisent aussi une seule radicelle plus grosse que les autres et insérée exactement en face du faisceau ligneux (fig. 468, d). Prise pour simple et ordinaire, cette radicelle paraîtrait insérée suivant la règle isostique. Si c'est par-dessus le faisceau libérien voisin que chevauche l'arc rhizogène (fig. 468, e), la concrescence des deux radicelles nées au même niveau de part et d'autre du même faisceau libérien produira une radicelle double, insérée exactement en face de ce faisceau libérien (fig. 468, f), fait dont les Ombellifères, les Araliées et les Pittosporées offrent de nombreux exemples.

Dans l'étude de la disposition des radicelles des Phanérogames, il faut donc toujours tenir compte de ces radicelles doubles, ou même tri-

ples, etc., qui peuvent se produire çà et là en d'autres places que les radicelles simples, places déterminées à la fois par la loi de position des radicelles simples dans le cas considéré et par le degré de complication de la radicelle composée.

**Croissance interne et sortie des radicelles**(1).—Nées dans l'endoderme en disposition essentiellement isostique chez les Cryptogames vasculaires, dans le péricycle en disposition tantôt isostique, tantôt diplostique, chez les Phanérogames, les radicelles ont, pour sortir de la racine mère, à traverser l'écorce tout entière dans le second cas, l'écorce moins l'endoderme dans le premier. Cette traversée se fait toujours par digestion. En effet, la jeune radicelle attaque et dissout de proche en proche, à l'aide d'un liquide diastasiqne, toutes les cellules corticales qu'elle vient à toucher, d'abord leur contenu : protoplasme, noyau, amidon, etc., puis leur membrane cellulosique; elle en absorbe à mesure toute la substance liquide ou liquéfiée, et croît en même temps de manière à remplir l'espace devenu libre. C'est donc par le fait même de sa nutrition et de sa croissance interne, que la radicelle se fraie un chemin vers l'extérieur. Ordinairement l'action dissolvante se limite aux cellules corticales qui sont directement en contact avec la radicelle. Quelquefois cependant le liquide chargé de diastases s'épanche et pénètre l'écorce tout autour dans un rayon plus ou moins étendu; la digestion s'exerce alors à distance, comme on le voit par exemple dans le *Calla* (*Calla*), la Pontédérie (*Pontederia*), etc.

Ceci posé, si l'on observe comparativement ce phénomène de digestion dans l'ensemble des plantes vasculaires, on voit qu'au point de vue du lieu de production du liquide diastasiqne il se manifeste, suivant les plantes, de deux manières différentes.

Quelquefois c'est l'épiderme même de la radicelle, de plus en plus composé, comme on sait, à mesure qu'on s'approche du sommet, qui sécrète, par son assise externe, le liquide chargé de diastases et qui par conséquent attaque directement et sans aucun intermédiaire toute l'écorce située en dehors de lui, la digère et en absorbe la substance liquéfiée. La radicelle est alors nue; sa digestion est directe et totale. S'il s'agit d'une Cryptogame vasculaire, l'assise sus-endodermique est attaquée tout d'abord (fig. 459), puis successivement toutes les autres assises corticales; il en est ainsi, par exemple, dans la plupart des Polypodiacées, dans les Marsiliacées, etc. S'il s'agit d'une Phanérogame, l'endoderme, avec ses plissements subérisés, est dissous tout d'abord (fig. 463, 464, 465), puis progressivement toute l'écorce; il en est ainsi : parmi les Dicotylédones, chez les Crucifères, les Portulacées, les Crassulacées, beaucoup de Caryophyllées, de Chénopodiacées, d'Amarantacées, de Cactées, etc.; parmi les Monocotylédones, chez les Pandanées; parmi les Gymnospermes, chez l'If (*Taxus*), le Séquoier (*Sequoia*), le Podocarpe (*Podocarpus*), etc.

Le plus souvent la radicelle, à mesure qu'elle grandit, pousse devant elle une couche plus ou moins épaissie de l'écorcé qui l'entoure, couche qui demeure vivante, pleine de protoplasme, et qui s'étend progressivement en cloisonnant ses cellules, de manière à recouvrir le cône radicellaire, à la surface duquel elle est et demeure intimement unie, mais dont elle diffère

(1) Ph. Van Tieghem et H. Douliot : *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes* (*Loc. cit.* 1888).

par son aspect, son contenu et ses propriétés. C'est alors cette couche surajoutée qui sécrète le liquide diastasique, digère toute l'écorce extérieure à elle, en absorbe les produits solubles et les transmet à la radicelle sous-jacente, ne gardant pour elle que ce qui est nécessaire à sa propre croissance. Aussi mérite-t-elle un nom spécial; nous l'appellerons désormais la *poche diastasique*, la *poche digestive* ou simplement la *poche*. Dans ce cas, la radicelle est enveloppée; sa digestion est indirecte, puisqu'elle s'exerce par l'intermédiaire de la poche, et partielle, puisqu'elle ne porte que sur la portion de l'écorce extérieure à la poche.

Chez les Cryptogames vasculaires, la poche est formée par l'assise sus-endodermique (fig. 460). Tantôt cette assise demeure simple, ses cellules ne se divisant que par des cloisons radiales, et la poche est mince, comme dans l'Aneimie (*Aneimia*), le Lygode (*Lygodium*), etc. Tantôt elle divise une ou deux fois ses cellules par des cloisons tangentielles et devient double, triple ou quadruple autour de l'extrémité, comme dans les Prêles (*Equisetum*) (fig. 460), etc. Ailleurs, à l'assise sus-endodermique s'ajoutent une ou plusieurs des assises corticales, pour constituer une poche double ou multiple dans toute son étendue, plus épaisse que dans le second cas, comme dans les Hyménophyllées, les Cyathéacées, les Marattiacées, etc.

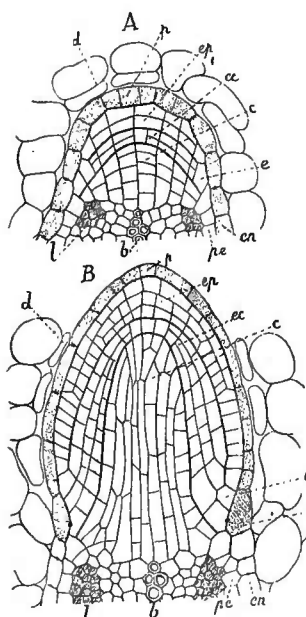


Fig. 470. — Section transversale d'une racine mère passant par l'axe d'une radicelle, enveloppée d'une poche endodermique simple. A, dans la Rhubarbe (*Rheum acuminatum*), premier état. B, dans le Rumex (*Rumex vesicarius*), état plus avancé. d, cellules corticales digérées; p, poche; ep, épiderme; ec, écorce; c, cylindre central; e, épistèle; en, endoderme; t, cellule triplissée; pe, péricycle; l, liber; b, bois.

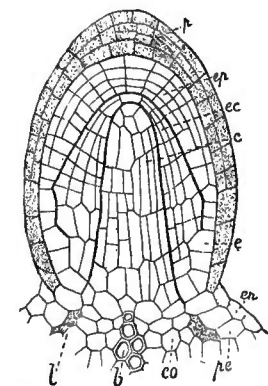


Fig. 471. — Section transversale d'une racine latérale à cinq faisceaux de Morelle (*Solanum albidum*), passant par l'axe d'une radicelle. La poche digestive p, simple à la base, est quadruple au sommet. Mêmes lettres.

Chez les Phanérogames, la poche est formée par l'endoderme. Elle est mince et simple dans toute son étendue, si l'endoderme ne prend pas de cloisons tangentielles et demeure formé d'une seule assise, comme c'est le cas le plus fréquent (fig. 470)

(voir aussi fig. 467). Elle est mince et simple à la base, mais de plus en plus épaisse et composée d'un nombre d'assises cellulaires de plus en plus grand vers le sommet, si l'endoderme, à mesure qu'il s'étend, se divise progressivement de bas en haut par des cloisons tangentielles, comme dans la Morelle (*Solanum*) (fig. 471), l'Euphorbe (*Euphorbia*), le Géraïne (*Geranium*), l'Hélianthe (*Helianthus*), la Pontédérie (*Pontederia*), les Graminées (fig. 469), etc. Elle est épaisse dès la base, si l'endoderme s'est cloisonné tangentiellement dans toute son étendue, comme dans le Cytise (*Cytisus*), la Pistie (*Pistia*), etc. Elle est plus épaisse encore et plus compliquée, quand une ou plusieurs des assises corticales internes se comportent comme l'endoderme et s'y surajoutent, comme dans la Sterculie (*Sterculia*)

sonné tangentiellement dans toute son étendue, comme dans le Cytise (*Cytisus*), la Pistie (*Pistia*), etc. Elle est plus épaisse encore et plus compliquée, quand une ou plusieurs des assises corticales internes se comportent comme l'endoderme et s'y surajoutent, comme dans la Sterculie (*Sterculia*)

(fig. 472), le Haricot (*Phaseolus*), la Courge (*Cucurbita*), la Richardie (*Richardia*), l'Hydrocharide (*Hydrocharis*), etc.

Les Pinées (Pin, Sapin, etc.) offrent, parmi les Phanérogames, un caractère tout spécial. La radicle y digère toute l'écorce, y compris l'endoderme; elle n'a pas de poche endodermique. Elle a pourtant une poche, formée par l'assise externe du péri-cycle composé. C'est, en effet, la seconde assise du péri-cycle qui produit ici toute la radicle (p. 706).

Plus tard, un peu avant la sortie, la poche digestive est détachée à la base et la radicle en emporte avec elle au dehors le bonnet supérieur, qui s'exfolie en une fois s'il est simple, en une ou plusieurs fois s'il est composé, pour mettre bientôt à nu la surface propre, c'est-à-dire l'épiderme de la radicle. Ce détachement a lieu de deux manières différentes. Tantôt le manchon inférieur de la poche est digéré par l'épistèle et par l'épiderme de la radicle dans une plus ou moins grande hauteur, et par là, la poche se trouve réduite à un bonnet plus ou moins allongé, dont le bord est libre. C'est le cas le plus fréquent, notamment chez les Dicotylédones. Chez les Primulacées, les Rubiacées, les Rhizophoracées, etc., la poche est digérée ainsi tout le long des flancs et ne persiste qu'au sommet même, sous forme d'un très petit bonnet.

Tantôt le manchon inférieur de la poche persiste indéfiniment et fait corps avec la radicle autour de l'épistèle. A une certaine hauteur, le développement diamétral de la région supérieure de l'épistèle ou de la région inférieure de l'écorce repousse en dehors les cellules supérieures de la poche, qui glissent sur les cellules inférieures; le bonnet se trouve ainsi détaché de son anneau basilaire, dans le prolongement duquel l'assise périphérique de la région supérieure de l'épistèle ou l'épiderme de la radicle vient poser ses cellules (fig. 469). Il en est ainsi notamment, parmi les Monocotylédones, chez les Graminées (fig. 469), Cypéracées, etc.

En résumé, une poche digestive plus ou moins épaisse, d'origine sus-endodermique chez les Cryptogames vasculaires, d'origine endodermique chez les Phanérogames, rarement d'origine péri-cyclique comme dans les Pinées, dont la base est tantôt digérée, tantôt incorporée: tel est le phénomène accessoire et variable, qui très fréquemment accompagne et complique le phénomène essentiel et constant, c'est-à-dire la production de la radicle tout entière dans l'endoderme chez les Cryptogames vasculaires, dans le péri-cycle chez les

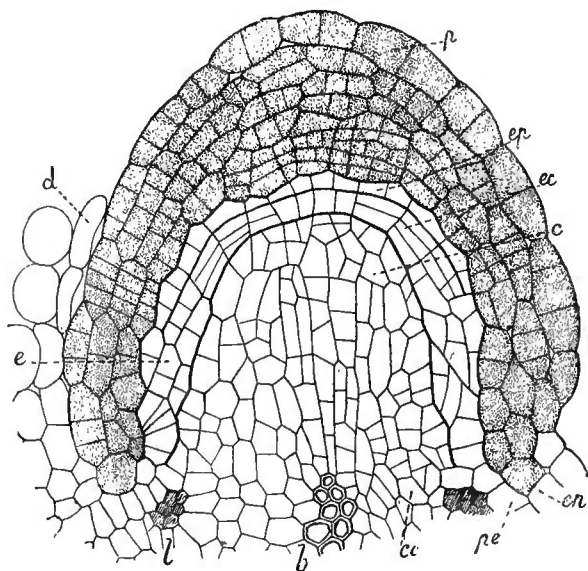


Fig. 472. — Section transversale de la racine terminale à six faisceaux de la Sterculie (*Sterculia alata*), passant par l'axe d'une radicle. La poche digestive *p* comprend l'endoderme *en* et une ou deux assises corticales internes; elle a huit ou neuf assises au sommet. Mêmes lettres.

Phanérogames, et qu'il faut savoir dégager dans chaque cas particulier, pour ne comparer que ce qui est comparable.

**Valeur morphologique diverse de la coiffe.** — Toutes les fois qu'il y a une poche, la radicelle, au moment où elle paraît et se développe au dehors, a son extrémité recouverte par une couche de tissu caduc, qui est la coiffe, dans laquelle on distingue deux parties d'origine très différente, savoir : le bonnet de la poche digestive et l'ensemble des assises caduques produites par l'épiderme composé. Cette coiffe à la sortie n'est donc pas comparable à la coiffe de la racine développée, en voie de croissance dans le milieu extérieur, étudiée plus haut (p. 698), qui est tout entière épidermique. Bien plus, dans l'Hydrocharide (*Hydrocharis*) et les Lemnes (*Lemna*), où la racine n'a qu'un épiderme simple, dans la Pistie (*Pistia*) et les Pontédéries (*Pontederia*), où elle n'a pas d'épiderme du tout, la coiffe de la radicelle sortante est formée tout entière par la poche digestive, qui persiste ici plus longtemps. Le même mot sert donc à désigner, suivant les cas, des choses très différentes.

Pour éviter cet inconvénient, on continuera d'appeler *coiffe* toute la couche de tissu caduc qui enveloppe et protège l'extrémité d'une racine, indépendamment de l'origine de cette couche. Mais toutes les fois qu'on voudra étudier et préciser cette origine, il sera nécessaire d'avoir à sa disposition deux expressions distinctes de la précédente, l'une pour désigner ce qui dans la coiffe est étranger à la racine, ce sera la *poche*, l'autre pour désigner ce qui dans la coiffe appartient en propre à la racine, c'est-à-dire l'ensemble des assises caduques de son épiderme composé, ce sera la *calypstre*. La coiffe peut être formée à tout âge seulement d'une calypstre, comme dans les Crucifères, les Crassulacées, beaucoup de Caryophyllées, de Chénopodiacées, de Fougères, etc. Elle peut être formée à tout âge seulement d'une poche, comme dans l'Hydrocharide, la Lemne, la Pontédérie et la Pistie. Mais le plus souvent, elle est composée, au moins au début, dans la radicelle sortante, d'une poche et d'une calypstre ; c'est alors la poche qui commence, puis la calypstre vient s'y joindre, enfin plus tard, après la sortie de la radicelle et l'exfoliation de la poche, la calypstre reste seule.

Il n'est permis de comparer la coiffe de la radicelle d'une plante à celle d'une autre plante que s'il est démontré au préalable que la coiffe possède dans les deux cas la même origine, la même composition et la même valeur morphologique. Comparer par exemple une coiffe qui est une poche, comme celle des Pontédériacées et des Lemnacées, à une coiffe qui est une calypstre, comme celle des Crucifères et des Crassulacées, ou à une coiffe qui est composée d'une poche et d'une calypstre, comme celle de la plupart des plantes, serait une faute grave en Morphologie.

**Ramification de la racine des Lycopodiniées.** — On sait que la racine des Lycopodiniées ne produit pas de radicules comparables à celles des autres plantes, mais se ramifie au sommet en dichotomie (p. 202). Est-ce toutefois une dichotomie véritable, c'est-à-dire ayant son siège au sommet même et produisant deux branches de tout point équivalentes, ou seulement une dichotomie apparente, résultant chaque fois de la formation très précoce d'une radicelle unique, qui dévie l'extrémité de la racine mère et fait fourche avec elle?

Il paraît bien que c'est la seconde manière d'être qui est réalisée.

Dans les Sélaginelles (*Selaginella*), en effet, où la racine croît au sommet par une cellule mère de forme tétraédrique, cette cellule ne se divise pas en deux cellules mères équivalentes par une cloison axile, comme il faudrait pour une vraie dichotomie. C'est l'un de ses derniers segments internes qui, après avoir pris une cloison tangentielle séparant le cylindre central et l'écorce, consacre tout de suite la cellule corticale ainsi formée à la production d'une radicelle, tandis que la cellule tétraédrique terminale continue sa croissance. A cet effet, la cellule corticale prend d'abord trois cloisons obliques convergeant vers l'intérieur, qui découpent trois cellules basilaires, comprenant une cellule tétraédrique. Celle-ci se cloisonne ensuite, d'abord parallèlement à sa face externe pour séparer le premier segment épidermique, puis parallèlement à ses trois faces internes pour découper trois segments triangulaires destinés à l'écorce et au cylindre central, et ainsi de suite. Il s'agit donc bien ici d'une radicelle, qui ressemble aux radicelles des autres Cryptogames vasculaires monacrorhizes en ce qu'elle est d'origine corticale, mais qui en diffère par son extrême précocité, puisqu'elle se forme à une époque où l'écorce est encore indivise, où l'endoderme n'y est pas encore individualisé.

Dans les Lycopodes (*Lycopodium*) et les Isoètes (*Isoetes*), la racine croît au sommet par trois sortes d'initiales superposées (p. 694). Ici aussi, la dichotomie semble résulter de la formation d'une radicelle très près du sommet ; mais cette radicelle paraît procéder d'un groupe de cellules appartenant à la périphérie du cylindre central. Son origine semble péricyclique, non corticale comme chez les Sélaginelles. S'il en est réellement ainsi, ces deux genres diffèrent des autres Cryptogames vasculaires, y compris les Sélaginelles, non seulement parce qu'ils sont triacrorhizes, comme on le sait déjà (p. 696), mais encore parce qu'ils sont péricyclorhizes. Sous ces deux rapports, ils se rapprochent des Phanérogames, et notamment des Dicotylédones et des Gymnospermes, puisque d'autre part, comme ces derniers, ils sont climacorhizes.

**Origine des bourgeons radicaux (1).** — On sait qu'un bon nombre de Phanérogames, surtout de Dicotylédones, produisent régulièrement des bourgeons sur leurs racines et que ces bourgeons, endogènes comme les radicelles, se disposent aussi sur la racine mère dans les mêmes rangées que les radicelles (p. 248, fig. 88).

C'est dans le péricycle de la racine, aux dépens de la croissance et du cloisonnement d'une plage circulaire de cellules péricycliques, que se constitue le mamelon, origine de la tige (fig. 473) ; ce mamelon ne tarde pas à produire sur son flanc, de la base au sommet, des protubérances transversales, origines des premières feuilles, et le bourgeon est constitué. Au-dessus de lui, l'endoderme de la racine mère se distend d'abord un peu en prenant quelques cloisons radiales, mais bientôt ses cellules sont résorbées et le bourgeon attaque ensuite de proche en proche et dissout toutes les assises corticales, pour paraître enfin au dehors. Sa croissance interne et sa sortie s'opèrent donc par digestion, comme

(1) Voir les mémoires cités p. 247, en note, et aussi : Ph. Van Tieghem et Douliot : *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VIII, p. 574, 1888).

celles d'une radicelle. Cette digestion paraît être ici toujours directe, sans poche diastasique, tout aussi bien si les radicelles de la même plante ont une poche digestive, comme dans le Liseron (*Convolvulus*) (fig. 473, A) et l'Anémone (*Anemone*) (fig. 473, B), que si elles en sont dépourvues, comme chez les Crucifères.

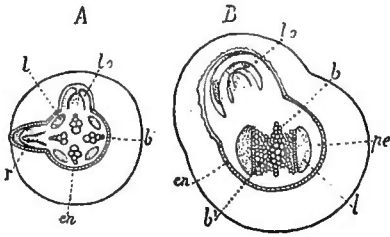


Fig. 473. Section transversale d'une racine passant par l'axe d'un bourgeon. A, racine terminale quaternaire de Liseron (*Convolvulus arvensis*); le bourgeon *bo*, comme la radicelle *r*, est en face d'un faisceau ligneux *b*, mais sans poche digestive. B, racine terminale binaire d'Anémone (*Anemone pennsylvanica*); le bourgeon *bo* est latéral par rapport au faisceau ligneux *b*; il n'y a pas de poche; *cn*, endoderme; *pe*, péricycle; *l*, liber; *b*, bois; *b'*, bois secondaire.

Nés dans le péricycle comme les radicelles, les bourgeons s'y disposent aussi comme les radicelles par rapport aux faisceaux ligneux et libériens du cylindre central. Si la racine mère a plus de deux faisceaux ligneux et libériens, la plage génératrice du bourgeon pose son centre sur un faisceau ligneux (fig. 473, A); les bourgeons sont disposés en autant de séries longitudinales que de faisceaux ligneux; en un mot, leur disposition est isostique, comme celle des radicelles dans cette même racine mère. Si la racine mère n'a que deux faisceaux ligneux, la plage génératrice du bourgeon est située latéralement par rapport aux faisceaux ligneux (fig. 473, B); les bourgeons sont disposés en quatre séries longitudinales, rapprochées deux par deux du côté des faisceaux ligneux; en un mot, leur disposition est diplostique, comme celles des radicelles dans cette même racine mère.

Les Linaires (*Linaria*) font ici une remarquable exception. Leurs bourgeons radicaux sont exogènes et se forment aux dépens de l'épiderme de la racine mère. Ils ne peuvent naître par conséquent que là où l'épiderme de la racine a conservé son intégrité et sa persistance, c'est-à-dire à la base de chaque radicelle, sur la courte zone épidermique inférieure à la première cloison tangentielle qui sépare la première calotte de la calypstre. Malgré leur exogénéité, ils se disposent suivant la même règle que les autres, c'est-à-dire par quatre en alternance avec les faisceaux ligneux et libériens, puisqu'ici la racine est binaire.

#### § 4

##### Structure secondaire de la racine (1).

Quand la racine vit assez longtemps, il est fréquent de voir s'introduire dans sa structure primaire des complications plus ou moins grandes, qui ont pour objet d'ajouter de nouveaux éléments à ses divers tissus ou de substituer de nouvelles cellules aux anciennes, qui s'usent en accomplissant leurs fonctions. A cet effet, certaines cellules de l'appareil conjonctif, d'abord différenciées comme parenchyme et disposées autour de l'axe en une ou plusieurs assises circulaires, redeviennent génératrices, c'est-à-dire recommencent à croître, à diviser leur noyau, à se cloisonner et produisent ainsi un ou plu-

(1) Ph. Van Tieghem : *Mémoire sur la racine* (*Loc. cit.*, 1871). — De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 487, 1877.



sieurs anneaux de méristème secondaire, dont la différenciation ultérieure engendre divers tissus secondaires (p. 596). En s'adjoignant aux tissus primaires, ceux-ci épaississent progressivement la racine et en même temps lui impriment une structure nouvelle, une *structure secondaire*, que nous avons à étudier maintenant.

Beaucoup de racines ne présentent pas ce genre de complications et conservent indéfiniment leur structure primaire. Une subérisation de plus en plus forte, une sclérose de plus en plus intense, c'est tout le changement qu'y amènent les progrès de l'âge. Il en est ainsi dans la plupart des Cryptogames vasculaires, dans un grand nombre de Monocotylédones et certaines Dicotylédones, comme les Nymphéacées, la Mâcre (*Trapa*), le Myriophylle (*Myriophyllum*), la Renoncule (*Ranunculus*), la Ficaire (*Ficaria*), etc. C'est surtout chez les Dicotylédones et chez les Gymnospermes que ces formations secondaires se développent abondamment.

**Mécanisme général de la formation des deux anneaux de méristème secondaire.** — Il se fait ordinairement dans la racine deux assises génératrices concentriques, une externe et une interne; on en fixera plus loin la position. Elles produisent l'une et l'autre un anneau de méristème secondaire par le même mécanisme, qu'il convient de décrire d'abord dans ses traits généraux (fig. 474).

Chaque cellule *c* de l'assise génératrice s'accroît suivant le rayon, divise son noyau dans la même direction et se partage en deux par une cloison tangentielle (1); puis, l'une des deux moitiés, l'interne par exemple, s'accroît suivant le rayon, divise son noyau et se dédouble à son tour par une cloison parallèle à la première (2). Des trois cellules ainsi formées *a*, *b*, *c*, la médiane *c* demeure seule génératrice (3); comme la cellule primitive, elle croît suivant le rayon et découpe d'abord vers l'extérieur un segment *a'*, puis vers l'intérieur un segment *b'*, en demeurant génératrice entre les deux (4); et ainsi de suite indéfiniment (5, 6). Il se constitue de la sorte, aux dépens de l'assise génératrice primitive, un anneau de méristème de plus en plus épais, formé de cellules disposées à la fois en séries radiales et en cercles concentriques, divisé en deux feuillets par l'assise génératrice qui en occupe toujours le milieu (6). Dans le feuillet externe *a*, *a'*, *a''*, etc., les cellules sont de plus en plus jeunes vers l'intérieur; dans le feuillet externe *b*, *b'*, *b''*, etc., elles sont de plus en plus jeunes vers l'extérieur: le premier est centripète, le second centrifuge. A mesure qu'il s'épaissit, l'anneau de méristème, dont le bord interne est fixe, refoule de plus en plus tous les tissus primaires situés en dehors de lui et accroît progressivement le diamètre de la racine. En même temps, l'assise génératrice est repoussée vers l'extérieur par les segments internes; pour suivre ce mouvement et se dilater sans se rompre, elle dédouble

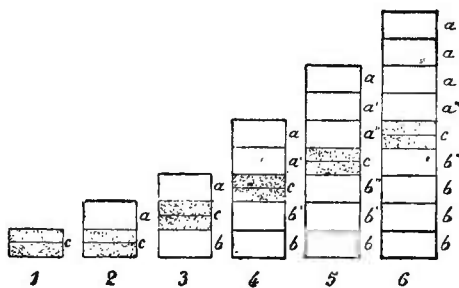


Fig. 474. — Figure montrant, en section transversale, la marche du cloisonnement alternatif d'une des cellules *c* de l'assise génératrice: *a*, *a'*, *a''*, *a'''*, segments externes formant le feuillet centripète du méristème secondaire; *b*, *b'*, *b''*, *b'''*, segments internes formant le feuillet centrifuge.

de temps en temps quelqu'une de ses cellules par une cloison radiale, augmentant ainsi d'une unité le nombre de ses éléments, et plus tard le nombre des files radiales de l'anneau du méristème.

Ainsi formés, et à mesure qu'ils s'épaississent, les deux anneaux de méristème ne tardent pas à différencier leurs cellules et à produire des tissus définitifs. Dans chacun d'eux, la différenciation suit le progrès de l'âge : centripète dans le feuillet externe, elle est centrifuge dans le feuillet interne. Mais autant ils se ressemblent par leur mode de formation et d'épaississement, autant les deux anneaux diffèrent par les tissus définitifs qu'ils engendrent : il est donc nécessaire maintenant de les étudier séparément.

**Différenciation du méristème secondaire externe. Périderme : liège et phelloderme (1).** — Dans l'anneau de méristème qui a été formé et qui continue de s'épaissir par l'assise génératrice externe, le feuillet extérieur subérise les membranes de ses cellules et se différencie progressivement de dehors en dedans en un parenchyme subéreux secondaire (p. 605), auquel on a donné le nom de *liège* (fig. 475, *li*). Le feuillet interne conserve les membranes de ses cellules à l'état de cellulose, mais multiplie ses leucites dans son proto-

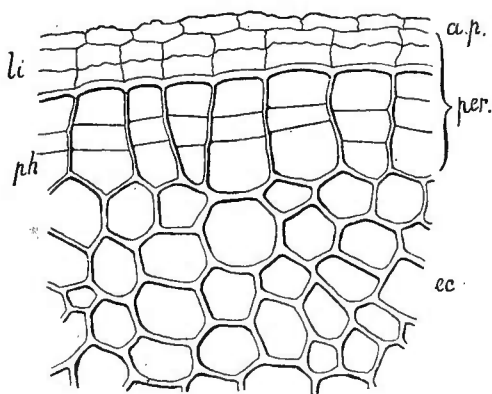


Fig. 475. — Section transversale de la périphérie de la racine de la Clusia (*Clusia flava*), montrant le début du périderme *per*, sous l'assise subéreuse *ap*; *li*, liège; *ph*, phelloderme; *ec*, écorce.

plasma et y produit de la chlorophylle, de l'amidon, etc., en un mot, se différencie progressivement de dedans en dehors en un parenchyme secondaire chlorophyllien ou amylicé, semblable au parenchyme de l'écorce, auquel on a donné le nom de *phelloderme* (fig. 475, *ph*). L'assise génératrice externe, le double anneau de méristème secondaire qu'elle produit par ses cloisonnements, enfin la double couche de tissus définitifs que ce dernier engendre par sa différenciation, peuvent donc être dits *subéro-phellodermiques*. Pour abrégé, on nomme

*périderme* l'ensemble formé par le liège avec son méristème, le phelloderme avec son méristème et l'assise génératrice commune qui les sépare (fig. 475, *per*).

Les cellules du liège demeurent disposées régulièrement à la fois en séries radiales et en cercles concentriques, et intimement unies entre elles sans laisser de méats (fig. 475). Elles sont parfois cubiques, comme dans le Chêne (*Quercus*), l'Erable (*Acer*), l'Orme (*Ulmus*), l'Aristolochie (*Aristolochia*), etc., le plus souvent aplaties parallèlement à la surface (fig. 475), quelquefois même très fortement comme dans le Hêtre (*Fagus*), le Bouleau (*Betula*), le Tilleul (*Tilia*), etc. Ordinairement la longueur et la largeur sont égales; par-

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 144 et p. 568, 1877, avec indication des travaux antérieurs : Mohl (1836), Hanstein (1859), Sanio (1859), Rauwenhoff (1869). — L. Olivier : *Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines* (Ann. des sc. nat. 6<sup>e</sup> série, XI, 1881). — H. Douliot : *Recherches sur le périderme* (Journal de botanique, 1887 et 1888) et (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, X, 1889).

fois cependant les cellules sont étirées transversalement, comme dans la racine âgée du Bouleau (*Betula*), du Cerisier (*Cerasus*), etc., ou longitudinalement, en forme de prismes à quatre pans, comme chez les Mélastomacées.

Leur membrane est tantôt mince et continue, tantôt plus ou moins épaissie et marquée de ponctuations. Elle est mince dans la plupart des cellules cubiques ou plus hautes que larges : Chêne (*Quercus*), Erable (*Acer*), Aristoloche (*Aristolochia*), etc. Dans les cellules aplaties, au contraire, elle est le plus souvent épaissie, également tout autour : Hêtre (*Fagus*), Boswellier (*Boswellia*), etc., ou surtout sur la face externe : Saule (*Salix*), Clavelier (*Zanthoxylon*), etc., ou davantage sur la face interne : Néflier (*Mespilus*), Viorne (*Viburnum*), etc. Le liège est mou dans le premier cas, dur dans le second, où le parenchyme subéreux passe au parenchyme scléreux. Il est homogène quand il est tout entier mou, ou tout entier dur, hétérogène quand il est formé alternativement de couches dures et de couches molles, comme dans le Bouleau, le Chêne, l'Erable, le Seringat (*Philadelphus*), etc. Il peut être d'abord tout entier mou et pourtant hétérogène, parce que çà et là une de ses assises, plus aplatie que les autres, prend, sur les faces latérales et transverses de ses cellules, des plissements échelonnés qui les engrènent fortement (fig. 476); il se constitue de la sorte un tissu plissé secondaire, dont les assises alternent avec les assises non plissées (Myrtacées, OÉnothéracées, Hypéricacées, beaucoup de Rosacées). Plus tard, ces assises de liège plissé passent ordinairement à l'état de liège dur.

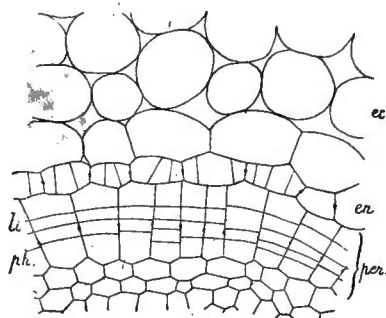


Fig. 476. — Portion d'une coupe transversale de la racine de l'Aigremoine (*Agrimonia Eupatoria*), montrant le début du périoderme péricyclique *per*; *li*, liège dont l'assise interne est plissée; *ph*, phelloderme; *ec*, écorce; *en*, endoderme (d'après Douliot).

Dans tous les cas, les cellules du liège demeurent d'abord vivantes, avec un protoplasme, un noyau, des leucites, et des hydroleucites; le jeune liège est donc transparent. Par la suite, au plus tard après une année, les cellules meurent, se vident et se remplissent d'air, qui les rend opaques; au début de leur altération, elles renferment quelquefois une substance brune plus ou moins foncée (Hêtre, Tilleul, Châtaignier, Poirier, etc.).

Dès qu'il est constitué, le liège, par son imperméabilité, intercepte l'arrivée des liquides dans les tissus primaires au-dessous desquels il se forme; ceux-ci se dessèchent par conséquent et meurent, puis se déchirent sous l'influence de la pression exercée sur eux par l'ensemble des tissus secondaires internes. C'est alors le liège, devenu ainsi extérieur, qui protège la racine. Plus tard, quand ses assises externes meurent progressivement de dehors en dedans, elles se déchirent à leur tour sous l'influence de la poussée interne et c'est à un liège de plus en plus jeune que passe le rôle protecteur. On reviendra plus loin sur ce sujet.

Les cellules du phelloderme demeurent aussi d'ordinaire disposées en assises concentriques et en séries radiales, qui continuent celles du liège à travers le méristème et l'assise génératrice (fig. 475 et 476). C'est même surtout à cet arrangement régulier qu'on les distingue nettement des tissus

primaires externes, notamment de l'écorce. Elles prennent, en effet, la plupart des caractères des cellules corticales. Elles gardent habituellement leur membrane mince et cellulosique, mais aussi l'épaississent quelquefois, tantôt sans la transformer en produisant du collenchyme, tantôt en la lignifiant et formant du parenchyme scléreux. Elles demeurent très longtemps vivantes et renferment des leucites, des grains d'amidon, des cristaux d'oxalate de chaux, etc. Le phelloderme épaissit donc le parenchyme de la racine et l'aide à remplir les fonctions d'assimilation, de réserve, de sécrétion, etc., qui lui sont dévolues.

Dans son cloisonnement alternatif, l'assise génératrice périodermique produit quelquefois exactement autant de cellules de méristème vers l'intérieur que vers l'extérieur; les deux feuilletts du périodermie comptent alors le même nombre d'assises, comme dans le Saule (*Salix*), etc. Mais le plus souvent, l'un des deux cloisonnements prédomine sur l'autre et les deux feuilletts sont très inégaux. Tantôt c'est le cloisonnement externe centripète qui l'emporte sur le cloisonnement interne centrifuge; après une cellule interne, il se fait successivement plusieurs cellules externes, avant qu'il se fasse de nouveau une cellule interne; le liège compte alors beaucoup plus d'assises que le phelloderme: Hêtre (*Fagus*), Chêne (*Quercus*), Staphylier (*Staphylea*), etc. Quelquefois même le cloisonnement commence par être exclusivement externe et centripète: il ne se fait d'abord que du liège. C'est plus tard seulement que s'opère le cloisonnement interne et centrifuge qui donne naissance au phelloderme: Platane (*Platanus*), Erable (*Acer*), Morelle (*Solanum*), la plupart des Pirées, etc. Enfin il peut arriver que ce dernier ne se forme pas du tout et que le périodermie se réduise au liège, comme dans le Nérion (*Nerium*), etc. Tantôt c'est, au contraire, le cloisonnement interne centrifuge qui l'emporte et le phelloderme compte beaucoup plus d'assises que le liège. Quelquefois il ne se produit même tout d'abord que du phelloderme sans liège. Cette prédominance inverse des deux feuilletts est en rapport avec la profondeur où se forme le périodermie, comme il sera dit plus loin.

**Lenticelles.** — Dans tous les cas, le périodermie se montre interrompu à de certains endroits par de petits corps arrondis, d'environ un millimètre de diamètre, qui proéminent à la fois en dedans et en dehors, en forme de lentilles biconvexes: on les nomme des *lenticelles*. A l'endroit d'une lenticelle, l'assise génératrice subéro-phellodermique se cloisonne avec plus d'activité sur ses deux faces et produit un méristème plus épais, d'où résulte une double saillie. En outre, le liège et le phelloderme qui résultent de la différenciation de ce méristème exubérant offrent un caractère particulier. Leurs cellules, sensiblement isodiamétriques et disposées comme toujours en séries radiales, s'arrondissent plus ou moins et laissent entre elles des méats pleins d'air; les cellules du liège se subérisent aussi plus tardivement et moins.

Il résulte de cette disposition que les lenticelles établissent une communication directe entre les méats aérifères des tissus primaires sous-jacents et l'atmosphère extérieure, ce qu'il est facile de vérifier directement par l'expérience. En un mot, les lenticelles sont les places perméables, les pores du périodermie.

**Lieu de formation de l'assise génératrice du périodermie.** — Rien n'est

plus variable que le lieu où prend naissance l'assise génératrice subérophello-dermique. En effet, toutes les assises cellulaires qui s'étendent depuis l'assise pilifère jusqu'au bord externe des faisceaux ligneux et libériens, peuvent, suivant les plantes, devenir génératrices du périoderme. C'est quelquefois, mais très rarement, dans l'assise pilifère, comme dans le Solidage (*Solidago*); le périoderme y est d'origine épidermique. Quelquefois c'est dans l'assise subéreuse, comme dans le Monstère (*Monstera*), le Jasmin (*Jasminum*), le Cycade (*Cycas*), etc. Plus fréquemment c'est dans l'assise corticale située immédiatement au dessous de l'assise subéreuse : Asphodèle (*Asphodelus*), Iride (*Iris*), Philodendre (*Philodendron*), Tornélie (*Tornelia*), Clusie (*Clusia*) (fig. 475), Ruyschie (*Ruyschia*), etc.; la subérisation secondaire continue alors, pour ainsi dire, la subérisation primaire. Quand il se forme ainsi à la périphérie de l'écorce, en exfoliant seulement soit la moitié externe de l'assise pilifère, soit cette assise tout entière, soit en même temps qu'elle l'assise subéreuse, le périoderme développe surtout son feuillet externe, son liège, très peu, quelquefois pas du tout, son phelloderme : il est surtout protecteur. Le liège y est tout entier mou dans l'Asphodèle, l'Iride, la Ruyschie, etc.; il est formé d'une alternance régulière d'assises molles et d'assises dures, fortement lignifiées et colorées en jaune, dans la Tornélie, le Scindapse, etc.

Le plus souvent, c'est-à-dire dans la grande majorité des Dicotylédones et des Gymnospermes, c'est dans le péricycle que s'établit l'assise génératrice périodermique (fig. 476 et fig. 477). Outre son liège, elle produit alors habituellement un phelloderme très développé. L'écorce primaire ne tarde pas à mourir et à s'exfolier tout entière, jusques et y compris l'endoderme, qui persiste quelque temps en cloisonnant ses cellules par des cloisons radiales (fig. 476), et ne se détache qu'en dernier lieu. C'est cette écorce perdue que le phelloderme a pour fonction de remplacer dans son rôle d'assimilation, de réserve, de sécrétion, etc. Ainsi dépouillée de son écorce primaire, réduite à son cylindre central revêtu par une fine couche de liège, la racine se trouve tout d'abord notablement amincie; mais plus tard elle reprend sa grosseur primitive et même va s'épaississant de plus en plus, à mesure que les deux assises génératrices qui agissent en elle vont accumulant leurs produits.

En résumé, le périoderme de la racine est quelquefois périphérique, à phelloderme peu développé et écorce persistante, le plus souvent péricyclique, à phelloderme très développé et écorce caduque.

**Différenciation du méristème secondaire interne. Liber et bois secondaires; rayons secondaires.** — Contrairement à ce qui a lieu pour le périoderme, l'assise génératrice interne affecte dans la racine une situation constante. Elle est formée de deux séries d'arcs ajustés bout à bout; les premiers, concaves en dehors, occupent le bord interne de chaque faisceau libérien et sont empruntés à l'assise externe du conjonctif du cylindre central;

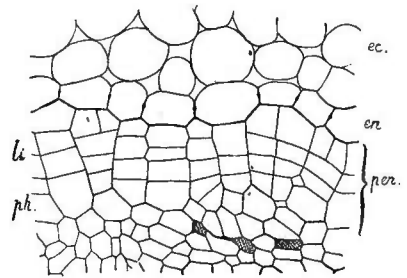


Fig. 477. — Portion d'une section transversale de la racine du Calophylle (*Calophyllum Calaba*), montrant le début du périoderme péricyclique *per.*; *li*, liège; *ph.*, phelloderme; *ec.*, écorce; *en*, endoderme.

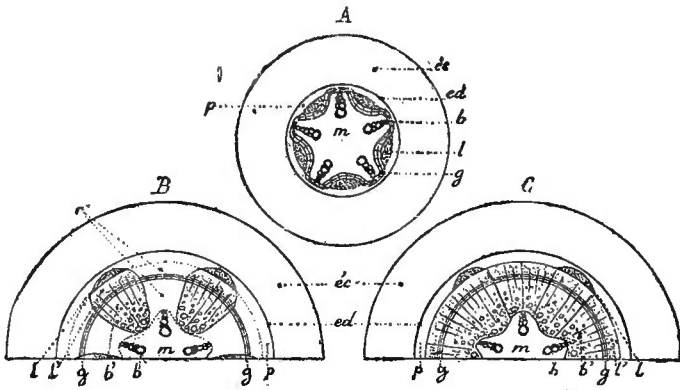


Fig. 478. — Figure montrant, en coupe transversale, la formation du liber, du bois et des rayons secondaires de la racine, dans les deux cas extrêmes B et C. A, début de l'assise génératrice libéro-ligneuse. *ec*, écorce; *ed*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber primaire; *b*, bois primaire; *m*, moëlle; *g*, assise génératrice; *l'*, liber secondaire; *b'*, bois secondaire; *r'*, rayons secondaires.

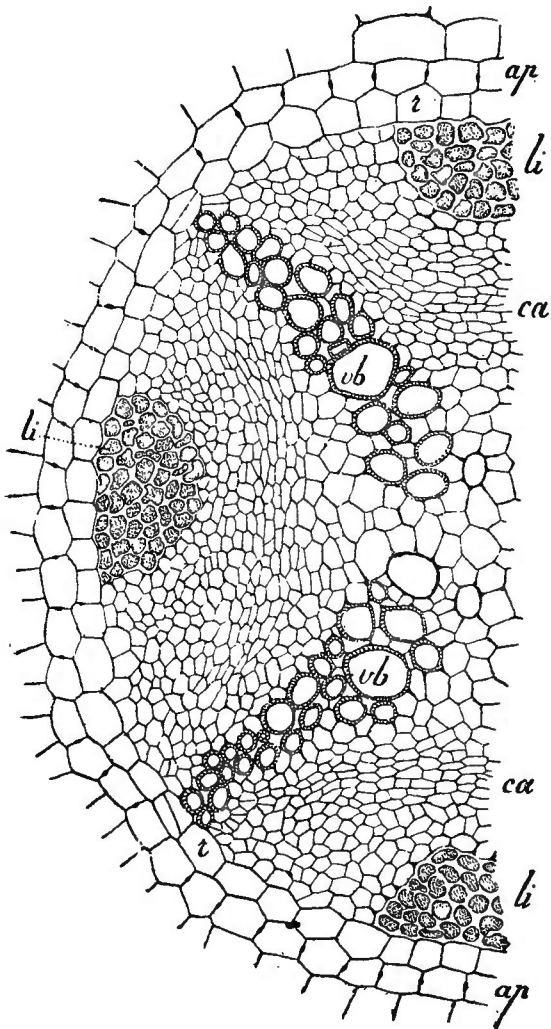


Fig. 479. — Moitié d'une section transversale d'une racine de Fève (*Faba vulgaris*), au début de la formation des tissus secondaires dans le cylindre central. Au bord interne de chaque faisceau libérien *li* s'est formé un méristème en forme d'arc concave en dehors, coupé en deux par l'arc générateur *ca*; *vb* faisceaux ligneux; *ap*, endoderme; *r r*, péricycle encore simple, dédoublé seulement en face de chaque faisceau ligneux.

les seconds, concaves en dedans, occupent le bord externe de chaque faisceau ligneux et sont empruntés à l'assise interne du péricycle, dédoublé d'abord à cet effet quand il est formé au début d'une seule assise. Tous ensemble, ils constituent une assise génératrice continue et sinueuse, passant en dedans du liber et en dehors du bois (fig. 478, A).

Les arcs générateurs intralibériens entrent en jeu les premiers et chacun d'eux produit, comme il a été dit (p. 715, fig. 474), un faisceau de méristème secondaire double, entre les deux moitiés duquel il demeure intercalé (fig. 478, A et fig. 479). Puis, le méristème externe, centripète, se différencie progressivement de dehors en dedans en un faisceau libérien secondaire, contenant des tubes criblés, des cellules de parenchyme et quelquefois des fibres de sclérenchyme; les premiers de ces éléments se trouvent accolés aux éléments les plus internes du liber primaire, de sorte que le liber secondaire est en quelque sorte la continuation du liber primaire. Le méristème intérieur, centrifuge, se différencie progressivement de dedans en dehors en un faisceau ligneux secondaire, contenant des vaisseaux, des cellules de parenchyme, et souvent des fibres de sclérenchyme (fig. 480). Les premiers de ces éléments se posent contre les cellules de la seconde rangée du tissu conjonctif interne. Les faisceaux ligneux secondaires alternent donc avec les faisceaux ligneux primaires; de plus, ils sont centrifuges, tandis que ceux-ci sont centripètes. En un mot, il se forme de la sorte un faisceau

libéroligneux secondaire en dedans de chaque faisceau libérien primaire. S'il s'est fait, à la fin de la période primaire, en dedans de chaque faisceau

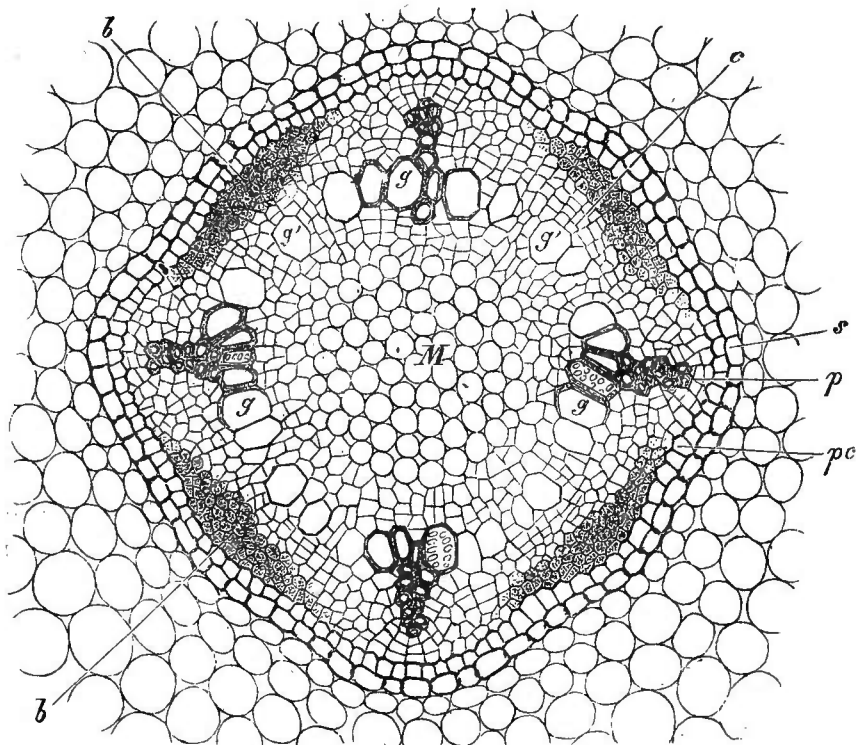


Fig. 480. — Section transversale de la racine terminale du Haricot (*Phaseolus multiflorus*), au début de la formation des tissus secondaires, mais un peu plus tard que fig. 479. Les arcs de méristème ont produit au bord interne les premiers vaisseaux secondaires *g*, *g'*, dont les latéraux *g* viennent s'appuyer contre les vaisseaux internes du bois primaire. Le péricycle *pc*, double en face du bois primaire, commence seulement à cloisonner ses cellules internes. *s*, endoderme; *m*, moelle; *b*, liber primaire.

libérien, un groupe de vaisseaux de métaxylème à la périphérie du conjonctif (fig. 480 et 481), c'est contre ce métaxylème que se posent les premiers vaisseaux secondaires. Le bois secondaire continue alors, de dedans en dehors, le métaxylème.

En se développant, chaque faisceau libéroligneux secondaire, solidement appuyé en dedans contre le conjonctif ou contre le métaxylème, refoule en dehors le faisceau libérien primaire auquel il est superposé. D'abord concave vers l'extérieur, l'arc générateur devient plan, puis convexe, et en même temps il arrive à faire partie de la circonférence qui passe en dehors des faisceaux ligneux primaires. Désormais, l'assise génératrice est circulaire. A partir de ce moment, les arcs générateurs extraligneux, jusque-là inactifs, se cloisonnent à leur tour et forment autant d'arcs de méristème qui rejoignent en un anneau continu les arcs de méristème antérieurement produits par les arcs générateurs intralibériens (fig. 481). Mais tandis que ces derniers continuent indéfiniment à produire du liber et du bois secondaires, les autres se différencient suivant les cas de deux manières différentes.

Tantôt ils se différencient en liber à l'extérieur, en bois à l'intérieur, absolument comme les arcs intralibériens continuent de le faire; il en résulte un anneau libéroligneux secondaire continu, extérieur aux faisceaux ligneux primaires et aux premiers faisceaux ligneux secondaires, intérieur aux faisceaux

libériens primaires et aux premiers faisceaux libériens secondaires : Pissenlit (*Taraxacum*), Garance (*Rubia*), If (*Taxus*), Cyprès (*Cupressus*), etc. Dans cet anneau, le nombre des faisceaux primaires se reconnaît facilement au nombre des proéminences que forment, sur le bord externe le liber primaire et le premier liber secondaire, sur le bord interne le premier bois secondaire (fig. 478, C).

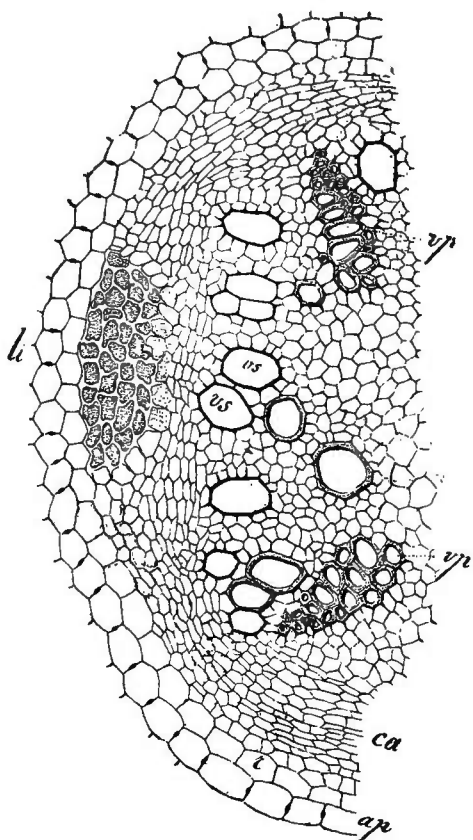


Fig. 481. — Moitié d'une section transversale de la racine du Pois (*Pisum sativum*), au début de la formation des tissus secondaires, mais plus tard que fig. 480. Les vaisseaux secondaires *vs* se différencient en dedans de chaque faisceau libérien *li*. Le péricycle *r*, triple en face de chaque faisceau ligneux *vp*, y a cloisonné plusieurs fois ses deux rangs internes et de la sorte les arcs générateurs intralibériens s'unissent, en dehors du bois primaire, en une assise génératrice continue *ca*, formant désormais un anneau de méristème.

distincts, le liber et le bois secondaires de la racine, à mesure qu'ils s'épais-

Tantôt ils donnent simplement, aussi bien en dehors qu'en dedans, un parenchyme secondaire à parois minces (fig. 478, B). Les faisceaux libéroligneux secondaires demeurent alors indéfiniment séparés l'un de l'autre par de larges rayons de parenchyme (fig. 482 et 483), comme ils l'étaient au début par les faisceaux ligneux primaires qui occupent maintenant le fond de chacun de ces rayons. Il en est ainsi, par exemple, dans la racine terminale de la Valériane (*Valeriana*), de l'Ortie (*Urtica*), de la Capucine (*Tropæolum*) (fig. 483), etc., avec deux faisceaux ; de Courge (*Cucurbita*), de Haricot (*Phaseolus*), de Liseron (*Convolvulus*), etc., avec quatre ; dans les racines latérales de Cierge (*Cereus*), Clusie (*Clusia*), Poivre (*Piper*), Courge (fig. 482), etc., avec un plus ou moins grand nombre.

Qu'ils s'unissent en un anneau continu ou qu'ils demeurent à l'état de faisceaux

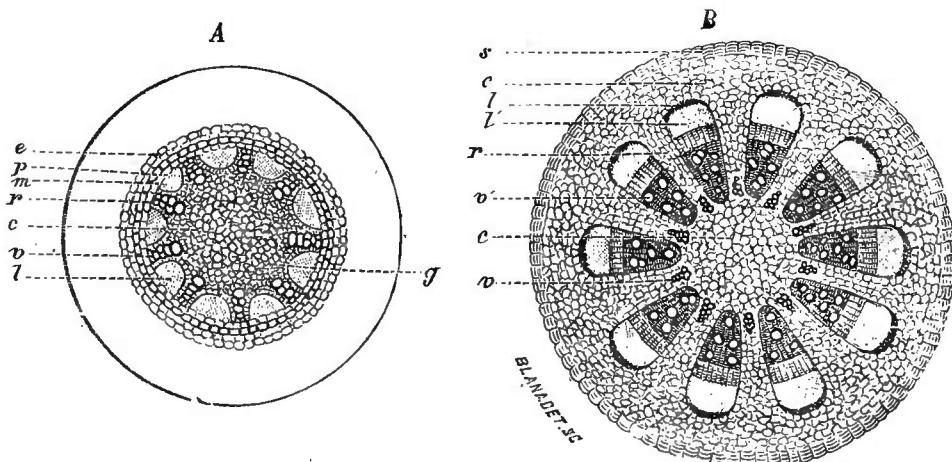


Fig. 482. — Sections transversales d'une racine latérale de Courge (*Cucurbita maxima*). A, avant le début des tissus secondaires. B, après le développement des faisceaux libéroligneux secondaires *lv*, séparés par les rayons secondaires *r*, et après l'exfoliation de l'écorce primaire *e*, qui est remplacée par le liège *s* et le pheloderme *e'*; *p*, endoderme; *m r*, péricycle; *l*, faisceaux libériens; *v*, faisceaux ligneux; *g*, arc générateur; *c*, parenchyme conjonctif.



sissent et s'élargissent, se partagent en compartiments par des rayons de parenchyme plus ou moins larges et plus ou moins hauts, formés de cellules allongées ordinairement dans le sens radial (fig. 483). Ces rayons peuvent être assez étroits pour n'avoir qu'une seule cellule en largeur, et assez bas pour ne compter qu'une ou deux cellules en hauteur, comme dans la plupart des Conifères. Ils sont d'autant plus nombreux et plus rapprochés qu'ils sont plus étroits et plus courts. Ils se prolongent d'une certaine profondeur dans le bois, à travers l'assise génératrice, jusqu'à la

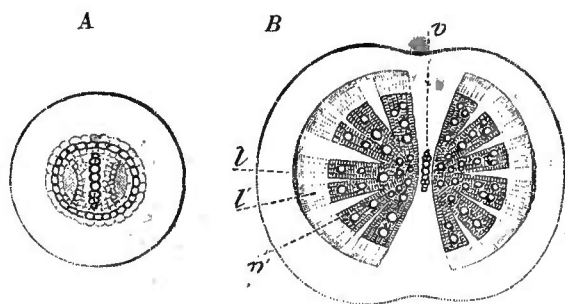


Fig. 483. — Section transversale d'une racine latérale de Capucine (*Tropaeolum majus*). A, avant l'apparition des tissus secondaires. B, après la formation des deux faisceaux libéroligneux secondaires 'v'; ces derniers sont subdivisés en compartiments par des rayons internes.

profondeur correspondanté dans le liber, partageant de la même manière les deux couches contemporaines. On les nomme *petits rayons*, ou *rayons internes*, pour les distinguer des *grands rayons*, ou *rayons externes*, qui, superposés aux faisceaux ligneux primaires, courent sans discontinuité dans toute la longueur de la racine. Le parenchyme ligneux et libérien secondaire se montre donc constitué de deux sortes de cellules: les unes mêlées aux vaisseaux et aux fibres du bois, aux tubes criblés et aux fibres du liber, dans les compartiments; les autres constituant les petits rayons qui séparent ces compartiments.

**Etat de la structure secondaire de la racine à la fin de la première année.** — Du jeu des deux assises génératrices dont nous venons d'étudier le fonctionnement résulte clairement la structure secondaire que l'on observe dans la racine à la fin de sa première année de végétation. Chez les Cryptogames vasculaires et les Monocotylédones, l'assise génératrice subéro-phellodermique se développe seule, l'assise génératrice libéroligneuse n'y apparaît jamais; c'est par conséquent à la production d'un périderme, toujours périphérique dans ce cas et à feuillet subéreux prédominant, que se réduit la formation des tissus secondaires à la fin de la première année et les années suivantes. La racine s'y épaisse donc très peu. Encore la production de ce périderme y est-elle assez rare. Chez les Cryptogames vasculaires, on ne l'observe que dans les Marattiacées et les Ophioglossées. Chez les Monocotylédones, elle se montre surtout dans les racines aériennes des Aroïdées, comme le Monstère (*Monstera*), le Philodendre (*Philodendron*), etc., et de certaines Amaryllidées, comme l'Imantophylle (*Imantophyllum*), etc., ainsi que dans diverses racines terrestres: Iride (*Iris*), Agave (*Agave*), Asphodèle (*Asphodelus*), Lis (*Lilium*), Smilace (*Smilax*), etc.

Dans la grande majorité des Dicotylédones et des Gymnospermes, au contraire, l'assise génératrice libéroligneuse fonctionne activement et ajoute ses produits au périderme, lequel est ici le plus souvent péricyclique et à phelloderme prédominant, pour épaisir plus ou moins fortement la racine à la fin de la première année. L'abondance de ces tissus secondaires, et par suite l'accroissement de diamètre du membre, varie d'ailleurs beaucoup suivant

les plantes. Tantôt leur apparition est très prompte ; la formation des méristèmes secondaires, notamment du méristème libéroligneux, commence quand la différenciation du méristème primitif est à peine terminée ; leur développement ultérieur se poursuit alors activement. Tantôt, au contraire, ils ne se forment que tardivement, longtemps après l'achèvement de la structure primaire, qui se conserve dans toute sa pureté sur une grande longueur, à partir du sommet de la racine ; leur développement ultérieur s'opère aussi avec lenteur. Il arrive même, dans ce dernier cas, qu'une fois formés les premiers faisceaux libéroligneux secondaires en dedans des faisceaux libériens primaires, les arcs générateurs cessent de se cloisonner, sans se réunir en dehors du bois primaire en une assise génératrice continue. Enfin, comme on l'a dit déjà, il y a des racines de Dicotylédones où il ne se fait aucun tissu secondaire : Nymphéacées, Nélombées, Renoncule (*Ranunculus*), Ficaire (*Ficaria*), Hottonie (*Hottonia*), Callitriche (*Callitriche*), Grassette (*Pinguicula*), Gunnère (*Gunnera*), Myriophylle (*Myriophyllum*), etc.

**Développement de la structure secondaire de la racine pendant les années suivantes. Couches annuelles du bois.** — Si la racine est vivace, ses deux assises génératrices cessent de se cloisonner à la fin de l'automne, demeurent inactives pendant l'hiver et recommencent à se segmenter au printemps suivant. Dans le cas ordinaire, où l'écorce primaire est exfoliée et où les deux assises génératrices dérivent du cylindre central (fig. 482, *B*), l'assise externe se reprend à former du liège en dehors et du phelloderme en dedans ; le liège nouveau double en dedans le liège ancien et le répare à mesure qu'il se déchire et s'exfolie ; le phelloderme nouveau épaissit le phelloderme ancien en s'y ajoutant. Le périderme va donc s'épaississant. L'assise interne se reprend de même à produire du liber en dehors et du bois en dedans ; le liber de seconde année double en dedans le liber de première année, tandis que le bois de seconde année se superpose en dehors au bois secondaire de première année. Cette double formation se poursuit jusqu'à l'automne, où s'opère un second arrêt, suivi d'une troisième reprise au printemps suivant ; et ainsi de suite. Les rayons internes formés la première année se continuent à travers le bois et le liber de seconde année et des années suivantes ; mais, en outre, il se fait dans la couche nouvelle, entre les premiers, de nouveaux rayons internes qui partagent la couche plus large en compartiments plus nombreux, de manière à maintenir un rapport sensiblement constant entre la place qu'ils occupent et celle des compartiments.

La racine va de la sorte s'épaississant chaque année davantage. Dans cet épaississement, la part des deux régions centripètes est faible, celle du liège parce qu'il se perd en dehors à mesure qu'il se produit en dedans, celle du liber parce que ses couches anciennes, molles et fortement refoulées vers l'extérieur, sont progressivement écrasées, réduites à l'état de minces feuillets de consistance cornée, dans lesquels les cavités des tubes criblés et des cellules du parenchyme qui les séparent sont complètement oblitérées. La part des deux régions centrifuges est plus considérable, parce que leurs tissus ne se perdent, ni ne s'écrasent. Le phelloderme ancien, tant qu'il demeure vivant, suit, en effet, en dilatant et cloisonnant ses cellules, l'expansion du

cylindre central. Mais c'est surtout le bois qui joue le principal rôle dans l'épaississement, puisque chaque année une couche nouvelle s'ajoute à l'extérieur des couches anciennes, dont la dimension et l'aspect ne changent pas.

Sur la section transversale, ces couches ligneuses annuelles se distinguent nettement, de sorte que, pour estimer l'âge d'une racine, il suffit de compter le nombre des couches concentriques de son bois secondaire. Cette distinction nette des couches provient de ce que chacune d'elles est constituée d'une manière différente sur son bord interne, formé au printemps; et sur son bord externe, produit à l'automne. Au printemps, où la transpiration et la chloro-vaporisation sont très actives à la surface des feuilles fraîchement épanouies, les vaisseaux qui sont, comme on sait (p. 640), les tubes conducteurs de l'eau, sont plus nombreux, plus larges et à paroi plus mince, tandis que le sclérenchyme est peu développé : le bois est lâche et mou. A l'automne, où la consommation d'eau est très amoindrie, les vaisseaux sont plus rares, plus étroits et à parois plus épaisses, tandis que le sclérenchyme est prédominant : le bois est serré et dur. C'est le brusque contraste entre le bois le plus dur d'une année et le bois le plus mou de l'année suivante, qui rend si frappante la ligne de démarcation des deux couches successives.

**Modifications de la structure secondaire de la racine.** — La marche générale de la formation des tissus secondaires, et par suite de l'épaississement de la racine avec les années, étant bien comprise, il faut étudier les principales modifications qu'elle subit suivant les plantes. Cependant nous n'entreprendrons pas ici l'analyse détaillée et comparative des diverses formes de tissus qui entrent dans la composition du périderme et dans celle du liber et du bois secondaires; cette question se représentera sensiblement dans les mêmes termes à propos de la tige et c'est alors qu'une fois pour toutes nous la résoudrons. Bornons-nous à signaler ici les particularités que l'on observe dans certaines racines, qui deviennent tuberculeuses à la suite d'une formation exubérante de tissus secondaires.

Ce renflement de la racine est dû à un développement local extraordinaire de l'appareil libéroligneux secondaire, et le caractère particulier de cet appareil, c'est que le parenchyme y prédomine beaucoup sur le tissu conducteur et sur le tissu scléreux. En même temps, c'est tantôt le liber qui se développe énormément, tantôt et plus souvent le bois.

Dans les racines de Pissenlit (*Taraxacum*), Garance (*Rubia*), Dauce (*Daucus*), Panais (*Pastinaca*), etc., le liber secondaire atteint un développement considérable et, dans ce liber, c'est le parenchyme qui forme la plus grande masse. Dans celles de Chou (*Brassica*), Radis (*Raphanus*), etc., au contraire, c'est le bois qui prédomine et il est principalement parenchymateux. Entre ces deux extrêmes, entre la Carotte (*Daucus Carota*) et le Navet (*Brassica Napus*), on trouve beaucoup d'intermédiaires : Rhubarbe (*Rheum*), Guimauve (*Althæa*), Scorsonère (*Scorzonera*), diverses Ombellifères, etc.

Considérons d'un peu plus près les racines tuberculeuses à bois prédominant (fig. 484). Les vaisseaux y sont toujours ouverts, à ponctuations aréolées quand ils se touchent, réticulés là où ils confinent à du parenchyme. Ils sont

entourés de quelques fibres peu épaissies, mais lignifiées, et au delà par des

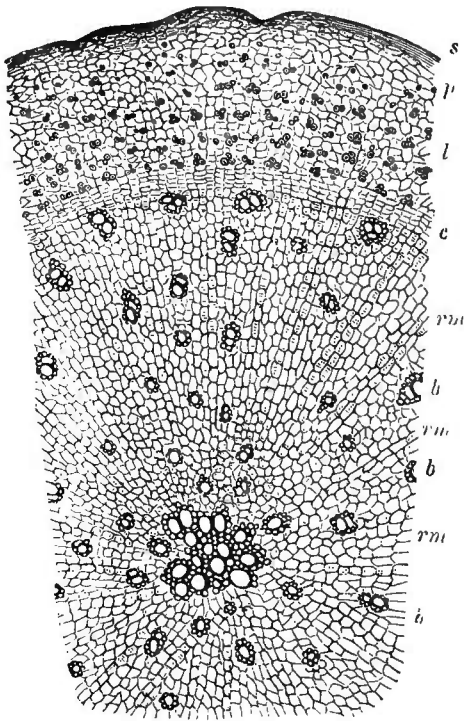


Fig. 484. — Portion d'une section transversale de la racine de Guimauve (*Althæa officinalis*), montrant la prédominance du parenchyme dans le liber et surtout dans le bois secondaire. *s*, liège; *p*, phelloderme; *l*, liber secondaire avec fibres éparses; *c*, assise génératrice; *b*, bois secondaire, ou le parenchyme des rayons se distingue nettement de celui des compartiments.

cellules de parenchyme ligneux. Les bandes ou compartiments ainsi formés sont séparés par des rayons internes. Tantôt les bandes ligneuses sont très étroites, composées presque uniquement de vaisseaux et de fibres; les rayons, au contraire, sont très larges et très hauts; la grande masse du parenchyme est donc du parenchyme de rayons, comme dans l'Ortie (*Urtica*), la Courge (*Cucurbita*), la Consoude (*Symphytum*), etc. Tantôt, et c'est le cas dans les vraies racines charnues, les rayons internes sont étroits (1-3 cellules de large) et courts (6-10 cellules de haut); la grande masse du parenchyme est donc du parenchyme ligneux proprement dit (fig. 484). La limite entre les rayons et le parenchyme ligneux demeure parfois très nette; le contenu même des cellules est différent comme dans la Rhubarbe (*Rheum*), le Painis (*Pastinaca*), etc. Ailleurs, elle est plus difficile à fixer et les deux formes du parenchyme passent l'une dans l'autre, comme dans la Scorsonère (*Scorzonera*), le Dauce (*Daucus*), le Radis (*Raphanus*), le Chou (*Brassica*), etc.

**Disposition des divers appareils dans la structure secondaire. Symétrie de cette structure.** — A une époque quelconque du développement secondaire que nous venons d'esquisser, les divers appareils se trouvent disposés comme il suit. Quand l'écorce primaire persiste, l'appareil tégumentaire est constitué par le liège périphérique de cette écorce primaire, joint à l'endoderme; quand l'écorce primaire s'exfolie, l'appareil tégumentaire est formé par le liège issu du péricycle. L'appareil conducteur est composé du liber secondaire non encore écrasé et exfolié, du bois secondaire tout entier, et du bois primaire. L'appareil conjonctif comprend l'écorce primaire, tant qu'elle persiste, et toujours le phelloderme; il faut y joindre les grands rayons, quand ils existent, et le parenchyme primaire central. Le stéréome est constitué par la sclérose du parenchyme central, ainsi que par le sclérenchyme libérien et ligneux secondaire.

Enfin l'appareil de réserve comprend, outre le phelloderme et les grands rayons, l'ensemble des petits rayons qui se développent chaque année dans la couche en formation pour se continuer ensuite les années suivantes à travers les couches nouvelles; il faut y ajouter le parenchyme des compartiments libériens et ligneux que les rayons séparent.

Comme ces divers appareils secondaires se développent symétriquement par rapport à l'axe de la racine, la symétrie par rapport à l'axe, constatée plus

haut dans la structure primaire (p. 676), se maintient à toute époque dans la structure secondaire.

**Tissus tertiaires de la racine.** — Quand une assise appartenant aux divers tissus secondaires dont on vient d'étudier la formation, après s'être différenciée en parenchyme et avoir plus ou moins longtemps fonctionné comme telle, redevient génératrice et recommence à se cloisonner, elle donne un méristème tertiaire qui, en se différenciant, produit des tissus tertiaires. En s'intercalant aux tissus secondaires, ceux-ci viennent compliquer la structure de la racine, à peu près comme les tissus secondaires l'ont compliquée en s'intercalant aux tissus primaires. Le méristème tertiaire peut provenir soit du phelloderme, soit du liber ou du bois secondaire. Dans l'un et l'autre cas, il peut en se différenciant donner naissance soit à un périderme tertiaire, soit à du liber et à du bois tertiaires. Citons-en quelques exemples.

**Périderme tertiaire. Formation du rhytidome.** — Il arrive souvent que l'assise génératrice du périderme, quand elle est péricyclique, après avoir fonctionné quelque temps à la périphérie du cylindre central, cesse de se cloisonner; ses cellules passent à l'état définitif en devenant soit du liège, soit du parenchyme. Il se fait alors, quelque part dans la profondeur du phelloderme, aux dépens d'une rangée de cellules qui recommencent à se cloisonner, une assise génératrice nouvelle. Celle-ci, fonctionnant comme la première, produit un méristème double, dont la différenciation donne une couche de liège tertiaire en dehors, une couche de phelloderme tertiaire en dedans. Ce liège profond tue le liège périphérique et toute la zone du phelloderme comprise entre les deux, comme ce liège périphérique avait autrefois tué l'écorce. Plus tard, cette seconde assise génératrice cesse à son tour de se cloisonner, et il s'en fait une troisième plus profondément dans le phelloderme; le troisième liège tue le second et toute la zone phellodermique comprise entre le second et lui. Quand ce phénomène s'est reproduit un certain nombre de fois, on arrive à la limite interne du phelloderme, qui est tout entier mortifié. C'est désormais à travers le liber ancien, aux dépens d'une rangée de cellules du parenchyme libérien demeurées vivantes, que la nouvelle assise génératrice subéro-phellodermique se constitue, et que plus tard elle recule de plus en plus, tuant à chaque fois tout ce qui est en dehors d'elle. Elle arrive de la sorte à se rapprocher toujours davantage de l'assise génératrice libéroligneuse dont, en définitive, elle ne se trouve plus séparée que par le liber secondaire le plus jeune. Désormais, ses progrès vers l'intérieur se règlent sur l'épaississement même du liber.

Entre la périphérie de la racine et le périderme tertiaire le plus profond s'étend de la sorte toute une série de couches mortes: d'abord une alternance de couches de liège et de couches de phelloderme, puis une alternance de liège avec phelloderme et de liber mort avec les divers éléments qui le constituent: fibres scléreuses, tubes criblés et cellules annexes, écrasés en feuillets cornés. A cette masse hétérogène de tissus morts, dont l'écorce exfoliée est la partie la plus externe, on donne le nom de *rhytidome*. Le plus souvent, une fois l'écorce exfoliée, le rhytidome persiste et s'accumule en une croûte de plus en plus épaisse à la surface de la racine, qu'il protège. Sans cesse dilaté par la pression interne qui résulte de la formation continue du bois et du liber, il se

fend dans sa région externe et ses crevasses deviennent de plus en plus profondes et larges. Il en est ainsi dans la plupart des arbres dicotylédones et gymnospermes. Quelquefois, au contraire, il est caduc comme l'écorce. Chaque année, il se détache par plaques ou par anneaux, laissant à nu la couche de liège vivant récemment produite par l'assise génératrice péridermique dans sa position actuelle, comme dans le Platane (*Platanus*), la Vigne (*Vitis*), etc.

**Faisceaux libéroligneux tertiaires dans le phelloderme.** — Dans les Chénopodiacées, les Amarantacées, les Nyctaginées, les Phytolaccées, etc., l'assise génératrice du liber et du bois secondaires cesse bientôt de fonctionner. L'assise génératrice péridermique, en revanche, se cloisonne très activement vers l'intérieur et donne une couche très épaisse de phelloderme. Puis, une assise profonde de ce phelloderme redevient génératrice, se cloisonne à la fois vers l'extérieur et vers l'intérieur, et forme un anneau double de méristème tertiaire qui produit, en certains points, du liber tertiaire en dehors et du bois tertiaire en dedans, dans les intervalles, du parenchyme tertiaire en dehors et en dedans : d'où un cercle de faisceaux libéroligneux tertiaires, séparés par des rayons de parenchyme tertiaire. Cela fait, cette assise génératrice cesse de fonctionner. Mais en dehors, dans le phelloderme, il s'en forme une nouvelle, qui donne un second cercle de faisceaux séparés par des rayons, puis s'éteint à son tour. Une troisième lui succède en dehors, puis une quatrième, une cinquième, une sixième, à mesure que le phelloderme va lui-même s'épaississant par le jeu de l'assise génératrice externe. A la fin de la première année de végétation, la racine tuberculeuse de la Betterave (*Beta*), par exemple, renferme de la sorte, en dehors de ses deux faisceaux libéroligneux secondaires normaux, dans son épais phelloderme, six ou sept cercles concentriques de faisceaux libéroligneux tertiaires, d'autant plus nombreux et plus petits qu'ils appartiennent à un cercle plus extérieur ; ces faisceaux sont séparés dans le sens du rayon, d'un cercle à l'autre, par du phelloderme, dans le sens de la tangente, dans chaque cercle, par du parenchyme tertiaire. C'est dans ce phelloderme et dans ce parenchyme tertiaire que s'accumule le sucre de Canne, mis en réserve pour les développements ultérieurs.

C'est de la même manière que, dans les racines âgées des Dragonniers (*Draecæna*) et des Alêtres (*Aletris*), il se forme des faisceaux libéroligneux tertiaires dans le phelloderme péricyclique : seul exemple jusqu'ici connu d'une production de liber et de bois secondaires dans la racine chez les Monocotylédones, où, comme on sait, l'assise génératrice libéroligneuse normale fait toujours défaut.

Chez un grand nombre de Convolvulacées vivaces, ou même annuelles (*Pharbitis hispida*), des faisceaux libéroligneux tertiaires se forment aussi dans le phelloderme (fig. 485), parfois même en plusieurs cercles, comme dans la Betterave, sans que pour cela l'assise génératrice interne cesse de produire continuellement du liber et du bois secondaires. De plus, ces faisceaux tertiaires épaississent pendant quelque temps leur liber et leur bois au moyen d'un arc générateur propre à chacun d'eux. Il en est de même dans certaines Cucurbitacées, comme l'Ecballe (*Ecballium*).

**Liber et bois tertiaires dans le bois secondaire.** — On a vu tout à l'heure

que le parenchyme libérien secondaire redevient souvent générateur, pour former des péridermes tertiaires. Le parenchyme ligneux peut de même donner naissance à un méristème tertiaire, qui se différencie ensuite en bois et en liber. C'est surtout dans certaines racines tuberculeuses, où le parenchyme ligneux est très développé comme on l'a vu plus haut (p. 725), que ce phénomène a été observé. Diverses Convolvulacées, comme le Liseron scammonée (*Convolvulus Scammonia*), l'Ipomée jalap (*Ipomœa Purga*), etc., par exemple, produisent dans leur bois secondaire âgé une ou plusieurs assises génératrices, qui forment autant de cercles plus ou moins réguliers de faisceaux

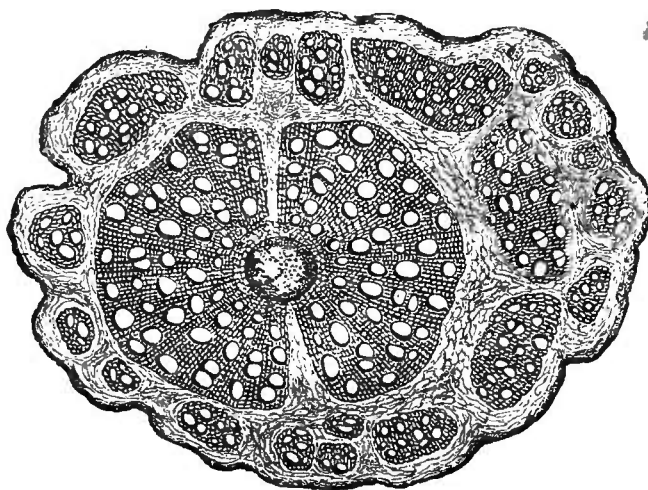


Fig. 435. — Section transversale de la racine de l'Ipomée turpeth (*Ipomœa Turpethum*), montrant un cercle de faisceaux libéroligneux tertiaires dans le phelloderme ; à droite, on voit un second cercle de faisceaux tertiaires en dehors du premier.

libéroligneux tertiaires, normalement orientés, c'est-à-dire tournant le liber en dehors et le bois en dedans. Il en est de même chez certaines Ombellifères, dans la Myrrhe (*Myrrhis odorata*), par exemple, avec cette différence, que les faisceaux tertiaires, sont orientés en sens inverse, c'est-à-dire tournent leur liber en dedans et leur bois en dehors. Les racines charnues de Bryone (*Bryonia*), de Rumice (*Rumex*), de l'Orpin reprise (*Sedum Telephium*), etc., sont le siège de productions tertiaires analogues dans leur parenchyme ligneux.

En étudiant la tige, où elles sont plus fréquentes, plus diverses et surtout mieux connues, nous aurons à revenir plus loin sur ces anomalies de la structure secondaire et tertiaire.

## SECTION II

### PHYSIOLOGIE INTERNE DE LA RACINE

#### § 5

#### Tension et fonctions internes de la racine.

**Tension de la racine.** — Les divers tissus et appareils, primaires, secondaires ou tertiaires, qui entrent, comme il vient d'être dit, dans la composition de la racine, y apportent leurs tensions propres, dues soit à la turgescence des cellules, soit à l'imbibition de leurs membranes (p. 670). Ces tensions se combinent et s'équilibrent dans une pression résultante, qui est la tension de la racine. Dans la région en voie de croissance, la tension est positive dans l'écorce, qui cherche à s'allonger davantage, négative dans le cylindre central, qui résiste plus ou moins à cet allongement. Dans les racines ordinaires à

croissance rapide, la différence est faible, sans doute parce que le cylindre central, tant que les vaisseaux n'y sont pas formés, est assez extensible pour obéir presque sans résistance à la traction de l'écorce. Mais quand la croissance est lente, comme dans les racines aériennes des Orchidées, Aroïdées, Clusiacées, etc., la tension relative est beaucoup plus forte. Aussi, quand on fend en long une de ces racines par une section, ou mieux par deux sections en croix suivant l'axe, voit-on chaque partie s'incurver en dedans. La même courbure a lieu si, après avoir découpé dans la racine une lame médiane, par deux sections longitudinales parallèles, on taille cette lame en deux suivant l'axe. Enfin si, dans chaque moitié de cette lame médiane, on isole l'écorce d'avec le cylindre central, on voit la première s'allonger pendant quelque temps, tandis que le second se raccourcit.

C'est sans doute en agissant sur cette tension de la racine dans la région de croissance, que les diverses causes externes développent dans ce membre les courbures qui ont été étudiées plus haut (p. 211 et suiv.). En diminuant la tension de l'écorce sur la face qui leur est directement exposée, la pesanteur, l'humidité, la pression, provoquent des flexions positives, géotropiques, hydrotropiques, etc. En augmentant cette tension sur la face irradiée, la radiation détermine des courbures négatives, phototropiques ou thermotropiques.

A mesure que la croissance se ralentit, la tension relative dont nous venons de parler diminue; elle s'annule et plus tard change de sens. Si l'on considère, en effet, une région plus âgée de la racine, où la croissance a pris fin, on s'assure que les choses sont renversées. C'est le cylindre central qui est en tension positive et qui s'allonge quand on l'isole; c'est l'écorce qui est en tension négative et qui se raccourcit quand on la sépare. Si l'on fend la racine dans cette région, les parties se courbent en dehors. La flexion est plus forte avec les racines aériennes qu'avec les racines terrestres.

Quand la racine produit dans son sein des tissus secondaires, il s'y développe en outre une tension transversale de plus en plus considérable; nous en traiterons plus loin à propos de la tige.

**Fonctions internes principales de la racine.** — La racine fixe la plante au sol. Elle absorbe dans le sol l'eau et les substances dissoutes. Elle conduit ce liquide du lieu d'absorption jusqu'à la tige où elle est insérée; en même temps elle ramène de la tige jusqu'à son extrémité en voie de croissance les substances plastiques qui sont le résultat de l'assimilation par les feuilles. Fixer, absorber et conduire, telles sont les trois fonctions principales de la racine.

La première a été étudiée (p. 211) pour tout ce qui concerne l'aspect extérieur du phénomène. Pour ce qui dépend de la structure, il suffira de remarquer que c'est au stéréome de la racine que le rôle de supporter l'édifice aérien de la plante est principalement dévolu. Plus il est développé, toutes choses égales d'ailleurs, plus le pouvoir fixateur de la racine est grand. Grâce aux formations secondaires qui, chez les Dicotylédones et les Gymnospermes arborescentes, ajoutent sans cesse de nouveaux stéréides aux anciens, l'appareil de soutien croît en force à mesure que le développement



et la ramification de la tige augmentent la charge qu'il a à supporter.

La seconde fonction a pour siège l'assise pilifère dont les cellules, à l'effet d'augmenter la surface absorbante, se prolongent ordinairement en poils; c'est une fonction externe, et à ce titre elle a été étudiée (p. 220) avec assez de détails pour qu'il n'y ait pas à y revenir. La troisième est une fonction tout interne, et c'est ici le lieu de l'examiner.

**Transport vers la tige du liquide absorbé dans le sol par la racine.** —

Une fois introduit dans les cellules de l'assise pilifère, le liquide du sol traverse horizontalement, conformément aux lois de l'osmose et de la diffusion, d'abord l'assise subéreuse encore perméable à ce niveau, puis l'écorce externe, puis l'écorce interne avec l'endoderme non encore subérisé à cette hauteur, enfin le péricycle et arrive au contact des faisceaux. Il pénètre dans les faisceaux ligneux, dont les vaisseaux, bouchés vers l'extrémité par le méristème où ils se terminent, le conduisent du sommet de la racine vers sa base, jusqu'à son insertion sur la tige. Les faisceaux ligneux primaires, auxquels s'adjoignent plus tard, chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, les vaisseaux de la portion ligneuse des faisceaux ou de l'anneau libéroligneux secondaires, sont les voies, et les voies exclusives, du courant ascendant. On le prouve de diverses manières.

On coupe à une certaine distance de sa pointe une racine assez grosse, mais dépourvue de tissus secondaires. A partir de la section, on enlève l'écorce, on évide le cylindre central, et l'on entaille le manchon qui reste, à l'endroit de chaque faisceau libérien, de manière à isoler les faisceaux ligneux. Cela fait, si l'on plonge dans l'eau la région réduite à ces filets, la tige feuillée attenante à la racine se conserve fraîche. Elle se fane, au contraire, si, dans la base émergée d'une racine entière plongée dans l'eau, on pratique à travers l'écorce, avec une aiguille coupante, la section de tous les faisceaux ligneux; l'écorce, le conjonctif et les faisceaux libériens, demeurés intacts, ne servent donc pas au transport. On peut encore couper vers son extrémité une racine attachant à une tige feuillée en voie de chloro-vaporisation active, et plonger la section dans une dissolution colorée, dans la fuchsine par exemple. Après quelques heures, si l'on pratique des coupes transversales à diverses hauteurs dans cette racine, on voit que le liquide coloré remplit les vaisseaux, dont il colore fortement les membranes lignifiées. Il y est tout d'abord exclusivement localisé; l'écorce, le conjonctif et les faisceaux libériens demeurent incolores (1).

Chemin faisant, les cellules voisines des faisceaux ligneux soutirent des vaisseaux par osmose l'eau et les matières dissoutes dont elles ont besoin. Sur le grand courant vertical s'insèrent donc un grand nombre de petits courants horizontaux dérivés, qui se dirigent aussi bien vers l'extérieur dans l'écorce à travers le péricycle et l'endoderme, que vers l'intérieur jusqu'au centre de la moelle. C'est la raison d'être de la sculpture des vaisseaux, d'assurer par les places minces le passage latéral des liquides, en même temps que leur soutien et le maintien de leur calibre, malgré la turgescence

(1) Ph. Van Tieghem : *Mémoire sur la racine* (loc. cit., p. 118, 179, et 277, 1871).

des cellules voisines, sont obtenus par les places épaissies et lignifiées. C'est aussi en vue de permettre le passage latéral des liquides des vaisseaux dans l'écorce, que l'endoderme, quand il est fortement épaissi et lignifié, garde des places minces en face des faisceaux ligneux, comme il a été dit p. 681.

Sous quelle impulsion le liquide, une fois introduit dans les vaisseaux et devenu ce qu'on appelle la sève, les parcourt-il dans toute leur longueur jusqu'à la tige? Il faut se rappeler que les phénomènes osmotiques dont l'assise pilifère d'abord et ensuite les autres assises de l'écorce sont le siège pendant l'absorption, joints à la forte turgescence des cellules qui en résulte, développent une pression qui foule le liquide dans les vaisseaux. Impossible vers la pointe, où les vaisseaux viennent se fermer dans le méristème, le mouvement du liquide, sous l'influence de cette poussée, ne peut se produire que vers la base du membre. Il est facile de mettre en évidence l'existence de cette poussée de bas en haut et d'en mesurer la force (1). On choisira des plantes douées d'un puissant système de racines et de faisceaux ligneux bien développés, par exemple : parmi les végétaux ligneux, le Bouleau (*Betula*), l'Érable (*Acer*), la Vigne (*Vitis*), et parmi les plantes herbacées, l'Hélianthe (*Hélianthus*), la Dahlie (*Dahlia*), le Ricin (*Ricinus*), la Courge (*Cucurbita*), le Maïs (*Zea*), etc.

Après le coucher du soleil, on tranche au ras du sol la tige de la plante; on déterre le pivot de la racine sur une étendue de quelques centimètres et l'on y adapte un tube de verre avec un manchon de caoutchouc! Bientôt la sève commence à sortir par la section, monte dans le tube et s'y élève de plus en plus haut; si le sol est maintenu humide et chaud, l'écoulement continue pendant six à dix jours. Dans les premiers jours, il devient de plus en plus abondant, atteint un maximum, puis va diminuant et enfin s'arrête tout à fait, en même temps que la racine s'altère et pourrit. Pendant le temps de l'écoulement, si l'on observe la section du pivot à la loupe, après l'avoir essuyée avec du papier buvard, on s'assure que le liquide ne perle que sur les faisceaux ligneux, s'il s'agit d'une Monocotylédone ou d'une Cryptogame vasculaire, à la fois sur les faisceaux ligneux primaires et sur la portion ligneuse des faisceaux libéroligneux secondaires, s'il s'agit d'une Dicotylédone ou d'une Gymnosperme. C'est surtout par les ouvertures des vaisseaux les plus larges qu'elle s'échappe : ce qui vient confirmer encore le résultat établi plus haut. L'eau ainsi expulsée a bien été, d'ailleurs, absorbée à mesure dans le sol par les poils absorbants qui couvrent les radicules; elle ne provient pas seulement de la provision contenue auparavant dans le corps de la racine. On en a la preuve directe en remarquant que la quantité d'eau fournie par la section, dans l'espace de quelques jours, atteint plusieurs fois le volume de la racine.

En été, le liquide expulsé dans ces conditions par les plantes annuelles ne tient en dissolution que des traces de matières organiques; on y décele facilement, au contraire, la présence de principes minéraux, notamment des nitrates, des sulfates, des phosphates, des chlorures, etc., de chaux, de

(1) Hales : *Statical Essays*, p. 109 et 113, 1731. — Hofmeister : *Flora*, 1862. — Sachs : *Physiologie végétale*, 1868. — Pfeffer : *Pflanzenphysiologie*, p. 119, 1881.

potasse, de magnésie, etc. : toutes substances que la plante tire directement du sol. Au printemps, au contraire, le liquide qui s'écoule d'une plante ligneuse, d'un Bouleau (*Betula*), par exemple, ou d'un Érable (*Acer*), contient aussi une notable proportion de sucre et de matières albuminoïdes. Il a absorbé ces substances dans les cellules du parenchyme du bois et des rayons, où elles s'étaient mises en réserve pendant l'hiver.

Si l'on ajuste à la racine un manomètre de forme appropriée (fig. 486), on voit que, même dans des végétaux de petite taille et où l'appareil ligneux n'est pas très développé, le liquide continue de s'échapper sous une pression de plusieurs centimètres de mercure. Ainsi la pression s'élève : dans le Haricot (*Phaseolus*) à 159<sup>mm</sup>, dans l'Ortie (*Urtica*) à 354<sup>mm</sup>, dans la Digitale (*Digitalis*) à 461<sup>mm</sup>. Dans certaines plantes ligneuses, comme la Vigne (*Vitis*), cette pression peut atteindre et dépasser une atmosphère. Encore ne mesure-t-on pas ainsi la poussée initiale, née du jeu des forces osmotiques dans la région des poils, mais seulement la pression que le liquide peut vaincre encore, une fois qu'il est arrivé à la base de la tige. Or il est évident qu'en parcourant la racine dans toute sa longueur il a déjà surmonté d'innombrables obstacles, dont la grandeur totale est inconnue.

Pour évaluer la quantité de liquide écoulee, on peut donner au tube ajusté à la racine la forme d'une étroite burette graduée, et si l'écoulement est assez abondant, lire d'heure en heure le nombre de centimètres cubés de la colonne. Mais par ce procédé, la pression exercée sur la section va sans cesse en croissant, ce qui change à tout instant les conditions du phénomène. Pour éviter cette variation de pression, on ajuste à la racine un tube dont la forme est représentée dans la figure 486, *R*; au lieu du manomètre, on fixe à la tubulure latérale un tube fin recourbé vers le bas et qui conduit dans une burette graduée. Si tous les tubes de verre sont remplis d'eau au début, il ne tombera dans la burette qu'autant de gouttes qu'il en sera sorti par la section, et la pression restera constante. En prolongeant le tube descendant jusqu'au niveau de la section de la racine, l'écoulement a lieu sous une pression nulle. Par cette disposition, l'on s'assure que l'intensité de l'écoulement subit des oscillations de jour en jour, aux diverses périodes d'une même journée, et même d'heure en heure. Les causes de ces oscillations, dues évidemment à des variations correspondantes dans l'activité des racines, sont encore ignorées.

Quand la racine est attachée à la base de la tige, le courant d'eau s'y déplace de la même manière et sous l'influence exclusive de la même poussée

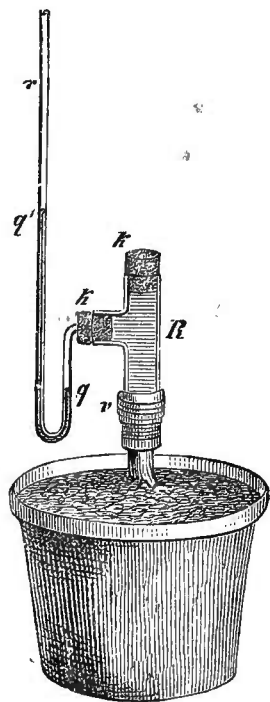


Fig. 486. — Appareil pour mesurer la force avec laquelle l'eau absorbée par la racine s'échappe par la section du pivot en *v*. On ajuste d'abord à la racine déterrée un tube de verre *R*, muni d'une tubulure latérale à laquelle on adapte avec un bouchon *k* un tube recourbé *r*. On remplit d'eau le tube *R*, on le ferme par un bouchon *k*, puis on verse du mercure dans le tube *r*. La différence de niveau *qq'* mesure la poussée de la racine (Sachs).

osmotique de bas en haut, toutes les fois que la consommation d'eau par la chlorovaporisation des parties aériennes ne dépasse pas le débit fourni par l'absorption osmotique des radicelles. Mais si la chlorovaporisation est plus forte que l'absorption, les choses se passent autrement. Coupons au ras du sol la racine d'une plante exposée au soleil, à l'heure de sa plus active chlorovaporisation, et ajustons comme plus haut un tube vertical au tronçon. Rien ne sort et, si l'on verse de l'eau dans le tube de verre, cette eau est aussitôt aspirée par la surface de section. En fixant un manomètre au pivot, on voit que la pression dans les vaisseaux est négative, inférieure à la pression atmosphérique. Il est évident que le tissu vasculaire de la racine a été épuisé par la chlorovaporisation antérieure à l'opération; il est pauvre en eau. Il faut alors attendre quelques heures pour voir perler le liquide sur la section et le phénomène suivre ensuite son cours normal. Dans une plante en pleine chlorovaporisation, le liquide des vaisseaux est donc soumis à deux impulsions de même sens, à la poussée de bas en haut due à l'osmose des poils radicaux et à l'appel de bas en haut dû à la chlorovaporisation des feuilles. C'est le concours de ces deux forces qui fait parcourir au liquide le chemin qui l'amène à la tige. Sous l'influence de cet appel d'en haut et de la diminution de pression qui en résulte dans les vaisseaux, la colonne liquide de ces derniers s'interrompt par des index d'air, et c'est un mélange de bulles d'air et d'index liquides qui s'y trouve renfermé au moment de la plus forte chlorovaporisation. Nous aurons à revenir sur cette question au sujet de la tige.

**Transport vers le sommet de la racine des substances plastiques venues de la tige.** — Les substances plastiques produites par le travail d'assimilation dont les feuilles sont le siège essentiel sont amenées de la tige dans la racine, et cheminent ensuite dans toute la longueur de ce membre et de ses ramifications, jusqu'à la pointe extrême. Ce transport descendant s'opère à l'intérieur des tubes criblés, renfermés exclusivement dans les faisceaux libériens chez les Cryptogames vasculaires et les Monocotylédones, à la fois dans les faisceaux libériens primaires et dans la moitié libérienne des faisceaux libéroligneux secondaires et tertiaires dans les Dicotylédones et les Gymnospermes. On a vu, en effet, que ces tubes sont remplis de substances albuminoïdes, de consistance épaisse et granuleuse, renfermant souvent des grains d'amidon ou d'amyloextrine. Ces matières, dépassant la région des poils, parviennent ainsi jusque dans le méristème, et jusqu'aux cellules mères de ce méristème, dont elles alimentent la croissance et le cloisonnement. L'impulsion qui les déplace lentement dans les tubes criblés n'est autre que l'appel déterminé par la lente consommation au lieu d'emploi. Il n'y a pas ici de poussée, comme pour le liquide clair des vaisseaux.

**Résumé des fonctions de transport.** — En résumé, tant que la racine conserve sa structure primaire, le transport des liquides et des substances nécessaires à la nutrition, qui est la fonction interne principale de la racine, s'y opère par deux séries de courants parfaitement rectilignes, de sens inverse et régulièrement alternes. Les uns, ascendants, dirigés du sommet à la base, ont leur siège dans les faisceaux ligneux, où se déplace rapidement un liquide

clair chargé surtout de matières minérales. Les autres descendants, dirigés de la base au sommet, passent dans les faisceaux libériens, où glisse lentement une matière pâteuse. Les premiers partent de la région des poils, les seconds dépassent ce niveau et parviennent jusque dans les profondeurs du méristème. Plus tard, quand l'organisation secondaire s'établit et se développe, les courants descendants ne font que grossir sur place, par adjonction de nouveaux tubes criblés. Les courants ascendants demeurent sans changement dans leur position primitive ; mais il s'en constitue de nouveaux sur la face interne des courants descendants et en superposition avec eux. Ceux-ci ne tardent pas à l'emporter sur les premiers et grossissent ensuite de plus en plus par adjonction de nouveaux vaisseaux. Enfin, dans quelques cas, on a vu qu'il s'établit de nouveaux courants doubles, ascendants et descendants, d'origine tertiaire, ordinairement dans le phelloderme, parfois dans le bois secondaire (Chénopodiacées, Amarantacées, Nyctaginées, Convolvulacées, etc.).

**Fonctions internes accessoires de la racine.** — Outre ces fonctions principales de fixer, absorber et conduire, la racine en remplit accessoirement un certain nombre d'autres, mécaniques, comme le soutien et la protection, ou chimiques, comme la sécrétion et surtout, lorsqu'elle se différencie en tubercule, la constitution d'une réserve nutritive pour les développements ultérieurs de la plante.

La racine se protège à l'aide de son assise subéreuse, surtout lorsqu'elle est cloisonnée et forme une couche subéreuse plus ou moins massive, quelquefois aussi à l'aide de son assise pilifère subérisée et persistante, surtout lorsqu'elle se cloisonne et forme un voile plus ou moins épais. L'endoderme, de son côté, surtout lorsqu'il sclérifie ses membranes, protège directement le cylindre central. Dans la période secondaire, le rôle protecteur est rempli par le liège seul, et plus tard à la fois par le rhytidome et le liège vivant.

La racine se soutient à l'aide des divers tissus lignifiés, primaires, secondaires ou tertiaires, qui peuvent se rencontrer, comme on l'a vu plus haut, tout aussi bien dans l'écorce que dans le cylindre central ; l'endoderme, notamment quand il est fortement scléreux, soutient en même temps qu'il protège. Protection et soutien sont deux fonctions mécaniques.

La sécrétion s'opère dans la racine à l'aide de divers tissus, primaires ou secondaires, dont l'ensemble compose l'appareil sécréteur de ce membre et qui se peuvent rencontrer, comme on l'a vu plus haut (p. 687), dans toutes les régions, depuis l'assise subéreuse jusqu'au centre de la moelle. L'assimilation du carbone a son siège dans l'écorce quand elle contient de la chlorophylle, ce qui arrive fréquemment quand la racine croît à la lumière, dans l'air comme chez les Aroïdées, les Orchidées, etc., ou dans l'eau comme chez la Mâcre (*Trapa*), la Lemne (*Lemna*), l'Azolle (*Azolla*), etc.

Enfin la mise en réserve a lieu dans toutes les portions du parenchyme cortical ou conjonctif non affectées aux trois premières fonctions précédentes. Quand la racine se tuberculise dès le début, en exagérant le développement soit de son écorce, comme dans la Ficaire ou les Orchides, soit de sa moelle comme dans l'Asphodèle et l'Hémérocalle, elle devient un dépôt spécial de substances nutritives mises en réserve pour les développements ultérieurs de la plante, ce

qu'on peut appeler un *réservoir nutritif* primaire. La nature des substances ainsi accumulées dans les cellules du parenchyme et la forme qu'elles y prennent sont très diverses. Dans la Ficaire, l'écorce a ses cellules bourrées de grains d'amidon. Dans l'Asphodèle, la moelle a ses cellules pleines d'un suc clair tenant en dissolution du sucre de Canne. Dans les Orchides, le parenchyme, qui résulte de la confluence des écorces des racines constitutives, contient de l'amidon dans certaines de ses cellules, de la gomme dans les autres.

Quand la racine s'épaissit plus tard par la formation de tissus secondaires, surtout si cette formation est assez exubérante pour provoquer la tuberculisation du membre, le parenchyme secondaire ou tertiaire se charge de substances de réserve, sucre de Canne (Betterave, Radis, Carotte, etc), amidon (Batate, etc), inuline (Dahlie), etc., et il se constitue de la sorte un réservoir nutritif secondaire.

Qu'ils soient renfermés dans un parenchyme primaire, ou dans un parenchyme secondaire ou tertiaire, les matériaux de réserve sont plus tard transformés et digérés sur place, le sucre de Canne par l'invertine, l'amidon par l'amylase, etc.; devenus ainsi assimilables, ils sont utilisés pour les développements ultérieurs. Accumuler des réserves et les digérer est donc une fonction interne accessoire de la racine.

## CHAPITRE IV

### LA TIGE

La morphologie et la physiologie externes de la tige ont été traitées au chapitre III du livre I<sup>er</sup> (p. 228 et p. 267). Il reste à étudier la morphologie interne, c'est-à-dire la structure de ce membre, et sa physiologie interne.

#### SECTION I

##### STRUCTURE DE LA TIGE

Établissons d'abord la structure de la tige à cette distance du sommet où le méristème primitif vient d'achever sa différenciation, c'est-à-dire sa structure *primaire*. Nous remonterons ensuite vers son extrémité pour chercher l'origine de cette structure primaire, puis nous redescendrons vers sa base pour constater les changements qui s'y introduisent par les progrès de l'âge et qui caractérisent sa structure *secondaire*. Enfin, nous étudierons comment les racines prennent naissance à l'intérieur de la tige et comment se raccordent les divers appareils qui composent ces deux membres.

#### § 1

##### Structure primaire de la tige (1).

Dans tout ce qui va suivre nous aurons exclusivement en vue la tige des plantes vasculaires et surtout celle des Phanérogames ; à la fin du paragraphe, nous dirons comment la structure se simplifie dans les Muscinées.

Lorsqu'elle a terminé la différenciation progressive de son méristème, la jeune tige, considérée au milieu d'un entre-nœud quelconque, se montre composée de trois régions : une assise périphérique de cellules spéciales qu'on

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 235, 1877, avec indication des nombreux travaux antérieurs, notamment : Mohl (1831 et 1833), Meneghini (1836), Unger, (1840), Nägeli (1858) Schacht (1859), Sanio (1861), Van Tieghem (1866 et 1872), Trécul (1869), Gris (1871), Dippel 1872), Russow (1872 et 1875), Schwendener (1874), etc. — Vesque : *Anatomie comparée de l'écorce* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, II, p. 82, 1876). — Falkenberg : *Vergleich. Untersuchungen über den Bau der Monocotyledonen*, Stuttgart, 1876. — Guillaud : *Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Monocotylédones* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, V, 1878). — Bertrand : *Théorie du faisceau* (Bulletin scient. du Nord, I, 1880). — Ph. Van Tieghem : *Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées* (Bull. de la Soc. bot., XXIX, 1882). *Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, I, 1885). — Morot : *Recherches sur le péricycle* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XX, 1885). — Je tiens compte aussi d'observations personnelles inédites.

nomme l'*épiderme*, un manchon mince et mou qui est l'*écorce*, un cylindre intérieur plus large et plus résistant qui est le *cylindre central* (fig. 487).

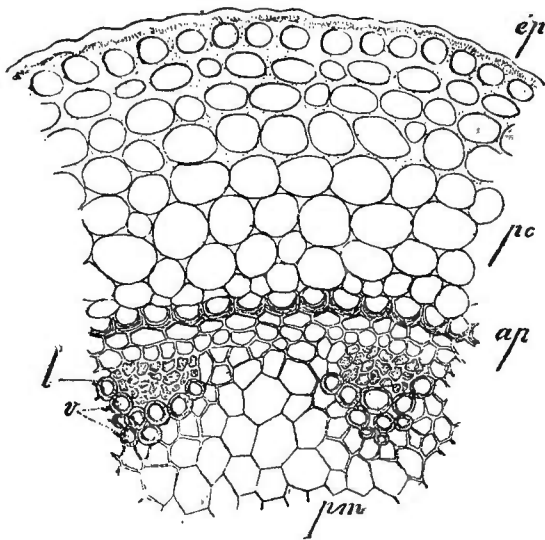


Fig. 487. — Portion d'une section transversale de la tige souterraine du *Maianthemum bifolium*. *ep*, épiderme; *pc*, écorce dont la zone externe est collenchymateuse sans méats; *ap*, endoderme à cellules épaissies en fer à cheval. Sous l'endoderme s'étend le péricycle, double dans cette plante; *lv*, faisceaux libéroligneux; *pm*, parenchyme conjonctif s'enfonçant entre les faisceaux en forme de rayons.

**Épiderme de la tige.** — L'épiderme de la tige est formé par une seule assise de cellules fortement unies entre elles latéralement et faiblement adhérentes à l'écorce, de façon qu'on en détache facilement de larges lambeaux.

Dans les tiges souterraines, cette assise est constituée uniquement par le tissu cutineux dont on connaît les caractères (p. 597). Dans les tiges aériennes, elle est encore formée en majeure partie par le tissu cutineux, qui souvent prolonge çà et là ses cellules en poils de diverses sortes, comme il a été dit à la p. 600; mais en outre elle renferme du tissu stomatique, c'est-à-dire des stomates

plus ou moins nombreux, dont la structure et le mode de formation ont été expliqués (p. 609 et suiv.). Ces stomates sont disposés en séries longitudinales et orientés de manière à diriger leur fente parallèlement à l'axe; quelquefois cependant la fente est transversale, comme dans le Gui (*Viscum*), la Casuarine (*Casuarina*), la Salicorne (*Salicornia*), etc. Ils sont souvent nombreux et rapprochés; on voit alors des bandes longitudinales riches en stomates alterner régulièrement avec des bandes sans stomates; les premières sont ordinairement en creux et forment des sillons, les secondes en relief et forment des côtes (Ombellifères, Graminées, Casuarine, Prêle, etc.). Ailleurs, au contraire, ils sont rares, séparés à plusieurs millimètres de distance, comme dans beaucoup de tiges ligneuses: Erable (*Acer*), Sureau (*Sambucus*), etc. Outre les stomates, l'épiderme des tiges aériennes renferme souvent aussi du tissu sécréteur en cellules isolées ou groupées, disposées soit dans la surface générale, soit dans les poils qui la hérissent.

Dans les tiges aquatiques submergées, l'épiderme, dépourvu à la fois de tissu cutineux et de tissu stomatique, est constitué dans toute son étendue par du parenchyme chlorophyllien.

**Écorce de la tige.** — L'écorce de la tige est constituée par un parenchyme formé de larges cellules à parois minces, de forme polyédrique, irrégulièrement disposées, laissant entre elles de petits méats, contenant souvent de la chlorophylle et des grains d'amidon. Ce tissu présente sensiblement les mêmes caractères dans toute son épaisseur; on n'y observe pas d'ordinaire cette zone interne, formée de cellules disposées à la fois en séries rayonnantes et en cercles concentriques, qui est si fréquente dans la racine. L'assise la plus interne, qui est l'*endoderme*, offre fréquemment, sur les faces latérales et trans-



verses de ses cellules, des plissements échelonnés et subérisés, qui la caractérisent comme tissu subéreux plissé et la rendent toute semblable à l'endoderme de la racine. Les cellules endodermiques contiennent souvent une grande quantité de grains d'amidon, alors même que le reste de l'écorce n'en renferme pas.

**Cylindre central de la tige.** — Le cylindre central commence par une assise de cellules alternes avec celles de l'endoderme, dont la membrane mince et sans plissements n'est pas subérisée ; c'est le *péricycle*. Contre le péricycle sont adossés en cercle un certain nombre de faisceaux équidistants, tous pareils, à section ovale élargie en dehors et rétrécie en dedans. Ils sont séparés latéralement l'un de l'autre par un parenchyme à parois minces, qui remplit aussi toute la région interne du cylindre et dont le péricycle n'est en somme que la rangée la plus extérieure. La région centrale de ce parenchyme, limitée en dehors par la circonférence inscrite aux bords internes des faisceaux, où les cellules sont plus larges et laissent entre elles de plus grands méats, est la *moelle* ; les prolongements rayonnants qui séparent latéralement les faisceaux sont les *rayons médullaires*, que le péricycle unit ensemble en dehors des faisceaux. Moelle, rayons médullaires et péricycle ne sont que les diverses parties d'un seul et même massif, dont le rôle principal est de réunir les faisceaux entre eux et à l'écorce, qui est par conséquent le *conjonctif* du cylindre central.

Chaque faisceau se compose de deux parties très différentes, mais intimement unies. La moitié externe, plus large et moins épaisse suivant le rayon, composée essentiellement de tubes criblés, est un faisceau libérien ; la moitié interne, plus étroite et plus étendue suivant le rayon, composée essentiellement de vaisseaux, est un faisceau ligneux. En un mot, ce sont autant de faisceaux libéroligneux collatéraux (p. 649).

Le liber du faisceau est formé de tubes criblés, diversement mélangés à des cellules de parenchyme. Les tubes externes sont plus étroits ; ceux qui suivent sont plus larges, bordés de petites cellules annexes (p. 636) et séparés çà et là par des cellules plus grandes. Enfin le liber se termine en dedans par une rangée de ces dernières cellules. Le développement de ces divers éléments libériens est centripète.

Le bois du faisceau commence au bord interne par des vaisseaux fort étroits, toujours fermés, annelés, spiralés ou réticulés, entourés et entremêlés de cellules de parenchyme. Puis viennent des vaisseaux de plus en plus larges, à mesure qu'on progresse vers l'extérieur, le plus souvent rayés, scalariformes, réticulés et ponctués ; les plus larges sont souvent ouverts. Ils sont d'habitude entourés par une bordure de cellules plates, et diversement entremêlés de parenchyme. Le développement de ces divers éléments ligneux est centrifuge.

**Appareils constitutifs et symétrie de structure de la tige.** — L'appareil tégumentaire de la jeune tige est constitué par l'épiderme et par l'endoderme ; l'appareil conducteur, par les faisceaux libéroligneux ; l'appareil conjonctif, à la fois par le parenchyme cortical, qui relie l'épiderme à l'endoderme, et par le parenchyme central, qui relie les faisceaux entre eux et à l'endoderme. L'appareil aérifère comprend l'ensemble des méats et lacunes de l'écorce et du parenchyme central. On étudiera plus loin la disposition du stéréome et de

l'appareil sécréteur. Ces divers appareils, et notamment l'appareil conducteur, où le nombre des faisceaux ne descend pas normalement au-dessous de deux, sont symétriques par rapport à l'axe de croissance. Il en résulte que la structure de la tige est, dans sa totalité, symétrique par rapport à cet axe.

Quand les feuilles sont verticillées, cette symétrie de structure se retrouve à toute hauteur, aussi bien au voisinage des nœuds mêmes, qu'au milieu des entre-nœuds. Il n'en est pas de même quand les feuilles sont isolées, parce qu'à chaque nœud la tige s'appauvrit du côté de la feuille et met ensuite quelque temps à réparer sa perte. Mais la symétrie se retrouve toujours si l'on s'affranchit de la perturbation apportée par les feuilles en considérant la tige dans une région où elle possède soit des entre-nœuds très longs, soit des feuilles assez petites pour que leur influence perturbatrice puisse être négligée (pédicelles floraux, etc.).

**Distinction de la tige et de la racine.** — On voit qu'entre la structure primaire de la racine et celle de la tige, il y a de grandes ressemblances ; on retrouve, en effet, dans la seconde les divers tissus de la première, avec la même symétrie. Mais il y a des différences aussi, parmi lesquelles deux surtout sont importantes : l'une superficielle, l'autre profonde. La tige a un épiderme simple, qui persiste dans sa totalité. La racine a un épiderme composé, qui tombe de bonne heure tout entier ou sauf son assise interne. La tige a ses faisceaux libériens et ligneux intimement superposés suivant le rayon en faisceaux doubles, libéroligneux, et le bois y est centrifuge. La racine a ses faisceaux simples, libériens et ligneux, séparés et alternes côte à côte, et le bois y est centripète.

**Course longitudinale des faisceaux à la périphérie du cylindre central (1).** — A la périphérie du cylindre central, sous le péricycle, les faisceaux libéroligneux courent tantôt parallèlement, tantôt plus ou moins obliquement à l'axe ; aux nœuds, ils s'unissent d'ordinaire tous ensemble par de petites branches horizontales. Abstraction faite de ces anastomoses transverses, quand on suit les faisceaux de bas en haut sur une assez grande longueur, on voit, à chaque nœud, certains d'entre eux émettre une branche latérale, puis après passer dans une feuille ; plus haut, la branche latérale produit de même une branche latérale, puis entre à son tour dans une feuille, et ainsi de suite. Il en résulte la formation d'autant de sympodes, sur les flancs desquels les terminaisons des branches successives paraissent comme autant de rameaux latéraux. Quelquefois l'extrémité du faisceau s'incurve en dehors, traverse l'écorce horizontalement et entre dans la feuille au nœud même où elle a produit sa branche latérale. Le plus souvent, au contraire, elle poursuit sa course ascendante, demeure tout d'abord dans le cylindre à côté de la branche qu'elle a produite, et c'est seulement après un parcours d'un ou de plusieurs entre-nœuds qu'elle s'incurve en dehors pour entrer dans une feuille. Le nombre des entre-nœuds ainsi traversés varie d'une plante à l'autre et dans une même tige suivant la région considérée, mais demeure constant dans une même région. Dans le premier cas, la tige ne

(1) Lestiboudois (1848), Nägeli (1858), Hanstein (1859), Geysler (1867), Kamienski (1876).

renferme dans son cylindre central qu'une seule sorte de faisceaux, tous sympodiques, qui lui appartiennent en propre, qui sont *caulinaires*. Dans le second, elle contient dans son cylindre central, intercalés aux précédents, un certain nombre de faisceaux directement destinés aux feuilles et qui s'y rendent plus ou moins tard sans se ramifier désormais dans le cylindre central, qui sont déjà *foliaires*. Les faisceaux caulinaires, qui, en se ramifiant en sympode, semblent réparer les foliaires à mesure qu'ils sortent du cylindre, sont dits aussi *réparateurs*; vers le sommet, soit que la tige continue ou qu'elle ait épuisé sa croissance terminale, ils envoient toutes leurs extrémités dans les dernières feuilles.

Si, à partir de l'une de ces dernières feuilles, on suit en descendant la marche d'un faisceau libéroligneux, on le voit traverser l'écorce, entrer dans le cylindre central, longer sa périphérie sous le péricycle et venir, après un certain nombre d'entre-nœuds, s'unir latéralement à un faisceau provenant d'une feuille plus âgée. Si ce dernier a déjà, avant cette union, traversé dans le cylindre un ou plusieurs entre-nœuds, on y distinguera désormais deux parties : l'une, située au-dessous du point d'attache, constitue un article du sympode caulinaire; l'autre, située au-dessus de ce point, n'est autre chose que le faisceau foliaire. Si, au contraire, la réunion a lieu au point même où le faisceau de la feuille plus âgée pénètre dans le cylindre central, ce dernier constitue dans toute sa longueur un article du sympode caulinaire; il n'y a pas de faisceau foliaire.

Suivant que l'on décrit la course des faisceaux libéroligneux de bas en haut ou de haut en bas, on est donc amené à se servir d'un langage différent, à parler par exemple de ramification progressive dans le premier cas, de réunion progressive dans le second. Il est nécessaire que l'élève se familiarise avec ces deux modes d'exposition; aussi est-ce à dessein que, dans ce qui va suivre, nous les emploierons tour à tour.

Chaque feuille reçoit quelquefois de la tige un seul faisceau; souvent elle en prend plusieurs : trois, cinq ou davantage. Ce nombre varie d'une plante à l'autre et dans une même tige suivant la région considérée; mais il se maintient assez constant dans une même région. Quand les faisceaux foliaires séjournent dans le cylindre central, l'ensemble de ceux qui sont destinés à la même feuille constitue à l'intérieur du cylindre ce qu'on peut appeler la *trace* de cette feuille; il y a donc des traces foliaires simples, unifasciculées, et des traces foliaires complexes, plurifasciculées. Quand, au contraire, les faisceaux foliaires s'échappent immédiatement du cylindre central, les feuilles n'ont naturellement pas de traces dans la tige. Dans le premier cas tout au moins, il est clair qu'il y a une relation déterminée entre le nombre et la disposition des faisceaux dans le cylindre et l'arrangement des feuilles à la surface. Quand les traces foliaires sont verticales, distinctes et contiguës, la disposition des faisceaux sur la section transversale de la tige n'est même pas autre chose que la projection horizontale de la disposition des feuilles. Mais le plus souvent la relation est plus indirecte et plus compliquée, parce que la course des faisceaux est oblique, parce que les traces sont séparées l'une de l'autre par des sympodes, enfin parce qu'elles enchevêtrent l'une dans l'autre leurs

faisceaux quand elles en ont plusieurs. Dans le second cas aussi, il existe une relation plus ou moins directe entre la disposition des faisceaux exclusivement caulinaires et l'arrangement extérieur des feuilles.

**Quelques exemples pour l'étude de la course des faisceaux.** — Pour faire comprendre à la fois la marche des faisceaux dans la tige et la relation de leur course longitudinale avec l'arrangement des feuilles, ce qui est l'un des sujets les plus importants de l'anatomie, représentons-la sur la surface du cylindre central développé et, pour fixer les idées, prenons quelques exemples.

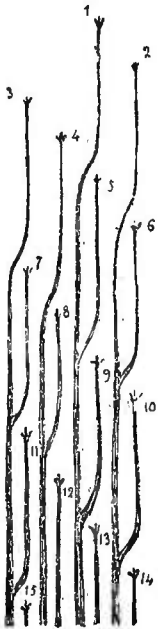


Fig. 488. — Course des faisceaux dans la tige du Samole (*Samolus littoralis*) (d'après Kamienski).

**1° Trace foliaire unifasciculée.** — Considérons d'abord le cas le plus simple, celui où la feuille ne prend qu'un seul faisceau, ce qui peut avoir lieu de deux manières : avec feuilles isolées, avec feuilles verticillées.

*a. Feuilles isolées.* — La figure 488 représente la marche des faisceaux à la surface du cylindre central développé, dans le Samole (*Samolus littoralis*) ; les feuilles y sont isolées suivant  $\frac{1}{4}$  à gauche. La tige contient quatre faisceaux verticaux, alternes avec les quatre séries de feuilles, ramifiés en sympode vers la droite. A chaque nœud, le sympode de gauche émet une branche sur son flanc droit, pour réparer celle qui vient de sortir et dans le prolongement de laquelle elle se place exactement. Cette branche séjourne pendant quatre entre-nœuds, puis s'échappe dans la feuille superposée à la première. Il en résulte qu'à tout niveau la section transversale de la tige contient huit faisceaux : quatre caulinaires et quatre foliaires alternés. Au lieu de monter, si l'on descend à partir du sommet de la tige, on voit le faisceau de chacune des quatre feuilles les plus jeunes 1, 2, 3, 4 descendre d'abord

verticalement l'espace de quatre entre-nœuds, jusqu'au-dessus de la feuille sous-jacente ; là, il s'incline à gauche, descend encore quatre entre-nœuds, puis s'unit latéralement au faisceau de la feuille sous-jacente au point où celui-ci, après avoir parcouru quatre entre-nœuds, s'incurve à gauche. Chaque faisceau descendant d'une feuille parcourt donc en tout huit entre-nœuds : quatre comme foliaire et quatre comme caulinaire. C'est ainsi que les quatre sympodes se forment d'abord, puis vont s'allongeant à mesure que de nouvelles feuilles s'épanouissent au-dessus des anciennes.

La figure 489 représente la marche des faisceaux dans la tige de l'Ibérède (*Iberis amara*), de l'Arabette (*Arabis albida*), du Jasmin (*Jasminum fruticans*), du Sarothamne (*Sarothamnus scoparius*), etc. Les feuilles y sont isolées suivant  $\frac{5}{13}$  à droite. Il y a cinq faisceaux caulinaires obliques, qui s'élèvent vers la gauche en forme d'hélice ondulée ou de sinussoïde, et qui se ramifient en sympode du côté droit. A chaque nœud, le faisceau de droite, au moment où de convexe il devient concave, détache sur son flanc droit une branche, qui monte en ondulant le long de huit entre-nœuds avant de s'échapper dans une feuille. Il en résulte que la section transversale de la tige contient à toute hauteur treize faisceaux : cinq caulinaires et huit foliaires. Au lieu de monter,

si l'on descend à partir d'une certaine feuille, de la feuille 23, par exemple, on voit le faisceau s'infléchir vers la droite, puis vers la gauche, puis de nouveau vers la droite en passant au-dessus de la feuille sous-jacente 10, pour s'unir

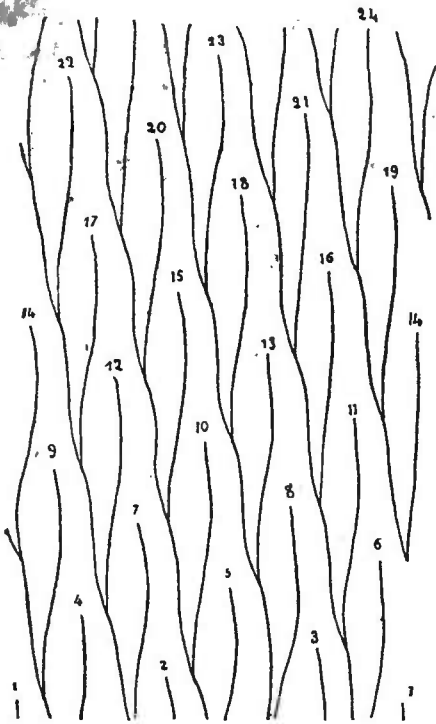


Fig. 489. — Course des faisceaux dans la tige de l'Ibéride (*Iberis amara*) (d'après Nägeli).

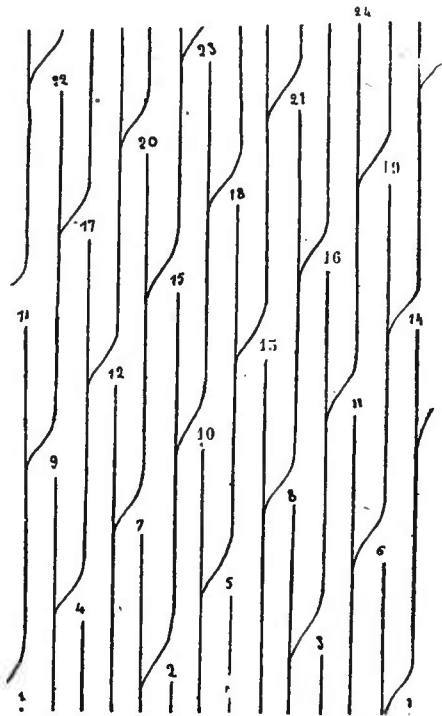


Fig. 490. — Course des faisceaux dans la tige de l'Osmonde (*Osmunda regalis*) (d'après de Bary).

aussitôt, après un parcours de treize entre-nœuds, au flanc gauche du faisceau qui descend de la feuille 18, au point où celui-ci, après avoir traversé huit entre-nœuds, exécute sa seconde flexion vers la droite. Le faisceau parcourt donc en tout treize entre-nœuds : huit comme foliaire, cinq comme caulinaire. Ce sont ces ajustements successifs des faisceaux les uns sur les autres, à mesure que de nouvelles feuilles se forment, qui produisent et allongent de plus en plus les sympodes. On voit aussi que chacun des sympodes hélicoïdes antidromes émet, tous les cinq entre-nœuds, une branche en divergence  $\frac{1}{13}$  ; au bout de soixante-cinq entre-nœuds, il se trouve donc avoir accompli le tour de la tige.

La même disposition  $\frac{5}{13}$  peut se trouver réalisée avec une course de faisceaux différente, comme le montre la figure 490, qui s'applique à l'Osmonde (*Osmunda regalis*) et à la Cryptométrie (*Cryptomeria japonica*). Ici, il y a huit sympodes homodromes en forme d'hélice ondulée ; tous les huit entre-nœuds, ils émettent une branche en divergence  $\frac{1}{13}$ , qui séjourne dans la tige pendant cinq entre-nœuds ; après cent quatre entre-nœuds, ils se trouvent donc avoir fait le tour de la tige dans le même sens que la spirale des feuilles. En d'autres termes, le faisceau qui descend de la feuille 23, par exemple, après avoir parcouru verticalement treize entre-nœuds, parvenu au-dessus de la feuille sous-jacente 10, au lieu de s'incurver à droite pour s'unir au faisceau qui descend de la feuille 18, comme dans le cas précédent, s'incurve à gauche pour s'unir au faisceau qui descend de la feuille 15, après que celui-ci a traversé

cinq entre-nœuds : c'est toute la différence. Il en résulte qu'ici le faisceau est foliaire pendant cinq entre-nœuds, caulinaire pendant huit entre-nœuds.

D'une façon générale, une disposition isolée quelconque avec divergence  $\frac{p}{n}$  peut être réalisée de deux manières, pour ainsi dire complémentaires, au moyen de sympodes flexueux enroulés en hélice, en d'autres termes au moyen de faisceaux qui descendent  $n$  entre-nœuds avant de s'unir vers la droite ou vers la gauche au faisceau d'une feuille plus ancienne. Si l'union s'opère dans le sens de la spirale des feuilles, c'est-à-dire dans le sens des divergences comptées suivant le plus court chemin, les sympodes sont antidromes; si elle a lieu en sens inverse, ils sont homodromes. Peut-être conviendrait-il de compter dans tous les cas les divergences, de fixer dans tous les cas le sens de la spirale des feuilles, chose arbitraire, suivant le sens d'enroulement des sympodes, chose réelle; d'une feuille à l'autre, on prendrait alors tantôt le plus court, tantôt le plus long chemin. Ainsi, dans les exemples précédents, la disposition serait  $\frac{8}{13}$  à gauche pour le Jasmin et le Sarothamne,  $\frac{5}{13}$  à droite pour l'Osmonde et la Cryptoméridée.

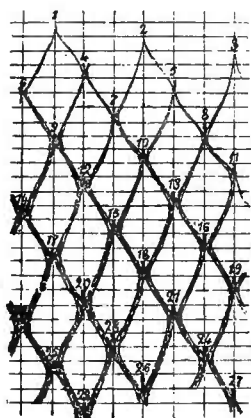


Fig. 491. — Course des faisceaux dans la tige de la Primevère (*Primula spectabilis*) (d'après Kamienski).

La figure 491 représente la marche des faisceaux à la surface du cylindre central de la Primevère (*Primula spectabilis*); c'est une disposition différente des deux précédentes. Les feuilles y sont disposées suivant  $\frac{3}{8}$  à gauche. Les sympodes, au nombre de sept, ondulent en forme de sinussoïde autour de la verticale en contrariant leurs courbures; ils se rencontrent et se soudent par leurs convexités, au-dessous de chaque feuille, à une distance d'un entre-nœud. Il en résulte un réseau à mailles en forme de parallélogramme, dont les petits côtés traversent obliquement trois entre-nœuds et les grands cinq. De chaque point de soudure s'échappe une branche qui, traversant l'entre-nœud supérieur, pénètre dans la feuille. Toute section transversale de la tige contient huit faisceaux : sept caulinaires et un seul foliaire.

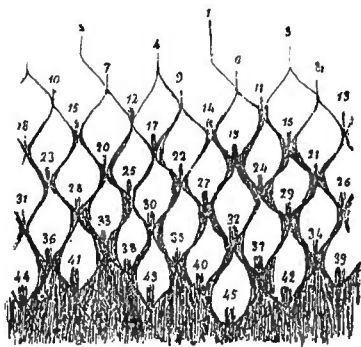


Fig. 492. — Course des faisceaux dans la tige de l'Androsace (*Androsace septentrionalis*). Dans la partie inférieure, les faisceaux sont réunis par des tissus secondaires (d'après Kamienski).

La figure 492 représente la même course, mais avec des feuilles disposées suivant  $\frac{5}{13}$  à droite dans l'Androsace (*Androsace septentrionalis*). Il y a douze faisceaux caulinaires en sinussoïdes inverses, soudés par leurs convexités en un réseau à mailles parallélogrammiques, le petit côté traversant cinq entre-nœuds, le grand huit. La section transversale contient treize faisceaux : douze caulinaires et un seul foliaire.

En résumé, quand les feuilles sont isolées, la course des faisceaux peut affecter trois modes, suivant que les sympodes sont : 1° isolés et verticaux; 2° isolés et enroulés en hélices onduleuses; 3° disposés en sinussoïdes verti-

cales et soudés en réseau aux points de ramification. Ces trois dispositions se retrouvent aussi dans le cas des feuilles verticillées.

*b. Feuilles verticillées.* — La figure 493 donne la marche des faisceaux dans la tige du Thuiier (*Thuja plicata*), où les feuilles sont opposées en croix. Il y a quatre sympodes isolés, en forme de sinusoïdes verticales contrariant leurs courbures. A chaque convexité se détache, du côté gauche, une branche qui

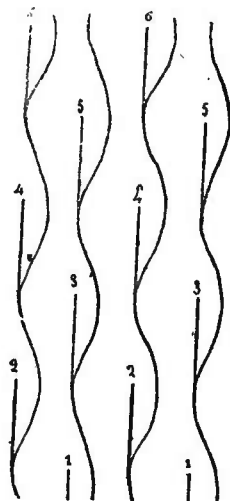


Fig. 493. — Course des faisceaux dans la tige du Thuiier (*Thuja plicata*) (d'après Geyler).

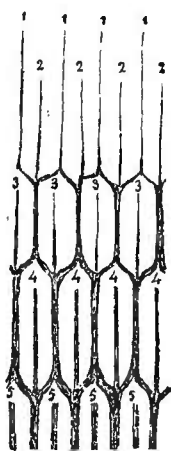


Fig. 494. — Course des faisceaux dans la tige de la Lysimaque (*Lysimachia vulgaris*) (d'après Kamiensiki).

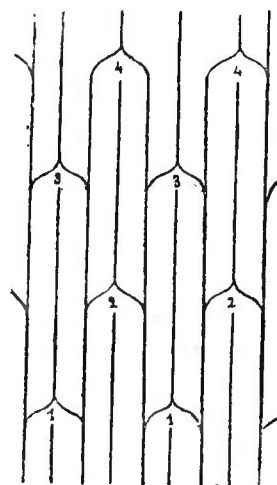


Fig. 495. — Course des faisceaux dans la tige du Céraiste (*Cerastium frigidum*) (d'après Nágeli).

ne parcourt qu'un entre-nœud avant de se rendre dans une feuille. Il en résulte que les feuilles sont disposées en paires alternes, et que la section transversale contient toujours six faisceaux : quatre caulinaires et deux foliaires.

Une disposition différente est offerte par la figure 494, qui s'applique à la Lysimaque (*Lysimachia vulgaris*). Les feuilles y sont verticillées par quatre. Dans chaque entre-nœud, il y a huit faisceaux : quatre foliaires destinés au verticille suivant et quatre caulinaires alternes. Au-dessus du nœud, chacun de ces derniers se trifurque : la branche médiane est le foliaire du nœud suivant; les deux branches latérales s'unissent deux par deux en un faisceau unique intercalé aux précédents. Il en résulte un réseau, dont les mailles en forme d'hexagones alternes ont la longueur d'un entre-nœud. Du sommet inférieur de chaque hexagone part le faisceau qui parcourt la maille pour se rendre à la feuille au voisinage du sommet suivant. La même disposition se retrouve : avec six faisceaux dans le Genévrier (*Juniperus*), où les feuilles sont verticillées par trois, avec quatre faisceaux dans le Callitre (*Callitris*), où elles sont opposées en croix.

Une troisième disposition, représentée par la figure 495, se rencontre fréquemment dans les tiges à feuilles opposées, par exemple chez beaucoup de Caryophyllées, comme le Céraiste (*Cerastium*), l'Alsine (*Alsine*) la Spargoute (*Spergula*), l'OEillet (*Dianthus*), le Silène (*Silene*), etc., dans le Frêne (*Fraxinus*), la Pervenche (*Vinca*), l'Apocyn (*Apocynum*), le Phloce (*Phlox*), la Callune (*Calluna*), le Fusain (*Evonymus*), la Véronique (*Veronica*), le Gaillet

(*Galium*), la Garance (*Rubia*), etc. Il y a quatre faisceaux caulinaires verticaux alternes avec les quatre séries de feuilles. Au-dessus de chaque nœud, tous les quatre émettent du côté des feuilles autant de branches, qui s'unissent par deux. Les deux faisceaux, ainsi formés dans le prolongement de ceux qui viennent de sortir, parcourent ensuite deux entre-nœuds avant de se réunir dans les deux feuilles superposées. La section transversale contient donc huit faisceaux : quatre caulinaires et quatre foliaires. Quand on les suit de haut en bas, on voit chaque foliaire, parvenu dans sa course descendante au-dessus de la feuille sous-jacente, se diviser en deux branches qui descendent à droite et à gauche du faisceau de cette feuille, pour s'unir à lui après sa propre bifurcation, c'est-à-dire après un parcours total de quatre entre-nœuds.

2° **Trace foliaire plurifasciculée.** — Considérons maintenant le cas compliqué, où la trace foliaire comprend plusieurs faisceaux.

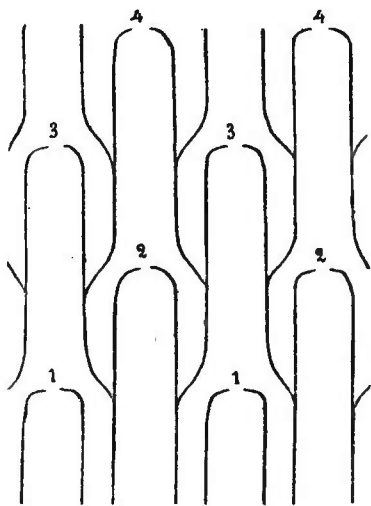


Fig. 496. — Course des faisceaux dans la tige de l'Épiaire (*Stachys angustifolia*) (d'après Nägeli).

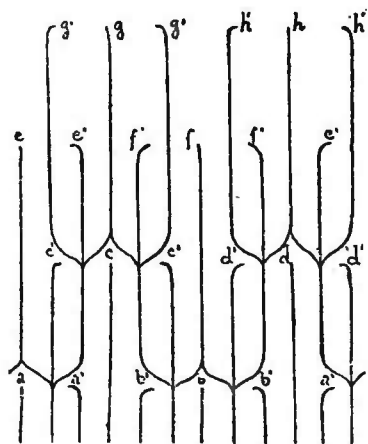


Fig. 497. — Course des faisceaux dans la tige de la Corée (*Dioscorea Batatas*). *a, b, c, d*, faisceaux médians ; *a', b', c', d', e', f', g', h, k*, faisceaux latéraux (d'après Nägeli).

La fig. 496 représente la course des faisceaux dans la tige de beaucoup de Labiées, comme l'Épiaire (*Stachys*), la Népète (*Nepeta*), la Mélisse (*Melissa*), la Sarriette (*Satureia*), etc. Les feuilles sont opposées en croix et prennent chacune deux faisceaux, qui s'unissent en un seul dans le pétiole. Il y a quatre faisceaux caulinaires, ondulant en sinusoïde autour de la verticale ; à chaque nœud, ils émettent une branche dressée qui se rend aux feuilles du nœud suivant. La section transversale contient donc huit faisceaux : quatre caulinaires et quatre foliaires.

La figure 497 montre la disposition des faisceaux dans une tige de Dioscoree (*Dioscorea Batatas*), où les feuilles sont opposées en croix et entraînent chacune trois faisceaux. On voit qu'au point de vue des faisceaux foliaires médians, les mêmes choses s'y passent comme dans le Céraiste (*Cerastium*) (fig. 495). La section transversale contient douze faisceaux : quatre caulinaires et huit foliaires dont quatre médians.

La figure 498 représente, vue en place dans la tige supposée transparente, la disposition des faisceaux dans la Clématite (*Clematis*), où les feuilles sont également opposées en croix et pourvues chacune de trois faisceaux. Il n'y a



seize faisceaux sur la section, au milieu de l'entre-nœud: deux foliaires qui sont médians des deux feuilles supérieures, quatre caulinares qui donnent au nœud même du nœud les branches pour les foliaires latéraux. La marche

est la même dans beaucoup d'autres plantes à feuilles opposées et à trace foliaire trifasciculée, comme l'Atragène (*Atragene*), l'Ortie (*Urtica*), le Chèvrefeuille (*Lonicera*), l'Érable (*Acer*), le Seringat (*Philadelphus*), le Tagète (*Tagetes*), le Houblon (*Humulus*), le Centranthe (*Centranthus*), le Pavier (*Pavia*), l'Euphorbe (*Euphorbia*), etc.

Considérons encore le cas où la feuille prend un plus grand nombre de faisceaux, où sa trace embrasse tout le pourtour du cylindre central, disposition dont les Ombeffères, avec leurs feuilles engainantes, nous offrent de nom-

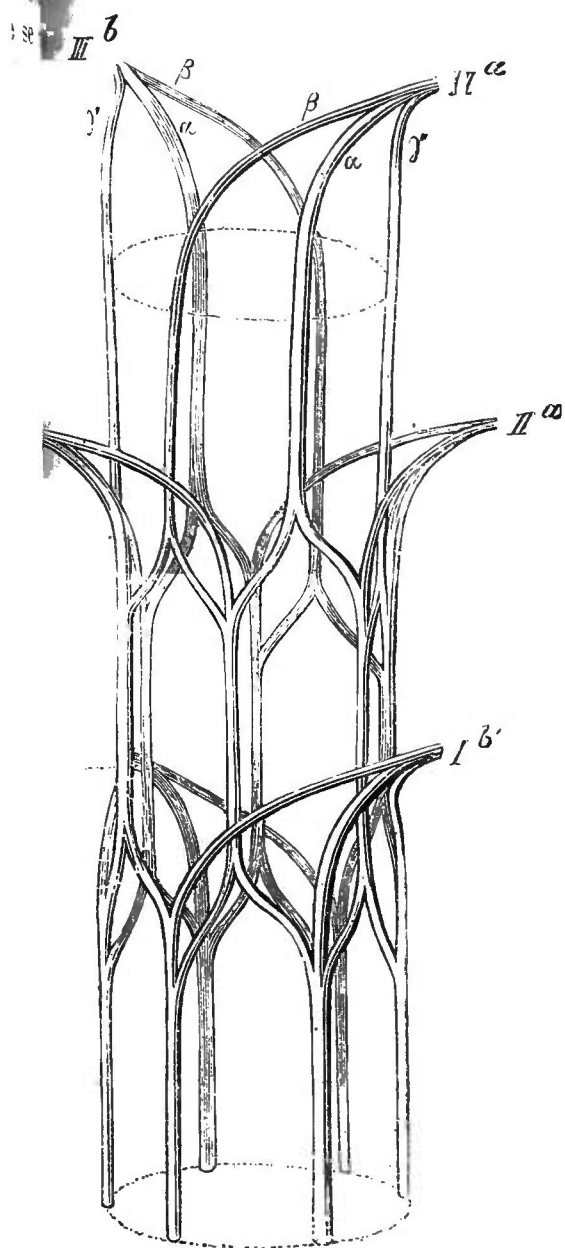


Fig. 498. — Course des faisceaux dans la tige de la Clématite (*Clematis integrifolia*); α, faisceaux médians; β, faisceaux latéraux (d'après Nägeli).

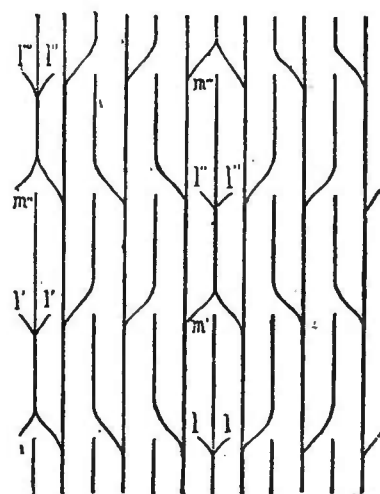


Fig. 499. — Course des faisceaux dans la tige du Fenouil (*Foeniculum officinale*); m, m', m'', faisceaux médians; l, l', l'', faisceaux marginaux (d'après Kamienski).

Deux exemples. La figure 499 montre la course des faisceaux dans la tige du Fenouil (*Foeniculum officinale*), dont les feuilles distiques prennent chacune six faisceaux. La tige a douze faisceaux en tout : six caulinares et six foliaires. Au nœud, le faisceau diamétralement opposé au médian se trifurque ; les deux branches latérales entrent immédiatement dans la feuille avec les cinq autres foliaires ; celle du milieu passe dans l'entre-nœud supérieur où elle constitue le foliaire médian de la feuille suivante. En même temps, les six caulinares prennent chacun une branche ; les trois situés à droite du foliaire médian émettent cette branche à gauche ; les trois situés à gauche l'émettent à droite.

Il en résulte que les deux branches voisines du foliaire médian convergent et s'unissent au-dessus de son point de départ pour le réparer.

**3° Pas de traces foliaires.** — Les figures 491 et 492, où les faisceaux foliaires ne demeurent dans le cylindre central que le court espace d'un entre-nœud, où la section transversale par conséquent ne contient qu'une seule trace foliaire, nous conduisent à considérer le cas où les faisceaux foliaires ne séjournent pas du tout dans le cylindre, où la section de la tige ne contient aucune trace foliaire. Il est alors indifférent, au point de vue de la structure de la tige, que la trace foliaire comprenne un ou plusieurs faisceaux.

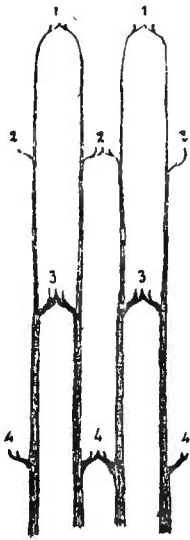


Fig. 500. — Course des faisceaux dans la tige du Mouron (*Anagallis arvensis*) (d'après Kamienski).

La figure 500 représente la marche des faisceaux dans le Mouron (*Anagallis arvensis*), où les feuilles sont opposées en croix. Il y a quatre faisceaux, tous caulinaires. A chaque nœud, il se relie deux par deux par un arc transverse, du milieu duquel partent horizontalement les trois branches destinées aux feuilles.

La même disposition se présente, à une différence près, chez un grand nombre de Fougères, comme certaines Cyathacées, beaucoup de Polypodiacées, l'Aneimie (*Aneimia*), etc. Ondulés en sinusoïdes et contrariant leurs courbures, les sympodes s'y soudent par leurs convexités et forment un réseau dont les mailles parallélogrammiques correspondent aux feuilles, absolument comme dans les figures 491 et 492. Si la feuille ne prend qu'un faisceau, celui-ci part du sommet inférieur de la maille et se dirige de suite dans l'écorce,

au lieu de faire, comme dans les figures citées, un court séjour dans le cylindre. Si elle en reçoit plusieurs, le médian part du sommet inférieur et les latéraux se détachent des bords de la maille, de plus en plus en haut à mesure que leur nombre augmente.

Qu'elle soit primaire, secondaire ou d'ordre quelconque, normale ou adventive, ordinaire ou diversement différenciée, qu'elle appartienne à une Cryptogame vasculaire, à une Gymnosperme, à une Monocotylédone ou à une Dicotylédone, la tige possède toujours la structure que l'on vient d'esquisser et qui est par conséquent sa structure générale et typique. Mais on y observe aussi, suivant sa nature, suivant le milieu où elle végète et suivant les plantes, un certain nombre de modifications de détail dont il faut connaître les plus importantes. Ces modifications intéressent les unes l'épiderme, d'autres l'écorce, d'autres plus nombreuses encore le cylindre central. Reprenons donc une à une, à ce point de vue, les diverses parties qui composent ces trois régions.

**Principales modifications de l'épiderme de la tige.** — Ordinairement simple, l'épiderme de la tige cloisonne quelquefois ses cellules parallèlement à la surface, de manière à former un épiderme composé de plusieurs rangs de cellules superposées : Bégonie (*Begonia*), Pépéromie (*Peperomia*), certains Figueiers (*Ficus*), etc.

Dans les tiges aériennes, il n'est pas rare, surtout chez les Dicotylédones, que

le protoplasme de toutes les cellules cutineuses de l'épiderme contienne des chloroleucites et des grains d'amidon. Dans les tiges submergées, où la cuticule et les stomates manquent, la chlorophylle et l'amidon se développent même d'ordinaire avec plus d'abondance dans l'épiderme que dans l'écorce : Cornifle (*Ceratophyllum*), Elodée (*Elodea*), Potamot (*Potamogeton*), Renoncule d'eau (*Ranunculus aquatilis*), etc. Chez les Zostères (*Zostera*) et Cymodocées (*Cymodocea*), qui vivent plongées dans la mer, la chlorophylle se produit même exclusivement dans l'épiderme. Dans les rhizomes, l'épiderme est à la fois dépourvu de chlorophylle et de stomates.

On a traité plus haut des modifications de forme et de structure qui peuvent affecter les poils épidermiques (p. 600), les stomates (p. 609), ainsi que les cellules annexes des poils et des stomates (p. 600 et 611), avec assez de détails pour n'avoir pas à y revenir. Ajoutons seulement qu'en dehors des poils, des stomates et de leurs cellules annexes, l'épiderme présente quelquefois çà et là des cellules différentes de la forme ordinaire. Chez la plupart des Graminées, par exemple, les bandes d'épiderme dépourvues de stomates ont deux espèces de cellules régulièrement alternes, les unes longues, les autres courtes, aussi larges que longues, solitaires ou associées par paires. De même, chez les Cypéracées, les bandes d'épiderme sans stomates offrent une ou deux séries longitudinales de cellules qui diffèrent des autres par leur face externe moins saillante et surtout par leur face interne qui proémine vers l'intérieur en forme de cône fortement épaissi.

Ailleurs, l'épiderme renferme çà et là des cellules sécrétrices soit dans ses poils, comme il a été dit (p. 619), soit çà et là dans sa surface plane, solitaires ou groupées, et dans le premier cas faisant parfois une forte saillie dans l'écorce, comme on l'a vu (p. 570, fig. 381), pour les cellules à cystolithes des Urticacées et des Acanthacées.

**Principales modifications de l'écorce de la tige.** — L'écorce se réduit quelquefois à deux ou trois rangs de cellules entre l'épiderme et l'endoderme, comme dans la Capucine (*Tropæolum*), etc. Ailleurs, au contraire, elle s'épaissit énormément, soit seulement sur certaines places isolées, en formant des mamelons ou des pointes revêtues par l'épiderme et qu'on nomme en général des émergences (p. 69), comme les aiguillons des Rosiers (*Rosa*), soit sur certaines lignes longitudinales, en produisant autant d'ailes latérales, comme dans l'Épiphyllie (*Epiphyllum*), la Gesse (*Lathyrus*), etc., soit sur tout le pourtour, en rendant la tige tuberculeuse (diverses Cactées, Euphorbes cactiformes, etc.). Les émergences sont parfois assez étroites pour simuler un poil massif; il n'est pas rare qu'elles portent alors un poil à leur sommet (Ortie, Houblon, p. 601, fig. 409).

**1° Lacunes de l'écorce.** — Dans les plantes aquatiques ou marécageuses, les méats de l'écorce grandissent beaucoup et se fusionnent ou se développent en canaux ou en chambres aérifères, séparés ordinairement par une seule épaisseur de cellules. Toujours interrompus aux nœuds par un disque de parenchyme, dans l'épaisseur duquel s'échappent les faisceaux foliaires, ces canaux aérifères sont tantôt continus dans toute la longueur d'un entre-nœud : Cornifle (*Ceratophyllum*), Myriophylle (*Myriophyllum*); Pesse (*Hippuris*),

Limnanthème (*Limnanthemum*), Zostère (*Zostera*), Nélombe (*Nelumbo*), etc., tantôt fréquemment entrecoupés par des assises transversales de cellules séparées par des méats, en un mot par des diaphragmes percés à jour : Marsilie (*Marsilia*), Potamot (*Potamogeton*), Massette (*Typha*), Pontédérie (*Pontederia*), Butome (*Butomus*), Fluteau (*Alisma*), etc. Ailleurs, c'est par destruction locale des cellules qu'il se fait dans l'écorce

des chambres aérifères (Prêles, fig. 501, beaucoup de Cypéracées et de Graminées, etc.). Dans tous les cas, cette écorce lacuneuse allège la tige.

## 2° Stéréome cortical.

— Chez un grand nombre de plantes aériennes, au contraire, l'écorce acquiert une plus grande solidité. A cet effet, elle différencie certaines de ses cellules soit en collenchyme, soit en parenchyme scléreux, soit en sclérenchyme : en un mot, elle produit du stéréome.

Tantôt le stéréome se limite à la région externe, située sous l'épiderme, soit en faisceaux parallèles (fig. 442, *b*) laissant entre eux des bandes de parenchyme vert auxquelles correspondent les stomates de l'épiderme

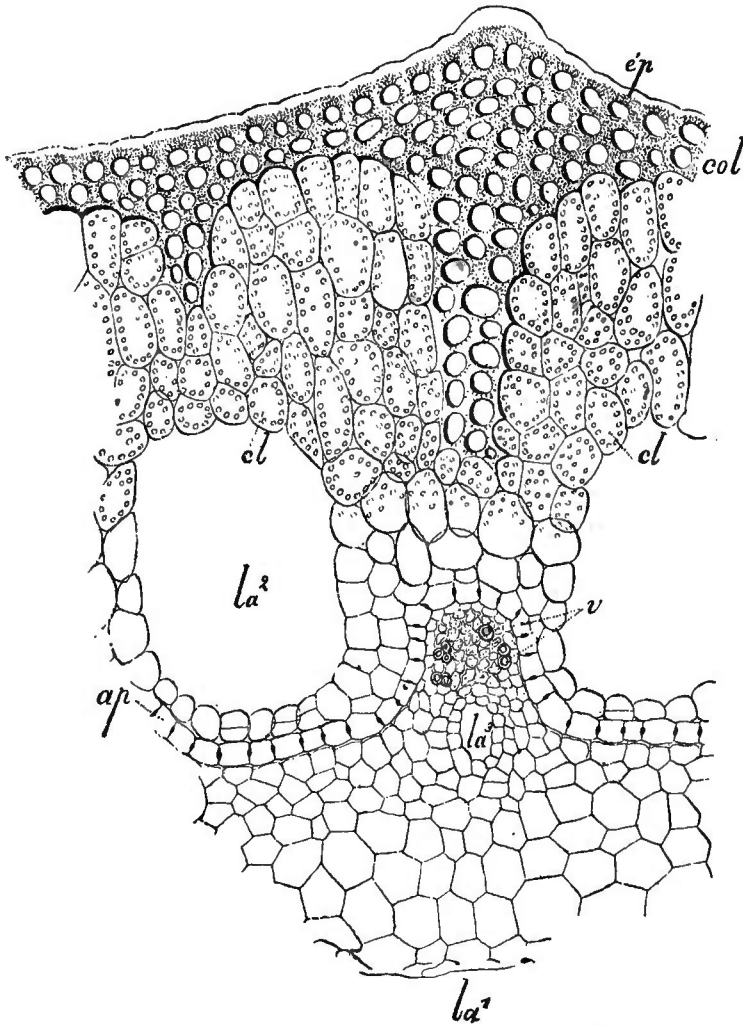


Fig. 501. — Portion de la section transversale de la tige de la Prêle d'hiver (*Equisetum hiemale*). — *col*, collenchyme sous-épidermique envoyant vers l'intérieur des saillies en regard des faisceaux du cylindre; *cl*, parenchyme cortical à chlorophylle; *la²*, lacunes de l'écorce; *ap*, endoderme enveloppant à demi les faisceaux. Ceux-ci sont presque concentriques, les vaisseaux *v* remontant de chaque côté sur les flancs du liber; tous les vaisseaux internes sont dissociés, déchirés et remplacés par une lacune *la³*. Le parenchyme conjonctif est creusé au centre d'une grande lacune *la¹*.

(Ombellifères, diverses Aroïdées, etc.). Là, c'est du sclérenchyme, étendu en une couche continue formée soit de cellules courtes, comme chez beaucoup de Palmiers et de Dicotylédones ligneuses, soit de fibres, comme dans la Casuarine (*Casuarina*), la Prêle (*Equisetum hiemale*), etc., ou concentré en faisceaux parallèles, comme chez les Cypéracées, le Jonc (*Juncus*), le Spartier (*Spartium*), etc. Ailleurs, c'est du parenchyme scléreux dont les cellules renferment de l'amidon, comme dans certaines Fougères, notamment l'Osmonde (*Osmunda*), etc.

Tantôt, au contraire, le stéréome se différencie dans la profondeur de l'écorce, soit en faisceaux épars, comme chez divers Potamots (*Potamogeton*), beaucoup de Palmiers, dans le rhizome d'Acore (*Acorus*), etc., soit en fibres isolées, simples ou rameuses : beaucoup de Gymnospermes, certaines Euphorbes (*Euphorbia rhipsaloides*), etc. Les poils scléreux en navette qui, chez les Monstérées, remplissent comme on sait les méats de l'écorce (fig. 436), les poils scléreux étoilés des canaux aérifères des Nymphéacées et du Limnanthème (*Limnanthemum* (fig. 435), les poils spiralés qui occupent la même situation dans les Crins (*Crinum*) (fig. 437), appartiennent aussi au stéréome cortical. Il en est de même des grandes cellules spiralées qui s'étendent longitudinalement dans l'écorce des Népenthés (*Nepenthes*) et transversalement dans celle des Salicornes (*Salicornia*).

Qu'ils soient sous-épidermiques ou profonds, les faisceaux de stéréome cortical ont souvent une relation déterminée avec les faisceaux libéroligneux du cylindre central, ou du moins avec certains d'entre eux, auxquels il sont régulièrement superposés. Ainsi, dans la tige des Ombellifères, les faisceaux de collenchyme sous-épidermique sont superposés aux faisceaux du cylindre. De même, l'écorce des Viciées contient dans sa profondeur deux faisceaux de sclérenchyme superposés aux faisceaux médians des deux séries de feuilles. Les saillies internes de la couche de stéréome sous-épidermique correspondent aussi aux faisceaux libéroligneux du cylindre (fig. 501).

3° **Faisceaux libéroligneux corticaux.** — Mais la modification la plus remarquable que l'écorce présente, c'est quand elle contient des faisceaux libéroligneux qui y cheminent dans la longueur, souvent accompagnés d'une gaine partielle ou totale de sclérenchyme. D'une façon générale, cela tient à ce que les faisceaux foliaires, échappés du cylindre central aux nœuds, au lieu de traverser horizontalement l'écorce pour entrer dans la feuille, comme c'est le cas ordinaire étudié (p. 740), s'y relèvent verticalement et y séjournent l'espace d'un ou de plusieurs entre-nœuds, avant de se rendre définitivement dans les feuilles. Mais la chose peut arriver de trois manières différentes.

Dans la première, tous les faisceaux d'une même feuille descendent d'abord verticalement dans l'écorce, pour entrer tous à la fois dans le cylindre central, un ou plusieurs nœuds plus bas, comme dans la Casuarine (*Casuarina*) et l'Osmonde (*Osmunda*), avec un faisceau par feuille; comme dans les Bégonies (*Begonia angularis, tomentosa*, etc.), et diverses Fougères : Aspide (*Aspidium*), Ptéride (*Pteris*), Saccolome (*Saccoloma*), Cyathée (*Cyathea*), etc., avec plusieurs faisceaux par feuille. La feuille peut être alors regardée comme conrescente avec la tige l'espace d'un ou de plusieurs entre-nœuds. Dans les Rhipsalidées à tige ailée, le faisceau simple, qui descend d'une feuille, traverse obliquement l'écorce pour n'entrer dans le cylindre qu'au nœud sous-jacent : c'est ce qui fait l'aile de l'écorce; mais, en outre, ce faisceau émet çà et là des branches qui s'anastomosent en réseau dans toute l'étendue du parenchyme.

Dans un second cas, le faisceau médian de la feuille, qui en prend trois, entre directement dans le cylindre central, tandis que les deux latéraux descendent dans l'écorce pour n'entrer dans le cylindre qu'au nœud suivant. La section transversale montre alors deux faisceaux corticaux si les feuilles sont

isolées, comme chez les Viciées à l'exception du Chiche (*Cicer*), quatre si elles sont opposées en croix, comme chez les Calycanthées et certaines Mélastomacées : Centradénie (*Centradenia*), Osbeckie (*Osbeckia*), etc. Dans les Calycanthées, les faisceaux corticaux sont orientés à rebours; ils tournent leur bois en dehors, leur liber en dedans. Chez bon nombre de Monocotylédones, le faisceau foliaire médian, avec un certain nombre de latéraux, entre directement dans le cylindre, tandis que d'autres latéraux avec les marginaux descendent dans l'écorce pendant plusieurs entre-nœuds avant de faire retour au cylindre. On en voit des exemples chez certaines Aroïdées : Monstérées, Acore (*Acorus*), etc., certaines Cypéracées : Scirpe (*Scirpus*), etc., certains Palmiers : Cocotier (*Cocos*), Chamédore (*Chamædorea*), etc., certaines Broméliacées : Ananas (*Ananassa*), Tillandsie (*Tillandsia*) etc., la plupart des Scitaminées, etc.

Enfin, c'est quelquefois le faisceau médian qui descend verticalement dans l'écorce jusqu'au nœud inférieur, tandis que les deux latéraux entrent directement dans le cylindre central, comme dans l'Arceuthobe (*Arceuthobium*).

Ces faisceaux libéroligneux corticaux sont souvent munis, en dehors du liber, d'un arc de sclérenchyme, ou, tout autour, d'une gaine de sclérenchyme; ailleurs, ils sont unis ensemble par une couche continue de sclérenchyme, comme dans le Népenthe (*Nepenthes*), etc.

**4° Endoderme.** — L'endoderme de la tige épaissit quelquefois et durcit ses membranes, ordinairement plus sur la face interne que sur les faces latérales (fig. 487), comme dans le rhizome des Cypéracées et la tige des Potamots (*Potamogeton natans*, *lucens*, etc.), quelquefois également sur tout le pourtour (*Potamogeton pusillus*). Les plissements échelonnés disparaissent alors dans l'épaississement.

Le plus souvent il garde ses membranes minces. Lorsque la tige subit, après la formation de l'endoderme, une forte croissance intercalaire, les plissements se trouvent à la fois écartés l'un de l'autre et effacés, ou du moins rendus peu saillants. Ils sont alors plus difficiles à mettre en évidence, surtout dans les sections transversales. Quelquefois les plissements n'existent même à aucun âge. La subérisation des membranes et surtout la présence abondante et parfois exclusive de l'amidon permettent encore de distinguer facilement l'endoderme. Quand ces deux caractères font défaut à leur tour, il reste la forme différente des cellules; mais la distinction devient alors plus difficile.

Dans certaines tiges grêles à cylindre central étroit, l'endoderme divise ses cellules par une cloison tangentielle située en dedans des plissements et se dédouble ainsi en une assise plissée externe et une assise non plissée interne. Il faut avoir soin de ne pas rattacher au péricycle cette assise non plissée interne, qui est en réalité l'endoderme. Il en est ainsi chez diverses Cryptogames vasculaires, notamment dans les stolons aphyllés des Néphrolépides (*Nephrolepis*), dans la tige de la Salvinie (*Salvinia*), de l'Azolle (*Azolla*), etc.

**Principales modifications du cylindre central de la tige.** — Les modifications de structure du cylindre central sont naturellement plus nombreuses que celles de l'épiderme et de l'écorce. Elles portent les unes sur le conjonctif : péricycle, rayons médullaires et moelle, les autres sur les faisceaux libéroligneux.

**1° Modifications du péricycle.** — Le péricycle multiplie assez souvent ses cellules par des cloisons tangentielles, de manière à interposer entre l'endoderme et le liber des faisceaux libéroligneux une couche plus ou moins épaisse, qui se comporte de diverses manières. Elle peut demeurer tout entière parenchymateuse (fig. 487), et semble alors n'être que la continuation de l'écorce; il y a là une erreur grave à éviter. Dans le Népente (*Nepenthes*), cette couche de parenchyme est formée en majeure partie de ces grandes cellules spiralées que l'on rencontre aussi disséminées dans l'écorce et dans la moelle.

Elle peut se différencier en deux zones : l'externe scléreuse adossée à l'endoderme, l'interne parenchymateuse contre les faisceaux : Cucurbitacées, Caryophyllées, Berbéridées, Aristoloche (*Aristolochia Sipo*); dans le Berbéride (*Berberis*), la zone interne est lacuneuse et pourvue de chlorophylle.

Souvent elle se convertit tout entière en un anneau de sclérenchyme, contre lequel les faisceaux sont adossés, dans lequel ils enfoncent même plus ou moins leur région libérienne; il en est ainsi chez un grand nombre de Monocotylédones et chez certaines Dicotylédones, comme le Silène (*Silene*), le Pigamon (*Thalictrum*), le Pavot (*Papaver*), le Plantain (*Plantago*), etc. Ailleurs, elle se partage en petits faisceaux scléreux, séparés par des bandes de parenchyme et sans rapport avec les faisceaux libéroligneux. Fréquemment enfin, sa différenciation en sclérenchyme se limite exactement au dos des faisceaux; en face des rayons, elle demeure à l'état de parenchyme. Chaque faisceau libéroligneux a de la sorte son liber revêtu jusque contre l'endoderme d'un arc plus ou moins épais de fibres scléreuses, qu'il faut bien se garder de confondre, comme on l'a fait longtemps, avec les fibres libériennes. Il semble alors que le péricycle manque en dehors des faisceaux libéroligneux, et se réduise à des arcs superposés aux rayons médullaires; c'est encore une erreur à éviter. Il en est ainsi chez un grand nombre de Dicotylédones ligneuses. Dans les deux derniers cas, quand les fibres péricycliques disposées en paquets sont peu ou point lignifiées, quoique très fortement épaissies, elles joignent à beaucoup de solidité une grande souplesse et fournissent à l'homme de précieux textiles, comme dans le Lin (*Linum*), le Chanvre (*Cannabis*), l'Ortie (*Urtica*), la Ramie (*Bahmeria*), le Corrète (*Corchorus*), etc. C'est ce sclérenchyme péricyclique que l'on désigne quelquefois très improprement sous le nom de *fibres corticales* ou de *fibres libériennes*; ces fibres confinent bien, en dehors à l'écorce, en dedans au liber, mais elles n'appartiennent ni à l'écorce, ni au liber.

Il est très rare que le péricycle manque et que les tubes criblés externes s'appuient directement contre l'endoderme. C'est ce qu'on observe dans certaines tiges très grêles, où le cylindre central très étroit est également dépourvu de rayons médullaires et de moelle, comme il sera dit bientôt, et où le conjonctif fait tout entier défaut, comme dans la Salvinie (*Salvinia*), l'Azolle (*Azolla*), etc. Il est à remarquer que dans ces plantes l'endoderme se dédouble en dedans des plissements, de manière à interposer, entre le liber et l'assise plissée, une assise non plissée qu'il faut bien se garder de prendre pour un péricycle.

**2° Modifications des rayons médullaires et de la moelle.** — *a. Réduction progressive et suppression du parenchyme central.* — Le volume du conjonctif, c'est-à-dire la largeur des rayons médullaires et le diamètre de la moelle,

varie suivant les plantes et, dans une même plante, suivant le milieu où végète la tige considérée.

Dans certaines tiges tuberculeuses (Morelle tubéreuse, Dioscorée batate, Ape tubéreux, Gouet, etc.), la moelle est énorme et c'est elle qui forme la masse du tubercule. Au contraire, dans les tiges aquatiques et dans certains rhizomes, le cylindre central est fort étroit, les faisceaux libéroligneux très rapprochés et la moelle très réduite. L'écorce prenant en même temps une grande épaisseur, la proportion relative des deux régions de la tige ressemble à ce qu'elle est dans la racine : Potamot (*Potamogeton*), etc. Souvent les rayons médullaires disparaissent alors tout à fait et les faisceaux confluent latéralement en un tube libéroligneux continu, entourant une moelle plus ou moins étroite. A chaque nœud, ce tube offre, du côté de la feuille, une petite fente à travers laquelle la moelle communique avec l'écorce et du bord inférieur de laquelle part le faisceau foliaire. C'est ce qu'on observe notamment dans la Pesse (*Hippuris*), la Mâcre (*Trapa*), l'Hottonie (*Hottonia*), l'Elatine (*Elatine*), le Botryque (*Botrychium*), etc.

La moelle elle-même disparaît fréquemment et le cylindre central est formé, sous le péricycle, par une colonne libéroligneuse pleine, ayant le bois au centre et le liber à la périphérie (fig. 434, p. 643). A chaque nœud, il part de cette colonne une ou plusieurs branches foliaires. Cette structure dégradée s'observe chez un assez grand nombre de Phanérogames, dans des tiges aquatiques, comme la Callitriche (*Callitriche*), le Myriophylle (*Myriophyllum*), le Cornifle (*Ceratophyllum*), l'Utriculaire (*Utricularia*), l'Elodée (*Elodea*), la Naiade (*Naias*), etc., et dans certains rhizomes, comme l'Épipoge (*Epipogon*), le Corallorhize (*Corallorhiza*), l'Adoxe (*Adoxa*), etc. On la rencontre aussi chez les Cryptogames vasculaires, dans des tiges aquatiques, comme l'Isoète (*Isoetes*), la Salvinie (*Salvinia*), l'Azolle (*Azolla*), etc., dans des rhizomes, comme certaines Pilulaires (*Pilularia minuta*), les stolons de Néphrolépidé (*Nephrolepis*), etc., et dans des tiges grêles, comme le Psilote (*Psilotum*), l'Hyménophylle (*Hymenophyllum*), la Gleichénie (*Gleichenia*), le Lygode (*Lygodium*), la Schizée (*Schizæa*), etc. La réduction atteint son maximum quand, en outre, le péricycle manque, comme dans la Salvinie et l'Azolle; le cylindre central est alors formé uniquement d'éléments libériens et ligneux.

*b. Moelle lacuneuse.* — Quand le parenchyme central est normalement développé, la moelle se creuse parfois, notamment dans les plantes des lieux humides et des marécages, de grandes lacunes ou de chambres aérifères qui allègent la tige. Ces lacunes naissent tantôt par dissociation, comme dans la Pontédérie (*Pontederia*), le Desmanthe (*Desmanthus*), les Nymphéacées, etc., tantôt par destruction précoce des cellules, comme dans les tiges creuses d'Ombellifères, Labiées, Composées, Graminées, Cypéracées, Prêles, (fig. 501), etc. Comme celles de l'écorce, elles sont tantôt continues dans tout l'entre-nœud, tantôt entrecoupées de diaphragmes.

*c. Sclérenchyme médullaire.* — Ailleurs, au contraire, la moelle et les rayons acquièrent plus de solidité par une différenciation locale de leurs cellules en sclérenchyme, analogue à celle qui se rencontre dans le péricycle, et cela de diverses manières. Ici, le sclérenchyme est localisé en forme d'arc



le long du bord interne de chaque faisceau libéroligneux; cet arc interne est seul, comme dans le Berbéride (*Berberis*), la Massette (*Typha*), etc., ou bien existe en même temps que l'arc externe formé, comme on l'a vu, en dehors du liber, par la sclérose du péricycle, comme dans la Renoncule (*Ranunculus*), le Balisier (*Canna*), etc. Là, c'est une couche continue de sclérenchyme qui relie entre elles les pointes internes des faisceaux : Bougainvillée (*Bougainvillea*), Artanthe (*Artanthe*), Chavice (*Chavica*), Népenthe (*Nepenthes*), etc. Ailleurs, le sclérenchyme s'étend le long des rayons médullaires sur les flancs des faisceaux, qu'il enveloppe d'une gaine complète en rejoignant le sclérenchyme périphérique (beaucoup de Graminées, de Cypéracées, etc.), ou même il envahit toute la largeur des rayons, noyant pour ainsi dire les faisceaux dans une épaisse couche fibreuse (beaucoup de Monocotylédones). Ailleurs encore, il se localise en forme de faisceaux épars dans la moelle, comme dans certains Palmiers : Cocotier (*Cocos*), Astrocaryer (*Astrocaryum*), Léopoldinier (*Leopoldinia*), etc.

*d. Faisceaux libériens médullaires.* — Dans la zone périphérique de la moelle, il se forme quelquefois, par un cloisonnement longitudinal de certaines cellules, des faisceaux de tubes criblés mêlés de parenchyme, des faisceaux libériens, par conséquent, disposés en plus ou moins grand nombre les uns en face du bois des faisceaux libéroligneux, les autres vis à vis des rayons médullaires. On trouve ce liber périmédullaire bien développé chez les Solanées, Convolvulacées, Loganiées, Apocynées, Asclépiadées, Gentianées, Oenothéracées, Lythracées, Combrétacées, Myrtacées, Thymélacées, chez certaines Composées Tubuliflores, comme le Salsifis (*Tragopogon*), la Laitue (*Lactuca*), etc., chez les Campanulacées, notamment diverses Campanules (*Campanula*), etc., chez quelques Euphorbiacées, comme le Croton (*Croton*), etc. Il ne faut pas confondre ces faisceaux libériens, qui appartiennent à la moelle, avec le liber interne des faisceaux à deux libers dont il a été question (p. 650, fig. 440) et sur lesquels on reviendra plus loin (1).

*e. Faisceaux libéroligneux médullaires.* — La moelle renferme quelquefois des faisceaux libéroligneux; c'est certainement la modification la plus curieuse qu'elle puisse présenter. Il en est ainsi dans certaines Bégonies (*Begonia Rex*, *laciniata*, etc.), dans diverses Aralies (*Aralia japonica*, *papyrifera*), dans quelques Ombellifères (*Silaus pratensis*, *Peucedanum Oreoselinum*, *Opopanax Chironium*, *Ferula communis*, etc.), chez certaines Mammillaires (*Mumillaria angularis*, etc.), dans les grosses tiges de quelques Orobanches (*Orobanche elatior*, *Rapum*, etc.), chez diverses Méléstomacées (*Melastoma*, *Medinilla*, *Lasiandra*, etc.), etc. Ces faisceaux médullaires courent verticalement dans toute la longueur d'un entre-nœud et s'anastomosent aux nœuds avec les faisceaux du cercle normal. Ils n'ont aucun rapport avec les feuilles. Leur apparition est postérieure à celle des faisceaux normaux. Leur développement est très variable; il a lieu dans une espèce et manque

(1) Petersen : *Ueber das Auftreten bicollateraler Gefässbündel* (Botanische Jahrbücher für Systematik, III, 1882). — Hérail : *Recherches sur l'anatomie de la tige des Dicotylédones* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, II, 1885).

dans l'espèce voisine. Dans les Aralies (*Aralia*), ils sont orientés à rebours, c'est-à-dire qu'ils tournent leur bois en dehors, leur liber en dedans.

**3° Modifications des faisceaux libéroligneux. — a. Variations dans le nombre des faisceaux.** — Le nombre des faisceaux libéroligneux varie beaucoup, non seulement d'une plante à l'autre, mais dans une même plante suivant la région de la tige que l'on considère. Il va généralement en croissant avec l'âge de la plante jusqu'à un certain maximum, et plus tard diminue progressivement. Il en résulte, comme il a été dit p. 236, que si l'on considère la tige dans sa totalité, on la trouve fusiforme, renflée au milieu, amincie aux extrémités. Le cylindre central peut n'avoir que deux faisceaux à l'extrémité inférieure, au-dessus de l'insertion de la racine terminale, c'est-à-dire dans la région qui correspond à la première jeunesse de la plante; il peut n'en contenir que quelques-uns et même se réduire à deux à l'extrémité supérieure, dans le pédicelle floral, c'est-à-dire dans la région qui correspond à la vieillesse; tandis qu'il en renferme un grand nombre, jusqu'à des centaines et des milliers, dans la région moyenne qui répond à l'âge mûr. Le nombre des faisceaux de la tige est toujours en rapport avec celui que les feuilles de la région considérée exigent pour leur formation, et avec la disposition de ces feuilles. Plus les feuilles prennent de faisceaux et plus elles sont rapprochées, plus la tige contient de faisceaux à un niveau donné. C'est dans les feuilles engainantes de la plupart des Monocotylédones que ces deux conditions se trouvent remplies à la fois; c'est aussi dans la tige de ces plantes qu'on rencontre le plus grand nombre de faisceaux.

**b. Variations dans la disposition et la course des faisceaux.** — Ces variations dans le nombre entraînent d'autres dans la disposition. Quand le nombre des faisceaux dépasse une certaine limite, qui dépend du diamètre du cylindre central, il ne suffit plus d'un seul cercle pour les renfermer tous. Ils se disposent alors sur deux ou plusieurs cercles concentriques autour d'une moelle libre; souvent même ils envahissent aussi toute la région centrale et la moelle disparaît comme telle. En même temps la course longitudinale des faisceaux, ou tout au moins de certains d'entre eux, se trouve modifiée, puisque aux déplacements latéraux dans le plan tangent, signalés plus haut (p. 740 et suiv.), s'ajoutent des déplacements en profondeur, dans le plan radial.

Cette pluralité de cercles concentriques et même cette dissémination des faisceaux dans toute l'étendue du conjonctif se rencontrent chez un certain nombre de Dicotylédones. Ainsi, chez les Cucurbitacées pourvues de vrilles, les faisceaux sont disposés en deux cercles: ordinairement cinq en dehors correspondant aux angles de la tige, et cinq en dedans alternes avec les premiers. Dans le Phytolaque (*Phytolacca dioica*), les deux faisceaux latéraux de chaque feuille, qui en prend trois, une fois entrés dans le cylindre central, descendent verticalement à sa périphérie; le médian s'enfonce d'abord obliquement dans la moelle jusque vers les  $\frac{2}{3}$  du rayon, puis s'incline vers l'extérieur, et vient enfin, après une dizaine d'entre-nœuds, s'unir aux faisceaux externes; il décrit ainsi une courbure convexe vers l'axe, plus forte dans le haut, car c'est vers le troisième entre-nœud que le faisceau atteint sa plus

grande profondeur, plus lente dans le bas. La section transversale présente deux cercles concentriques : l'externe, formé par les foliaires latéraux, l'interne par une dizaine de foliaires médians. Dans les Amarantes (*Amarantus*) et Euxoles (*Euxolus*), parmi les nombreux faisceaux qui descendent de chaque feuille, quelques-uns des latéraux se placent à la périphérie du cylindre, les autres avec le médian pénètrent plus profondément dans la moelle et y forment autant de cercles irréguliers qu'il y a de traces de feuilles. C'est pour une cause analogue que la tige du Pavot (*Papaver*), de l'Actée (*Actæa*), du Cimicifuge (*Cimicifuga*), du Pigamon (*Thalictrum*), présente sur la section deux ou trois cercles concentriques irréguliers, et que celle du Podophylle (*Podophyllum*), du Léontice (*Leontice*), de la Diphyllée (*Diphylleia*), a ses faisceaux répartis dans toute l'étendue du parenchyme central.

Dans les Pipéracées, la marche est un peu différente. Tous les faisceaux foliaires descendent au moins l'espace d'un entre-nœud à la périphérie du cylindre, puis s'incurvent dans la moelle et y descendent encore l'espace d'un entre-nœud avant de s'unir aux faisceaux d'une feuille inférieure, au moment où ceux-ci à leur tour entrent dans la moelle. Il en résulte que la section contient deux cercles concentriques de faisceaux : Poivre (*Piper*), Artanthe (*Artanthe*), Chavice (*Chavica*), Pépéromie (*Peperomia*), etc., (voir plus loin, fig. 532, p. 801). Si les faisceaux descendent dans la moelle pendant deux ou trois entre-nœuds avant de s'unir à ceux des feuilles inférieures, la section renferme trois ou quatre cercles concentriques (*Artanthe cordifolia*). Enfin dans les Nymphéacées, les faisceaux foliaires, une fois entrés dans la tige, s'y placent à toutes les profondeurs et s'unissent ensemble aussi bien dans le sens de la tangente que dans celui du rayon par des anastomoses obliques en un réseau compliqué. Les sections longitudinale et transversale de la tige montrent donc les faisceaux dirigés et disséminés sans ordre apparent dans toute l'étendue du parenchyme central. On reviendra plus loin sur la structure de la tige de ces plantes.

Il faut se garder, bien entendu, de confondre le cercle des faisceaux médullaires du Phytolaque (*Phytolacca*), des Pipéracées, etc., avec celui des Bégonies (*Begonia*), Aralies (*Aralia*), etc., signalé plus haut. Les faisceaux du premier se rendent aux feuilles, ceux du second sont sans rapport avec elles.

Chez les Monocotylédones, cette disposition des faisceaux normaux en plusieurs cercles concentriques, ou même dans toute l'étendue du parenchyme central, se montre si fréquente qu'on la donne souvent comme l'un des caractères de cette classe. Il ne faut pas oublier cependant que bon nombre de Monocotylédones disposent leurs faisceaux en un cercle unique (Dioscoréacées, etc.) et que, chez toutes, cette disposition se retrouve dès que les feuilles cessent d'exiger un grand nombre de faisceaux, par exemple dans les pédicelles floraux. La course des faisceaux y est d'ailleurs différente suivant les plantes, comme on l'a vu tout à l'heure chez les Dicotylédones.

Dans les Commélinées, par exemple, les faisceaux foliaires, une fois entrés dans le cylindre central, y descendent verticalement non loin de la périphérie, l'espace d'un entre-nœud; au nœud inférieur, il s'incurvent dans la moelle et y descendent ensuite verticalement l'espace d'un second entre-

nœud, pour s'unir, au nœud suivant, aux faisceaux de la feuille inférieure, au moment où ceux-ci s'incurvent à leur tour dans la moelle. La section offre deux cercles concentriques de faisceaux et les choses se passent ici comme dans les Pipéracées. Ailleurs, comme dans le Lis (*Lilium*), la Tulipe (*Tulipa*), la Fritillaire (*Fritillaria*), la Céphalanthère (*Cephalanthera*), l'Épipacte (*Epipactis*), l'Hédyque (*Hedychium*), etc., les faisceaux d'une même feuille, en

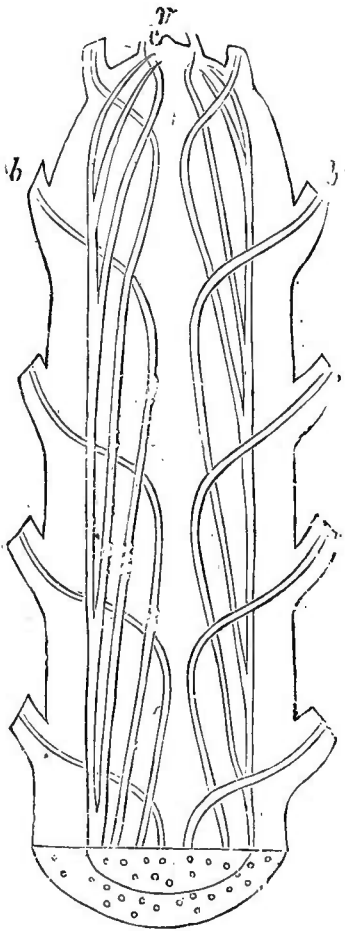


Fig. 502. — Section longitudinale de la tige de l'Aspidistra (*Aspidistra elatior*), montrant la marche courbe des faisceaux (d'après Falkenberg).

entrant dans le cylindre central, y pénètrent tout d'abord à des profondeurs différentes et descendent ensuite verticalement jusqu'au point où ils s'unissent aux faisceaux d'une feuille plus âgée. Un certain nombre des latéraux demeurent à la périphérie, d'autres s'enfoncent davantage, d'autres avec le médian parviennent jusque vers le centre. En un mot, les choses s'y passent comme dans l'Amarante, l'Actée et le Podophylle.

Mais dans la plupart des Monocotylédones et notamment dans les Palmiers, la course des faisceaux (fig. 502) ressemble à celle qui a été constatée plus haut dans le Phytolaque. Les foliaires marginaux restent à la périphérie du cylindre et y descendent verticalement; le médian s'enfonce au contraire obliquement dans la moelle jusque vers le centre, puis s'incline vers l'extérieur et revient peu à peu vers la périphérie, décrivant ainsi un arc convexe vers l'axe, dont la courbure est beaucoup plus forte dans la partie supérieure, beaucoup plus faible dans la partie inférieure. Les foliaires latéraux se comportent comme le médian, mais s'enfoncent de moins en moins et par conséquent se courbent de moins en moins, à mesure qu'ils sont plus rapprochés des marginaux. C'est donc vers la périphérie du cylindre que s'opère l'union des faisceaux foliaires avec ceux d'une feuille plus âgée; elle a lieu de telle sorte que le nombre des faisceaux demeure

sensiblement le même dans les entre-nœuds successifs d'une même région. En même temps qu'ils se courbent dans le sens du rayon, et dans la mesure même où s'opère leur flexion radiale, les faisceaux se déplacent tangentielllement en spirale. Le faisceau médian d'une feuille de Chamédore (*Chamædorea elatior*), par exemple, fait de la sorte en six entre-nœuds un tour et  $\frac{1}{3}$  de tour, sans avoir encore atteint, dans sa marche descendante vers l'extérieur, le milieu du rayon. Quand la tige a des entre-nœuds très courts et des faisceaux serrés, la courbure spiralée s'aperçoit de suite sur la section transversale; le plus bel exemple en est offert par la Xanthorrhée (*Xanthorrhœa*) où les faisceaux foliaires se dirigent presque horizontalement de la périphérie vers le centre de la tige. De cette course flexueuse il résulte que, sur la section transversale, les faisceaux sont d'autant plus nombreux et plus

serrés qu'on se rapproche de la périphérie du cylindre et que, sur la section longitudinale, ils se croisent à chaque instant.

Chez un grand nombre d'Aroïdées : Philodendre (*Philodendron*), Homalonème (*Homalonema*), Calle (*Calla*), Spathiphyllé (*Spathiphyllum*), etc., et chez les Vaquois (*Pandanus*), la marche des faisceaux est modifiée, en ce sens que les faisceaux foliaires, ou au moins certains d'entre eux, s'unissent à ceux des feuilles plus âgées avant d'être revenus vers la périphérie; on trouve alors, dans la région centrale du cylindre, des faisceaux à divers états de confluence, qui paraissent autant de faisceaux composés. Une autre modification a lieu chez beaucoup de Cypéracées : Scirpe (*Scirpus*), Souchet (*Cyperus*), etc., et chez les Pontédériés (*Pontederia*); elle consiste en ce que les faisceaux du cylindre sont unis latéralement en réseau par de courtes branches d'anastomose transverse; ces branches sont logées dans l'épaisseur des diaphragmes qui interrompent les canaux aérifères. Enfin, chez certaines Aroïdées à tige tuberculeuse, comme le Gouet (*Arum*), la Richardie (*Richardia*), la Colocase (*Colocasia*), etc., les faisceaux, une fois entrés dans le cylindre, s'y anastomosent en un réseau compliqué, et les choses se passent alors comme on l'a vu plus haut dans les Nymphéacées.

En résumé, les diverses dispositions de faisceaux se retrouvent, à la fréquence près, chez les Dicotylédones tout aussi bien que chez les Monocotylédones. Il n'est donc pas permis d'assigner telle ou telle de ces dispositions comme caractère à l'une de ces deux classes.

**c. Variations dans la structure des faisceaux.** — Les faisceaux libéroligneux normaux sont d'ordinaire collatéraux et orientés le liber en dehors, le bois en dedans (voir les figures 439 et 487). L'orientation est inverse, on l'a vu, dans les faisceaux corticaux des Calycanthées et dans les faisceaux médullaires des Aralies (*Aralia*).

Les faisceaux collatéraux possèdent quelquefois à l'opposé du premier, contre le bord interne du bois, un second liber doué de la même structure que le liber externe (fig. 440, p. 650). On observe de ces faisceaux bicollatéraux chez les Cucurbitacées et les Basellées. Dans les Cucurbitacées, par exemple, on voit les deux libers émettre, l'un dans la zone parenchymateuse du péricycle, l'autre dans la moelle, de petits fascicules de tubes criblés; en outre, ils se prolongent parfois et s'unissent l'un à l'autre sur les flancs du faisceau en une zone étroite contenant des tubes criblés: d'où une transition vers les faisceaux concentriques.

Dans bon nombre de rhizomes de Monocotylédones, les extrémités inférieures des faisceaux libéroligneux, situées au voisinage de la périphérie du cylindre central, ont une structure concentrique à bois externe enveloppant le liber, tandis que les parties supérieures de ces mêmes faisceaux ont la structure collatérale: Acore (*Acorus*), Iride (*Iris*), Parisette (*Paris*), Souchet (*Cyperus*), Laiche (*Carex*), Jonc (*Juncus*), etc. Cette disposition périphérique du bois se rencontre aussi dans les faisceaux médullaires de la tige de diverses Dicotylédones, comme les Pipérées, la Rhubarbe (*Rheum*), la Statice (*Statice*), l'Acanthe (*Acanthus*), le Ricin (*Ricinus*) (pédicelle floral), etc. (1). La structure

(1) Möbius : *Berichte der deutsch. bot. Gesellsch.* V, p. 2, 1887.

concentrique inverse, c'est-à-dire à bois interne entouré par un anneau de liber, est plus rare; on l'observe notamment dans les faisceaux corticaux et médullaires des Mélastomacées.

Considérons maintenant d'un peu plus près la structure du bois et du liber des faisceaux-

**d. Variations dans la structure du bois des faisceaux.** — Le bois ne comprend quelquefois qu'un très petit nombre de vaisseaux, parfois même un seul (nombreuses Aroïdées, etc.). Les vaisseaux y sont quelquefois tous directement accolés l'un à l'autre sans interposition d'éléments étrangers; le plus souvent ils sont entremêlés de parenchyme.

Dans les faisceaux collatéraux, le bord interne est occupé par quelques vaisseaux étroits, ordinairement annelés et spiralés, qui sont les premiers nés; ils sont en général fermés. A mesure qu'ils sont étirés par la croissance intercalaire de la tige, leurs spires se déroulent, leurs anneaux s'écartent, leur membrane primitive s'amincit, et si les cellules voisines se dilatent, ils sont comprimés et disparaissent par places. Plus tard, à mesure que la croissance intercalaire se ralentit, d'autres vaisseaux se forment à l'extérieur des premiers et de dedans en dehors: annelés et spiralés encore, mais à spires et anneaux serrés, réticulés, scalariformes et ponctués; ils sont tantôt fermés, tantôt ouverts. Ils sont plus larges que les premiers et leur diamètre augmente vers l'extérieur soit progressivement, soit par saccades.

Chez la plupart des Dicotylédones, les vaisseaux sont disposés en séries radiales, contiguës ou séparées par des séries de cellules de parenchyme. Chez la plupart des Monocotylédones, ils sont rangés en deux séries qui divergent en forme de V; la pointe est occupée par les premiers vaisseaux, et les extrémités des branches par un vaisseau beaucoup plus large, spiralé ou réticulé; l'espace compris entre les branches est rempli soit par du parenchyme ligneux ou même par le liber, comme dans l'Asperge (*Asparagus*), le Tamier (*Tamus*), etc., soit par une masse de petits vaisseaux réticulés ou ponctués (Graminées, fig. 503), qui peut s'étendre latéralement jusque sur les grands vaisseaux qui terminent les branches. Cette disposition en V se rencontre aussi chez les Prêles (fig. 501). Toutefois cette différence dans l'arrangement des vaisseaux n'est pas constante dans les deux classes; ainsi la disposition en V avec larges vaisseaux se retrouve chez certaines Dicotylédones, notamment dans le Pigamon (*Thalictrum*); la disposition en une masse triangulaire avec vaisseaux peu élargis se rencontre chez certaines Monocotylédones, notamment dans le Lis (*Lilium*), la Fritillaire (*Fritillaria*), le Yuque (*Yucca*), l'Iride (*Iris*), etc.

L'arrangement du parenchyme ligneux est déterminé par celui des vaisseaux. Là où ces derniers sont en séries radiales, le parenchyme forme des rayons, interrompus dans la longueur, parce que les lames vasculaires se réunissent et se séparent, ondulent à chaque instant. Là où ils sont disposés en V, le parenchyme ne forme que des séries longitudinales, ou des groupes de diverses formes. Les cellules sont plus ou moins allongées, parfois fortement épaissies et lignifiées.

Le bois des faisceaux collatéraux renferme quelquefois vers son bord interne une lacune allongée en canal; cette lacune provient, suivant les cas, de deux

origines différentes. Chez un grand nombre de Monocotylédones : Cypéracées, Joncacées, Alismacées, Commélinées, Acore (*Acorus*), etc., chez les Prêles (fig. 501) et quelques Dicotylédones aquatiques, comme les Nymphéacées, elle se forme par dissociation des cellules mêlées aux premiers vaisseaux. Ceux-ci, écartés les uns des autres, occupent la périphérie de la lacune (fig. 501); plus tard, quand ils s'allongent, leur membrane mince se déchire souvent en iso-

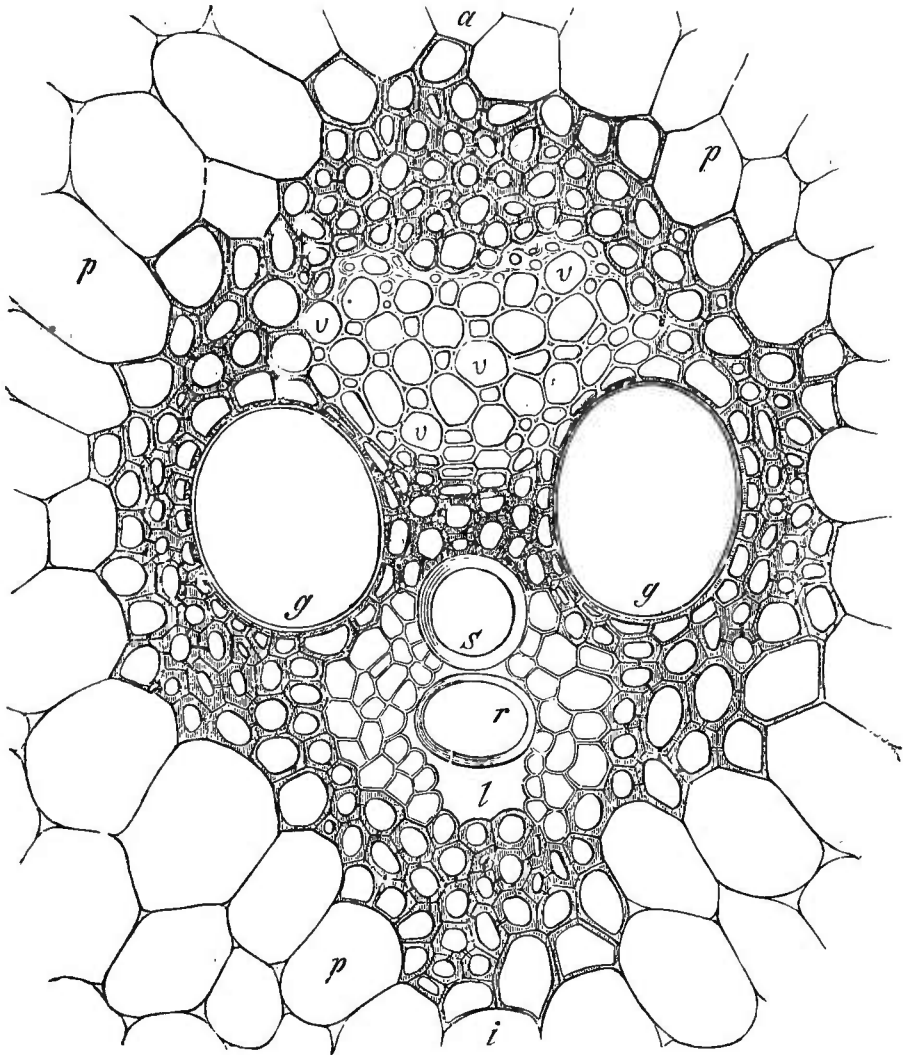


Fig. 503. — Section transversale d'un faisceau libéroligneux collatéral de la tige du Maïs (*Zea*). *p p*, parenchyme conjonctif; *a*, face externe du faisceau; *i*, face interne; *l*, lacune aërifère produite par déchirure entre les vaisseaux primitifs disparus; *r*, anneau isolé d'un vaisseau annelé; *s*, vaisseau spirale; *g, g*, gros vaisseaux ponctués, réunis transversalement par une bande de vaisseaux réticulés à parois épaisses; *v, v*, tubes criblés du liber. Le faisceau est tout entier entouré d'une gaine scléreuse (Sachs).

lant les anneaux d'épaississement dans la cavité qui est pleine d'air (fig. 503, *l*). Ailleurs, c'est par destruction directe des vaisseaux que la lacune se forme. Tantôt c'est un seul large vaisseau qui se résorbe pour faire place à une lacune remplie d'eau, comme dans la Colocase (*Colocasia*), la Richardie (*Richardia*), le Rubanier (*Sparganium*), le Nélombe (*Nelumbo*), etc. Tantôt c'est le paquet de vaisseaux qui disparaît tout entier, à l'exception des épaisissements annulaires, et qui est remplacé par une lacune pleine d'eau, comme dans le Potamot (*Potamogeton*), l'Aldrovandie (*Aldrovandia*), la Cymodocée (*Cymodocea*), la Zostère (*Zostera*), la Zannichellie (*Zannichellia*), l'Althénie (*Althe-*

*nia*), etc.; aux nœuds, toutefois, les vaisseaux persistent. Dans l'Elodée (*Elo-dea*) et l'Hydrille (*Hydrilla*), les vaisseaux disparaissent de la même manière, mais aussi bien dans les nœuds que dans les entre-nœuds. La dégradation marquée chez toutes les plantes par ce bois transitoire est primitive chez d'autres: les vaisseaux du bois ne s'y forment jamais. Dans le Cornifle (*Ceratophyllum*) et la Naïade (*Naias*), par exemple, les cellules destinées à devenir les vaisseaux du bois résorbent leurs membranes avant de les avoir épaissies, et sont remplacées par une lacune pleine d'eau. Dans le rhizome de l'Epipoge (*Epipogon*), le bois demeure à l'état de parenchyme homogène.

**e. Variations dans la structure du liber des faisceaux.** — Le liber est formé de tubes criblés, mélangés de cellules de parenchyme. Il y a, dans la disposition relative de ces éléments, trois cas à distinguer: 1° Chez les Monocotylédones, les Prêles et bon nombre de Dicotylédones (Renonculacées, Ombellifères, Cucurbitacées, Vigne, Aristoloche, etc.), le liber se compose de larges tubes criblés à section polygonale (fig. 430, 439, 440 et 503), séparés par des cellules plus étroites et plus courtes, à section rectangulaire ou carrée, qui ont été détachées du tube au début (p. 636); souvent le tube touche d'un côté un tube semblable, de l'autre des cellules annexes. 2° Chez d'autres Dicotylédones (Composées, Campanulacées, Solanées, Crassulacées, Cactées, etc.), le liber offre, sur la section, au milieu de larges cellules de parenchyme, çà et là de petits groupes de tubes criblés très étroits; chaque groupe paraît avoir pris naissance par le cloisonnement longitudinal d'une des larges cellules voisines. Les rayons de parenchyme ligneux se prolongent dans le liber, séparant des bandes où, parmi les larges cellules, sont localisés les groupes des tubes criblés. 3° Dans les Conifères, le liber est formé de séries radiales de tubes criblés soit contiguës, soit séparées par des rayons de larges cellules.

Dans l'une ou l'autre de ces trois dispositions, les éléments libériens extérieurs sont plus étroits et ont des membranes plus épaisses; ce sont aussi les premiers formés; le développement des autres marche ensuite vers le centre. Dans les gros faisceaux, ces premiers tubes criblés sont comprimés par les suivants, ils s'écrasent jusqu'à oblitération des cavités. On voit que les premiers éléments du liber, comme ceux du bois, n'ont parfois qu'une existence éphémère. Le liber se termine toujours en dedans par un rang de parenchyme libérien, de manière que les tubes criblés ne confinent jamais directement aux vaisseaux.

Le liber primaire renferme très rarement des fibres. Quelquefois ces fibres forment au milieu du faisceau libérien un rayon de sclérenchyme qui, se rejoignant en dehors à la gaine scléreuse, en dedans au sclérenchyme ligneux, découpe le liber en deux parties symétriquement disposées à droite et à gauche, comme dans certains Palmiers: Calame (*Calamus*), Livistone (*Livistona*), Bactride (*Bactris*), etc.; quelquefois il s'y fait trois rayons fibreux qui le séparent en quatre parties. Ailleurs, le liber est séparé en deux groupes superposés, par une bande fibreuse tangentielle, comme chez divers Dioscoracées. Enfin les deux modes de division coïncident parfois et le liber se trouve subdivisé en quatre groupes, disposés aux sommets d'un rectangle, comme dans les grosses branches de la Dioscorée batate.



Dans les faisceaux des plantes submergées, où le bois subit les nombreuses dégradations dont il a été question plus haut, le liber demeure sans changement, toujours formé de tubes criblés et de cellules de parenchyme. La vie submergée rend donc le bois inutile, tandis qu'elle ne diminue en rien la nécessité du liber. Cette remarque trouvera son utilité dans la partie physiologique de ce chapitre.

**Tiges à bois centripète, ou périlyxes.** — Le cylindre central de la tige subit quelquefois des modifications plus profondes que celles qui viennent d'être signalées. Comme elles altèrent le type normal jusqu'à le rendre méconnaissable, elles méritent de fixer un peu notre attention.

D'ordinaire les vaisseaux du bois se développent tous, comme on sait, en direction centrifuge et sont superposés au liber. Dans certaines Fougères, le cylindre central, très grêle et dépourvu à la fois de moelle et de rayons médullaires, a sous son anneau libérien un certain nombre de paquets de vaisseaux étroits, les premiers formés, à partir desquels les autres plus larges se développent vers le centre, où ils se rejoignent, en même temps que de nouveaux et larges vaisseaux se forment dans les intervalles en direction centrifuge. Il y a donc ici, en dedans de l'anneau libérien continu, deux bois : un bois formé de faisceaux centripètes, ou protoxylème, et un bois formé de faisceaux centrifuges, ou métaxylème : stolons aphyllés des Néphrolépides (*Nephrolepis*), tige du Trichomane (*Trichomanes*), de l'Hyménophylle (*Hymenophyllum*), du Lygode (*Lygodium*), etc. Tantôt le bois centripète ne commence que vers le milieu du rayon et possède en dehors de lui du bois centrifuge, comme dans le Trichomane et l'Hyménophylle ; tantôt il confine directement au liber, qui dans ces points-là n'a en dedans de lui que du bois centripète, comme dans les stolons des Néphrolépides, la tige du Lygode, etc. Dans ce dernier cas, si le liber est interrompu en dehors du bois centripète, dont les vaisseaux externes touchent directement le péricycle, s'il se réduit à un certain nombre d'arcs alternes avec les faisceaux vasculaires rayonnants, la structure de la tige devient toute pareille à celle de la racine. Il en est ainsi, non seulement dans toute l'étendue de la tige chez les Lycopodes (*Lycopodium*) (fig. 504), les Psilototes (*Psilotum*) et chez certaines Selaginelles (*Selaginella denticulata*, *rupestris*, *Martensii*), mais encore dans la région inférieure hypocotylée de la tige chez un très grand nombre de Phanérogames (Crucifères, Ombellifères, Conifères, etc.).

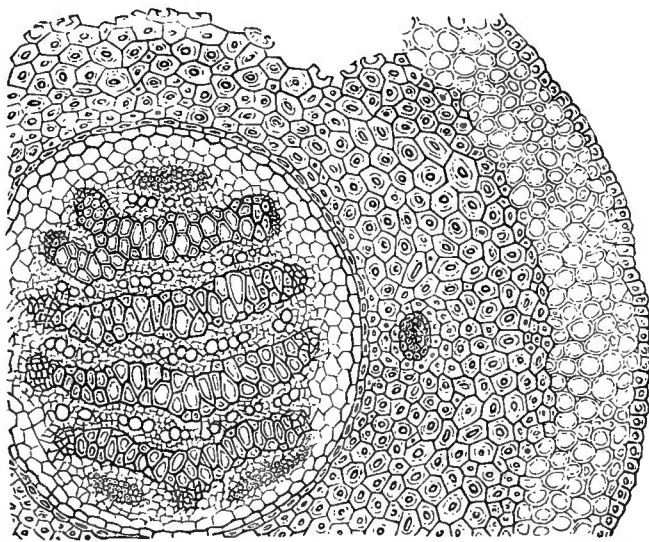


Fig. 504. — Section transversale de la tige du Lycopode (*Lycopodium Chamæcyparissus*). Le cylindre central, formé de faisceaux ligneux centripètes et de faisceaux libériens alternes, ressemble à celui de la racine. Il est enveloppé par un anneau scléreux cortical, traversé à droite par un petit faisceau qui se rend à une feuille (Sachs).

D'une façon générale, on peut nommer *centroxyle* la structure où les premiers vaisseaux du bois, c'est-à-dire le protoxylème, se forment au centre ou vers le centre, pour se développer ensuite vers la périphérie, et *périxyle* la structure où ils s'établissent à la périphérie ou vers la périphérie, pour se développer ensuite vers le centre. La structure périxyle se présente sous deux modifications, suivant que le liber se continue en dehors du protoxylème ou qu'il y est interrompu. Ainsi définie, la structure périxyle à liber discontinu appartient à toutes les racines et au premier âge de la tige chez la plupart des plantes vasculaires; elle persiste même à tout âge dans la tige de la plupart des Cryptogames vasculaires. La structure centroxyle appartient à la tige épicotylée de toutes les Phanérogames et de quelques Cryptogames vasculaires (Ophioglossées, etc.).

**Tiges astéliques.** — D'ordinaire le cylindre central périxyle de la région inférieure et primitive de la tige se dilate progressivement vers le haut, passe à la structure centroxyle, prend une moelle et des rayons médullaires, acquiert enfin la structure normale que nous lui connaissons. Quelquefois, en se dilatant ainsi, il se rompt en faisceaux libéroligneux distincts, entourés chacun d'un péricycle propre et d'un endoderme particulier et cesse d'exister comme tel. Dans un parenchyme qui, depuis l'épiderme jusqu'au centre, est cortical, la tige renferme alors un certain nombre de faisceaux libéroligneux collatéraux disposés en un cercle ou épars, çà et là anastomosés en réseau

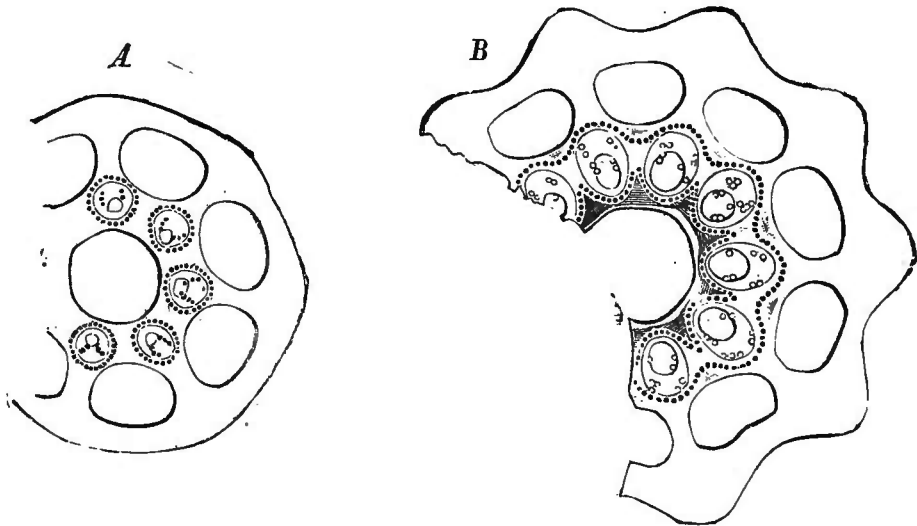


Fig. 505. — Section transversale du rhizome de la Prêle (*Equisetum*). A, dans la Prêle des borbiers (*Equisetum limosum*); les faisceaux sont entourés chacun d'un endoderme propre et d'un péricycle particulier. B, dans la Prêle d'hiver (*Equisetum hiemale*); les faisceaux ont fusionné latéralement leurs endodermes et leurs péricycles. Au bord de la lacune de chaque faisceau se voient les vaisseaux dissociés (d'après Pfitzer).

et qui produisent aux nœuds les branches foliaires. Il en est ainsi : parmi les Dicotylédones, dans le rhizome des Nymphéacées, dans la tige de diverses Renoncules (*Ranunculus aquatilis*, *Lingua*, etc.), dans le pédicelle floral de l'Adoxe (*Adoxa*), etc.; parmi les Monocotylédones, dans le Limnocharide (*Limnocharis*), etc.; parmi les Cryptogames vasculaires, dans l'Ophioglosse (*Ophioglossum*) et certaines Prêles (*Equisetum*).

Sous ce rapport, les Prêles méritent une mention spéciale (1). Comme les

(1) Pfitzer : *Die Schutzscheide der deutsch. Equiseten* (Jahr. f. wiss. Bot., VI, 1867) et observations personnelles.

Renoncules, elles se comportent, en effet, d'une manière différente suivant les espèces. Les unes ont la structure normale, aussi bien dans le rhizome que dans les branches aériennes (*E. arvense*, *pratense*, *palustre*, *scirpoides*, *Telmateja*, *maximum*, *riparium*, *coronatum*, *bogotense*). Les autres ont dans le rhizome les faisceaux libéroligneux entourés individuellement d'un endoderme propre et d'un péricycle particulier (fig. 505 A, et 506). Dans les branches aériennes, cette structure se conserve quelquefois sans changement (*E. limosum*, *littorale*, *uliginosum*, *virgatum*, *giganteum*); mais ailleurs les faisceaux y fusionnent latéralement leurs endodermes en un endoderme général externe et en un endoderme général interne, et aussi leurs péricycles en un péricycle général externe et un péricycle général interne (fig. 505, B); dans les intervalles des faisceaux, ces deux péricycles se touchent directement (*E. trachyodon*, *hiemale*, *variegatum*, *ramosissimum*, *altissimum*, *reptans*, *pannonicum*). Enfin la Prêle des bois (*E. sylvaticum*) a cette dernière structure dans son rhizome, tandis que ses branches aériennes ont la structure normale.

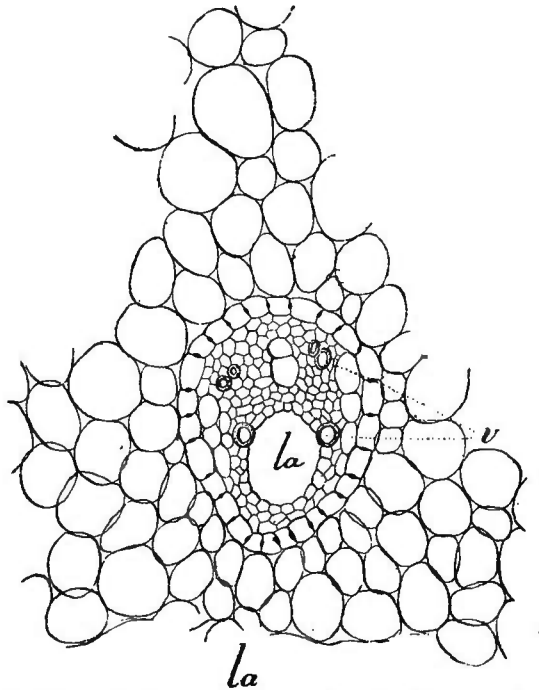


Fig. 506. — Section transversale d'un des faisceaux du rhizome de la Prêle des boursiers (*Equisetum limosum*), enveloppé de son endoderme et de son péricycle; v, vaisseaux latéraux permanents; la, lacune provenant de la dissociation des vaisseaux internes (d'après Dippel).

Si, d'une façon générale, on appelle *stèle* le cylindre central, on dira que la structure ainsi définie est *astélique*, puisque les faisceaux n'y sont pas réunis en un cylindre central.

**Tiges polystéliques (1).** — Le cylindre central étroit et sans moelle de la région inférieure de la tige, au lieu de se dilater, comme dans le cas ordinaire, au lieu de se rompre en faisceaux libéroligneux distincts, comme dans la structure astélique, s'élargit quelquefois en un ruban, qui bientôt se divise en deux par un étranglement médian. Chaque moitié s'aplatit plus haut à son tour et se divise en deux, et ainsi de suite. Dans un parenchyme qui, depuis l'épiderme jusqu'au centre, est toujours l'écorce, la tige possède donc un nombre de plus en plus grand de cylindres centraux, ou de *stèles*, étroits et sans moelle, tout pareils au cylindre central unique de la région inférieure. De *monostélique* qu'elle était à la base, elle est devenue ainsi *polystélique*.

La polystélie est un phénomène très rare chez les Phanérogames. On ne l'a observé jusqu'ici que chez les Auricules (*Auricula*), qui diffèrent par là des Primevères (*Primula*), dont la tige demeure monostélique, et chez les Gunnères (*Gunnera*). Elle est, au contraire, très fréquente chez les Cryptogames vascu-

(1) Ph. Van Tieghem : *Structure de la tige des Primevères* (Bull. de la Soc. bot. XXXIII, p. 95, 1886). *Sur la polystélie* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, III, p. 275, 1886).

lares, où elle se complique ordinairement, dans chaque stèle, du phénomène de la périxylie. Ainsi la plupart des Fougères (fig. 507), les Marsilies (*Marsilia*), la plupart des Sélaginelles (*Selaginella*) (fig. 508), etc., ont leur tige polystélisque

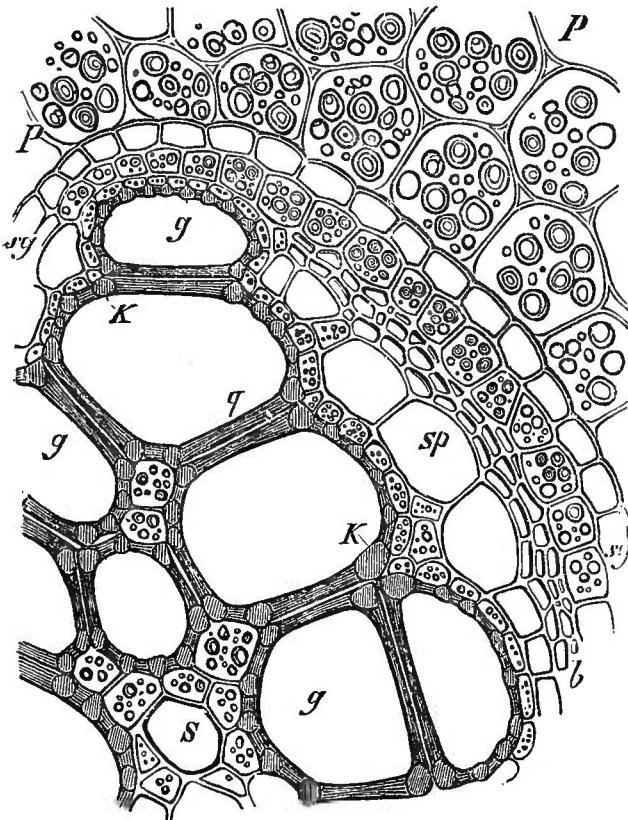


Fig. 507. — Un quart de la section transversale d'une grosse stèle de la tige de la Pteride (*Pteris aquilina*), avec une partie de l'écorce *P* remplie d'amidon *s*, premier vaisseau spiralé, situé au foyer de l'ellipse; il est entouré de cellules ligneuses à parois minces, pleines d'amidon; *g, g*, gros vaisseaux scalariformes; *sp*, tubes criblés laissant entre eux et le bois un rang de cellules amylières. Entre le liber *b* et l'endoderme *sg*, s'étend le péri-cycle unisérié (Sachs).

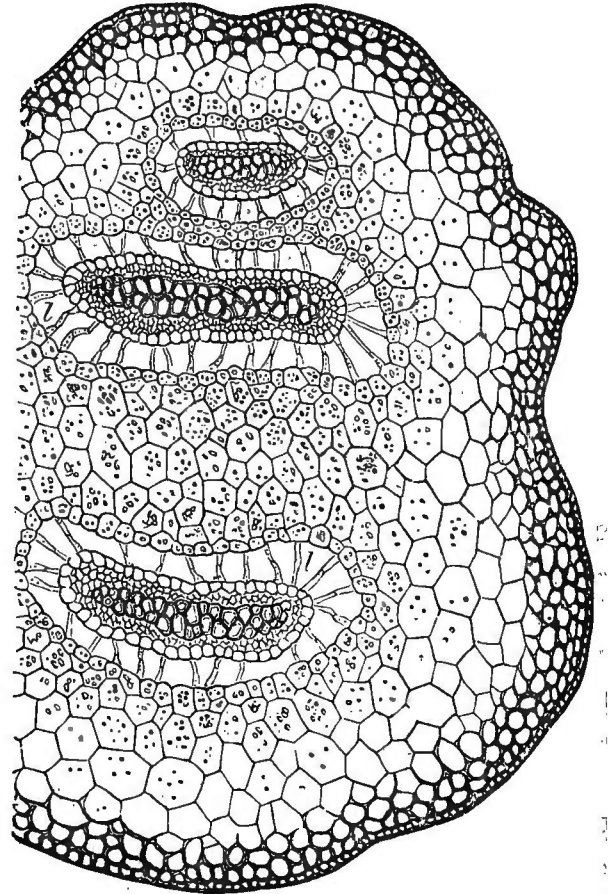


Fig. 508. — Section transversale de la tige d'une Sélaginelle (*Selaginella inaequalifolia*). Les trois stèles binaires aplaties en rubans et disposées parallèlement, sont séparées du parenchyme par une série de lacunes aérifères. Sous l'épiderme s'étend une couche scléreuse (Sachs).

à stèles ordinairement binaires. Souvent la bifurcation de la stèle primitive ne s'opère qu'un petit nombre de fois et les stèles sont dans la tige, quelquefois parallèlement disposées, comme dans les Sélaginelles, où il y en a tantôt deux (*Selaginella Kraussiana*, etc.), tantôt trois (*Selaginella triangularis, inaequalifolia*, etc.) (fig. 506) ou un plus grand nombre (*S. L yallii*), le plus souvent rangées en cercle, comme chez la plupart des Fougères. Ailleurs la bifurcation se répète plus souvent et les stèles plus nombreuses sont disséminées dans toute l'épaisseur de l'écorce, comme dans certaines Auricules (*Auricula ursi*, etc.), certaines Gunnères (*G. chilensis*, etc.), diverses Cyathéacées, etc. Quand elles sont disposées en cercle, les stèles s'unissent çà et là bord à bord et forment toutes ensemble un réseau. Si les mailles du réseau sont hautes et rapprochées, les sections transversales montrent la plupart des stèles indépendantes. Si elles sont courtes et espacées, les stèles se montrent, au contraire, sur la section transversale unies en un anneau çà et là interrompu.

La structure polystélisque peut être dite *dialystèle* dans le premier cas (fig. 508), *gamostèle* dans le second. La gamostélie se rencontre, par exemple,

dans les Marsilies (*Marsilia*), dans les Microlépies (*Microlepidia*) et autres Fougères, chez diverses Auricules (*Auricula japonica, prolifera*, etc.). Au premier abord, on pourrait la confondre avec la structure monostélisque, en regardant la portion centrale de l'écorce comme étant la moelle; mais l'existence, au bord interne de l'anneau, d'un endoderme, d'un péricycle et d'une zone libérienne, ne permet pas de rester longtemps dans l'erreur sur ce point.

Quand elles sont petites, les stèles binaires sont quelquefois dépourvues de péricycle, tout aussi bien que de conjonctif, et l'on y observe alors ce dédoublement de l'endoderme en dedans des plissements, déjà signalé plus haut dans des plantes à structure monostélisque (p. 752). Il en est ainsi par exemple chez certains Polypodes (*Polypodium vacciniifolium, glaucum, vulgare*, etc.). En même temps, les deux faisceaux ligneux centripètes et confluent y posent leurs vaisseaux externes contre l'endoderme, de sorte que le liber s'y réduit à deux arcs alternes avec les faisceaux ligneux: d'où la structure périxyle à liber interrompu. Ailleurs, la tige renferme deux sortes de stèles à endoderme dédoublé, les unes petites sans péricycle, les autres plus grosses avec péricycle, comme dans la Davallie (*Davallia canadensis*), etc. Ailleurs encore toutes les stèles sont pourvues d'un endoderme simple et d'un péricycle continu, contre lequel, en deux points opposés, s'appuient directement les vaisseaux sans interposition de liber, comme dans la Ptéride (*Pteris aquilina*) (fig. 507), etc.

La polystélie est certainement la plus importante de toutes les modifications que peut subir la structure de la tige; quand elle se complique de la réduction des stèles par suppression du péricycle et du phénomène de la périxylie à liber interrompu, comme chez beaucoup de Cryptogames vasculaires, il faut de l'attention pour arriver à la rattacher au type normal.

**Retour de la structure polystélisque ou astélisque au type monostélisque. —**

Chez diverses plantes à tige polystélisque, on observe, dans certaines régions de la tige, un retour à la structure monostélisque. La chose a lieu par exemple dans le pédicelle floral des Auricules. A sa base, c'est-à-dire à son insertion sur la tige, on y voit un cercle de stèles émanées de celles de la tige mère; ces stèles confluent latéralement et la structure devient gamostèle, puis toute la moitié interne de l'anneau stélisque, c'est-à-dire l'endoderme, le péricycle et le liber disparaissent. Dès lors, l'anneau libéroligneux restant prend tous les caractères de l'anneau libéroligneux d'une tige monostélisque ordinaire, tandis que la région centrale de l'écorce primitive devient la moelle. Le pédicelle floral des Auricules (*Auricula*) fait ainsi retour au type de structure qui est primitif dans le pédicelle floral des Primevères (*Primula*).

Ailleurs, c'est la structure astélisque qui fait retour au type monostélisque. La fusion latérale des endodermes et des péricycles particuliers dans la tige aérienne des Prêles citées plus haut (*E. trachyodon, hiemale*, etc.) (fig. 507, B), est un premier pas dans cette voie. La chose est complète, on l'a vu, dans la tige aérienne de la Prêle des bois (*E. sylvaticum*).

Il faut bien se garder d'identifier les pédicelles floraux des Auricules ou les branches aériennes et dressées de la Prêle des bois, qui sont des tiges essentiellement polystéliques ou astéliques, devenues monostéliques par

réduction, avec les tiges essentiellement monostéliques des plantes ordinaires.

**Disposition du stéréome dans la structure primaire de la tige.** — Le stéréome de la tige comprend l'ensemble des stéréides : parenchyme scléreux, collenchyme, sclérenchyme, poils internes, qui entrent, comme il a été dit plus haut, dans la structure primaire de l'écorce et dans celle du cylindre central. Ces stéréides sont parfois isolés, le plus souvent groupés en faisceaux distincts ou en couches continues. Ils sont souvent indépendants des faisceaux libéroligneux, souvent aussi intimement associés à ces faisceaux, en forme de gaine partielle ou continue; quelquefois ils entrent dans la composition même du faisceau soit dans le liber, soit dans le bois.

Le stéréome de l'écorce peut s'unir à celui du cylindre central, le stéréome indépendant peut se joindre à celui des faisceaux libéroligneux, par des bandes radiales, et c'est alors que l'ensemble du stéréome présente le plus de solidité. La fig. 442, p. 653, représente un certain nombre des dispositions principales du stéréome de la tige.

**Disposition de l'appareil sécréteur dans la structure primaire de la tige.** — Les cellules sécrétrices solitaires, qu'elles renferment des cristaux, de la gomme, de la résine, de l'huile essentielle, du tannin, etc., sont très fréquentes dans la structure primaire de la tige; on les rencontre disséminées sans ordre dans l'épiderme, dans l'écorce et dans le conjonctif central. Les tubes laticifères rameux des Euphorbiacées, Urticacées, Apocynées et Asclépiadées méritent une mention spéciale. Leurs troncs principaux sont situés dans la zone interne de l'écorce, en dehors du liber des faisceaux et de leur gaine scléreuse quand elle existe. Ils envoient de nombreuses branches, les unes vers l'extérieur à travers l'écorce jusque sous l'épiderme, où elles se terminent en cul-de-sac, les autres moins nombreuses vers l'intérieur à travers l'endoderme et les rayons médullaires jusque dans la moelle, à la périphérie de laquelle elles se dirigent longitudinalement.

Les files laticifères non anastomosées en réseau sont disposées autour du liber et du bois des faisceaux dans le Bananier (*Musa*). Les files de cellules sécrétrices anastomosées en réseau, notamment les réseaux laticifères fusionnés des Composées Liguliflores, Campanulacées, Lobéliées, Papavéracées, etc., occupent à la fois deux situations différentes dans la tige et prédominent tantôt dans l'une, tantôt dans l'autre. Ils forment une rangée en dehors du liber des faisceaux, d'où ils envoient des branches dans l'écorce, parfois jusque sous l'épiderme; quand il y a des faisceaux libériens dans la zone externe de la moelle, le bord interne de ces faisceaux est aussi muni d'un réseau laticifère, qui envoie parfois des branches dans la moelle. En outre, on trouve des réseaux laticifères à l'intérieur même du liber, surtout aux nœuds. Ils ne pénètrent jamais dans le bois. Tantôt ce sont les laticifères extralibériens qui sont les plus nombreux et les plus gros (Composées Liguliflores); tantôt les laticifères intralibériens se montrent prédominants (Campanulacées, Lobéliées, Papavéracées). Dans les Aroïdées, les troncs principaux sont situés de chaque côté du liber des faisceaux; ils envoient à travers le parenchyme des branches anastomosées qui parviennent parfois jusqu'à l'épiderme: Calade (*Caladium*), Alocase (*Alocasia*), Xanthosome (*Xanthosoma*), Syngone (*Syngonium*), etc.

Les canaux sécréteurs offrent dans la structure primaire diverses dispositions. Les canaux gommifères des Lycopodes (*Lycopodium inundatum*, *alopercuroides*, etc.) sont situés uniquement dans l'écorce; ceux des Cycadées se rencontrent à la fois dans l'écorce et dans la moelle. Les canaux résinifères des Conifères, à l'exception des Ifs (*Taxus*) qui en sont totalement dépourvus, se développent toujours dans l'écorce. En outre, il s'en fait quelquefois dans la moelle, comme dans le Ginkgo (*Ginkgo*), ou dans le liber des faisceaux, comme dans l'Araucarier (*Araucaria*) et le Widdringtonier (*Widdringtonia*), ou dans le bois des faisceaux, comme dans le Pin (*Pinus*) et le Mélèze (*Larix*).

Les canaux résinifères et laticifères des Alismacées et Butomées appartiennent au parenchyme cortical, où ils s'anastomosent en réseau. Chez les Aroïdées, les canaux oléifères des Philodendres (*Philodendron*), etc., parcourent parallèlement en ligne droite l'écorce de la tige et parfois aussi le parenchyme central.

Les canaux oléifères des Composées sont disposés en cercle dans la zone interne de l'écorce, contre l'endoderme. Ils sont superposés aux faisceaux libéroligneux en nombre variable : un médian, comme dans le Sénéçon (*Senecio*), la Cinéraire (*Cineraria*), la Pâquerette (*Bellis*), etc.; ou deux, un de chaque côté, comme dans le Tagète (*Tagetes*), l'Arnica (*Arnica*), la Tanaïsie (*Tanacetum*), l'Achillée (*Achillea*), etc.; ou trois à cinq, comme dans la Centaurée (*Centaurea*), etc. Les exemples qu'on vient de citer n'ont que ces canaux corticaux; d'autres ont, en outre, à la périphérie de la moelle, des canaux superposés à la pointe interne des faisceaux : isolés comme dans le Solidage (*Solidago*), la Sarrète (*Serratula*), la Dahlie (*Dahlia*), etc., par deux comme dans l'Agérate (*Ageratum*), etc., ou en groupe formant un arc comme dans l'Hélianthe (*Helianthus*), le Chardon (*Carduus*), etc.

Les canaux oléifères des Ombellifères et des Araliées sont disposés dans l'écorce, un en face de chaque faisceau libéroligneux, entre lui et le faisceau de collenchyme qui lui est superposé. Outre ces canaux en regard des faisceaux, il y en a quelquefois beaucoup d'autres disséminés dans toute l'écorce : Maceron (*Smyrniium*), Sise (*Sison*), Egopode (*Ægopodium*), etc. A ces canaux corticaux s'ajoutent presque toujours des canaux médullaires, répandus dans toute la moelle si elle est persistante : Férule (*Ferula*), etc., concentrés dans la région périphérique quand elle se détruit au centre : Anthriscus (*Anthriscus*), Care (*Carum*), Myrrhe (*Myrrhis*), Berce (*Heracleum*), etc. En outre, la tige de ces plantes renferme des canaux sécréteurs dans le péricycle, disposés en arc au dehors du liber.

Les canaux résinifères ou laticifères des Clusiacées sont diversement localisés. Dans les Clusies (*Clusia*), on ne les rencontre que dans l'écorce et dans la moelle. Dans les Mammées (*Mammea*) et Ochrocarpes (*Ochrocarpus*), on trouve de plus un canal dans le liber des faisceaux libéroligneux. Chez les Hypéricacées, les canaux oléifères sont situés dans le péricycle, toutes les fois qu'il est parenchymateux, comme dans les Millepertuis (*Hypericum*), etc.; en outre, il y en a quelquefois dans l'écorce et dans la moelle. Les canaux oléo-résineux des Anacardiées et Bursérées sont d'ordinaire exclusivement localisés dans le liber des faisceaux; les Monbins (*Spondias*) et quelques

Sumacs (*Rhus Toxicodendron*, *typhina*, etc.) en possèdent aussi au pourtour de la moelle. Enfin, dans les Simarubées, les Diptérocarpées et les Liquidambarées, ils sont tous situés à la périphérie de la moelle.

Quant aux poches sécrétrices, leur siège principal est dans l'écorce (Rutacées, Myrtacées, etc.). On en rencontre parfois dans la moelle, en même temps que dans l'écorce (Myoporées, Myrsinées, Samydées).

**Structure de la tige des Mousses.** — Dans la tige des Mousses, on n'observe jamais ni tubes criblés, ni vaisseaux; par conséquent ni liber, ni bois.

Une fois différenciée, la tige de ces plantes se montre pourtant assez fréquemment formée de deux régions : une zone externe et un massif intérieur, qui le plus souvent ne sont pas nettement limitées l'une par rapport à l'autre. La zone externe est formée de plusieurs assises de cellules à membrane fortement épaissie et colorée en jaune rougeâtre ou en rouge vif; l'assise externe a ses cellules plus étroites que les autres et souvent prolongées en poils absorbants; on peut la regarder comme un épiderme, mais cet épiderme est toujours dépourvu de stomates. La région centrale se compose de cellules plus larges, à membranes minces peu colorées ou même incolores. Chez certaines Mousses

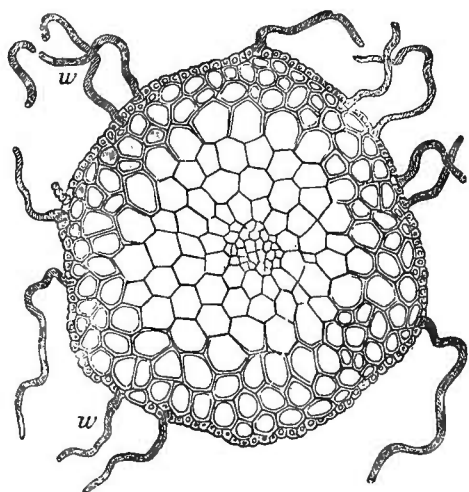


Fig. 509. — Section transversale de la tige du Brie (*Bryum roseum*); *w*, poils qui prolongent certaines cellules de l'assise périphérique (Sachs).

(voir fig. 438, p. 647), la différenciation s'arrête après avoir établi cette distinction entre un appareil tégumentaire et un parenchyme intérieur : Sphaigne (*Sphagnum*), Gymnostome (*Gymnostomum*), Leucobrie (*Leucobryum*), Hedwigie (*Hedwigia*), Barbule (*Barbula*), Hylocome (*Hylocomium*), etc. Chez beaucoup d'autres, elle se poursuit plus loin (fig. 509) et il se forme plus tard, au centre du parenchyme, un cylindre axile formé de cellules très étroites et à parois très minces, correspondant au cylindre central des plantes vasculaires les plus dégradées : Grimmie (*Grimmia*), Funaire (*Funaria*), Bartramie (*Bartramia*), Brie (*Bryum*), Mnie (*Mnium*), etc. Dans quelques-unes de ces dernières,

les cellules de ce cylindre central épaississent fortement leurs membranes, comme dans le Polytric (*Polytrichum*), l'Atric (*Atrichum*), la Dausonie (*Dawsonia*). Parfois on voit des faisceaux très grêles, formés de cellules semblables à celles du cylindre axile, descendre de la base des feuilles et se diriger obliquement, à travers le parenchyme externe qui correspond à l'écorce, jusqu'à la périphérie du cylindre central, où ils viennent se confondre; ce sont des sortes de faisceaux foliaires : Splachne (*Splachnum*), Voitie (*Voitia*), etc.

On voit donc que la structure la plus perfectionnée de la tige des Mousses se rattache d'assez près à la structure la plus dégradée de la tige des plantes vasculaires.

**Influence des conditions de milieu sur la structure de la tige (1).** — Au

(1) Vaupell : *Unters. über das peripherische Wachstum*. 1855. — Chatin : *Sur les caractères anatomiques des rhizomes* (Bull. Soc. bot., 1858). — Ph. Van Tieghem : *Anatomie de la*



point de vue des causes qui les provoquent, les modifications de structure que l'on vient de passer en revue, notamment celles de la tige des plantes vasculaires, sont de deux sortes. Les unes sont liées à la nature même des plantes, indépendantes des conditions du milieu extérieur, inaccessibles par conséquent à l'expérience et ne peuvent être expliquées que par voie historique. Les autres sont, au contraire, sous la dépendance plus ou moins directe des conditions de milieu, qui les provoquent plus ou moins immédiatement, et peuvent dès lors être reproduites plus ou moins promptement par l'expérience.

Parmi les premières, il faut mettre au premier rang la forme et la disposition de l'appareil sécréteur. Aussi cet appareil offre-t-il une source précieuse de caractères différentiels, pour distinguer et délimiter non seulement les familles, mais aussi les genres dans une même famille, quelquefois même les espèces dans un même genre. On en citera de nombreux exemples dans la seconde partie de ce Traité.

Parmi les secondes, il faut mentionner surtout les différences de structure que l'on observe dans la même plante entre les parties aériennes, les parties souterraines (rhizomes) et les parties aquatiques de sa tige.

Dans l'air, l'épiderme a de nombreux stomates. L'écorce est peu épaisse; les plissements endodermiques sont fugaces; le péricycle épaissit souvent et lignifie ses cellules, de façon à produire une série d'arcs ou un anneau lignifié à la périphérie du cylindre central; la moelle, souvent résorbée, prend un grand diamètre.

Dans le sol, les stomates sont peu nombreux. L'écorce est très épaisse et inversement la moelle est très réduite; l'endoderme garde longtemps ses plissements. Le stéréome s'atrophie en général; quand il subsiste, il est d'ordinaire plus central (Monocotylédones), quelquefois il disparaît complètement. Enfin le bois se compose fréquemment de vaisseaux, seuls lignifiés, plongés dans un parenchyme à parois minces et cellulósiques.

Dans l'eau, l'épiderme acquiert de la chlorophylle et perd ses stomates. L'écorce devient très épaisse et se creuse de nombreuses lacunes; les plissements endodermiques persistent longtemps. Le cylindre central se réduit beaucoup par l'atrophie plus ou moins complète de la moelle, par la diminution du nombre des tubes criblés et des vaisseaux, et par le faible développement ou l'absence d'éléments fibreux dans le péricycle ou dans le bois.

Plusieurs de ces caractères sont en rapport avec l'absence ou l'atténuation

*Moschatelline* (Bull. de la Soc. bot. de France, XXVII, 1880). — Costantin : *Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XVI, 1883). — Rothert : *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Differenzen in primären Bau der Stengel und Rhizome krautiger Phanerogamen*. Dorpat, 1885. — Hohnfeld : *Ueber das Vorkommen und die Vertheilung der Spaltöffnungen auf unterirdischen Pflanzentheilen*. Königsberg, 1880. — Chatin : *Anatomie comparée : Plantes aquatiques*, Paris, 1859. — Ph. Van Tieghem : *Anatomie de l'Utriculaire commune* (Ann. sc. nat. 5<sup>e</sup> série, t. X, 1864). — Lewakoffski : *De l'influence de l'eau sur la croissance de la tige et de la racine de quelques plantes* (Mém. de l'Acad. impériale de Kazan, 1873). — Costantin : *Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques* (Ann. des sc. nat. 6<sup>e</sup> série, XIX, 1884). — Schenk : *Vergleichende Anatomie der submersen Gewächsen* (Bibliotheca botanica, Cassel, 1886). — Rauwenhoff : *Sur les causes des formes anormales des plantes qui croissent à l'obscurité* (Archiv. néerland., XII et Ann. des sc. nat. 6<sup>e</sup> série, IV, 1876). — Costantin : *Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines* (Ann. des sc. nat. 7<sup>e</sup> série, I, 1885).

de la lumière. Dans les tiges étiolées, en effet, les plissements endodermiques sont longtemps visibles et les tissus fibreux et vasculaires se développent moins richement.

Tous ces caractères sont provoqués, du moins en grande partie par les conditions mêmes du milieu extérieur. L'expérience montre, en effet, que si l'on maintient et force à croître une tige aérienne dans le sol ou dans l'eau, un rhizome dans l'air ou dans l'eau, une tige aquatique dans l'air ou dans le sol, on voit, dans ces conditions nouvelles, tous les caractères différentiels indiqués plus haut apparaître avec une plus ou moins grande intensité suivant les espèces.

Une remarque analogue doit être faite pour les modifications de structure de la racine que l'on a passées en revue à la p. 677 et suiv. Certaines de ces modifications, comme la grande épaisseur de l'écorce et le faible diamètre du cylindre central dans les racines souterraines, comme les lacunes aérifères de l'écorce dans les racines aquatiques, etc., sont dues aux conditions de milieu et peuvent être reproduites par l'expérience.

## § 2

### Origine de la structure primaire de la tige (1).

On sait déjà que les divers tissus définitifs de la tige primaire, telle que nous la connaissons maintenant, dérivent de la différenciation d'un méristème primitif terminal, lequel à son tour provient du cloisonnement d'une cellule mère unique (p. 501) ou d'un groupe de cellules mères (p. 613). On sait aussi que, dans la tige, la cellule mère unique ou le groupe des cellules mères ne se cloisonnent que sur les côtés et vers la base, jamais vers le sommet; elles demeurent donc toujours extérieures et supérieures aux segments qu'elles engendrent. Il en résulte que la cellule mère unique ou les cellules mères les plus extérieures du groupe ont leur face supérieure libre. Il s'agit maintenant de savoir, dans les divers cas qui peuvent se présenter, comment la structure primaire de la tige s'édifie peu à peu à partir des cellules mères.

**Formation de la tige par une cellule mère unique.** — Les Muscinées et presque toutes les Cryptogames vasculaires forment leur tige par une cellule mère unique. Prenons pour exemples les Mousses, les Fougères et les Prêles.

La cellule mère de la tige des Mousses a quelquefois la forme d'un coin et produit deux séries rectilignes de segments semi-circulaires alternes, comme

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 8 et 404, 1877, avec indication des travaux antérieurs : Nägeli (1845), Cramer (1855), Sanio (1864), Rees (1867), Hofmeister (1869), Hanstein (1869), Leitgeb (1868-69), Russow (1872), Strasburger (1873), Schmitz (1874), Vöchting (1874), Famintzin (1874-75), Falkenberg (1876). — Nägeli : *Versammlung deutsch. Naturforscher und Aerzte in München*, 1877. — Treub : *Organes de végétation du Selaginella Martensii*, Leyde, 1877. — Sachs : *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, II, p. 88, 1880. — Leitgeb : *Untersuchungen über die Lebermoose*, VI, Graz, 1881. — Haberlandt : *Ueber Scheitelwachstum bei der Phanerogamen* (Mittheil. des Naturwiss. Vereines für Steiermark, Graz, 1881). — Trécul : *Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XII, 1882). — Klein : *Untersuchungen über Vegetationspunkt dorsiventraler Farne* (Bot. Zeit., 1884). — Schwendener : *Ueber Scheitelwachstum und Blattstellungen* (Sitzungsber. der Berliner Akad., XL, 1885).

dans le Fissident (*Fissidens*) et le Schistotège (*Schistotega*). Le plus souvent elle a la forme d'une pyramide à trois faces planes dont la base bombée est tournée, vers le haut, et découpe trois séries de segments triangulaires de  $120^\circ$  d'ouverture (fig. 510). Ces segments se superposent quelquefois en trois séries rectilignes, parce que chaque nouvelle cloison est exactement parallèle à l'antépénultième, comme dans la Fontinale (*Fontinalis*). Mais souvent chaque nouvelle cloison chevauche du même côté, de sorte que les segments, sans qu'il y ait aucune torsion dans la tige, se superposent en trois hélices parallèles, comme dans le Polytric (*Polytrichum*), le Sphaigne (*Sphagnum*), l'Andrée (*Andræa*), etc. Dans tous les cas, chaque segment proémine en

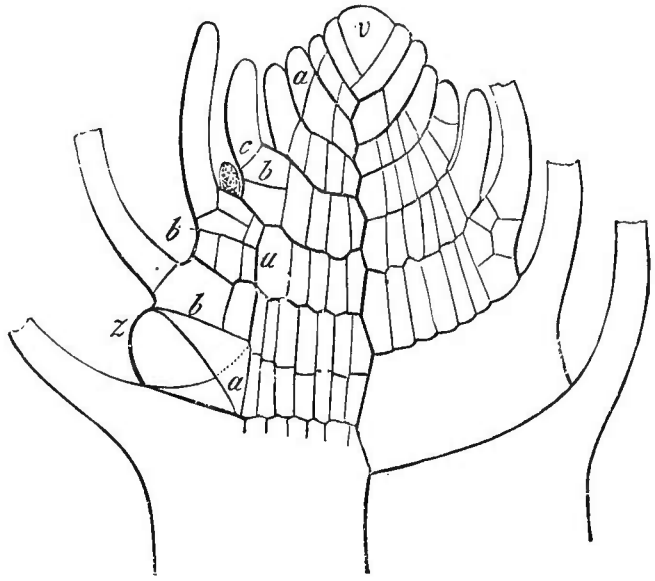


Fig. 510. — Section longitudinale axiale de l'extrémité de la tige de la Fontinale (*Fontinalis antipyretica*). *v*, cellule mère produisant trois séries de segments. La cellule externe *a* de chaque segment se développe en une feuille; *z*, cellule mère d'une branche, formée aux dépens du segment de la feuille supérieure (d'après Leitgeb).

dehors sur sa face libre, en formant une large papille, qui se détache par une cloison tangentielle; en s'accroissant et se divisant ultérieurement, cette papille se développe en une feuille, pendant que la portion inférieure et interne du segment produit, par ses divisions ultérieures, une tranche du méristème de la tige, méristème qui se différencie ensuite à divers degrés, comme il a été dit plus haut. Comme chaque segment forme une feuille, la disposition des feuilles est déterminée par le mode de formation des segments; elles sont donc suivant  $\frac{1}{2}$  dans le Fissident, suivant  $\frac{1}{3}$  dans la Fontinale, suivant  $\frac{2}{5}$ ,  $\frac{3}{8}$ , etc., dans le Polytric, etc.

La tige des Fougères se forme aussi par le cloisonnement d'une cellule mère, ordinairement en forme de pyramide à trois faces et à base bombée vers le haut (voir plus loin, fig. 515, A), rarement en forme de coin, comme dans la tige rampante de la Ptéride aquiline (*Pteris aquilina*). Cette cellule mère produit des segments empilés en trois séries rectilignes, qui se découpent de diverses manières suivant que la tige est monostélisque ou polystélisque, et dans ce dernier cas suivant qu'elle est gamostèle ou dialystèle.

Si la tige est monostélisque, la première cloison tangentielle des segments sépare en dedans le cylindre central, en dehors l'écorce (fig. 515, A). Chacune de ces deux régions se cloisonne ensuite et se différencie. L'assise la plus externe issue du cloisonnement de l'écorce, c'est-à-dire l'exoderme, individualisée plus ou moins près du sommet suivant les plantes, est ce qu'on appelle d'ordinaire l'épiderme. Mais d'épiderme véritable, il n'y en a pas plus ici que chez les Mousses.

Si la tige est polystélisque gamostèle, les segments prennent d'abord deux

cloisons tangentielles qui séparent, entre elles l'anneau stélisque, en dehors et en dedans l'écorce. Si elle est polystélisque dialystèle, ils prennent aussi deux cloisons séparant les futures stèles de l'écorce en dehors et en dedans; mais ensuite, dans l'anneau ainsi constitué, certaines places seulement deviennent autant de stèles, les autres se différenciant en écorce.

Dans la tige des Prêles, la cellule mère a aussi la forme d'une pyramide à

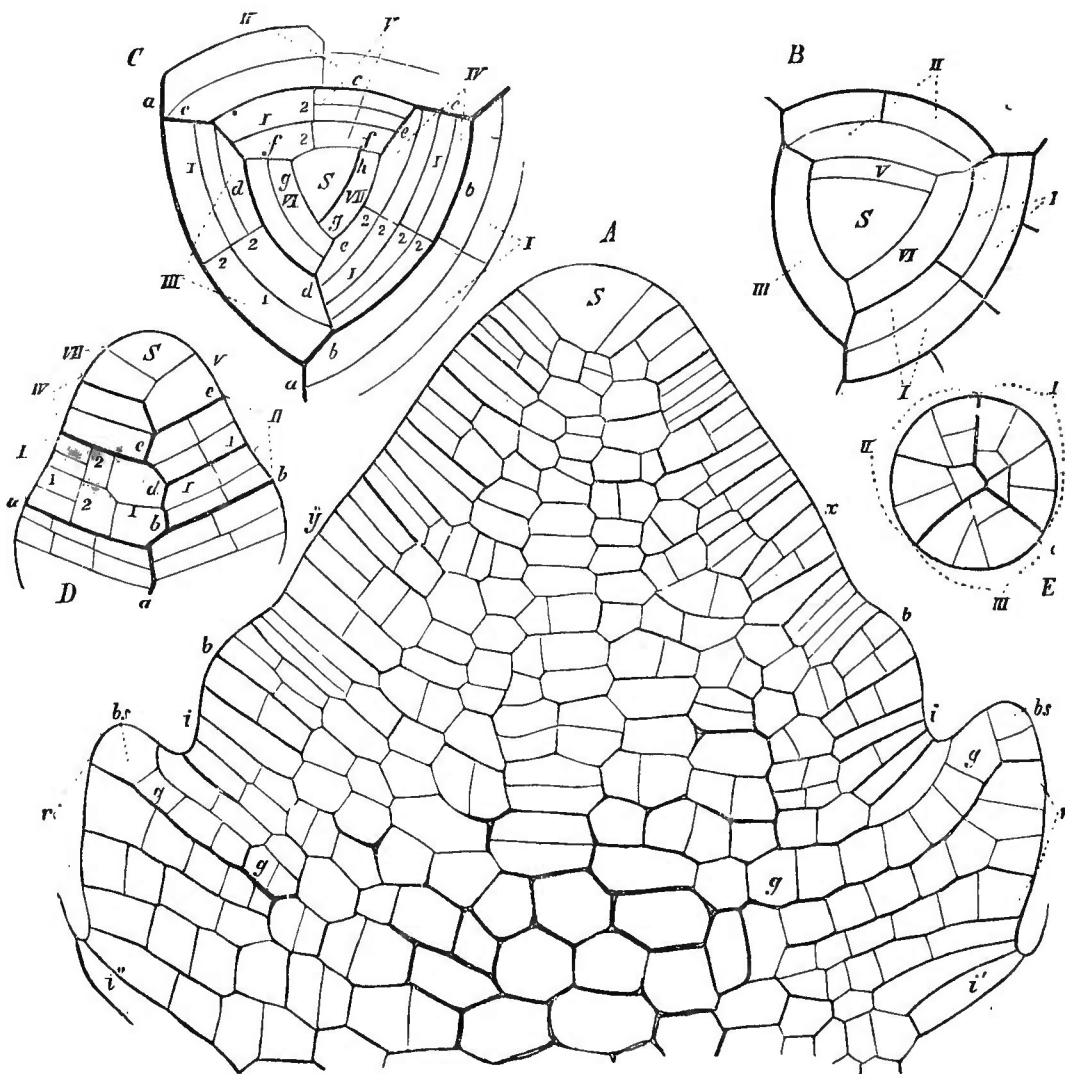


Fig. 511. — Cloisonnement progressif du méristème dans la tige des Prêles (*Equisetum*). La cellule mère produit trois séries de segments. A, section longitudinale d'un gros bourgeon souterrain d'*Equisetum Telmateia*; B, sommet de la tige, vu d'en haut (d'après Sachs); C, sommet de la tige d'*Equisetum arvense*, vu de face montrant l'ordre de succession des cloisons; D, un sommet plus grêle en section longitudinale; E, section transversale du même suivant I (d'après Cramer). S, cellule mère; I, II, III... segments; 1, 2, 3... leurs cloisons successives; b, bs, en A, débuts des feuilles.

trois faces dont la base bombée est tournée en haut; les segments triangulaires qu'elle découpe se superposent en trois séries verticales (fig. 511). Chacun d'eux se partage d'abord, par une cloison transversale, en deux tables superposées, puis par une cloison longitudinale à peu près radiale en deux sextants inégaux. Chaque sextant se divise ensuite par une première cloison tangentielle. Si la tige est monostélisque, cette cloison sépare l'écorce et le cylindre central. Si elle est astélisque (p. 764), il se fait une seconde cloison tangentielle en dedans de la première; la région comprise entre les deux cloisons

produit les faisceaux libéroligneux, tandis que la région externe et la région interne deviennent l'une et l'autre l'écorce. Ici aussi, l'assise la plus externe de l'écorce extérieure reçoit le nom d'épiderme, bien qu'en réalité elle ne mérite que celui d'exoderme.

La plupart des Sélaginelles (*Selaginella*) forment aussi leur tige à l'aide d'une cellule mère dont la forme est assez variable. Dans le *S. Martensii* (fig. 512), par exemple, elle a tantôt la forme d'un coin détachant deux séries de segments (*C, D*), tantôt celle d'une pyramide triangulaire découpant trois séries de segments (*A, B*). Ces deux formes se succèdent sur la

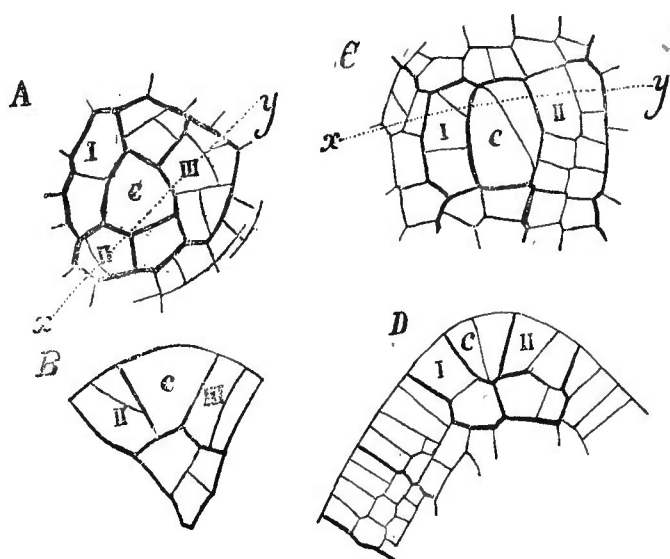


Fig. 512. — *Selaginella Martensii*. A, sommet d'une branche à cellule mère pyramidale *c*, vu d'en haut. B, le même, en section longitudinale suivant *xy*; I, II, III, segments en voie de cloisonnement. C, sommet d'une branche à cellule mère cunéiforme *c*, vu d'en haut. D, le même en section longitudinale suivant *xy*; I, II, segments en voie de cloisonnement; une cloison diagonale transforme la cellule cunéiforme en une cellule pyramidale (d'après Treub).

même branche sans aucune périodicité. Il suffit d'une cloison diagonale (*C*) pour passer de la cellule cunéiforme à la cellule pyramidale.

D'autres Sélaginelles (*S. arborescens, Lyallii, etc.*) ont au sommet de leur tige côte à côte plusieurs cellules mères de forme pyramidale se comportant comme la cellule unique du *S. Martensii*, mais ne se cloisonnant latéralement que parallèlement à leurs faces libres. Dans le *S. Wallichii*, elles se réduisent à deux.

Chez les Lycopodes (*Lycopodium*) et les Isoètes (*Isoetes*), on observe au sommet de la tige côte à côte plusieurs cellules mères équivalentes de forme pyramidale, découpant par des cloisons transverses des segments destinés au cylindre central et par des cloisons latérales parallèles à leurs faces libres des segments destinés à l'écorce, à la périphérie de laquelle s'individualise plus tard l'assise externe qu'on nomme l'épiderme. Par la croissance terminale de leur tige, les Lycopodes et les Isoètes se rattachent donc aux autres Cryptogames vasculaires, tandis qu'ils s'en éloignent, comme on l'a vu (p. 694), par la croissance terminale de leur racine.

**Formation de la tige par un groupe de cellules mères.** — Chez toutes les Phanérogames, la tige procède du cloisonnement d'un groupe de cellules mères superposées, qui, au point de vue de sa différenciation, se comporte de plusieurs manières, suivant les plantes.

Le cas le plus simple est celui du Cornifle (*Ceratophyllum demersum*), dont la jeune tige s'édifie à l'aide de trois cellules mères superposées. L'inférieure a la forme d'une pyramide à trois faces et à base convexe tournée en haut, comme chez les Mousses et les Cryptogames vasculaires; elle donne trois séries de segments empilés qui, en se divisant, produisent le cylindre central. La

moyenne a la forme d'un prisme triangulaire, se cloisonne parallèlement à ses trois faces et donne ainsi une assise de segments qui, plus bas, se divisent par des cloisons tangentiellles et produisent l'écorce. Enfin la supérieure a la même forme et se cloisonne de même; seulement, l'assise de segments ne prend pas de cloisons tangentiellles et devient directement l'épiderme.

Il y a donc ici trois cellules mères distinctes : une pour l'épiderme, une pour l'écorce, une pour le cylindre central. En d'autres termes, les trois régions de la tige ont au sommet chacune son initiale propre. C'est comme si la cellule mère pyramidale des Mousses ou des Cryptogames vasculaires s'était découpée à l'origine par deux cloisons transversales.

Les choses se passent probablement de la même manière dans tous les cas où le groupe des cellules mères se laisse décomposer au sommet en trois assises de cellules superposées, comme dans le Berbéride (*Berberis*), le Ménisperme (*Menispermum*), etc. Chaque assise de cellules a sans doute alors, au moins pendant la première jeunesse de la tige, son centre occupé par une initiale ou côte à côte par quatre initiales équivalentes, les cellules périphériques n'étant que les segments récemment issus de l'initiale et non encore divisés tangentielllement.

Dans tous les cas de ce genre, la croissance terminale de la tige s'opère comme on a vu (p. 694) que s'opère partout la croissance terminale de la racine, à cette différence près, que dans la tige les initiales de l'épiderme ne prennent jamais de cloison tangentielle. Jusqu'à quel point ce mode de croissance terminale de la tige se montre-t-il général chez les Phanérogames? C'est ce qu'on ignore jusqu'à présent.

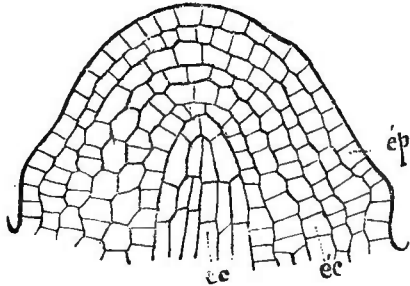


Fig. 513. — Section longitudinale axiale du sommet de la tige de la Pesse (*Hippuris vulgaris*). *ép*, épiderme; *éc*, écorce; *cc*, cylindre central (d'après de Bary).

Dans d'autres tiges, le groupe des cellules mères est divisé en plus de trois étages. Dans la Pesse (*Hippuris vulgaris*), par exemple, on en compte jusqu'à sept (fig. 513). L'épiderme et le cylindre central ont bien, comme dans le Cornifle, chacun son initiale propre. Mais l'écorce se continue au sommet, sous l'épiderme, par cinq assises ayant chacune à son point culminant une initiale propre. Il

en est de même dans l'Elodée (*Elodea canadensis*), et, au nombre près des assises d'initiales de l'écorce, chez beaucoup d'autres plantes, comme les Graminées, le Polygonate (*Polygonatum*), l'Asperge (*Asparagus*), le Balisier (*Canna*), le Potamot (*Potamogeton*), la Tradescantie (*Tradescantia*), etc., l'Araucarier (*Araucaria*), le Dammare (*Dammara*), etc.

Qu'il y ait seulement trois assises d'initiales superposées ou qu'il y en ait davantage parce que l'écorce en a pour elle plusieurs, il arrive çà et là, dans les plantes les plus diverses, que ces initiales et les segments récemment issus d'elles sont plus ou moins fortement enchevêtrés. Elles deviennent alors difficiles à distinguer et paraissent constituer un tout homogène. Il semble que les trois régions de la tige ou tout au moins deux d'entre elles, par exemple l'écorce et le cylindre central, se confondent au sommet et confluent

dans un groupe d'initiales communes. Cette même remarque a déjà été faite pour la racine (p. 697).

**Marche de la différenciation dans les faisceaux libéroligneux.** — Quoiqu'il en soit, les faisceaux libéroligneux qui vont aux feuilles ont une double origine; ils procèdent des initiales du cylindre central pour la partie qui est renfermée dans le cylindre et des initiales de l'écorce pour la partie extérieure au cylindre, laquelle peut être très longue s'ils séjournent dans l'écorce avant de s'incurver dans la feuille.

Les segments issus des initiales du cylindre central subissent en tous sens de nombreuses divisions longitudinales. Puis, dans le méristème homogène ainsi produit, certaines cellules continuent de se segmenter dans la longueur, pendant que les autres cessent de se cloisonner; les premières produisent autant de cordons de cellules étroites et longues, qui sont les futurs faisceaux libéroligneux (fig. 514); les secondes forment en dehors le péricycle, en dedans la moelle, et dans les intervalles les rayons médullaires.

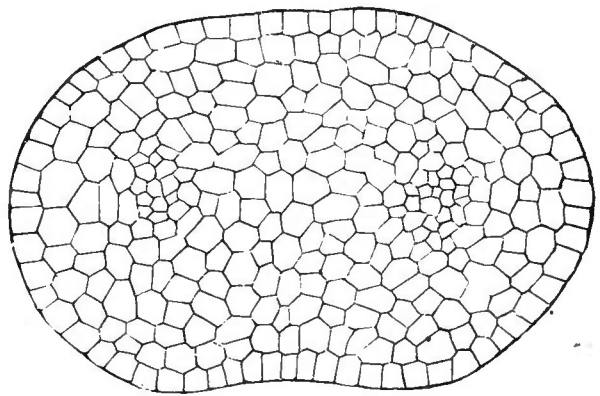


Fig. 514. — Section transversale de l'extrémité de la tige de l'Hétérocentre (*Heterocentron diversifolium*). L'épiderme et l'écorce sont séparés; deux cordons de cellules étroites se sont différenciés dans le cylindre central; ce sont les futurs faisceaux libéroligneux (d'après Vöchting).

La marche longitudinale de la différenciation interne des faisceaux ainsi constitués, et notamment de l'apparition des premiers vaisseaux, est fort diverse. Souvent elle est basifuge, c'est-à-dire dans le même sens que la croissance de la tige: Fougères, Marsiliacées; Tradescantie (*Tradescantia*), Potamot (*Potamogeton*), Cordyline (*Cordyline*), Chamédore (*Chamædorea*) et autres Monocotylédones; Berbéride (*Berberis*), Bougainvillée (*Bougainvillea*), etc. Souvent aussi elle est basipète, c'est-à-dire qu'elle commence au nœud et de là descend progressivement jusqu'au point d'insertion sur un faisceau plus âgé; il en est ainsi dans la plupart des Dicotylédones et des Gymnospermes. Enfin quelquefois elle s'opère sur le même faisceau dans les deux sens opposés; commençant à un nœud, elle monte d'une part dans l'entre-nœud supérieur, et descend d'autre part dans l'entre-nœud inférieur; il en est ainsi par exemple dans les faisceaux foliaires latéraux du Potamot (*Potamogeton crispus*). Les vaisseaux ainsi formés en sens inverse se rencontrent et s'unissent bout à bout vers le milieu de chaque entre-nœud. De même dans les Prêles (*Equisetum*), les faisceaux se différencient, à partir du nœud, vers le bas dans l'entre-nœud inférieur, puis vers le haut dans la feuille.

Ces différences proviennent de différences correspondantes dans la marche de la croissance intercalaire des entre-nœuds, comme il a été dit à la page 234 (fig. 81). Réciproquement, si l'on a déterminé l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans un entre-nœud, on peut en conclure aussitôt la marche de la croissance intercalaire.

Quand la trace foliaire comprend plusieurs faisceaux dont un médian, c'est habituellement le médian qui se différencie le premier, puis peu à peu les latéraux à partir du médian. Quelquefois pourtant le contraire a lieu, les latéraux se différencient d'abord, le médian plus tard, comme dans le Houblon (*Humulus*), le Haricot (*Phaseolus*), etc. Dans les traces foliaires successives que contient le cylindre, on voit d'ordinaire les faisceaux latéraux d'une trace ne se différencier qu'après que les faisceaux médians de plusieurs feuilles plus jeunes sont déjà différenciés. Les faisceaux médullaires, qui ne vont pas aux feuilles, se différencient toujours après les faisceaux foliaires.

### § 3

#### Origine et mode d'insertion des branches de divers ordres.

Quand la tige se ramifie, comment les branches naissent-elles d'abord sur la tige principale et ensuite les unes sur les autres? Une fois différenciées, comment établissent-elles leurs divers tissus en continuité d'abord avec ceux de la tige principale, puis successivement avec ceux de la branche d'ordre précédent? Ce sont les deux questions qu'il faut résoudre maintenant.

**Origine des branches.** — La branche naît au flanc de la tige comme la tige elle-même croît à son sommet, c'est-à-dire tantôt par une seule cellule mère, comme chez la plupart des Cryptogames, tantôt par un groupe de cellules mères superposées, comme dans la plupart des Phanérogames.

Ainsi, dans les Mousses, comme la Fontinale (*Fontinalis*), le Sphaigne (*Sphagnum*), etc., une cellule périphérique de la tige, située au-dessous d'une feuille, se divise par trois cloisons obliques de manière à former une pyramide triangulaire à base bombée tournée en dehors : c'est la cellule mère de la branche (fig. 510). Elle découpe trois séries de segments superposés, qui se cloisonnent à leur tour, comme il a été dit plus haut pour la tige, de manière à édifier d'abord la branche et à l'accroître ensuite. De même dans les Prêles, dans les Fougères, etc., la branche se constitue et s'accroît aux dépens d'une cellule périphérique de l'écorce de la tige.

A l'exception des Isoètes, où elle demeure simple, la tige des Lycopodiées se ramifie, comme on sait (p. 244), en fausse dichotomie. Dans les Sélaginelles, par exemple, près du sommet, mais séparée de la cellule mère au moins par un segment, on voit une cellule périphérique (*Selaginella Martensii*, etc.), ou plusieurs cellules périphériques côte à côte (*S. arborescens*, etc.), grandir et se cloisonner plus activement que les autres, pour former une protubérance qui est le début d'une branche. Celle-ci repousse du côté opposé le sommet de la tige et de cette déviation résulte l'apparente dichotomie.

Chez les Phanérogames, la branche naît de la tige, à l'aisselle d'une feuille, par un groupe de cellules mères comprenant au moins une ou plusieurs cellules épidermiques et une ou plusieurs cellules de l'assise externe de l'écorce. La cellule épidermique ne prend jamais que des cloisons perpendiculaires au plan de l'épiderme; elle ne produit par conséquent que l'épiderme de la branche. En d'autres termes, l'épiderme de la tige principale se continue



sans interruption sur toutes ses branches. La cellule corticale sous-jacente se divise parfois en deux par une cloison tangentielle : la moitié inférieure est l'initiale du cylindre central de la branche ; la moitié supérieure est l'initiale de l'écorce. Il en est ainsi, par exemple, dans le Cornifle (*Ceratophyllum*).

Ailleurs, l'assise corticale externe fournit directement l'initiale de l'écorce de la branche et c'est la seconde assise corticale qui donne l'initiale du cylindre central. La branche procède alors de la tige comme la racine latérale exogène du Cresson (*Nasturtium*) procède du bourgeon (voir plus loin p. 791). Ailleurs les choses sont plus difficiles à démêler, parce que c'est tout un groupe de cellules corticales, appartenant à plusieurs assises, qui se divisent dans tous les sens de manière à former, du moins en apparence, un massif d'initiales communes revêtu par l'épiderme. Tantôt ce massif demeure homogène, tantôt il se sépare plus tard en une zone externe formée par les initiales de l'écorce et en un noyau interne constitué par les initiales du cylindre central.

Toujours est-il que le cylindre central de la branche dérive constamment de l'écorce et non du cylindre central de la tige.

**Insertion des branches.** — Pendant que la branche se développe, comme il vient d'être dit, à l'aisselle d'une feuille, comment ses divers tissus et notamment ses faisceaux libéroligneux se raccordent-ils avec ceux de la tige ou de la branche mère ?

Quand les faisceaux de la tige sont disposés en un seul cercle, comme dans la plupart des Dicotylédones et chez les Gymnospermes, l'insertion peut avoir lieu de quatre manières différentes. Le plus souvent les faisceaux de la branche se réunissent à sa base en un petit nombre, en deux par exemple ; ces deux faisceaux, traversant l'écorce de la tige, viennent dans le cylindre central s'unir au nœud même, ou au-dessous du nœud, avec les deux faisceaux qui bordent à droite et à gauche le vide laissé par le départ du faisceau foliaire médian de la feuille mère. Ces faisceaux d'union sont tantôt destinés à une feuille supérieure : Ibéride (*Iberis*), Ortie (*Urtica*), Mûllier (*Antirrhinum*), Génévrier (*Juniperus*), Pin (*Pinus*), etc. ; tantôt ce sont les latéraux de la feuille mère elle-même : Mouron (*Anagallis*), Clématite (*Clematis*), etc.

Ailleurs, les deux faisceaux de la branche, une fois parvenus dans le cylindre central, descendent dans le cercle parmi les faisceaux foliaires voisins, l'espace d'un entre-nœud, comme dans l'Aristolochie (*Aristolochia*), etc., de deux entre-nœuds, comme dans le Céraiste (*Cerastium*), etc., et même de trois entre-nœuds, comme dans la Violette (*Viola*), etc. La section transversale de la tige contient alors, outre les faisceaux caulinaires et foliaires, deux, quatre ou six faisceaux destinés à une, deux ou trois branches supérieures.

Dans l'un et l'autre de ces deux premiers cas, la moelle de la branche communique directement avec celle de la tige, à travers la lacune laissée par le départ des faisceaux foliaires.

Dans un troisième cas, plus rare que les précédents, l'insertion des faisceaux de la branche s'opère directement sur les faisceaux de la feuille mère, au moment où ceux-ci viennent de s'échapper du cylindre central. L'insertion est donc extérieure au cercle libéroligneux de la tige ; la moelle de la branche

ne communique avec celle de la tige qu'à travers les rayons médullaires (Ombellifères, Araliées, etc.).

Le quatrième mode d'insertion, enfin, est particulier à certaines Cactées, comme l'Echinocacte (*Echinocactus*), divers Cierges (*Cereus*), etc. Les quelques faisceaux qui descendent de la branche traversent l'épaisse écorce parallèlement au faisceau foliaire, passent à travers les rayons médullaires qui séparent les faisceaux de la tige et s'enfoncent dans la moelle ; là, ils se ramifient en tous sens, de manière à former un réseau irrégulier répandu dans toute la moelle. C'est seulement aux points où ils traversent le cercle libéroligneux qu'ils se mettent en communication avec ses faisceaux par de courtes anastomoses transversales.

Chez les Monocotylédones à faisceaux nombreux et disséminés, l'insertion de la branche est un peu plus compliquée. Dans les Palmiers, Liliacées, Aroïdées, Orchidées, etc., les nombreux faisceaux qui descendent de la branche axillaire traversent l'écorce, pénètrent dans le cylindre central, s'y enfoncent en descendant côte à côte avec ceux de la feuille mère et, sans atteindre le centre, s'unissent progressivement aux faisceaux périphériques du cylindre. Parfois même, comme dans le rhizome d'Acore (*Acorus*), les faisceaux de la branche demeurent à la périphérie du cylindre et descendent en se ramifiant, s'enchevêtrant et se réunissant çà et là avec les faisceaux périphériques, de manière à former un épais réseau. Dans les Graminées, les nombreux faisceaux émanés de la branche s'enfoncent horizontalement au nœud à travers le cylindre central en passant entre les faisceaux verticaux de la tige, auxquels ils s'unissent çà et là ; tous ensemble ils forment dans l'épaisseur du nœud un feutrage serré, en forme de disque transversal, qui atteint plusieurs millimètres d'épaisseur : Maïs (*Zea*), Larmille (*Coix*), Canne (*Saccharum*), Roseau (*Arundo*), etc.

Enfin, quand les faisceaux de la tige sont fusionnés en une colonne libéroligneuse axile, les faisceaux de la branche, eux-mêmes unis en un étroit cordon central, viennent s'appliquer simplement à la surface de la colonne, au-dessus du point de départ du faisceau de la feuille mère.

#### § 4

##### Origine et mode d'insertion des racines sur la tige.

La tige produit normalement les racines. Elle en forme une de très bonne heure à sa base et dans son prolongement : c'est la racine terminale. Plus tard et à mesure qu'elle s'allonge, elle en produit d'autres dans ses flancs : ce sont les racines latérales (voir p. 204).

**Mode d'insertion de la racine terminale sur la tige. Passage de la racine à la tige. Collet (1).** — En ce qui concerne la racine terminale, on n'a pas à

(1) Gérard : *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XI, 1881). On y trouve signalés les travaux antérieurs : Clos (1849), Ph. Van Tieghem (1869, 1871, 1872), Dodel (1872), Goldsmith (1876), Prillieux (1877). — Dangeard : *Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine chez les Dicotylédones*, Caen, 1889.

chercher ici son origine ; elle naît, en effet, dans la tige aussitôt après que celle-ci est constituée, au cours du développement de l'œuf en embryon, sujet qui sera traité plus tard. Mais il faut savoir comment elle s'attache à la tige, comment se relie les divers tissus des deux membres, comment on passe de la structure de l'un à celle de l'autre.

La racine se forme le plus souvent à la base de la tige, de telle manière que, dans le premier âge, les deux surfaces se continuent directement ; en un mot, elle est exogène par rapport à la tige. Quelquefois, cependant, elle naît à l'intérieur de la tige, plus ou moins profondément au-dessous de son extrémité ; elle est endogène. Elle est recouverte alors dans le premier âge par l'épiderme et par l'écorce de la tige ; plus tard, elle perce ces deux régions pour se développer au dehors et sa base demeure enveloppée par une gaine. Il en est ainsi notamment dans les Graminées, les Commélinées, le Balisier (*Canna*), la Capucine (*Tropæolum*), le Nyctage (*Mirabilis*), etc.

Considérons d'abord le cas le plus fréquent, où la racine est exogène, et supposons qu'il s'agisse des Dicotylédones et des Gymnospermes, ou plus exactement de l'ensemble des Climacorhizes. Si l'on suit en descendant l'épiderme de la tige, on arrive à un point où, à une cellule simple, succède une cellule divisée en deux par une cloison tangentielle. Celle-ci appartient déjà certainement à la racine, dont l'épiderme est, comme on sait, composé. Entre les deux, par la cloison qui les sépare, passe le plan de séparation des deux membres, quand l'épiderme de la racine est composé dès la base. Le plus souvent il passe un peu plus haut, parce que l'épiderme de la racine est simple à la base et ne se divise qu'un peu plus loin. On ne commet toutefois qu'une erreur très faible en assignant dans tous les cas cette cloison comme la limite des deux membres. Dès que la racine entre en développement, la moitié externe de sa première cellule épidermique dédoublée se détache comme première assise de la coiffe, et il en résulte un gradin à descendre pour passer de la surface primitive de la tige à la surface dénudée de la racine. Peu après, la moitié interne mise à nu se prolonge en un poil absorbant. Cette dénudation se poursuit ensuite de plus en plus profondément, au fur et à mesure que la racine s'allonge et que la coiffe s'exfolie. Il en résulte, à la limite même, un contraste frappant dans l'aspect des surfaces, qui rend cette limite très nette au premier coup d'œil. La surface de la tige, occupée par son épiderme entier et simple, est lisse, blanche, dure ; la surface de la racine, occupée par l'assise pilifère, c'est-à-dire par l'assise interne de son épiderme composé, est hérissée de poils, grisâtre, molle. Le collet, dont on a déjà signalé l'existence (p. 228), reçoit ici une définition plus précise : c'est la ligne circulaire qui sépare les deux surfaces, ou le plan qui passe par cette ligne, sauf la petite erreur en plus pour la tige, en moins pour la racine, signalée plus haut.

Chez les Monocotylédones et les Cryptogames vasculaires, ou plus exactement dans l'ensemble des Liorhizes, l'épiderme de la racine, d'abord en continuité avec celui de la tige, s'en sépare, comme on sait, circulairement à la base au début de la germination, et son bord libre s'exfolie bientôt complètement avec la première calotte de la coiffe, laissant à nu l'assise corticale

externe, qui devient l'assise pilifère. La ligne de séparation, jointe à la dépression superficielle correspondante, marque ici exactement la limite des deux membres, c'est-à-dire le collet.

Enfin, dans les quelques plantes où la racine terminale est endogène, c'est la ligne circulaire suivant laquelle son épiderme se raccorde plus ou moins profondément avec l'écorce de la tige, qui marque le collet, à une petite erreur près en moins dans la Capucine et le Nyctage, très exactement dans les Graminées, le Commélinées et le Balisier.

Ceci bien compris, si nous suivons, quelque temps après la germination, les diverses régions en montant de la racine dans la tige, nous voyons chez les Liorhizes l'épiderme de la racine se terminer librement sans se raccorder à celui de la tige, tandis que chez les Climacorrhizes l'assise interne de l'épiderme de la racine se raccorde avec la moitié interne de l'épiderme de la tige. Partout nous voyons l'écorce de la racine se continuer directement dans l'écorce de la tige; l'endoderme de la racine notamment se prolonge par l'endoderme de la tige. De même le cylindre central de la racine se continue directement, en se dilatant ordinairement beaucoup, dans le cylindre central de la tige; le péricycle du premier notamment se prolonge dans le péricycle du second et le conjonctif du premier se continue, en se développant davantage, dans celui du second. Reste donc à savoir comment se fait la transformation des faisceaux simples, libériens et ligneux, de la racine dans les faisceaux doubles, libéroligneux, de la tige. La chose peut avoir lieu de diverses manières.

1° Les faisceaux libériens de la racine s'élèvent simplement en ligne droite dans la tige. Les faisceaux ligneux, arrivés près du collet, multiplient leurs vaisseaux et se dédoublent suivant le rayon. Les deux moitiés se séparent et, s'inclinant à droite et à gauche, vont s'unir deux par deux en dedans des faisceaux libériens alternes, de manière à former le bois des faisceaux libéroligneux. En se déplaçant, chaque moitié du faisceau ligneux tourne sur elle-même, se tord de 180°, de façon à diriger en dedans la pointe qu'elle présentait en dehors; il en résulte que le bois du faisceau libéroligneux est centrifuge, tandis que le faisceau ligneux était centripète. Pendant ce temps on a franchi la limite externe, et l'on est désormais dans la tige. La tige a, dans ce cas, tout autant de faisceaux doubles que la racine avait de faisceaux libériens et ces faisceaux sont séparés par de larges rayons médullaires qui correspondent aux faisceaux ligneux de la racine. Il en est ainsi par exemple, dans la Fumeterre (*Fumaria*), le Nyctage (*Mirabilis*), la Cardère (*Dipsacus*), etc.

2° Le plus souvent les faisceaux libériens se dédoublent latéralement comme les faisceaux ligneux, et leurs deux moitiés vont, pour ainsi dire, au devant des deux moitiés ligneuses, pour former avec elles deux fois autant de faisceaux libéroligneux, séparés par des rayons plus étroits, comme dans la Capucine (*Tropæolum*), l'Érable (*Acer*), le Haricot (*Phaseolus*), la Courge (*Cucurbita*), etc.

3° Quelquefois enfin les faisceaux ligneux restent en place en se tordant de 180°, et ce sont les faisceaux libériens dédoublés qui font tout le chemin pour venir s'unir en dehors d'eux en autant de faisceaux libéroligneux,

comme dans la Luzerne (*Medicago*), la Gesse (*Lathyrus*), l'Ers (*Ervum*), le Phénice (*Phœnix*), etc.

Toutes les fois qu'il n'y a pas de croissance intercalaire dans la base de la tige, ni dans la base de la racine, le raccord interne des faisceaux est brusque et son plan moyen coïncide avec le collet. Il y a un collet interne presque aussi précis que le collet externe : Ricin (*Ricinus*), Courge (*Cucurbita*), Haricot (*Phaseolus*), etc. ; Balisier (*Canna*) et beaucoup d'autres Monocotylédones. S'il y a une croissance intercalaire frappant la base de la tige, le raccord se trouve étiré vers le haut ; le déplacement commence à la limite, mais c'est seulement après un assez long espace de tige que le bois se trouve avoir pris sa place et son orientation définitives en dedans du liber : c'est un cas très fréquent ; la transformation est alors progressive et lente (Crucifères, Caryophyllées, Umbellifères, etc.). S'il y a une croissance intercalaire dans la base de la racine, le raccord est étiré vers le bas ; le déplacement commence alors notablement au-dessous de la limite, pour se terminer un peu au-dessus, comme dans l'Érable (*Acer*), etc. Enfin, si ces deux modes de croissance intercalaire coexistent, le raccord est étiré à la fois vers le haut et vers le bas ; le déplacement des faisceaux commence au-dessous de la limite et ne s'achève que plus ou moins haut dans le premier entre-nœud, comme dans l'Ipoméée (*Ipomœa*), le Nyctage (*Mirabilis*), etc. Ce qu'il faut bien remarquer, c'est qu'au milieu de toutes ces variations internes, le collet, défini comme il a été dit, ne change pas de position. Pris entre deux cellules, il ne peut, en effet, être déplacé par la croissance de ces deux cellules.

**Origine et formation des racines latérales (1).** — Si l'on met à part les racines gemmaires, sur lesquels on reviendra plus loin, on sait que les racines latérales, qu'elles soient régulières ou adventives (p. 204), naissent toutes à l'intérieur de la tige, sont toujours endogènes (p. 206). D'une façon générale, elles naissent dans la tige comme les radicelles dans la racine mère. Il y a donc lieu d'étudier à part les Monacrorhizes et les Triacrorhizes.

**1° Chez les Cryptogames vasculaires.** — Les Prêles et les Sélaginelles ne produisant que des racines gemmaires, les Lycopodes et les Isoètes étant triacrorhizes, nous n'avons à considérer ici que les Filicinées.

Dans la tige des Filicinées, les racines latérales naissent de très bonne heure, très près du sommet, alors que l'écorce et le cylindre central, récemment séparés, non seulement ne sont pas encore différenciés, mais n'ont pas même terminé la série des cloisonnements qui doivent leur donner toute leur épaisseur (fig. 515). Pour se former, la racine prend une cellule appartenant à l'assise la plus interne de l'écorce dans son état actuel, à ce qu'on peut appeler l'endoderme actuel (fig. 515, A). Par trois cloisons obliques convergeant vers l'intérieur, cette cellule rhizogène sépare d'abord trois cellules basilaires et une cellule pyramidale, qui est l'initiale de la racine (fig. 515, B).

(1) Trécul : *Recherches sur l'origine des racines* (Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, V et VI, 1846), — Mangin : *Origine et insertion des racines adventives chez les Monocotylédones* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XIV, p. 215, 1882). — Lemaire : *Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotylédones* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, III, p. 163, 1886) — Ph. Van Tieghem et H. Douliot : *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VIII, p. 406, 1888).

Celle-ci se cloisonne ensuite d'abord parallèlement à sa face externe pour détacher un segment épidermique, puis parallèlement à ses trois faces obliques

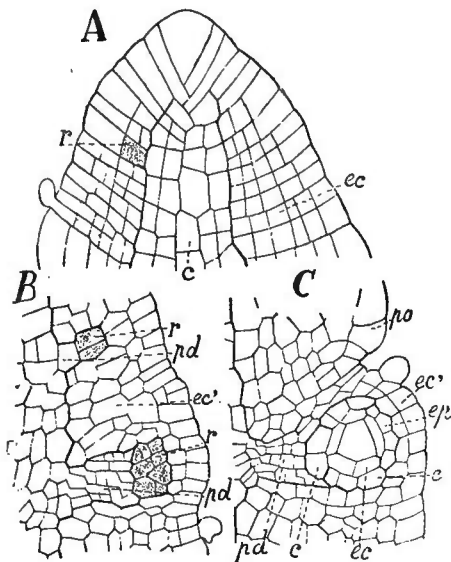


Fig. 515. — Section longitudinale axiale de l'extrémité de la tige (stolon) du Néphrolépidé (*Nephrolepis davallioides*). A, au sommet, montrant la cellule terminale et ses segments, la séparation du cylindre central *c* et de l'écorce *e*, la division de l'écorce en deux zones et le cloisonnement tangentiel de ces deux zones; *r*, cellule rhizogène (pointillée) appartenant à la zone interne encore indivise. B, un peu plus bas, montrant deux états de division de la cellule rhizogène *r* et de formation du pédicule sous-jacent *pd*. C, plus bas encore, état plus avancé de la racine, qui a séparé son premier épiderme *ep* et sa première série de segments internes où la cloison médiocorticale est seule formée; le cylindre central *c* n'est encore séparé que dans les segments basilaires; *e*, épistèle. L'écorce de la tige *ec'* est double au-dessus de la racine; *po*, poil.

pour découper trois segments destinés à l'écorce et au cylindre central, puis de nouveau parallèlement à sa face externe, et ainsi de suite (fig. 515, C). En un mot, les segments se forment et plus tard se divisent dans les trois directions, notamment suivant la tangente, exactement comme il a été dit pour l'initiale d'une radicelle (p. 700). Les trois cellules basilaires aussi se cloisonnent de la même manière, pour produire la base du cylindre central et l'épistèle (fig. 515, C).

Pendant que la cellule rhizogène s'accroît ainsi, les cellules de l'endoderme actuel qui l'entourent se cloisonnent tangentiellement à diverses reprises pour produire les diverses assises de l'écorce interne et notamment l'endoderme définitif. Pour suivre cette croissance, les cellules péricycliques situées au-dessous de la cellule rhizogène s'allongent radialement et se cloisonnent, formant ainsi sous la racine un pédicule, qui traverse obliquement vers le haut la zone contemporaine de l'écorce (fig. 515, B et C). En même temps, les cellules corticales extérieures à la cellule rhizogène ne se cloisonnent pas tangentiellement ou se cloisonnent peu. Il résulte de là que, pour sortir, la jeune racine a à traverser non pas toute l'épaisseur de l'écorce,

mais seulement la couche corticale qui recouvrait la cellule rhizogène au moment où elle y est née.

Cette couche ne comprend parfois que deux assises, comme dans les stolons des Néphrolépides (*Nephrolepis*) (fig. 515, B et C), dans la tige des Polypodes (*Polypodium*), Davallies (*Davallia*), Marsilies (*Marsilia*), Azolles (*Azolla*), etc. Ailleurs, elle en compte davantage, trois dans le Trichomane (*Trichomanes radicans*), quatre à six dans le Lygode (*Lygodium scandens*), la Microlépie (*Microlepia strigosa*), etc., et jusqu'à quatorze dans certains Hyménophylles (*Hymenophyllum alatum*).

Les choses se passent essentiellement de la même manière dans toutes les Filicinées, c'est-à-dire chez les diverses familles de l'ordre des Fougères, chez les Marattiacées, les Ophioglossées, les Marsiliacées et les Salviniacées. Dans cette dernière famille, c'est-à-dire dans les Azolles (*Azolla*), puisque les Salviniées (*Salvinia*) ne produisent pas de racines latérales, on observe une modification intéressante, liée à la vie aquatique et à la faible croissance longitudinale de la racine. Le premier segment épidermique une fois découpé, l'initiale n'en

produit plus et se borne désormais à former des segments cortico-stéliques, qui se superposent en trois séries. L'unique segment épidermique se dédouble tangentielllement, comme on l'a vu chez la plupart des Fougères, et produit une coiffe réduite à deux calottes.

En résumé, les racines latérales des Cryptogames vasculaires monacrorhizes naissent dans l'endoderme actuel de la tige, de la même manière que les radicules de ces plantes dans l'endoderme actuel de la racine mère. Elles sont seulement plus précoces et cette précocité a pour conséquence, d'une part leur moindre profondeur, de l'autre la formation du pédicule péricyclique sous-jacent. Pendant que la racine se différencie, ce pédicule se différencie aussi, mais son cylindre central prend tous les caractères anatomiques de celui de la tige mère, dont il est une dépendance. Sa structure diffère donc essentiellement de celle de la racine qu'il porte à son sommet.

2° **Chez les Phanérogames.** — Chez les Phanérogames, les racines latérales naissent plus ou moins tôt, c'est-à-dire plus ou moins près du sommet

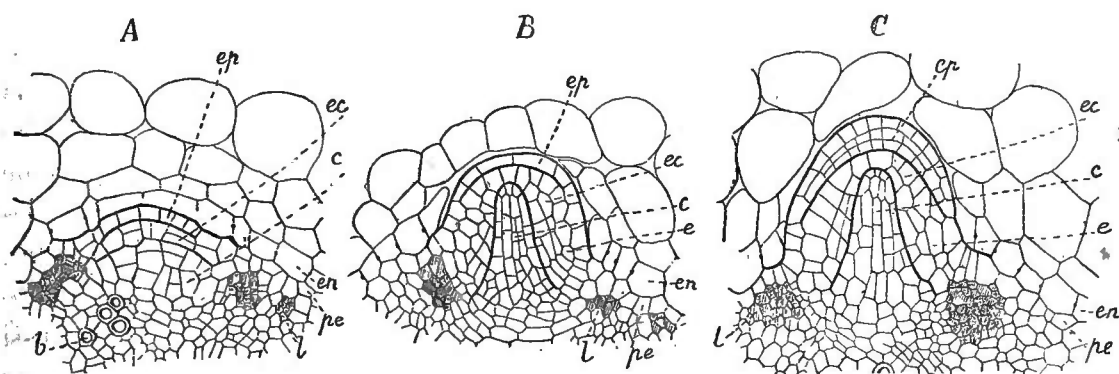


Fig. 516. — Sections transversales de la tige de la Montie (*Montia fontana*), passant par l'axe d'une racine latérale à trois états. A, l'arc rhizogène, formé de cinq cellules péricycliques, a pris ses deux cloisons tangentiellles, dont la seconde ne porte que sur les trois cellules médianes, et séparé le cylindre central *c*, l'écorce *ec*, l'épiderme *ep* et l'épistèle *e*; les trois cellules endodermiques superposées ont leurs cloisons radiales à moitié dissoutes. B, état plus avancé; l'épiderme *ep* est encore simple; l'endoderme et la seconde assise corticale sont digérés. C, état plus âgé; l'épiderme *ep* est triple, *en*, endoderme; *pe*, péricycle; *l*, liber; *b*, bois.

de la tige, aux dépens d'une plage circulaire de cellules appartenant au péricycle. Si le péricycle est simple (fig. 516), les cellules de la plage rhizogène s'accroissent radialement et se dédoublent toutes par une cloison tangentielle, qui sépare en dedans le cylindre central; puis l'assise externe prend une nouvelle cloison tangentielle, qui ne porte que sur les cellules médianes, et sépare en dedans l'écorce, en dehors l'épiderme, tandis que les cellules marginales indivises constituent l'épistèle (fig. 516, A). Le mamelon ainsi formé, avec ses trois initiales, ou ses trois tétrades d'initiales superposées, s'accroît ensuite et cloisonne ses cellules, comme il a été dit pour la radicule (p. 705) (fig. 516, B et C). Plus tard, l'endoderme de la racine se raccorde à travers l'épistèle avec l'endoderme de la tige, par l'intermédiaire des cellules triplissées.

Si le péricycle est composé, c'est son assise externe qui fournit la plage rhizogène, laquelle se comporte comme dans le cas précédent. Les autres assises accroissent et cloisonnent aussi leurs cellules, mais ne forment que la partie interne et inférieure du cylindre central.

En un mot, la racine latérale naît et se constitue dans le péricycle de la tige

mère, comme la radicelle dans le péricycle de la racine mère. Toutes les modifications secondaires signalées plus haut (p. 706) dans la formation des radicelles se retrouvent dans la formation des racines latérales. Toutes les exceptions aussi. Ainsi, dans l'Hydrocharide (*Hydrocharis*), l'épiderme de la racine, après sa séparation de l'écorce, ne prend aucune cloison tangentielle et plus tard demeure tout entier adhérent; en un mot, la racine est dépourvue de calypstre, comme la radicelle (p. 696). Les choses se passent de la même manière dans les Lemnacées; ces plantes ne produisant pas de radicelles, l'exception qu'elles offrent était demeurée cachée jusqu'ici. Chez les Pontédériacées et la Pistie (*Pistia*), la cloison séparatrice de l'écorce et de l'épiderme ne se forme à aucun âge dans la racine, dont le cylindre central demeure recouvert dans toute son étendue par l'épistèle. La racine n'a donc pas d'épiderme, partant pas de calypstre, caractère déjà constaté dans la radicelle de ces mêmes plantes (p. 697).

**Disposition et insertion des racines latérales.** — Chez les Cryptogames vasculaires, les racines latérales, bien que naissant à une époque où le cylindre central de la tige n'a pas encore commencé à se différencier, sont cependant disposées et orientées d'une manière déterminée par rapport à la structure définitive de ce cylindre. Dans les stolons aphyllés des Néphrolépidés (*Nephrolepis*), par exemple, elles sont situées en face des faisceaux de protoxylème, c'est-à-dire à une place correspondante à celle qu'affectent les radicelles dans la racine. Dans la tige des Hyménophylles (*Hymenophyllum*), elles sont, au contraire, disposées en alternance avec les faisceaux de protoxylème. L'orientation de la racine latérale, quand elle est binaire, varie aussi suivant les genres. Tantôt, en effet, la bande vasculaire diamétrale formée par la confluence des deux faisceaux ligneux est disposée longitudinalement, c'est-à-dire suivant l'axe de la tige, comme dans le Néphroléptide et la Lastrée (*Lastrea*); tantôt elle est placée transversalement, c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe, comme dans le Polypode, la Capillaire, l'Aspide, le Blechne, etc.

Chez les Phanérogames, les racines latérales affectent trois dispositions différentes par rapport aux faisceaux libéroligneux du cylindre central. Le plus souvent, la plage rhizogène s'établit dans le péricycle en correspondance avec l'intervalle de deux faisceaux, c'est-à-dire d'un rayon médullaire (fig. 516). Si le rayon n'est pas très large, la racine lui est exactement superposée et s'attache également et symétriquement à droite et à gauche sur les deux faisceaux voisins; c'est le cas le plus ordinaire (fig. 516). Si le rayon est très large, la plage rhizogène s'y établit latéralement, au voisinage de l'un des faisceaux, sur le flanc duquel elle s'insère obliquement; il peut se faire alors deux racines en correspondance avec le même rayon (Cucurbitacées, etc.). Dans les deux cas, les cellules du rayon situées au-dessous de la plage rhizogène s'accroissent, se cloisonnent et se différencient, pour fournir les amorces libéroligneuses par lesquelles la racine s'insère sur les faisceaux voisins.

Ailleurs la plage rhizogène se différencie dans le péricycle en superposition avec le liber d'un faisceau libéroligneux. C'est alors le parenchyme libérien dont les cellules s'accroissent, se cloisonnent et plus tard se différencient, pour former la base d'insertion de la racine. Cette disposition en dehors du liber a



lieu nécessairement toutes les fois que le cylindre central a tous ses faisceaux fusionnés en un anneau autour d'une moelle, ou en un massif plein sans moelle.

Dans les deux cas précédents, l'insertion de la racine sur les faisceaux libéroligneux de la tige est directe. Dans le troisième, la racine naît dans le péricycle sans aucun rapport fixe avec les faisceaux libéroligneux et son insertion sur eux est indirecte. Il se différencie alors dans la profondeur du péricycle, qui est composé, un plus ou moins grand nombre de fascicules libéroligneux, dirigés et anastomosés en tous sens, qui forment un réseau couvrant toute la périphérie du cylindre central ou seulement une partie de son pourtour, par exemple sa face inférieure si la tige est rampante, comme chez les Monstérées. Vers l'intérieur, ce réseau se relie aux faisceaux libéroligneux de la tige; vers l'extérieur, il donne insertion aux racines, qui prennent naissance dans l'assise périphérique du péricycle. C'est donc par son intermédiaire que s'établissent les rapports libéroligneux des racines avec la tige.

Ce réseau radicifère est rare chez les Dicotylédones; on l'y observe dans les Pipéracées de la tribu des Saururées et surtout dans certaines Primevères (*Primula officinalis*, *grandiflora*, etc.). Il est au contraire, très fréquent chez les Monocotylédones, notamment dans les rhizomes et à la base des branches aériennes. Tantôt il s'étend sur toute la longueur et sur tout le pourtour du cylindre central; les racines peuvent naître alors en un point quelconque de la tige, comme dans l'Acore (*Acorus*), le Fragon (*Ruscus*), le Bananier (*Musa*), la Sagittaire (*Sagittaria*), etc. Tantôt il s'étend bien encore sur toute la longueur, mais n'occupe qu'une fraction plus ou moins grande de la circonférence du cylindre central; les racines latérales se trouvent alors localisées sur la face inférieure de la tige, comme dans la tige rampante des Monstérées, dans l'Echmée (*Æchmea*), etc. Tantôt enfin il s'étend sur tout le pourtour, mais est interrompu dans la longueur et ne se forme qu'au voisinage des nœuds, où se trouvent également concentrées les racines latérales, comme dans les Graminées, le Philodendre (*Philodendron*), le Calle (*Calla*), la Vanille (*Vanilla*), le Smilace (*Smilax*), etc.

**Croissance interne et sortie des racines latérales.** — Qu'il s'agisse des Cryptogames vasculaires ou des Phanérogames, une fois ébauchées, comme il vient d'être dit, à l'état de mamelons coniques, les racines latérales peuvent cesser de croître et demeurer pendant un temps plus ou moins long cachées dans la profondeur de l'écorce, sans que rien ne les trahisse au dehors, latentes, en un mot, pour reprendre plus tard, quand les conditions sont favorables, le cours interrompu de leur développement. Elles peuvent également continuer aussitôt de croître sans subir d'arrêt. Dans tous les cas, elles ont, pour paraître au dehors, à traverser l'écorce de la tige, toute l'écorce si elles sont un peu tardives, seulement la zone d'écorce qui se trouvait constituée au moment de leur apparition, si elles sont très précoces. Dans ce dernier cas, elles sont pédiculées dans la mesure même où l'écorce interne s'est épaissie après leur formation dans l'endoderme ou dans le péricycle.

Cette traversée de l'écorce se fait, ici comme pour la radicle, par voie de digestion. La racine se nourrit aux dépens de l'écorce de la tige, comme la radicle aux dépens de l'écorce de la racine, et en se nourrissant elle se fraie

un chemin vers l'extérieur. Pourtant l'épiderme de la tige est quelquefois assez fortement cutinisé pour résister à la digestion ; il se distend alors et finalement se déchire pour laisser sortir la racine.

Cette digestion est quelquefois directe, c'est-à-dire opérée par l'épiderme même de la racine ; elle porte alors sur la totalité de l'écorce actuelle chez les Phanérogames (fig. 516), sur toute l'écorce actuelle à l'exception de l'endoderme actuel chez les Cryptogames vasculaires (fig. 515). Il n'y a pas de poche digestive. Il en est ainsi, parmi les Dicotylédones, chez les Crucifères, Crassulacées, Portulacées (fig. 516), Caryophyllées, etc., c'est-à-dire dans les mêmes familles où la radicle est, comme on sait, dépourvue de poche (p. 709). Il en est de même, parmi les Cryptogames vasculaires, chez les Polypodiacées, chez les Hydroptérides, etc. Dans ces dernières plantes, l'écorce actuelle n'a, comme on sait (p. 784), en dehors de l'endoderme que deux assises de cellules (fig. 515). La racine digère la première et distend la seconde, c'est-à-dire l'épiderme, qui l'enveloppe d'abord comme d'une gaine ; plus tard, cette gaine se rompt circulairement à la base et s'exfolie en mettant la racine à nu.

Le plus souvent la digestion est indirecte, c'est-à-dire que l'assise corticale

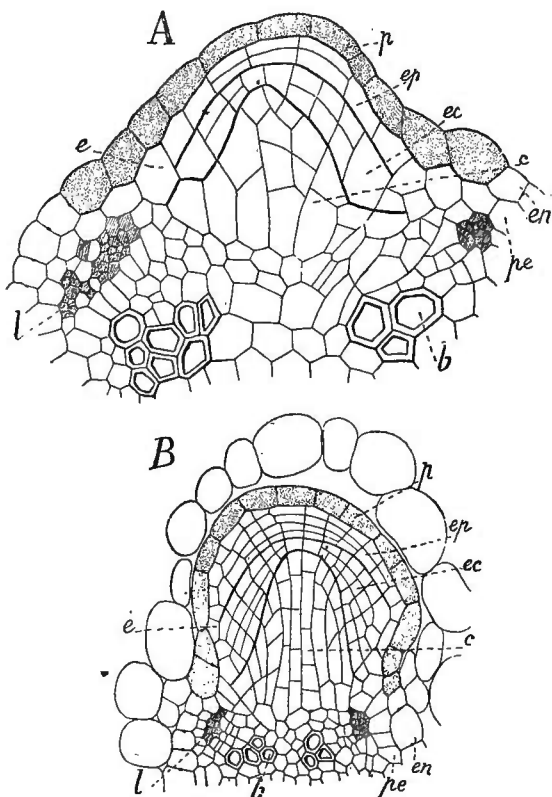


Fig. 517. — Sections transversales de la tige d'une Composée, passant par l'axe d'une racine, à deux états. A, de la Zinnie (*Zinnia Hoogheana*) ; l'arc rhizogène, comprenant six cellules, a séparé le cylindre central c, l'écorce ec, l'épiderme ep déjà dédoublé, et l'épistèle e ; p, poche digestive simple. B, du Spilanthe (*Spilanthus oleracea*), état plus avancé. p, poche ; en, endoderme ; pe, péricycle ; l, liber ; b, bois.

qui borde la racine s'accroît avec elle en cloisonnant ses cellules et l'enveloppe d'une poche. C'est cette poche qui sécrète les liquides diastatiques et qui digère le reste de l'écorce ; en un mot, la racine est munie d'une poche digestive. Cette poche est d'origine sus-endodermique dans les Cryptogames vasculaires, comme le Lygode (*Lygodium*), etc. ; quelquefois à l'assise sus-endodermique s'ajoutent une ou plusieurs assises corticales, pour former une poche digestive épaisse, comme dans l'Hyménophylle (*Hymenophyllum*), etc. Elle est d'origine endodermique chez les Phanérogames (fig. 517 et 518), où elle est tantôt simple dans toute son étendue, comme dans les Composées (fig. 517), etc., tantôt simple à la base et cloisonnée tangentiellement une ou plusieurs fois

autour du sommet, comme dans les Graminées (fig. 518), etc. ; quelquefois une ou plusieurs des assises corticales internes s'ajoutent à l'endoderme pour former une poche digestive encore plus épaisse, comme chez diverses Légumineuses, Cucurbitacées, etc. Cette poche est tantôt digérée à la base sur une plus ou moins grande hauteur, comme dans les Primulacées, etc., tantôt incorporée à la base et détachée

par glissement un peu plus haut, comme chez les Graminées (fig. 518, *B*), etc.

Quand il n'y a pas de poche digestive, la coiffe de la racine à la sortie se réduit à la calypstre (fig. 516), à laquelle s'ajoute quelquefois une gaine épidermique, comme dans l'Azolle, etc. Quand il y a une poche, elle se compose de la poche et de la calypstre (fig. 517 et 518). Toutefois chez l'Hydrocharide et les Lemnacées, chez la Pistie et les Pontédériacées, où il n'y a pas de calypstre, la coiffe se réduit à la poche, à laquelle s'ajoute dans les Lemnacées une gaine épidermique.

En résumé, la croissance interne et la sortie des racines latérales s'opèrent par le même mécanisme que la croissance interne et la sortie des radicelles, et dans la mise en jeu de ce mécanisme, on observe de part et d'autre les mêmes modifications secondaires suivant les plantes.

Dans les tiges polystéliques, les racines latérales naissent sur la face externe de chacune des stèles de la même manière que sur toute la périphérie de la stèle quand elle est unique, c'est-à-dire dans l'endoderme chez les Cryptogames vasculaires (Fougères, etc.), dans le péricycle chez les Phanérogames (Auricule, Gunnière, etc.).

Dans les tiges astéliques, c'est-à-dire dont les faisceaux libéroligneux sont enveloppés individuellement par un péricycle propre et un endoderme particulier (p. 764), les racines latérales naissent aussi du péricycle propre, s'il s'agit d'une Phanérogame. Un arc de cellules péricycliques, situées d'ordinaire sur le flanc du faisceau en face de la séparation du liber et du bois, accroît ses cellules et les cloisonne comme il a été dit, pour former le mamelon radical. L'endoderme se développe autour de celui-ci en une poche digestive, simple ou composée suivant les cas. Les choses se passent ainsi, par exemple, dans les Nymphéacées, dans certaines Renoncules (*Ranunculus aquatilis*, *Lingua*, etc.).

**Origine des racines latérales tardives.** — On a vu, par ce qui précède, que dans des limites d'âge fort étendues, la tige produit ses racines dans son endoderme chez les Cryptogames vasculaires, ou mieux chez les Monacrorhizes, dans son péricycle chez les Phanérogames, ou mieux chez les Triacrorhizes. Il est

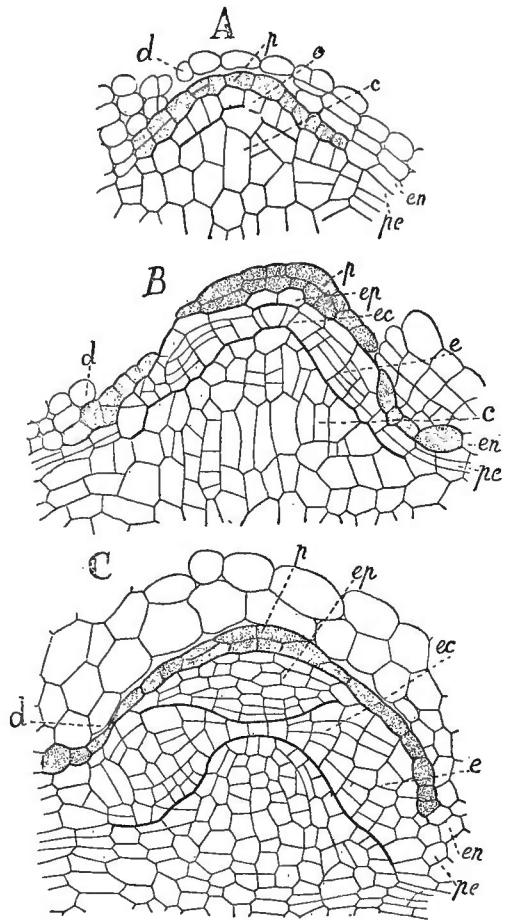


Fig. 518. — Sections transversales de la tige d'une Graminée passant par l'axe d'une racine, à trois états. *A* et *B*, dans le Riz (*Oryza sativa*); *C*, dans l'Ivraie (*Lolium speciosum*). *A*, l'arc rhizogène, comprenant quatre cellules péricycliques, n'a séparé encore que le cylindre central *c*; la poche est simple et continue. *B*, l'épiderme *ep* et l'écorce *ec* sont séparés seulement dans la cellule médiane; l'épistèle est très développée; la poche *p*, double au sommet, s'est séparée de sa base incorporée. *C*, l'épiderme a six assises au sommet; la poche est double à l'extrémité et commence à se séparer à gauche. *en*, endoderme; *pe*, péricycle; *d*, cellules corticales en voie de digestion.

nécessaire maintenant de remarquer que, au delà et en deçà de ces limites, c'est-à-dire si la racine latérale est très tardive ou extrêmement précoce, elle ne se forme plus dans l'endoderme ou dans le péricycle, dans le premier cas parce que l'une ou l'autre assise a perdu en vieillissant sa faculté rhizogène, dans le second parce que l'une ou l'autre n'est pas encore formée ou n'a pas encore acquis son pouvoir générateur. Appuyons cette remarque sur quelques exemples, en commençant par les racines tardives.

La Circée (*Circæa*), la Violette (*Viola*), la Pervenche (*Vinca*), l'Asperule (*Asperula*), par exemple, produisent, peu de temps après la germination, sur la région hypocotylée de leur tige et de bas en haut, des racines latérales qui y naissent dans le péricycle avec poche digestive endodermique. Plus tard, ces mêmes plantes forment des racines au voisinage des nœuds de leur tige adulte, mais assez tardivement pour que le péricycle y ait perdu sa faculté rhizogène. C'est alors dans une assise plus profonde du parenchyme que s'établit la plage rhizogène. Dans la Circée, c'est dans l'assise la plus externe du parenchyme libérien, située immédiatement au-dessous du péricycle. Dans la Violette, la Pervenche et l'Asperule, c'est dans l'assise la plus profonde du parenchyme libérien, immédiatement en dehors de l'assise génératrice du liber et du bois secondaires. Dans les racines plus tardives encore, par exemple dans celles des boutures de tige dans les plantes ligneuses, c'est dans le parenchyme libérien secondaire issu de cette assise génératrice.

En résumé, les racines latérales tardives naissent d'autant plus profondément, sont d'autant plus endogènes, qu'elles sont plus tardives. Elles diffèrent encore des racines latérales péricycliques de la même plante en ce que l'endoderme ne se développe pas autour d'elles en une poche digestive. Quand elles ont une poche digestive, celle-ci est formée par le péricycle, seul ou associé au parenchyme libérien sous-jacent.

Il faut bien se garder de comparer les racines tardives de ces plantes aux racines de précocité moyenne des autres plantes. D'une façon générale, il n'est légitime de comparer, au point de vue de leur formation et de leur disposition, les racines latérales d'une plante à celles d'une autre plante qu'à égalité d'âge de la tige mère, c'est-à-dire à égale précocité ou à égale tardivité des racines considérées.

**Origine des racines latérales gemmaires (1).** — On sait que chez les Cryptogames vasculaires les racines peuvent être très précoces et n'en naître pas moins dans l'endoderme actuel; de même, chez les Monocotylédones, elles se forment souvent très près du sommet et pourtant naissent dans le péricycle actuel. Cependant si elles sont encore plus précoces, si elles apparaissent chez les Cryptogames vasculaires avant le premier cloisonnement de l'écorce, chez les Phanérogames avant la séparation de l'écorce et du cylindre central, on comprend qu'elles ne se forment ni dans l'endoderme, ni dans le péricycle, puisque l'une ou l'autre assise n'est pas encore autonomisée, qu'elles naissent à la surface même du membre, qu'elles soient exogènes. Tel est précisément le cas pour ces racines qui se constituent de très bonne heure à la base même

(1) Ph. Van Tieghem et H. Douliot : *Origine des membres endogènes* (*Loc. cit.*, p. 411, 550, et 552, 1888).

du bourgeon, avant les premières feuilles et au-dessous d'elles, et que nous avons désignées sous le nom de racines gemmaires (p. 204).

Parmi les Cryptogames vasculaires, les Sélaginelles et les Prêles en possèdent et ne forment même pas d'autres racines latérales. Chez les Sélaginelles, elles naissent par deux, une de chaque côté du bourgeon, qui lui-même se forme, comme on sait, de très bonne heure très près du sommet de la tige, au point de simuler une dichotomie (p. 244). Une seule se développe ordinairement, l'autre avorte. Dans certaines espèces (*Selaginella Kraussiana*, *Martensii*, etc.), elles sont dépourvues d'épiderme, circonstance qui est en rapport, ici comme chez la Pistie et les Pontédériacées, avec la faible durée de la croissance terminale de ces racines aériennes. Chez les Prêles, il ne s'en fait qu'une, à la face inférieure de chaque bourgeon, et comme le bourgeon est enveloppé de bonne heure par la gaine foliaire, la racine doit, pour sortir, digérer toute l'épaisseur de cette gaine, ce qui la fait paraître endogène.

Parmi les Phanérogames, on connaît des racines gemmaires dans quelques Crucifères, comme le Cresson (*Nasturtium*), la Cardamine (*Cardamine*) et le Cranson (*Armoracia*), dans la Ficaire (*Ficaria*) et dans les Ophrydées.

Chez les Crucifères, elles se forment en arc à la base du bourgeon et du côté supérieur. L'épiderme du bourgeon donne l'épiderme de la racine; l'assise corticale externe fournit l'initiale de l'écorce de la racine, et la seconde assise corticale produit l'initiale du cylindre central. Il n'y a donc pas ici d'épistèle. Chez la Ficaire, la racine tuberculeuse qui naît du bourgeon est quelquefois une racine gemmaire exogène, insérée au-dessous des premières feuilles, quelquefois aussi une racine ordinaire endogène, d'origine péryclicque, insérée au-dessus des premières feuilles. C'est une question de précocité. Il en est probablement de même dans les Ophrydées, où chaque bourgeon produit un faisceau de racines concrescentes par leur écorce en un tubercule unique, entier ou digité (p. 209, fig. 64 et 65).

On voit, par tout ce qui précède, que, dans l'étude de l'origine des racines latérales, il est nécessaire de tenir toujours grand compte de l'âge de la tige mère au moment où les racines s'y développent, de manière à ne comparer jamais que ce qui est comparable.

**Origine des bourgeons hypocotylés (1).** — Chez les Dicotylédones où les racines produisent en abondance des bourgeons endogènes (p. 248 et p. 713), la région inférieure de la tige hypocotylée forme aussi progressivement de bas en haut de pareils bourgeons. Ils y naissent dans le péricycle et aux mêmes places que les racines latérales de cette même région, avec lesquelles ils sont entremêlés dans les mêmes rangées longitudinales. Ils sont disposés en quatre séries longitudinales rapprochées deux par deux du côté des cotylédons, par exemple, si la tige hypocotylée a la structure binaire (Anémone, Alliaire, etc.), en quatre séries équidistantes dont deux répondent aux cotylédons, si la tige hypocotylée a la structure quaternaire (Liseron, etc.). Ils diffèrent seulement des racines latérales correspondantes en ce qu'ils sont dépourvus de poche digestive, quand celles-ci en ont une (Anémone, Liseron, etc), circonstance qui

(1) Ph. Van Tieghem *Recherches sur la disposition des bourgeons* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, V, 1887).

s'explique peut-être par ce fait qu'ils apparaissent plus tard que les racines auxquelles ils sont interposés.

Les Linaires (*Linaria*) font exception sous ce rapport. Leurs bourgeons hypocotylés, disposés aussi en quatre séries rapprochées deux par deux du côté des cotylédons, en rapport avec la structure binaire de la tige, sont exogènes. Ils naissent tout entiers dans l'épiderme de la tige et plus tard seulement se rattachent à travers l'écorce au cylindre central. On a vu (p. 714) que les bourgeons radicaux de ces plantes sont aussi exogènes, ce qui leur impose une localisation étroite à la base des radicelles, localisation dont la continuité de l'épiderme les affranchit sur la tige hypocotylée.

### § 5

#### Structure secondaire de la tige (1)

Quand la tige vit assez longtemps, il est fréquent de voir s'introduire dans sa structure primaire des complications plus ou moins grandes, qui ont pour objet d'ajouter de nouveaux éléments à ses divers tissus, ou de substituer de nouvelles cellules aux anciennes à mesure qu'elles s'usent en accomplissant leurs fonctions. A cet effet, certaines cellules de l'appareil conjonctif, d'abord différenciées comme parenchyme et disposées autour de l'axe en une ou plusieurs assises circulaires, redeviennent génératrices, c'est-à-dire recommencent à croître, à diviser leur noyau, à se cloisonner et produisent ainsi un ou plusieurs anneaux de méristème secondaire, dont la différenciation ultérieure engendre divers tissus secondaires (p. 596). En s'adjoignant aux tissus primaires, ceux-ci épaississent progressivement la tige, et en même temps lui impriment une structure nouvelle. C'est cette structure *secondaire* de la tige que nous avons à étudier maintenant.

Beaucoup de tiges ne présentent pas ce genre de complications et conservent indéfiniment leur structure primaire. Une subérisation de plus en plus forte, une sclérose de plus en plus intense, c'est tout le changement qu'y amène le progrès de l'âge. Il en est ainsi dans les Muscinées, chez la plupart des Cryptogames vasculaires, dans un grand nombre de Monocotylédones et chez certaines Dicotylédones, comme les Nymphéacées, le Nélombe (*Nelumbo*), l'Utriculaire (*Utricularia*), l'Adoxe (*Adoxa*), le Myriophylle (*Myriophyllum*), la Mâcre (*Trapa*), la Ficaire (*Ficaria*), etc. C'est assez pour montrer que le phénomène en question n'est pas lié nécessairement à telle ou telle classe de plantes. Il se manifeste avec le plus d'abondance et de diversité chez les Dicotylédones et chez les Gymnospermes.

**Mécanisme général de la formation des deux anneaux de méristème secondaire.** — Il se fait ordinairement dans la tige deux assises génératrices

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 468, 1877, avec indication des nombreux travaux antérieurs, dus notamment à Hartig, Unger, Mohl, Nägeli, Hanstein, Sanio, Schacht, Nördlinger, Trécul, Millardet, Vesque, etc., etc. — Møller : *Anatomie der Baumrinden*, Berlin, 1882. — Kny : *Ueber das Dickenwachsthum des Holzkörpers*, Berlin, 1882. — Douliot : *Recherches sur le périoderme* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, X, 1889). — J'utilise aussi les résultats de nombreuses observations personnelles.

concentriques, une externe et une interne. Elles produisent l'une et l'autre un anneau de méristème secondaire, par le même mécanisme général. Ce mécanisme étant exactement le même pour la tige que pour la racine et le phénomène ayant été décrit en détail à la p. 715 (fig. 474), nous n'y reviendrons pas.

Une fois formés et à mesure qu'ils s'épaississent, les deux anneaux de méristème ne tardent pas à différencier leurs cellules et à produire les tissus définitifs. Cette différenciation s'opère comme il a été dit plus haut pour la racine (p. 716 et suiv.). L'anneau externe produit, en effet, un périderme composé de liège et de phelloderme. L'anneau interne produit de même du liber et du bois secondaires, avec ou sans rayons de parenchyme.

**Périderme de la tige : liège et phelloderme.** — Le périderme a la même constitution et le même rôle dans la tige que dans la racine. Il est formé, en dehors, d'une couche de liège centripète, en dedans, d'une couche de phelloderme centrifuge, et entre les deux, d'une assise génératrice qui ajoute de nouveaux éléments à ces deux feuilletts.

Toutes les assises cellulaires qui s'étendent depuis l'épiderme jusqu'au bord externe des faisceaux libéroligneux peuvent, suivant les plantes, devenir génératrices du périderme.

C'est quelquefois l'épiderme lui-même, dont la moitié externe avec la cuticule est seule déchirée et exfoliée par le liège (fig. 519). Il en est ainsi, par exemple, dans les Rosacées de la tribu des Pirées, dans le Saule (*Salix*), le Nérion (*Nerium*), l'Asclépiade (*Asclepias*), la Morrelle (*Solanum*), le Daphné (*Daphne*), la Forsythie (*Forsythia*), le Staphylier (*Staphylea*), le Virgilier (*Virgilia*), le Cornouiller (*Cornus*), etc. Tantôt le liège et le phelloderme ont la même épaisseur, comme dans le Saule. Plus souvent le liège est plus épais que le phelloderme, comme dans le Staphylier, etc. Quelquefois le liège se forme d'abord seul et le phelloderme ne se développe que plus tard, par exemple la seconde année, comme dans beaucoup de Pirées, dans le Virgilier, etc. Parfois il ne se fait même que du liège sans phelloderme, comme dans le Nérion.

Il est bien plus fréquent de voir le périderme s'établir dans l'assise corticale la plus externe; l'épiderme est alors exfolié tout entier (fig. 520). Il en est ainsi, par exemple, dans les Cupulifères, le Noyer (*Juglans*), le Peuplier (*Populus*), l'Orme (*Ulmus*), le Mûrier (*Morus*), le Platané (*Platanus*), le Sumac (*Rhus*), le Tilleul (*Tilia*), le Frêne (*Fraxinus*), le Sureau (*Sambucus*), l'Erable (*Acer*), le Prunier (*Prunus*), le Sapin (*Abies*), etc. Ici aussi, il se forme quelquefois autant d'assises de liège que de phelloderme (fig. 521); mais le plus souvent, pour un grand nombre d'assises de liège, il ne se fait qu'un petit nombre d'assises de phelloderme. Une branche de Hêtre (*Fagus*) de quatre ans, par exemple, n'a encore que deux assises de phelloderme; une branche de Chêne liège (*Quercus Suber*) de trois ans, où les assises du liège sont déjà très nombreuses, n'en a

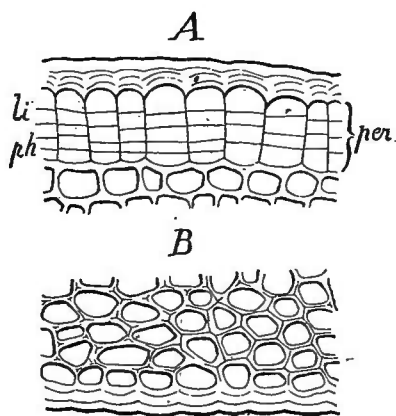


Fig. 519. — Section transversale d'une branche de Saule (*Salix caprea*), avant la fin de la première année. Le périderme épidermique *per* est développé sur la face supérieure éclairée *A*, avec son liège *li* et son phelloderme *ph*. Il n'a pas encore apparu sur la face inférieure moins éclairée *B* (d'après Douliot).

que six. Quelquefois même les premières divisions sont toutes centripètes et il

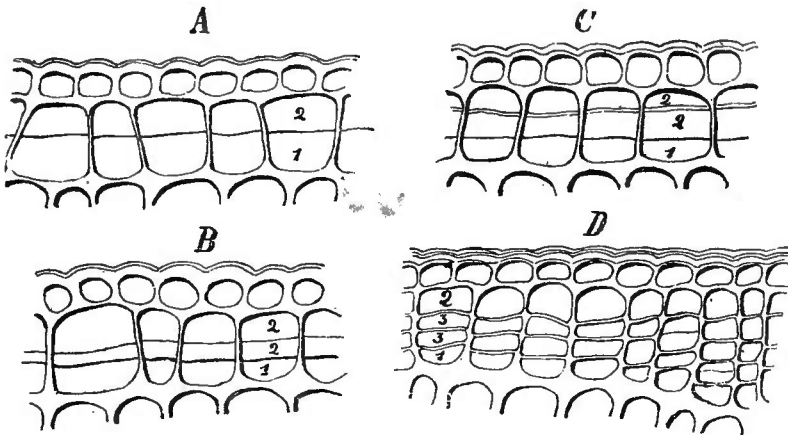


Fig. 520. — Formation du péricycle par la première assise de l'écorce dans le Bouleau (*Betula verrucosa*). A, B, C, D, états successifs; 1, première assise de phelloderme; 2, assise qui se dédouble (en B) pour donner en dehors la première assise du liège (en C), et en dedans une assise 3, qui se dédouble de nouveau (en D) (d'après Sanio).

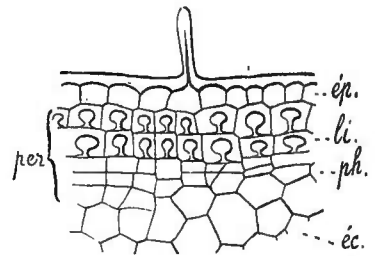


Fig. 521. — Portion de la section transversale de la tige de l'Antiar (*Antiaris toxicaria*), montrant le péricycle sous-épidermique per, avec son liège à cellules très épaissies en dehors et latéralement li, et son phelloderme ph; ép, épiderme; éc, écorce (d'après Douliot).

ne se fait d'abord que du liège; c'est plus tard seulement que commence le cloisonnement centrifuge qui produit le phelloderme, comme dans le Platane, l'Erable, etc.

Quelquefois c'est la seconde ou la troisième, et même la quatrième ou la cinquième assise corticale qui devient génératrice du péricycle; en s'exfoliant, l'épiderme entraîne alors avec lui une ou plusieurs assises de l'écorce, comme dans le Cytise (*Cytisus*), le Robinier (*Robinia*), le Fèvier (*Gleditschia*), la Glycine (*Wistaria*), et beaucoup d'autres Légumineuses. Enfin, quelquefois c'est la rangée la plus interne, c'est-à-dire l'endoderme; l'écorce est alors presque tout entière exfoliée, comme dans le Caféier (*Coffea*), le Lotier (*Lotus*), le Chicou (*Cicer*), le Trèfle (*Trifolium*), etc.

Quand la tige est munie de côtes saillantes, ordinairement soutenues chacune par un faisceau de collenchyme ou de sclérenchyme, l'assise génératrice du péricycle occupe dans l'écorce une profondeur différente vis-à-vis des côtes et vis-à-vis des sillons qui les séparent. Dans les sillons, c'est, par exemple, l'assise externe, sous-épidermique, tandis que sous les côtes, c'est une assise plus profonde passant en dedans du faisceau de sclérenchyme; les côtes sont de la sorte rejetées, et la tige redevient cylindrique, comme dans la Casuarine (*Casuarina*), la Lantane (*Lantana*), le Genévrier (*Juniperus*), le Mélèze (*Larix*), etc. Il arrive même qu'au fond des sillons le liège se forme dans l'épiderme, tandis que sous les côtes il prend naissance dans l'assise corticale profonde qui borde le faisceau de sclérenchyme, comme dans le Sarothamne (*Sarothamnus scoparius*); l'assise génératrice péricyclique est alors formée de deux séries d'arcs alternes, les uns épidermiques, les autres corticaux. On en verra plus loin d'autres exemples.

Ailleurs, c'est dans le péricycle que naît l'assise génératrice du péricycle. Si le péricycle est unisériel, ou si étant composé il conserve minces les membranes de toutes ses cellules, c'est dans son unique assise ou dans son assise la



plus externe que se forme le périderme. L'écorce primaire tout entière, y compris l'endoderme, est alors tuée par le liège (fig. 522 et fig. 523). Il en est ainsi

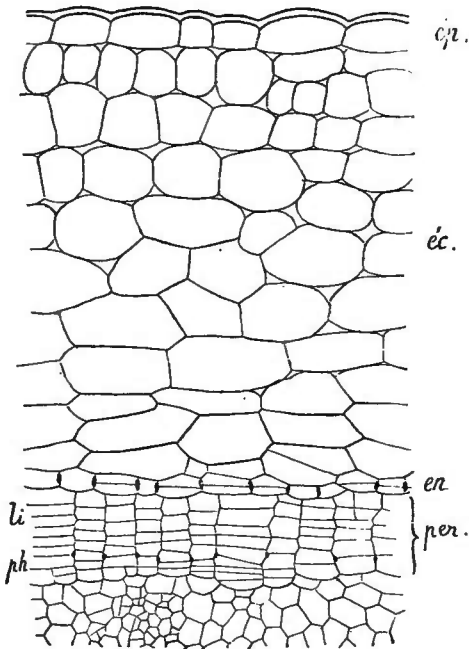


Fig. 522. — Section transversale de la tige souterraine du Fraisier (*Fragaria vesca*), montrant la formation du périderme *per* dans l'assise externe du péri-cycle, sous l'endoderme *en*. La dernière assise du liège *li* est plissée comme l'endoderme. *ph*, phelloderme; *éc.*, écorce; *ép.*, épiderme (d'après Douliot).

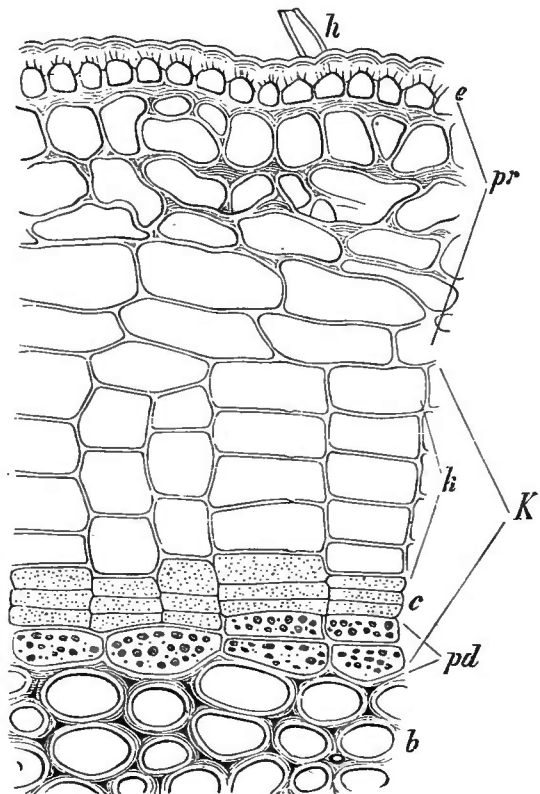


Fig. 523. — Section transversale d'une branche de l'année de Groseillier (*Ribes nigrum*). Le périderme *K* se forme dans l'assise externe du péri-cycle *b*; *k*, liège; *pd*, phelloderme; *c*, assise génératrice; *e*, épiderme; *pr*, écorce dont l'assise interne est l'endoderme, ici dépourvu de plissements (d'après Sachs).

dans le Mélastome (*Melastoma*), dans le Fraisier (*Fragaria*) (fig. 522), le Millepertuis (*Hypericum*), le Groseillier (*Ribes*) (fig. 523), le Rosage (*Rhododendron*), le Lyciet (*Lycium*), le Cobée (*Cobæa*), la Cardère (*Dipsacus*), la Calcéolaire (*Calceolaria*), etc.

Quand le péri-cycle est composé d'une couche plus ou moins épaisse, et que cette couche se différencie, soit en dehors du liber de chaque faisceau en un arc scléreux dorsal, soit sur tout son pourtour en une couche scléreuse continue, il subsiste parfois, entre le bord interne de cet arc ou de cette couche et le liber, un ou plusieurs rangs de cellules de parenchyme, pouvant former une zone épaisse comme on l'a vu p. 753. C'est alors quelquefois l'assise externe de ce parenchyme, en contact immédiat avec les éléments scléreux, qui devient génératrice du périderme (fig. 524), comme on le voit dans la Vigne (*Vitis*), le Punice (*Punica*), la Spirée (*Spiræa*), le Seringat (*Philadelphus*), etc., avec arcs scléreux distincts; dans le Berbérède (*Berberis*), le Chèvrefeuille (*Lonicera*), l'Eugénier (*Eugenia*), la Saponaire (*Saponaria*), l'OEillet (*Dianthus*) et autres Caryophyllées, avec couche scléreuse continue. Non seulement l'écorce, mais encore les arcs scléreux extralibériens, ou la couche scléreuse, dérivés du péri-cycle, sont alors tués par le liège.

Plus rarement c'est l'assise externe du péricycle qui reste parenchymateuse et qui produit le périoderme; celui-ci se forme alors en dehors des fibres péri-cycliques, comme on le voit, par exemple, dans certaines Spirées (fig. 525).

Quand le périoderme est ainsi d'origine péricyclique, son liège renferme

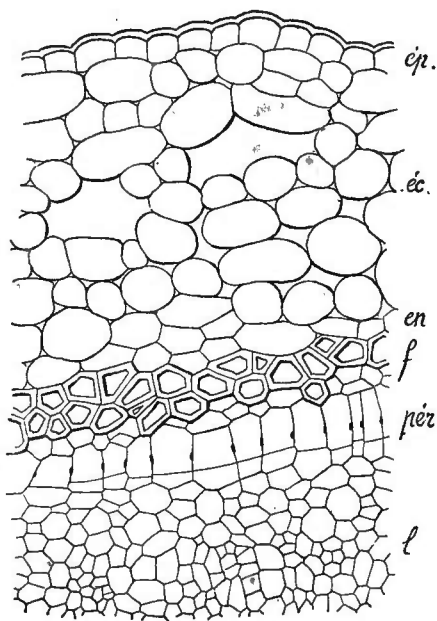


Fig. 524. — Section transversale de la tige de l'Eugénier (*Eugenia Ugni*), montrant la formation du périoderme *per* sous les fibres péricycliques *f*, mais en dehors du liber *l*. L'unique assise du liège est plissée. *ep*, épiderme; *éc*, écorce; *en*, endoderme (d'après Douliot).

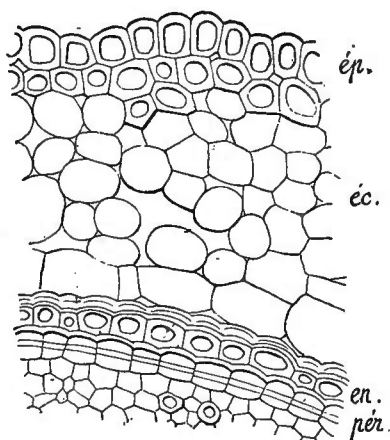


Fig. 525. — Section transversale de la tige d'une Spirée (*Spiræa hypericifolia*), montrant la formation du périoderme *per* dans l'assise externe du péricycle en dehors des fibres péricycliques. *en*, endoderme fortement épaissi; *ec*, écorce; *ep*, épiderme épaissi (d'après Douliot).

quelquefois une ou plusieurs assises plissées, alternant avec des couches de liège ordinaire (fig. 526) (voir aussi les fig. 522, 524 et 527); ces assises plissées s'épais-

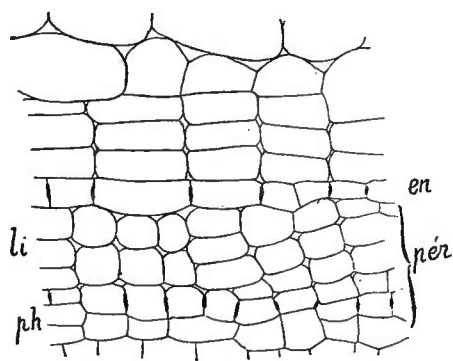


Fig. 526. — Section transversale de la tige souterraine de la Pimprenelle (*Poterium Sanguisorba*). Le périoderme *per* se forme dans l'assise externe du péricycle, sous l'endoderme *en*. La dernière assise du liège *li* est plissée comme l'endoderme; *ph*, phelloderme (d'après Douliot).

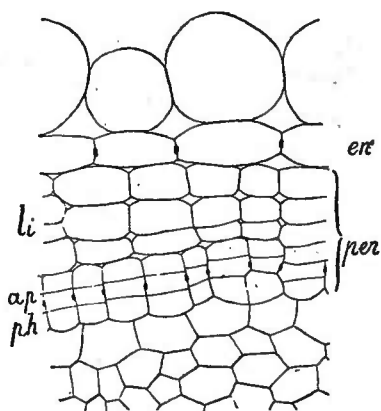


Fig. 527. — Section transversale de la tige souterraine de l'Epilobe (*Epilobium hirsutum*), montrant la formation du périoderme *per* dans l'assise externe du péricycle, sous l'endoderme *en*. L'assise la plus interne du liège *li* est plissée *ap*; *ph*, phelloderme (d'après Douliot).

sissent souvent plus tard et se transforment en liège dur. Il en est ainsi dans les Rosacées autres que les Pirées (fig. 522 et 526), dans les Myrtacées (fig. 524),

les OÉnothéracées (fig. 527), les Hypéricacées, certaines Saxifragées, comme l'Hydrangée (*Hydrangea*), etc.

Que le périderme soit cortical ou péricyclique, son feuillet externe centripète ne se différencie pas toujours et nécessairement en parenchyme subéreux, c'est-à-dire en liège proprement dit. Ainsi dans les Potériées : Pimprenelle (*Poterium*) (fig. 526), Alchimille (*Alchemilla*), Aigremoine (*Agrimonia*), etc., dans les Epilobes (*Epilobium*) (fig. 527), etc., toutes les cellules du liège, à l'exception des cellules plissées, conservent leur membrane à l'état de cellulose pure ; en même temps elles s'arrondissent et prennent des méats aérifères. Il paraît en être ainsi d'ordinaire dans les tiges souterraines.

Ainsi encore, dans l'écorce de la tige nageante du Desmanthe (*Desmanthus natans*), et d'autres Mimosées voisines, le méristème péridermique, formé par le cloisonnement tangentiel de la troisième assise corticale, se différencie tout entier en une couche épaisse de parenchyme étoilé, à méats pleins d'air. Les entrenœuds de ces plantes se renflent de la sorte en forme de tonneaux et servent de flotteurs.

De même, dans la tige renflée des Isoètes (*Isoetes*), où le méristème péricyclique développe énormément son feuillet externe centripète, ce feuillet reste à l'état de parenchyme ordinaire et joue le rôle de réservoir nutritif.

En résumé, on voit que le périderme peut faire son apparition dans la tige à trois niveaux différents : 1° dans l'épiderme ; 2° dans l'écorce à diverses profondeurs ; 3° dans le péricycle à diverses profondeurs. La zone mortifiée par le liège comprend donc, suivant les cas : la moitié externe de l'épiderme, l'épiderme tout entier avec une épaisseur plus ou moins grande de l'écorce, l'écorce toute entière, seule ou doublée d'une couche plus ou moins épaisse appartenant à la région externe du péricycle.

**Lenticelles** (1). — Dans la tige de la plupart des plantes ligneuses, le périderme se montre interrompu à de certains endroits par de petits corps arrondis, d'environ un millimètre de diamètre, qui proéminent à la fois en dehors et en dedans en forme de lentilles biconvexes, c'est-à-dire par des *lenticelles* (p. 238). Les lenticelles ne manquent que chez un petit nombre de plantes à périderme péricyclique, comme la Vigne (*Vitis*), la Clématite (*Clematis*), le Chèvrefeuille (*Lonicera*), la Ronce (*Rubus*), etc. Leur structure et le mécanisme général de leur formation sont les mêmes que dans la racine (p. 718) ; ce sont, ici aussi, les places perméables, les pores du périderme.

Les cellules du liège de la lenticelle s'arrondissent parfois au point de se dissocier complètement et de former une masse pulvérulente, comme dans le Prunier (*Prunus*), le Pommier (*Malus*), le Bouleau (*Betula*), etc. Elles sont très hygroscopiques et se gonflent fortement au contact de l'eau ; leurs membranes, minces et incolores manifestent longtemps les réactions de la cellulose et ne se subérisent que plus tard en brunissant. A la fin de chaque période végétative, il se fait souvent à travers la lenticelle une couche de périderme ordinaire, c'est-à-dire une couche sans méats, imperméable par conséquent, qui ferme

(1) Mohl : *Vermischte Schriften*, p. 233, 1845. — Trécul : *Comptes rendus*, t. LXVIII, p. 45, 1871. — Stahl : *Botanische Zeitung*, 1873. — Haberlandt : *Sitzungsberichte der Wiener Akademie*, LXXII, 1875.

chaque pore. Au printemps suivant, un nouveau mamelon de liège à cellules arrondies soulève et déchire la couche de fermeture en rouvrant la lenticelle.

L'origine et la disposition des lenticelles varient avec la profondeur où se forme le périderme. Quand il est superficiel, épidermique ou sous-épidermique, les lenticelles naissent toujours au-dessous des stomates et précèdent la formation de la couche de liège, dont elles sont les points de départ (fig. 528). Si les stomates sont peu nombreux et uniformément répartis, il se fait sous chacun d'eux une lenticelle, comme dans le Sureau (*Sambucus*) (fig. 528), le Prunier (*Prunus*), le Lilas (*Syringa*), le Troène (*Ligustrum*), le Saule (*Salix*), le Frêne (*Fraxinus*), le Robinier (*Robinia*), etc. S'ils sont rapprochés par groupes, il se

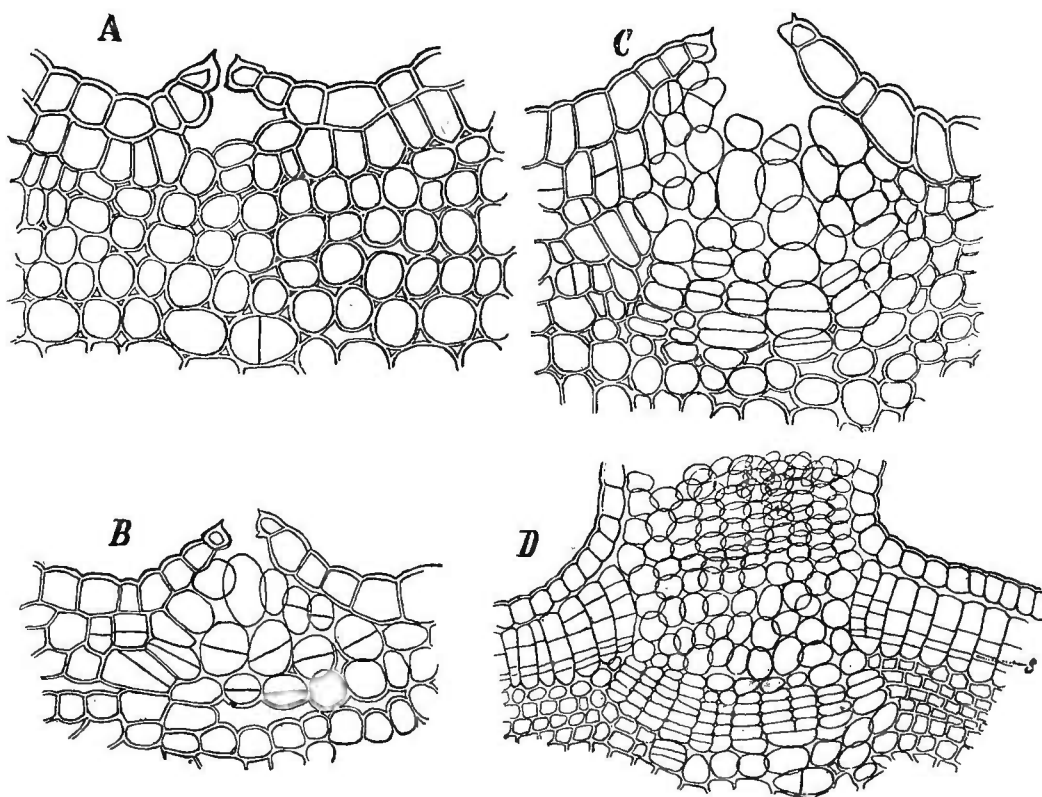


Fig. 528. — Développement d'une lenticelle au-dessous d'un stomate dans le Sureau (*Sambucus nigra*). *A*, section transversale du stomate, montrant la chambre sous-stomatique. *B*, premières divisions des cellules qui bordent la chambre. *C*, remplissage de la chambre par des cellules arrondies, et soulèvement de l'épiderme. *D*, lenticelle développée; la formation du liège et du phelloderme (*s*) irradie tout autour, pour former sous l'épiderme une couche continue (d'après Stahl).

produit une lenticelle au-dessous de chacun de ces groupes, comme dans le Peuplier (*Populus*), le Noyer (*Juglans*), le Lierre (*Hedera*), etc. Les cellules corticales qui bordent la chambre sous-stomatique se cloisonnent les premières en perdant leur chlorophylle (fig. 528, *B*). Leurs segments externes arrondis comblent d'abord la chambre; puis, en s'accumulant de plus en plus, ils soulèvent (*C*) et déchirent l'épiderme, et la lenticelle se fait jour au dehors. A partir des stomates, le cloisonnement progresse ensuite en tous sens dans l'épiderme ou dans l'assise sous-jacente (*D*), et ne tarde pas à se rejoindre en produisant une couche continue de liège et de phelloderme. La formation d'une couche continue de liège ordinaire suit ordinairement de très près celle des lenticelles; pourtant, dans les plantes à épiderme persistant, comme le Sophore (*Sophora*), le Rosier (*Rosa*), le Négonde (*Negundo*), l'Erable strié

(*Acer striatum*), etc., un long intervalle sépare l'apparition des lenticelles, qui a lieu dès la première année, de la production de la couche continue de liège, qui ne s'accomplit que beaucoup plus tard.

Quand le périderme est profond, endodermique ou péricyclique, les lenticelles naissent sans aucun rapport avec les stomates et leur formation est postérieure à celle de la couche de liège continue, au sein de laquelle elles se différencient. Mais, même quand le périderme est superficiel, il se fait souvent plus tard, entre les premières lenticelles qui correspondent aux stomates, de nouvelles lenticelles qui en sont indépendantes; la couche de liège compacte précédemment formée se trouve alors en ces points fendue et exfoliée par le mamelon de cellules arrondies.

Quand le périderme qui les renferme est permanent, les lenticelles se trouvent plus tard dilatées transversalement, par suite de l'épaississement de la tige; elles peuvent acquérir ainsi jusqu'à un centimètre de largeur.

**Liber et bois secondaires de la tige; rayons secondaires.** — Contrairement à ce qui a lieu pour le périderme, l'assise génératrice interne affecte dans la tige une situation constante (fig. 529, A). Toujours renfermée dans

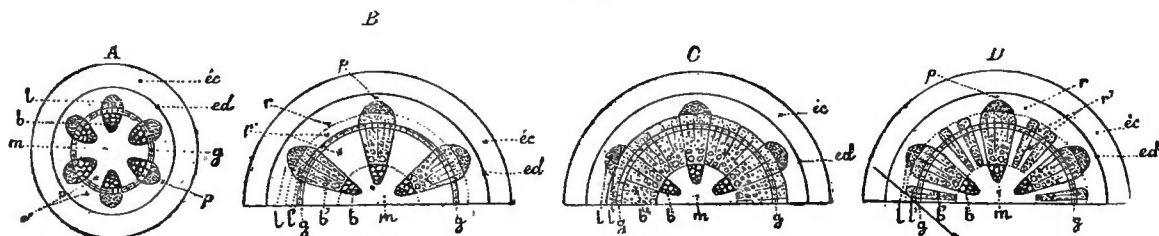


Fig. 529. — Figure montrant, en coupe transversale, la formation du liber, du bois et des rayons secondaires dans les deux cas extrêmes B et C, et dans un cas intermédiaire D. A, début de l'assise génératrice libéroligneuse. *ec*, écorce; *ed*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber primaire; *b*, bois primaire; *r*, rayons primaires; *m*, moelle; *g*, assise génératrice; *l'*, liber secondaire; *b'*, bois secondaire; *r'*, rayons secondaires.

le cylindre central, elle se compose, sur la coupe transversale, de deux séries d'arcs alternes ajustés bout à bout. Les uns, compris dans les faisceaux libéroligneux (*c*, fig. 530), se constituent aux dépens de l'assise de parenchyme qui occupe le bord interne du liber contre le bois (p. 739); ce sont les arcs fasciculaires. Les autres, intercalés aux faisceaux libéroligneux (*cb*, fig. 530), se forment aux dépens, soit du péricycle contre l'endoderme, soit de quelque assise plus profonde appartenant aux rayons médullaires; ce sont les arcs interfasciculaires ou radiaux. Tous ensemble ils se cloisonnent à la fois vers l'extérieur et vers l'intérieur, comme il a été expliqué (p. 715, fig. 474), et engendrent un anneau continu de méristème.

Les portions de cet anneau produites par les arcs générateurs fasciculaires différencient de dehors en dedans leur feuillet externe centripète en tubes criblés, mêlés de cellules de parenchyme et parfois de fibres de sclérenchyme, en un mot en un arc de liber secondaire *l'*, superposé au bord interne du liber primaire *l*. Elles différencient de dedans en dehors leur feuillet interne centrifuge en vaisseaux, mêlés de cellules de parenchyme et parfois de fibres de sclérenchyme, en un mot en un arc de bois secondaire *b'*, appliqué contre le bord externe du bois primaire *b* (fig. 539, B, C, D). Les arcs générateurs fasciculaires produisent donc, en somme, autant de faisceaux libéroligneux

secondaires, intercalés entre les deux moitiés du faisceau primaire (fig. 531). Cela suffit pour mériter à l'assise génératrice interne la qualification de libéroligneuse.

Quant aux portions de l'anneau de méristème produites par les arcs générateurs radiaux, elles se différencient diversement suivant les plantes et il y a deux cas extrêmes à distinguer : 1° Le méristème interfasciculaire, dans ses deux moitiés et sur toute sa largeur, devient simplement un parenchyme

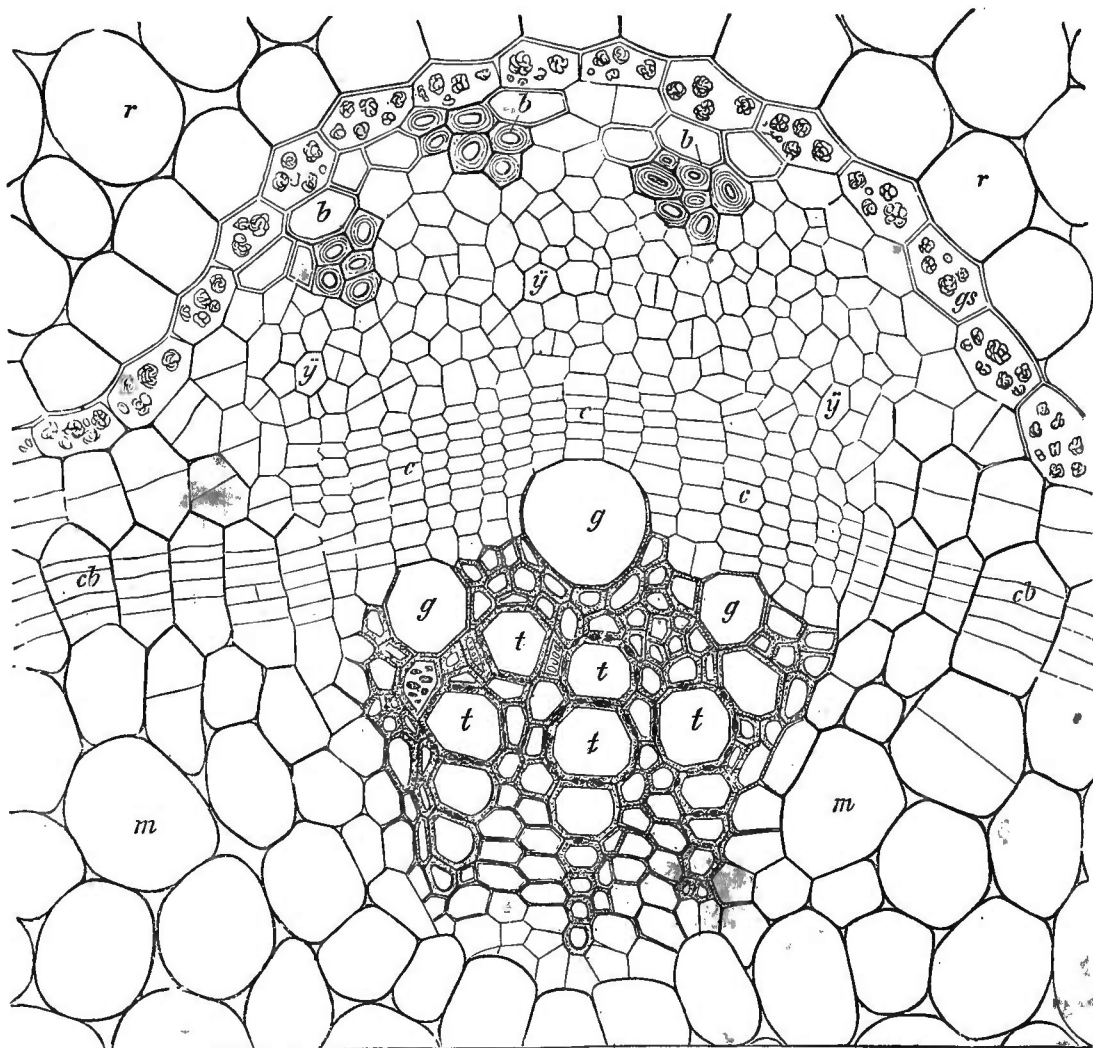


Fig. 530. — Section transversale d'une portion du cylindre central de la tige du Ricin (*Ricinus communis*), au début de la période secondaire. *r*, écorce, terminée en dedans par l'endoderme amylofère. Le péri-cycle, simple vis-à-vis des rayons, s'est cloisonné en dehors de chaque faisceau libéroligneux en une couche, au sein de laquelle se sont différenciés trois faisceaux scléreux *b*; *y*, *y*, liber primaire (sa limite externe vis-à-vis du péri-cycle n'est pas assez nettement marquée); *t*, *t*, bois primaire; *c*, *c*, arc générateur et méristème secondaire du faisceau, commençant à former vers l'intérieur des vaisseaux secondaires *g*; *cb*, union des arcs générateurs fasciculaires *c c* en une couche continue par le cloisonnement de la seconde assise conjonctive du cylindre central; *m*, moelle (Sachs).

secondaire *r'*, tout semblable à celui des rayons et qui continue ceux-ci (fig. 529, *B* et fig. 532). A mesure qu'ils s'épaississent, les faisceaux primaires demeurent alors tout aussi nettement séparés qu'ils l'étaient à l'origine; en d'autres termes, la formation du liber et du bois secondaires est et demeure localisée à l'intérieur des faisceaux libéroligneux. Il en est ainsi par exemple, dans les Cucurbitacées, les Ménispermées, les Pipéracées ligneuses (fig. 532), l'Aristolochie (*Aristolochia*), la Casuarine (*Casuarina*), l'Atragène (*Atragene*), la

Bégonie (*Begonia*), le Berbéride (*Berberis*), la Mahonie (*Mahonia*), etc. 2° Le

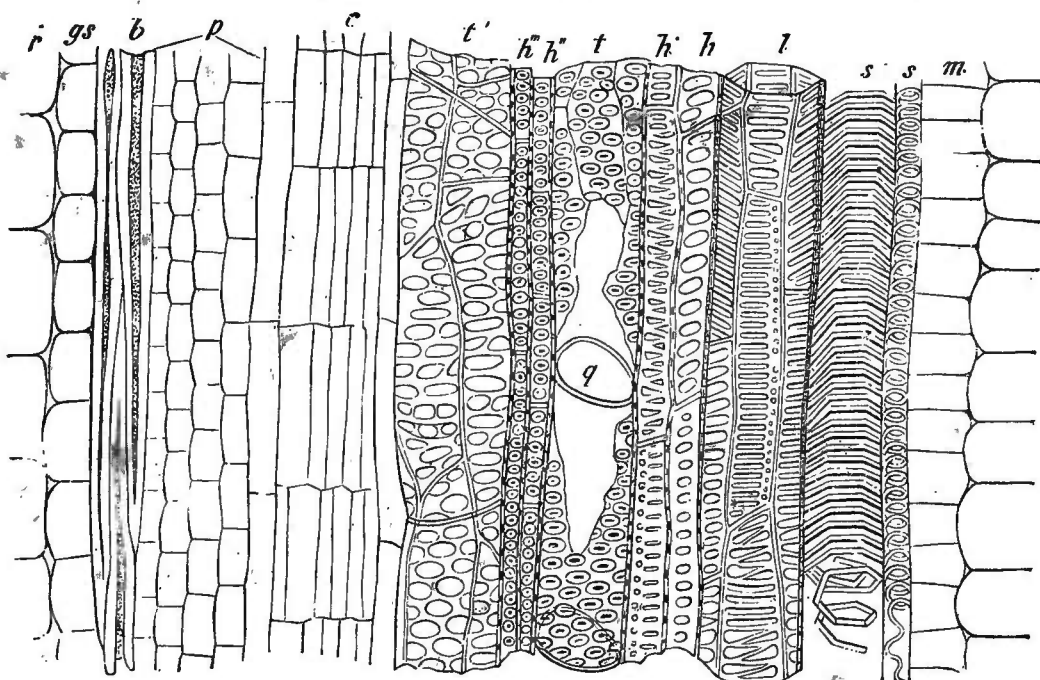


Fig. 531. — Section longitudinale du faisceau libéroligneux du Ricin (*Ricinus communis*), dont la coupe transversale est représentée fig. 530. *r*, écorce; *gs*, endoderme; *b*, fibres péricycliques; *p*, liber primaire; *c*, assise génératrice et méristème double produit par elle; *t'*, premier vaisseau ponctué secondaire; *h''''* à *s'*, bois primaire; *s*, *s'*, premiers vaisseaux, spirales déroulables; *l*, vaisseau scalariforme; *h*, *h'*, parenchyme ligneux; *t*, large vaisseau ponctué ouvert, avec une de ses cloisons résorbées en *q*; *h''*, *h'''*, parenchyme ligneux; *m*, moelle (Sachs).

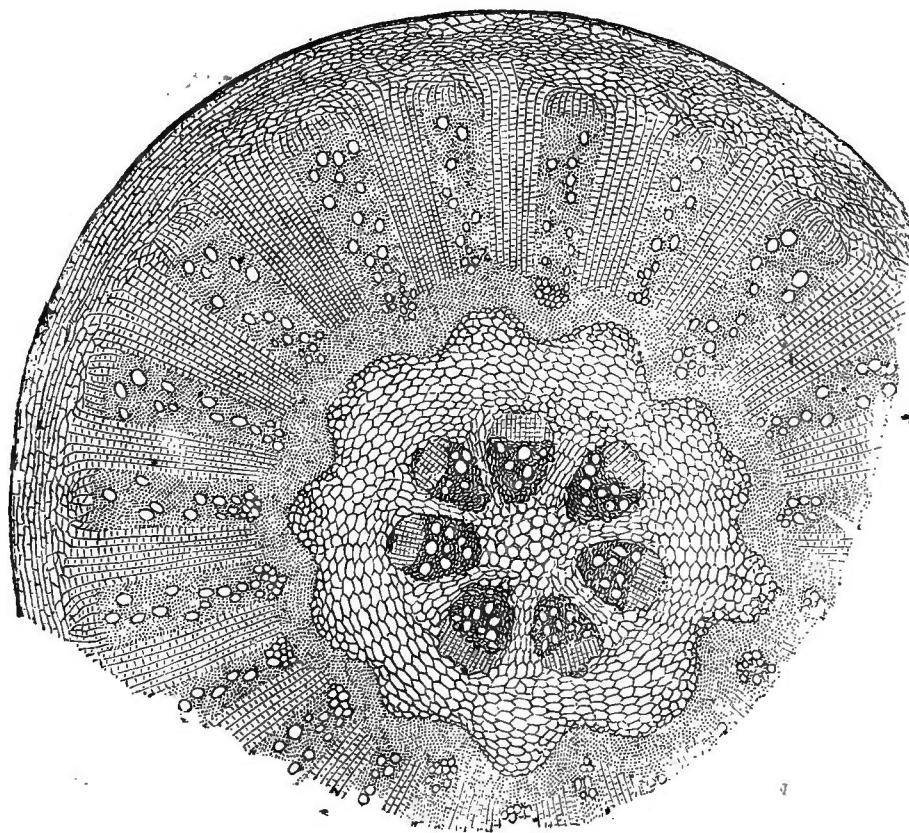


Fig. 532. — Section transversale d'une tige d'un an de Poivre (*Macropiper excelsum*). Les faisceaux du cercle externe s'épaississent et demeurent séparés par de larges rayons de parenchyme secondaire. Ceux du cercle interne ne s'épaississent pas (Reinke).

méristème interfasciculaire se différencie dans toute sa largeur comme celui

des faisceaux, c'est-à-dire donne à l'extérieur un arc de liber secondaire  $l'$  qui relie

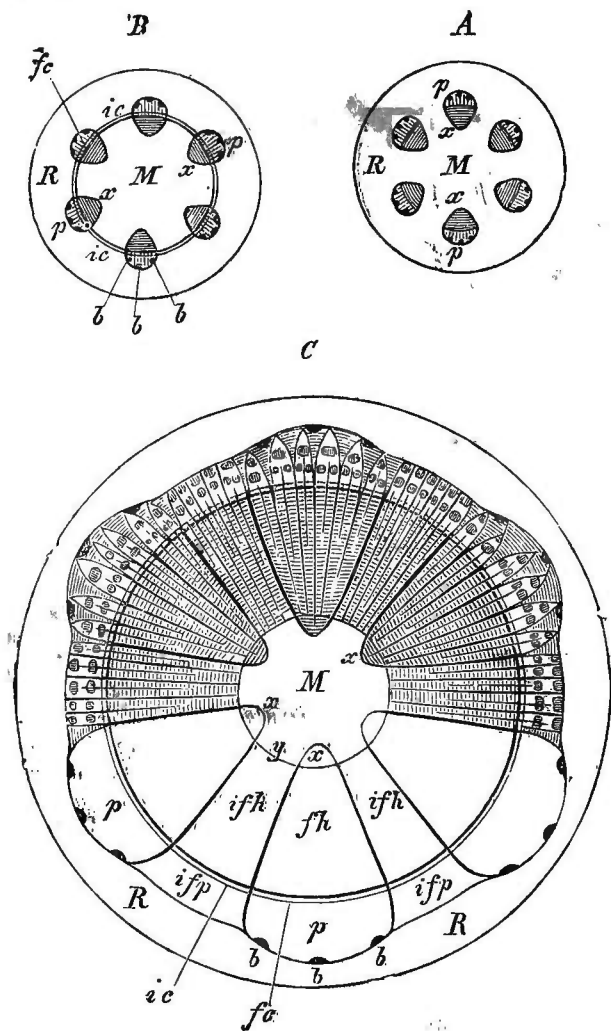


Fig. 533. — Figure théorique montrant, d'après le Ricin (*Ricinus*), la formation du liber et du bois secondaires à l'intérieur du cylindre central de la tige, dans le cas d'un anneau libéroligneux continu. A, structure primaire;  $r$ , écorce;  $m$ , moelle;  $p$ , liber des faisceaux avec les trois faisceaux scléreux pérycycloques;  $x$ , bois des faisceaux. B, formation de l'assise génératrice;  $fc$ , arcs générateurs fasciculaires;  $ic$ , arcs générateurs interfasciculaires;  $b$ ,  $b$ , faisceaux scléreux pérycycloques. C, à la fin de l'année, après la formation de l'anneau libéroligneux secondaire;  $p$ , liber;  $fh$ , bois secondaire du faisceau;  $ifp$ , liber,  $ifh$ , bois secondaires interfasciculaires; l'anneau tout entier est subdivisé par des rayons internes de diverses longueurs (Sachs).

les arcs libériens secondaires des faisceaux en un anneau continu, à l'intérieur un arc de bois secondaire  $b'$  qui rejoint les arcs ligneux secondaires des faisceaux en une couche continue (fig. 529, C et fig. 533). L'assise génératrice se comporte alors de la même manière dans tous ses points, produisant un anneau libéroligneux secondaire intercalé au liber et au bois des faisceaux primaires. Sur cet anneau, ceux-ci ne se distinguent plus désormais que par les saillies internes de leur bois primaire et par les protubérances externes de leur liber secondaire. Il en est ainsi notamment dans les Crassulacées, les Caryophyllées, les Plantaginées, les Rhinanthées, l'Épervière (*Hieracium*), le Pyrèthre (*Pyrethrum*), la Campanule (*Campanula*), la Lobélie (*Lobelia*), le Gaillet (*Galium*), la Giroflée (*Cheiranthus*), l'Éphèdre (*Ephedra*), etc.

Entre ces deux extrêmes, on observe deux cas intermédiaires. Parfois le méristème interfasciculaire se différencie, dans certaines portions de sa largeur en liber et en bois, et dans les portions intermédiaires en rayons de parenchyme; il se produit ainsi, dans chaque rayon médullaire primitif, un ou plusieurs faisceaux libéroligneux tout entiers secondaires, séparés des faisceaux primaires et entre eux par des rayons secondaires (fig. 529, D). C'est ainsi que, dans la Clématite (*Clematis*), il se fait, entre les six faisceaux primaires, tout autant de faisceaux secondaires parallèles aux premiers et séparés d'eux par douze larges rayons secondaires; ces faisceaux intercalaires n'ont aucun rapport avec les feuilles. Ailleurs le méristème interfasciculaire produit une série d'étroites bandes radiales libéroligneuses, séparées les unes des autres et des faisceaux primaires par autant d'étroits rayons secondaires. Ces bandes ont une course longitudinale très flexueuse; elles s'anastomosent entre elles et avec les faisceaux primaires en un réseau, dont les mailles étroites sont rem-



plies par les rayons secondaires (fig. 534). Les choses se passent ici comme dans le second des cas extrêmes distingués plus haut, avec cette différence que l'anneau libéroligneux est entrecoupé de petits rayons. Il en est ainsi, par exemple, dans la plupart des Rubiacées, Apocynées, Asclépiadées, le Fusain (*Evonymus*), le Frêne (*Fraxinus*), etc., avec de larges rayons primaires; dans l'Erable (*Acer*), le Sureau (*Sambucus*), etc., avec d'étroits rayons primaires.

Qu'ils affectent l'une ou l'autre de ces quatre dispositions, le liber et le bois secondaires, à mesure qu'ils s'épaississent et s'élargissent, se partagent en compartiments par des rayons de parenchyme plus ou moins larges et plus ou moins hauts, formés de cellules allongées ordinairement dans le sens radial (fig. 533). Ces rayons peuvent être assez étroits pour n'avoir qu'une seule cellule en largeur et assez bas pour n'avoir qu'une ou deux cellules de hauteur, comme dans la plupart des Conifères; ils sont d'autant plus rapprochés qu'ils sont plus étroits et plus courts. Ils se prolongent toujours à partir d'une certaine profondeur dans le bois, à travers l'assise génératrice, jusqu'à la profondeur correspondante dans le liber, partageant de la même manière les deux couches contemporaines. On les nomme *petits rayons* ou *rayons internes*, pour les distinguer des grands rayons ou rayons externes qui unissent la moelle au péricycle en séparant les faisceaux dans toute leur épaisseur, et parmi lesquels il en est de deux sortes : les uns primaires, dilatés par du parenchyme secondaire, les autres tout entiers secondaires.

**Etat de la structure secondaire de la tige à la fin de la première année.** — En résumé, c'est par le jeu simultané de deux assises génératrices, l'une externe subérophello-dermique, l'autre interne libéroligneuse, que la tige de la plupart des Dicotylédones et des Gymnospermes acquiert la structure secondaire qui la caractérise à la fin de sa première année.

Quand la première prend naissance dans l'épiderme, les deux assises génératrices sont séparées par toute l'épaisseur de l'écorce, du péricycle et du liber primaire. Quand la première se forme au bord interne du péricycle, elles sont, au contraire, très rapprochées, n'ayant entre elles, aux places correspondant aux faisceaux libéroligneux, que la faible épaisseur du liber primaire et pouvant, vis-à-vis des rayons médullaires, se trouver en contact immédiat, de manière à adosser directement leurs produits, c'est-à-dire le phelloderme et le liber secondaire.

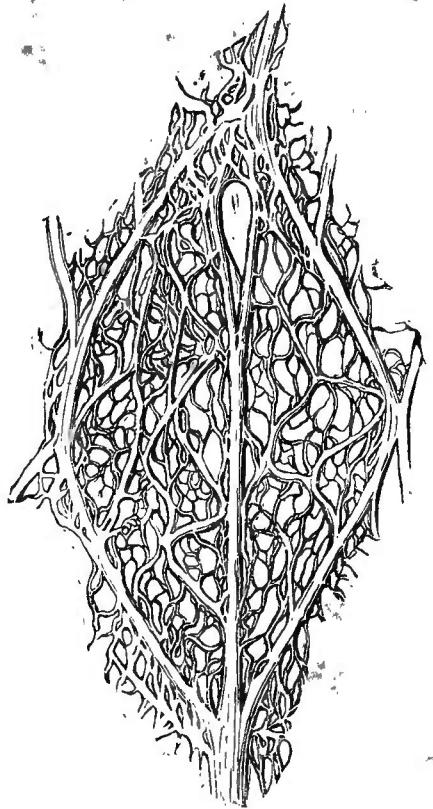


Fig. 534. — Une maille en forme de losange, formée dans la tige d'une Opuntia (*Opuntia*) par la course en sinusoides inverses des faisceaux primaires, et traversée par le faisceau foliaire qui s'échappe vers le haut. Cette maille est remplie par un réseau de faisceaux libéroligneux secondaires intercalaires (Reinke).

L'apparition de l'assise génératrice libéroligneuse est souvent très précoce et suit de très près l'achèvement de la structure primaire. Dans tous les cas, elle fonctionne toujours abondamment dès la première année; il y a donc toujours un liber et un bois secondaires de première année, qui s'ajoutent au liber et au bois primaires, pour constituer la totalité du liber et du bois dans la tige d'un an.

Il n'en est pas de même pour l'assise génératrice péridermique. Elle entre, il est vrai, ordinairement en jeu dès la première année, parfois de très bonne heure, vers le milieu de mai, comme dans le Marronnier (*Æsculus*); etc., parfois très tard, vers la fin de juillet, comme dans le Tilleul (*Tilia*), etc., dans la plupart des arbres, au mois de juin. Il n'est pas rare cependant qu'elle n'apparaisse ni la première année, ni les années suivantes, mais seulement après un plus ou moins grand nombre d'années, comme dans le Gui (*Viscum*), le Houx (*Ilex*), le Jasmin (*Jasminum*), le Ménisperme (*Menispermum*), l'Aristolochie (*Aristolochia*), le Sophore (*Sophora*), le Négonde (*Negondo*), l'Erable strié (*Acer striatum*), etc. Dans cette dernière plante,

c'est seulement vers l'âge de cinquante ans que le périderme commence à se former.

Quand le périderme est superficiel, épidermique ou sous-épidermique, diverses causes externes influent sur la précocité et sur l'abondance de son développement. Sur les tiges aériennes par exemple, la lumière exerce à ce point de vue une action décisive. Toutes choses égales d'ailleurs, elle accélère et augmente la production du périderme. Dans les rameaux éclairés inégalement, la face la plus éclairée, la face supérieure d'une branche horizontale par exemple, produit son liège avant l'autre et plus abondamment; on en a la preuve pour le Saule (*Salix*) dans la fig. 519, p. 793, et pour le Jujubier (*Zizyphus*) par la fig. 535 (voir aussi plus loin la fig. 536). Dans les tiges souterraines, le périderme se

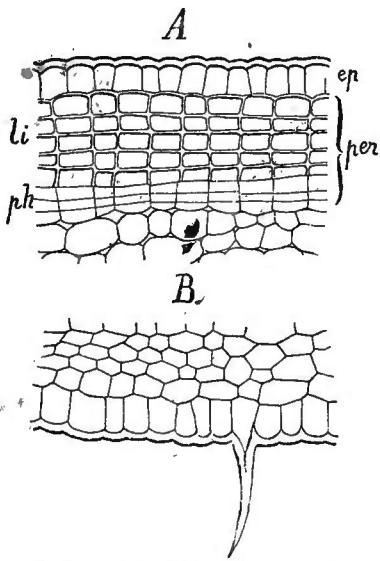


Fig. 535. — Sections transversales de la périphérie d'une branche horizontale du Jujubier (*Zizyphus sinensis*). A, face supérieure éclairée; le périderme sous-épidermique *per* y est très développé, avec son liège *li* et son phelloderme *ph*. B, face inférieure peu éclairée; le périderme n'y a pas encore apparu (d'après Douliot).

forme aussi plus tôt et plus abondamment que dans les tiges aériennes de la même plante.

Dans tous les cas, tout ce qui est en dehors du périderme dépérit et meurt, comme il a été dit plus haut (p. 793), et c'est lui désormais, qui par son liège constitue le nouvel appareil tégumentaire de la tige et le répare sans cesse en dedans à mesure qu'il se détruit en dehors. Outre cette faculté de réparation, le périderme présente encore un autre avantage sur l'appareil protecteur primaire, formé par l'épiderme et les portions périphériques du collenchyme ou du sclérenchyme cortical, c'est d'être extensible. Pour suivre sans se déchirer la dilatation provoquée par le jeu de l'assise génératrice libéroligneuse et par son propre phelloderme, il suffit, en effet, à l'assise génératrice péridermique de prendre de temps en temps une cloison radiale e

d'augmenter ainsi chaque fois d'une unité le nombre des séries radiales du péricycle. Quand le péricycle n'apparaît qu'après plusieurs années, comme dans les exemples cités plus haut, l'épiderme, l'écorce et le péricycle jouissent de la faculté de dilater leurs cellules et de les diviser çà et là par des cloisons radiales, de manière à suivre l'épaississement provoqué dès la première année dans le cylindre central par le jeu de l'assise génératrice libéroligneuse.

**Développement de la structure secondaire de la tige pendant les années suivantes.** — Si la tige est vivace, ses deux assises génératrices cessent de se cloisonner à la fin de l'automne, demeurent inactives pendant l'hiver et recommencent à se segmenter au printemps suivant. L'externe se reprend à former du liège en dehors et du phelloderme en dedans; le liège nouveau double en dedans le liège ancien et le répare à mesure qu'il se déchire et s'exfolie (fig. 536); le phelloderme nouveau épaissit le phelloderme ancien en s'y ajoutant. L'interne se reprend de même à produire du liber en dehors et du bois en dedans; le

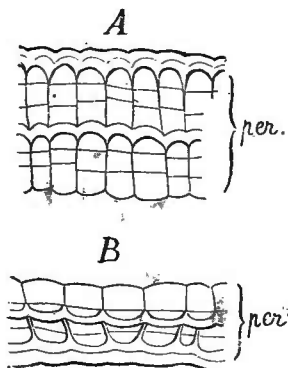


Fig. 536. — Sections transversales de la périphérie d'une branche horizontale de Saule (*Salix caprea*), à la fin de la seconde année. Le péricycle épidermique *per* a produit deux couches de liège bien distinctes, plus épaisses sur la face supérieure éclairée du rameau *A*, que sur sa face inférieure *B* (d'après Douliot).

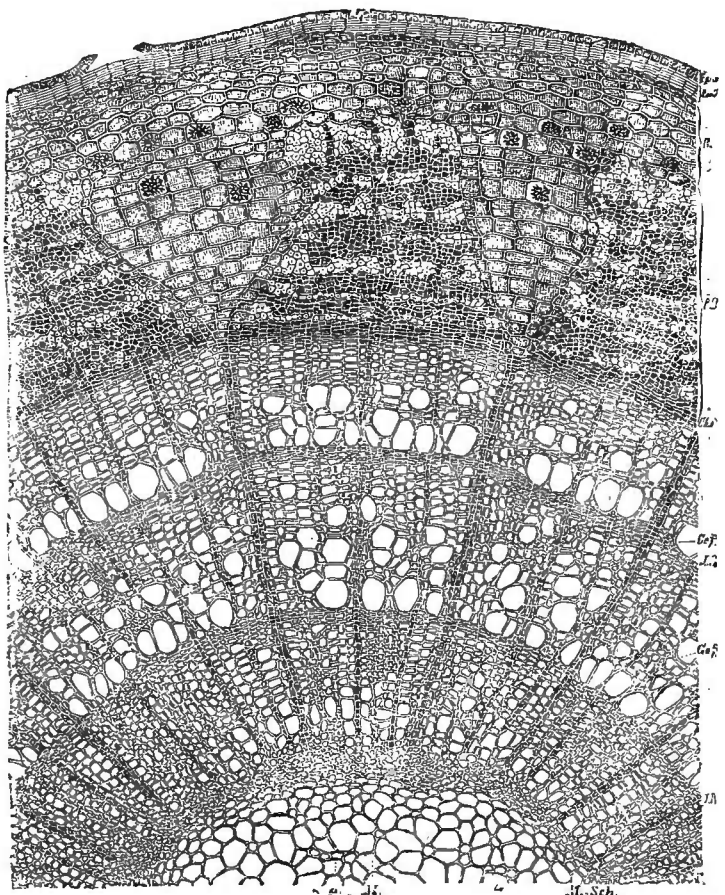


Fig. 537. — Portion d'une section transversale d'une tige de trois ans de Tilleul (*Tilia platyphylla*). L'épiderme est exfolié par un péricycle formé dans l'assise corticale externe. Les grands rayons, dilatés en éventail vers l'extérieur, demeurent très nets et les faisceaux libéroligneux bien distincts. Outre l'arc scléreux externe, qui est péricyclique, le liber secondaire forme chaque année deux arcs scléreux plus ou moins épais. Les trois couches du bois secondaire sont très nettes et découpées par de petits rayons (d'après Kny).

liber de seconde année double en dedans le liber secondaire de première année, tandis que le bois de seconde année se superpose en dehors au bois secondaire de première année. Cette double formation se poursuit jusqu'à l'automne, où s'opère un second arrêt, suivi d'une troisième reprise au printemps suivant, et ainsi de suite. Les rayons internes formés la première année se continuent à

travers le bois et le liber de seconde année et des années suivantes (fig. 537); mais en outre, il se fait dans chaque couche nouvelle, entre les premiers, de nouveaux rayons internes qui partagent la couche plus large en compartiments plus nombreux, de manière à maintenir un rapport sensiblement constant entre la place qu'ils occupent et celle des compartiments.

La tige va de la sorte s'épaississant chaque année davantage (fig. 537), comme on l'a expliqué p. 724 pour la racine. Ce qui a été dit alors, au sujet de la part respective des quatre régions secondaires dans l'épaississement total, au sujet de l'écrasement progressif des couches anciennes du liber et notamment des tubes criblés, qui s'oblitérent en formant des îlots ou de minces feuilletés cornés, au sujet de la facile distinction des couches annuelles du bois, etc., s'applique tout aussi bien à la tige. On y reviendra plus loin avec quelques détails.

**Disposition des divers appareils dans la structure secondaire de la tige. Symétrie de cette structure.** — A une époque quelconque du développement secondaire dont nous venons d'esquisser la marche, les divers appareils de la tige se trouvent disposés de la manière suivante.

Une fois l'épiderme exfolié, seul ou avec l'écorce, l'appareil tégumentaire est constitué par le liège. Après oblitération des tubes criblés du liber primaire et souvent aussi des vaisseaux du bois primaire, l'appareil conducteur est composé des tubes criblés du liber secondaire non encore écrasés et des vaisseaux du bois secondaire non encore obstrués par des thyllés (p. 641); il faut y ajouter les faisceaux libéroligneux primaires de l'écorce, quand elle persiste. L'appareil conjonctif comprend ce qui reste de l'écorce primaire, le phelloderme, les grands rayons et la moelle. Le stéréome est constitué par la sclérose locale de l'écorce, du phelloderme, du péricycle et de la moelle, mais surtout par le sclérenchyme du liber et du bois secondaires. L'appareil sécréteur ajoute aux éléments anciens, qui disparaissent en partie avec l'épiderme et l'écorce, des éléments nouveaux formés, comme on le verra plus loin, dans le liber ou dans le bois secondaires. Enfin, l'appareil de réserve comprend, outre l'écorce, le phelloderme et le péricycle, les grands rayons et la moelle, l'ensemble des petits rayons de chaque couche annuelle et le parenchyme des compartiments que découpent ces rayons.

Comme ces divers appareils secondaires se développent symétriquement par rapport à l'axe de la tige, la symétrie du membre par rapport à l'axe, constatée plus haut dans la structure primaire, se maintient à toute époque dans la structure secondaire. Les réserves qu'il a fallu faire à ce sujet pour les tiges à feuilles isolées (p. 739) s'effacent même peu à peu, à mesure que les tissus secondaires prédominent sur les tissus primaires, et la symétrie y devient de plus en plus complète.

**Principales modifications de la structure secondaire normale de la tige.** — La marche générale de la formation des tissus secondaires, et par suite de l'épaississement de la tige, étant bien comprise, il est nécessaire d'étudier les principales modifications qu'elle subit suivant les plantes. Ces modifications sont de deux sortes : les unes, légères, ne sortent pas du cadre normal et se bornent à varier la structure, tant du liège et du phelloderme que du liber et

du bois secondaires; les autres, plus profondes, font exception à la règle ordinaire et constituent en quelque sorte autant d'anomalies. Etudions d'abord ces variations, puis ces anomalies.

**Modifications dans le périderme. Rhytidome.** — Quand l'assise génératrice externe se forme aux dépens de l'épiderme ou de l'assise périphérique de l'écorce, elle demeure quelquefois indéfiniment, ou du moins très longtemps, active au même endroit, comme on l'a supposé plus haut; il ne se fait alors qu'un seul périderme, comme dans le Hêtre (*Fagus*), le Charme (*Carpinus*), le Sapin (*Abies pectinata*), le Chêne (*Quercus Suber*), l'Orme (*Ulmus campestris* var. *suberosa*), etc. Mais le plus souvent elle cesse de se cloisonner au bout d'un certain temps; c'est alors une assise corticale plus profonde qui, à son tour, devient génératrice et forme, à quelque distance du premier, un second périderme de croissance limitée. Il s'en fait plus tard un troisième en dedans du second, puis un quatrième, etc., et l'assise génératrice reculant toujours arrive de la sorte à s'établir au bord interne du péricycle, contre le liber primaire.

Chaque fois, une portion nouvelle de l'écorce se trouve frappée de mort, en même temps que le périderme précédent. Finalement, l'écorce périt tout entière et le péricycle avec elle, comme lorsque le périderme s'établit du premier coup au bord interne de celui-ci. Seulement, l'ensemble des tissus morts, ce qu'on appelle ici aussi le *rhytidome* (p. 727), est alors beaucoup plus épais et plus compliqué. A partir de ce moment, que le périderme ait commencé à être profond ou qu'il le soit devenu, les péridermes suivants se forment d'abord à travers le liber primaire, puis à travers le liber secondaire et de plus en plus profondément, aux dépens des cellules du parenchyme libérien.

Lorsque le premier périderme est superficiel, le second forme non pas un anneau continu, mais une série d'arcs concaves en dehors, coupant çà et là le premier à l'aide duquel ils se raccordent entre eux; il en est de même du troisième, dont les arcs coupent ceux du second, et ainsi de suite. Il en résulte que les péridermes successifs séparent dans l'écorce une série d'écailles plus ou moins larges; le rhytidome est dit *écailleux*, comme dans le Pommier (*Malus*), le Platane (*Platanus*), etc. Lorsque le premier périderme est profond, endodermique ou péricyclique, les autres sont concentriques, et le rhytidome est dit *annulaire*, comme dans la Vigne (*Vitis*), la Clématite (*Clematis*), etc. Dans la plupart des arbres dicotylédones et gymnospermes, le rhytidome est persistant et recouvre la tige d'une couche de plus en plus épaisse, qu se crevasse de plus en plus profondément pour suivre l'extension du cylindre central: Chêne (*Quercus*), Orme (*Ulmus*), Robinier (*Robinia*), etc.; on le désigne alors vulgairement sous le nom d'*écorce crevassée* (voir p. 238). Parfois il est caduc, et chaque année se détache, par plaques s'il est écailleux: Platane (*Platanus*), If (*Taxus*), Arbousier (*Arbutus*), Pommier (*Malus*), etc., par feuillet s'il est annulaire: Vigne (*Vitis*), Clématite (*Clematis*), Chèvrefeuille (*Lonicera*), Mélaleuce (*Melaleuca*), etc., laissant à nu la couche du liège vivant récemment produite par l'assise génératrice externe dans sa position actuelle.

Le second périderme, et avec lui la formation du rhytidome, commence plus ou moins tard suivant les plantes : dans le Robinier (*Robinia*) dès la première année, dans l'Orme (*Ulmus*) après 3-4 ans, dans le Bouleau (*Betula*) après 5-6 ans, dans le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) après 8-10 ans, dans le Tilleul (*Tilia*) après 10-12 ans, dans l'Aulne (*Alnus*) après 15-20 ans, dans le Chêne (*Quercus*) seulement après 25-35 ans.

Les arbres qui ont un périderme épidermique ou sous-épidermique et qui le conservent toute leur vie, ou du moins durant de longues années, en pleine activité, n'ont pas de rhytidome, ou mieux le rhytidome s'y réduit à l'épiderme et aux assises extérieures du liège. L'aspect de leur surface dépend alors de l'épaisseur et de la cohésion du liège, ainsi que de la forme de ses cellules. Le plus souvent le liège recouvre la périphérie de l'écorce d'une couche mince et lisse, formée tout entière de cellules plates. Le Saule blanc (*Salix alba*), par exemple, ne produit chaque année qu'une seule assise de liège épidermique ; le Hêtre (*Fagus*), le Charme (*Carpinus*), le Platane (*Platanus*), etc., en forment un petit nombre sous l'épiderme, le Prunier (*Prunus*) davantage. Dans le Bouleau (*Betula*), à partir de la cinquième année, il se fait une alternance de cellules plates épaissies et de cellules larges à parois minces ; celles-ci se déchirent plus tard et les autres s'exfolient ; il en est de même, avec une épaisseur plus grande, dans la Boswellie (*Boswellia papyrifera*). Quelquefois la couche de liège est beaucoup plus épaisse, atteint plusieurs millimètres et même plusieurs centimètres d'épaisseur ; elle est composée alors de larges cellules à parois minces et subdivisée en zones concentriques annuelles par quelques assises de cellules plates. Dès l'origine, elle se montre creusée de sillons profonds, parce que la production du liège est plus abondante le long de certaines lignes longitudinales, et plus tard elle se crevasse de plus en plus. Il en est ainsi, par exemple, dans certains Chênes (*Quercus Suber, occidentalis, pseudosuber*), dans certaines Aristoloches (*Aristolochia cymbifera, biloba, etc.*), dans les jeunes branches d'Erable (*Acer campestre*), d'Orme (*Ulmus campestris var. suberosa*), de Fusain (*Evonymus europæus*), de divers Liquidambars (*Liquidambar*), Banksies (*Banksia*), Hakées (*Hakea*), etc.

Quand les péridermes se succèdent de plus en plus profondément dans la tige, comme il a été dit plus haut, les couches du liège sont le plus souvent minces, comptant environ une dizaine d'assises de cellules, tantôt plates, comme dans le Platane (*Platanus*) et le Pin (*Pinus*), etc., tantôt allongées dans le sens du rayon, comme dans le Mélaleuce (*Melaleuca*).

Pourtant, ces couches internes ont quelquefois aussi une assez grande épaisseur et se montrent formées de cellules larges ou d'une alternance de cellules larges et de cellules aplaties (branches âgées d'Erable champêtre, troncs âgés et intacts de Chêne liège). A la faculté de produire à sa surface une couche épaisse de liège mou, la tige du Chêne liège (*Quercus Suber*) joint donc celle de renouveler cette couche dans sa profondeur à un âge avancé. C'est cette double propriété que l'industrie utilise en l'activant. A cet effet, quand l'arbre a atteint sa quinzième année environ, on arrache par larges plaques la couche superficielle de liège, laquelle est de mauvaise qualité et fort peu élastique ;

c'est le « liège mâle ». A une petite profondeur de l'écorce primaire ainsi dénudée, il se fait bientôt une seconde couche de liège de bonne qualité et fort élastique; c'est le « liège femelle ». Elle s'accroît plus vite que la première; après dix ou douze ans, quand elle se trouve avoir acquis environ trois centimètres d'épaisseur, on l'arrache. Il s'en fait une troisième, qu'on arrache de même après le même laps de temps, et l'on continue ainsi jusqu'à ce que l'arbre compte environ 150 ans. Quand on la laisse adhérente, la couche de « liège femelle » peut atteindre jusqu'à 17 et 20 centimètres d'épaisseur.

**Modifications dans l'assise génératrice libéroligneuse.** — Par des cloisons tangentielles, chaque cellule de l'assise génératrice libéroligneuse détache, avons-nous dit, tour à tour un segment en dehors pour le libéroligneux, un segment en dedans pour le bois secondaire. Chaque segment ne passe pas directement à l'état définitif; il s'accroît dans le sens radial et se dédouble d'abord une ou deux fois par une cloison tangentielle, comme dans le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et d'autres arbres gymnospermes et dicotylédons (voir fig. 398, p. 587). Pourtant, en face des rayons, le segment s'accroît sans se cloisonner, de manière que la cellule définitive se trouve allongée radialement. Çà et là, une des cellules génératrices se dédouble par une cloison radiale, augmentant d'une unité le nombre des cellules de l'assise et par suite celui des séries radiales du libéroligneux et du bois secondaires; l'assise se dilate ainsi à mesure que le bois secondaire s'épaissit.

En chaque point de l'assise génératrice, la forme des cellules est précisément celle des éléments correspondants du libéroligneux et du bois. Courtes en face des rayons, elles sont allongées en face des compartiments qu'elles séparent. Cette forme allongée est celle d'un prisme à section rectangulaire, mesurant en largeur, suivant la tangente, environ le double de l'épaisseur suivant le rayon, tronqué aux extrémités par une cloison radiale oblique, ordinairement d'un seul côté, rarement des deux côtés à la fois, en forme de toit, comme dans le Caragane (*Caragana*) et le Cytise (*Cytisus*).

Les cellules génératrices renferment un protoplasme épais et granuleux avec un noyau qui est fusiforme dans les cellules longues. Vis-à-vis des rayons, elles contiennent quelquefois de la chlorophylle, comme dans la Vigne (*Vitis*), la Bégonie (*Begonia*), etc., et en hiver de petits grains d'amidon, comme dans la Vigne, l'Aristolochie (*Aristolochia Siphon*), etc. Pendant l'activité végétative, leur membrane, formée de cellulose pure, est mince et tendre, mais déjà l'on y aperçoit, entre les faces radiales et tangentielles, une différence de structure qui s'accuse d'avantage pendant l'hiver (fig. 398, p. 587). A cette époque, en effet, tandis que les parois tangentielles demeurent minces et lisses, les radiales se montrent fortement épaissies, très réfringentes et pourvues d'une série longitudinale de ponctuations aréolées. Au printemps, l'épaississement des faces radiales est progressivement dissous, au moins en grande partie. Les assises de méristème libérien et ligneux qui confinent à l'assise génératrice, et que le repos hivernal a saisies avant leur différenciation, présentent sur les faces radiales le même épaississement, avec les mêmes ponctuations aréolées.

Les segments courts situés vis-à-vis des rayons médullaires ne se divisent pas transversalement. Les segments allongés compris entre le liber et le bois, au contraire, prennent quelquefois des cloisons transverses. C'est quand le liber et le bois renferment des cellules courtes mêlées aux tubes criblés et aux vaisseaux, ou lorsqu'il doit se former dans le bois des vaisseaux larges à articles courts. Quand il s'agit de produire un rayon interne, une cellule génératrice ou plusieurs cellules génératrices juxtaposées ou superposées, se cloisonnent transversalement, pour donner ensuite, vers l'extérieur et vers l'intérieur, les courts segments qui composent le rayon.

Quand on suit, sur une certaine longueur de la tige, la disposition des éléments de l'assise génératrice, ou celle des éléments libériens et ligneux qui naissent d'elle, on voit qu'ils se superposent parfois en séries verticales, comme dans l'Orme (*Ulmus campestris*), le Frêne (*Fraxinus excelsior*), la Clématite (*Clematis Vitalba*), etc. Mais le plus souvent ils sont disposés en séries obliques qui s'enroulent en hélice autour de la tige; l'inclinaison sur la verticale est de 45° dans le Punice grenadier (*Punica Granatum*), de 40° dans le Sorbier (*Sorbus*), de 30° dans le Lilas (*Syringa*), de 10° à 20° dans le Marronnier (*Æsculus*), de 3° à 4° seulement dans le Peuplier (*Populus*), le Bouleau (*Betula*), etc. Chez certains arbres, le sens de l'enroulement est constant; il est toujours vers la droite dans le Marronnier, toujours vers la gauche dans le Peuplier. Chez d'autres, il y a bien une direction prédominante, à droite dans le Poirier (*Pirus*) et le Charme (*Carpinus*), à gauche dans le Saule (*Salix*); mais elle est sujette à exceptions. Considérée dans les couches annuelles successives, tantôt la direction se conserve la même, tantôt elle change de sens chaque année, comme dans le Pin (*Pinus*), le Sapin (*Abies*), etc. Cette striation hélicoïdale interne de l'assise génératrice, et par conséquent du liber et du bois secondaires, est quelquefois rendue visible au dehors soit par des crevasses accidentelles de l'écorce, qui en suivent la direction, comme dans le Tilleul (*Tilia*), le Lilas (*Syringa*), le Genévrier (*Juniperus*), etc., soit par une hypertrophie locale des couches ligneuses en forme de bourrelets obliques enroulés dans le sens des stries, comme dans le Punice grenadier (*Punica Granatum*), etc.

Il est probable que ce phénomène trouve son explication dans une croissance longitudinale des cellules génératrices après que la croissance en longueur de la tige a pris fin.

**Modifications dans le liber secondaire.** — Le liber secondaire se compose toujours de parenchyme et de tubes criblés. On y trouve assez souvent des cellules de sclérenchyme, ordinairement allongées en fibres (fibres libériennes), quelquefois courtes (cellules pierreuses). Il contient fréquemment des éléments sécréteurs : cellules cristalligènes, cellules laticifères simples ou groupées en files ou en réseau, canaux sécréteurs.

Le parenchyme libérien, non seulement constitue la moitié libérienne des rayons internes, mais encore se rencontre toujours dans les compartiments associé aux tubes criblés, le plus souvent sous la forme courte, résultant du cloisonnement transversal des segments du méristème, quelquefois aussi sous la forme longue, issue des segments par cloisonnement longitudinal. Dans



la plupart des plantes ligneuses, la disposition primitive des éléments en assises concentriques et en séries radiales se conserve et l'on voit alterner avec plus ou moins de régularité des assises de tubes criblés avec des assises de parenchyme. Nulle part cette alternance n'est plus régulière que chez les Conifères, dans les Cupressées et les Taxées : après un rang de fibres, vient une assise de tubes criblés, puis un rang de parenchyme, puis une nouvelle assise de tubes criblés, puis de nouveau un rang de fibres et ainsi de suite. Dans les Pinées, les fibres manquent et ce sont des zones épaisses de tubes criblés qui alternent avec des zones de parenchyme à larges cellules.

Chez les Dicotylédones ligneuses, la disposition des deux tissus est moins régulière, parce que les tubes criblés y sont bordés de petites cellules annexes, comme dans le liber primaire (p. 762). Pourtant on y reconnaît encore le plus souvent un arrangement des cellules en séries radiales et en cercles concentriques, et une alternance entre les couches tangentielles des tubes criblés et les couches tangentielles du parenchyme : Tilleul (*Tilia*), Vigne (*Vitis*), Poirier (*Pirus*), Sureau (*Sambucus*), Groseillier (*Ribes*), Marronnier (*Æsculus*), Figuier (*Ficus*), Peuplier (*Populus*), Saule (*Salix*), Hêtre (*Fagus*), etc. Dans quelques familles cependant (Apocynées, Asclépiadées, Convolvulacées, Campanulacées, Composées Liguliflores, etc.), cette régularité disparaît. Au milieu d'un parenchyme à larges cellules assez régulièrement disposées, se trouvent ici disséminés de petits groupes polygonaux d'éléments étroits, tubes criblés et cellules annexes, qui paraissent provenir du cloisonnement longitudinal en tous sens d'autant de segments primitifs.

Les fibres manquent souvent au liber secondaire, aussi bien lorsque le liber primaire est protégé en dehors par un arc fibreux péricyclique : Hêtre (*Fagus*), Bouleau (*Betula*), Aulne (*Alnus*), Platane (*Platanus*), Gui (*Viscum*), Ménisperme (*Menispermum*), Nérion (*Nerium*), Cornouillier (*Cornus*), Camélier (*Camellia*), etc., Pinées, Ephédre (*Ephedra*), etc., que lorsqu'il en est dépourvu : Groseillier (*Ribes*), Pittospore (*Pittosporum*), Centradénie (*Centradenia*), etc. D'ordinaire cependant, le liber secondaire renferme des fibres plus ou moins abondantes et diversement distribuées. Tantôt elles forment des assises ou des couches concentriques, interrompues seulement par les rayons internes. On a vu plus haut que, chez les Cupressées et Taxées, sur quatre assises libériennes il y en a une de fibres et trois de liber mou; dans les Dicotylédones, les fibres forment des couches de plusieurs assises, plus ou moins épaisses suivant les points considérés : Vigne (*Vitis*), Tilleul (*Tilia*) (fig. 537), Sparmannie (*Sparmannia*), Malvacées, Saule (*Salix*), etc. Tantôt elles sont disposées en paquets séparés latéralement par du liber mou, paquets dont l'ensemble forme des zones concentriques plus ou moins régulières; cette disposition est très fréquente dans les arbres dicotylédones : Chêne (*Quercus*), Coudrier (*Corylus*), Charme (*Carpinus*), Noyer (*Juglans*), Peuplier (*Populus*), Orme (*Ulmus*), Poirier (*Pirus*), Sureau (*Sambucus*), Nerprun (*Rhamnus*), Olivier (*Olea*), Glycine (*Wistaria*), etc. Tantôt enfin elles sont disséminées, isolément ou par petits groupes, au sein du liber mou, soit en grand nombre, comme dans le Figuier (*Ficus*), le Mûrier (*Morus*), le Micocoulier (*Celtis*), le Quinquina (*Cinchona*), etc., soit en petite quantité, comme dans le Mèlèze

(*Larix*), le Croton (*Croton*), la Mahonie (*Mahonia*), etc. Entre ces trois modes de disposition des fibres, on observe d'ailleurs bien des intermédiaires (Orme, Quinquina, etc.).

Des cellules pierreuses se rencontrent aussi en plus ou moins grand nombre dans le liber secondaire, mais seulement à partir d'un certain âge; elles proviennent de la sclérose ultérieure de certaines cellules du parenchyme libérien (Hêtre, Marronnier, Platane, Sapin, etc.).

Le liber secondaire renferme très souvent des cellules cristalligènes, contenant de l'oxalate de chaux en cristaux isolés, en mâcles arrondies ou en raphides. Tantôt elles sont localisées soit dans les rayons (Vigne, Tilleul, Olivier, Figuier, Prunier, Berbéride, Chèvrefeuille, etc.), soit dans les compartiments (Chêne, Bouleau, Aulne, Orme, Marronnier, Poirier, Groseillier, etc.); tantôt elles se trouvent à la fois dans les rayons et dans les compartiments (Nérion, Platane, Noyer, Charme, Coudrier, etc.). Dans les compartiments, elles sont superposées ordinairement en files longitudinales. Les séries longitudinales de courtes cellules renfermant chacune un cristal isolé accompagnent souvent les fibres (Pirées, Orme, Chêne, Saule, Erable, etc.), tandis que les cellules à mâcles arrondies se montrent d'ordinaire là où les fibres manquent (Groseillier, etc.). Mais cette règle n'est pas sans exception; on trouve, en effet, des cristaux solitaires en l'absence de fibres (Nérion, etc.), et des fibres en l'absence de cristaux solitaires (Noyer, etc.). Sur la section transversale, les cellules cristalligènes sont ordinairement disséminées, quelquefois disposées en assises ou en couches concentriques (Groseillier, etc.). Enfin certaines plantes se montrent dépourvues de cellules cristalligènes dans leur liber secondaire (Frêne, Lilas, Jasmin, Clématite, Camélier, Sorbier, Cornouillier, etc.); il y faut ajouter aussi beaucoup de Conifères (Cupressées, Taxées, etc.), où l'oxalate de chaux cristallise, comme on sait, non dans les cavités cellulaires, mais dans l'épaisseur même des membranes (voir fig. 379 et 380, p. 568).

Dans les plantes laiteuses, le liber secondaire est ordinairement pourvu d'éléments laticifères, associés aux tubes criblés dont ils suivent le cours. Ce sont tantôt des tubes rameux (Figuier, Mûrier, etc.), tantôt des cellules superposées en files longitudinales, anastomosées en réseau non seulement dans chaque faisceau, mais d'un faisceau à l'autre à travers les rayons (Composées Liguliflores, Campanulacées, Papavéracées). Dans ce dernier cas, on remarque entre le développement des cellules laticifères et celui des tubes criblés un rapport inverse; quand les premiers sont le plus nombreux: Laitue (*Lactuca*), Pissenlit (*Taraxacum*), Pavot (*Papaver*), etc., les seconds sont le plus rares; où les premiers diminuent et disparaissent, les seconds dominant: Glaucière (*Glaucium*), etc. Certaines plantes laiteuses ont pourtant leur liber secondaire dépourvu d'éléments laticifères: Pervenche (*Vinca*), Euphorbe (*Euphorbia*), etc.

Quand la tige a des canaux sécréteurs dans sa structure primaire, le liber secondaire en possède souvent, mais pas toujours. Ils sont situés dans les compartiments, non dans les rayons, et disposés plus ou moins régulièrement en cercles concentriques et en séries radiales (Ombellifères, Araliées,

Pittosporées, Anacardiées et Bursérées, Clusiacées, Hypéricacées, diverses Composées : Hélianthe (*Helianthus*), Centaurée (*Centaurea*), etc., quelques Conifères : Araucarier (*Araucaria*), Thuier (*Thuja*), Cyprès (*Cupressus*).

Ainsi constitué, le liber secondaire subit de dedans en dehors, par suite du fonctionnement de l'assise génératrice, une pression de plus en plus forte, qui le modifie et l'altère peu à peu. Cette pression écrase notamment et oblitère les tubes criblés et leurs cellules annexes; elle les transforme en minces feuillets ou en filets étroits, qui apparaissent sur la section transversale comme autant de fines traînées ou de petits îlots de consistance cornée, appliqués les uns contre les autres, séparés par des couches de fibres, ou disséminés au milieu des cellules dilatées et demeurées vivantes du parenchyme. Grâce à cet écrasement successif, le liber secondaire, quand il est persistant, ne forme, même après de longues années, qu'une couche mince, très faible par rapport à la couche de bois secondaire produite dans le même espace de temps; dans un Hêtre de cent ans, par exemple, elle ne dépasse guère un millimètre d'épaisseur. Le plus souvent, comme on le verra plus loin, ces couches anciennes écrasées sont peu à peu séparées des parties vivantes, et comprises dans le rhytidome; que celui-ci soit adhérent ou caduc, le liber secondaire vivant, toujours réduit à la zone récemment formée, conserve alors une minceur extrême.

Il n'est pas possible en général de distinguer des zones annuelles dans le liber secondaire. Même quand il se compose de couches alternatives de sclérenchyme et de liber mou, le nombre de ces couches varie suivant l'année, suivant l'âge et suivant les individus. Ainsi l'Érable (*Acer*) forme, dans le jeune âge, une ou deux couches de fibres libériennes par an; mais, dès la sixième année, la production se ralentit et après cent ans on ne compte que 20 à 25 couches de fibres. La chose est plus régulière dans le Tilleul (*Tilia*), où il se fait par an deux couches de fibres (fig. 537), et dans le Poirier (*Pirus*), où il ne s'en forme qu'une seule. Dans les plantes où, chaque année, le liber secondaire de l'année précédente est tué par du liège et annexé au rhytidome, on observe des différences analogues. Ainsi le Chèvrefeuille (*Lonicera*) forme tous les ans une couche de fibres et une couche de liber mou; la Clématite (*Clematis*) en produit ordinairement deux; la Vigne (*Vitis*) donne la première année deux zones fibreuses, les années suivantes trois à cinq.

**Modifications dans le bois secondaire.** — Le bois secondaire est au contraire subdivisé, comme on sait, en couches annuelles bien distinctes, et il s'agit d'étudier ici les principales modifications que l'on observe dans la forme et l'épaisseur de ces couches, dans leur structure et dans la manière dont elles se superposent et se délimitent.

**Forme et épaisseur des couches annuelles du bois.** — L'épaisseur de la couche annuelle varie dans la même plante suivant les conditions de végétation et suivant l'âge. Elle est plus grande si l'année est humide que si elle est sèche, si la nutrition est abondante que si elle est pauvre. D'autre part, elle croît d'abord avec les années, atteint son maximum à un certain âge, puis diminue de nouveau. Sur les branches nées à l'âge où la zone ligneuse de la

tige est le plus épaisse, le bois secondaire prend dès la première année son épaisseur maximum. Pour une même année, l'épaisseur de la couche est d'ailleurs toujours plus faible sur les branches que sur la tige. Dans des conditions identiques d'âge et de végétation, elle varie beaucoup suivant les plantes; que l'on compare, par exemple, les larges zones ligneuses du Paulonier (*Paulownia*) et de l'Ailante (*Ailantus*), aux étroites couches concentriques du Citronnier (*Citrus*) et du Cornouillier (*Cornus*), celles du Pin (*Pinus*) et du Sapin (*Abies*) à celles de l'If (*Taxus*).

Quand la tige se nourrit, croît et se développe également de tous les côtés, l'anneau ligneux offre dans tous ses points la même épaisseur; mais il suffit que la croissance se trouve, par une cause quelconque, accélérée ou ralentie d'un côté,

pour que la zone s'épaississe plus ou moins de ce côté, en devenant excentrique. Et réciproquement, d'une pareille excentricité on conclura à une différence correspondante dans la nutrition. D'une façon générale, les diverses couches annuelles d'une tige sont des documents certains et précis, où l'on peut lire, non seulement dans les grands traits, mais jusque dans les moindres détails, toute l'histoire de sa croissance et de sa nutrition. Sur les branches latérales, les zones successives sont ordinairement excentriques et toutes dans le même sens. Chez les Dicotylédones, c'est le plus souvent sur la face supérieure qu'elles présentent leur plus grande épaisseur; chez les Co-

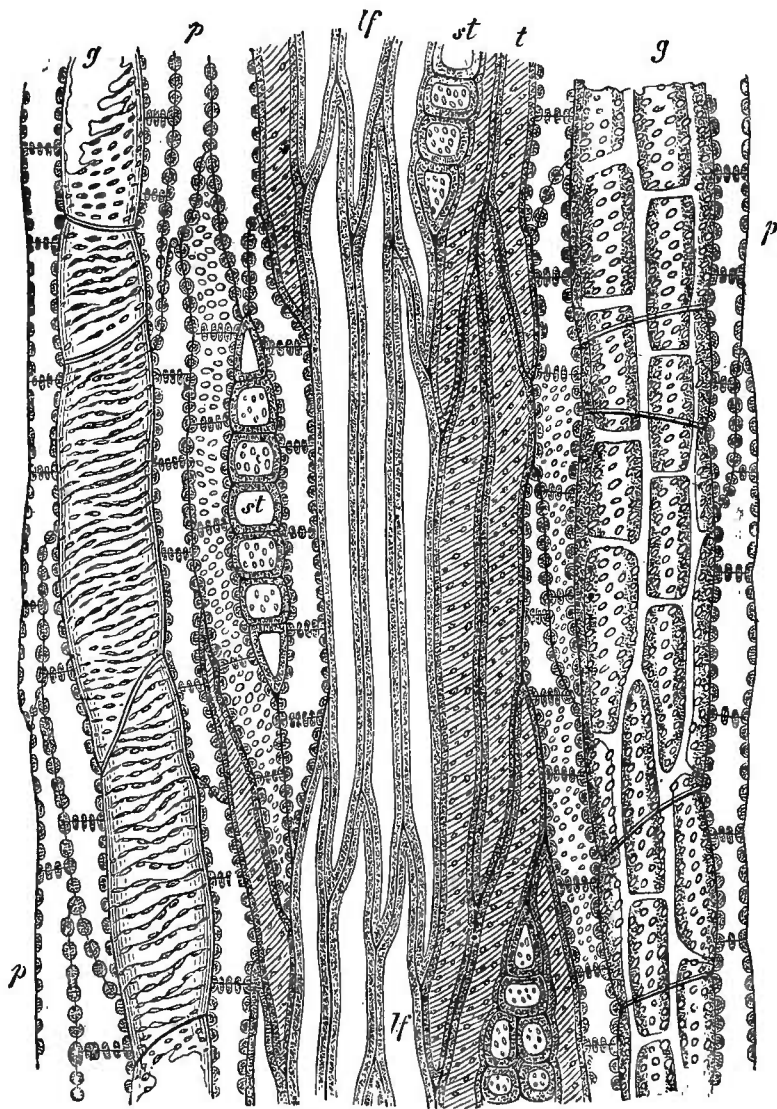


Fig. 538. — Section longitudinale tangentielle du bois secondaire de l'Ailante (*Ailantus glandulosa*). *t*, vaisseaux fermés; *g*, vaisseaux ouverts; *p*, parenchyme ligneux des compartiments; *st*, parenchyme ligneux des petits rayons; *lf*, fibres du sclérenchyme ligneux (Sachs).

nifères, et aussi, paraît-il, dans le Châtaignier (*Castanea*), c'est au contraire sur la face inférieure.

**Structure de la couche annuelle du bois.** — Le bois secondaire (fig. 538) renferme, comme on sait, toujours des vaisseaux, presque toujours du paren-

chyme, souvent du sclérenchyme, quelquefois des éléments sécréteurs : cellules cristalligènes, laticifères, canaux sécréteurs.

Les vaisseaux sont quelquefois tous fermés (Conifères, Wintérées) ; le plus souvent ils sont de deux sortes : les uns fermés, les autres ouverts. Les vaisseaux ouverts sont le plus souvent aréolés ; quelquefois on y voit prédominer la sculpture réticulée (Papayées, Crassulacées, Caryophyllées), ou la sculpture spiralée et annelée (diverses Cactées). Ordinairement leur membrane lignifiée demeure mince, même dans des bois très durs, parfois même très mince comme dans le Camélier (*Camellia*) ; quelquefois cependant elle s'épaissit beaucoup, comme dans le Frêne (*Fraxinus*), le Nérion (*Nerium*), les Pipéracées, etc. Quand ils sont seuls, les vaisseaux fermés sont ponctués aréolés, parfois munis en outre de bandes spiralées, comme dans l'If (*Taxus*), etc. Quand ils sont mélangés à des vaisseaux ouverts, ils portent ordinairement la même sculpture qu'eux ; pourtant les vaisseaux ouverts ont quelquefois des spirales qui manquent aux vaisseaux fermés, comme dans le Poirier (*Pirus*), le Sorbier (*Sorbus*), le Staphylier (*Staphylea*), ou inversement, comme dans le Seringat (*Philadelphus*). Quand les vaisseaux fermés sont mélangés à la fois avec des vaisseaux ouverts et avec des fibres, on y remarque deux formes extrêmes : l'une à cellules courtes, séparées par des cloisons transverses peu inclinées, se rapproche des vaisseaux ouverts ; l'autre à cellules longues, superposées par des cloisons très obliques, fait transition vers les fibres. Dans le Hêtre (*Fagus*), par exemple, les cellules de la première forme mesurent 0<sup>mm</sup>,39, celles de la seconde 0<sup>mm</sup>75.

Les fibres ligneuses portent des ponctuations peu nombreuses, étirées en fentes obliques vers la gauche, ordinairement simples, quelquefois aréolées, comme dans le Chêne (*Quercus*), le Frêne (*Fraxinus*), etc. Leur membrane est fortement épaissie, à divers degrés suivant les plantes, et d'ordinaire lignifiée. Pourtant il n'est pas rare qu'une de ses couches échappe à la lignification, en prenant une grande réfringence et une consistance cartilagineuse : Légumineuses, Mûrier (*Morus*), Orme (*Ulmus*), Ailante (*Ailantus*), Bouleau (*Betula*), Prunier (*Prunus*), etc. ; c'est habituellement la couche interne, plus rarement une couche moyenne comprise entre deux couches lignifiées. Les fibres de cette sorte se rencontrent dans la couche ligneuse, mélangées aux fibres ordinaires, dont elles se distinguent par leur réfringence. Les fibres ligneuses se bifurquent parfois à leur sommet. Leur longueur varie beaucoup suivant les plantes ; elle est comprise entre 0<sup>mm</sup>,43 dans le Marronnier (*Æsculus*) et 1<sup>mm</sup>,26 dans le Prunier (*Prunus*). Elles ne contiennent d'ordinaire que de l'eau ou de l'air ; quelquefois on y rencontre quelques granules et quelques restes du protoplasme primitif : Gui (*Viscum*), diverses Légumineuses, Chêne (*Quercus*), etc.

Le parenchyme ligneux se présente sous deux formes, suivant qu'il est constitué par des cellules longues ou par des cellules courtes. Le parenchyme long ne se rencontre d'ordinaire que dans les compartiments ; ses cellules ont la même forme que les fibres. Tantôt elles s'épaississent et ne diffèrent alors des fibres que par leur contenu ; elles renferment presque toujours de l'amidon, quelquefois un peu de chlorophylle : Vigne (*Vitis*), Spirée (*Spiræa*),

Centradénie (*Centradenia*) et de tannin : Vigne, Lilas (*Syringa*). Au cours de leur épaissement, elles se subdivisent quelquefois par des cloisons transverses : Vigne (*Vitis*), Lierre (*Hedera*), Punice (*Punica*), etc. Les rayons sont parfois constitués par de pareilles cellules allongées et scléreuses, comme chez certaines Bégonies (*Begonia angularis, muricata, Hügelii*) et diverses Ombellifères : Dauce (*Daucus*), Panicaut (*Eryngium*), Cerfeuil (*Chærophyllum*), etc. Tantôt elles demeurent minces et, à part leur forme, ressemblent au parenchyme court, qu'elles remplacent parfois complètement : Gui (*Viscum*), Caragane (*Caragana*), Spirée (*Spiræa*), etc. Tantôt enfin elles ne s'épaississent que localement, le long d'une spire ou d'anneaux parallèles ; la bande épaissie s'y projette très loin vers l'intérieur en forme de lame hélicoïde, ou de diaphragmes percés au centre. Ce parenchyme spiralé ou annelé forme la majeure partie du bois secondaire chez diverses Cactées, comme l'Oponce (*Opuntia*), la Mamillaire (*Mamillaria*), l'Echinocacte (*Echinocactus*), etc. Il faut bien se garder de le confondre avec les vaisseaux annelés ou spiralés.

Le parenchyme court constitue habituellement les rayons et il entre aussi dans les compartiments. Dans les rayons, il dérive directement des courtes cellules génératrices qui leur correspondent ; ses cellules prismatiques sont d'ordinaire couchées horizontalement, quelquefois dressées, comme dans les Asclépiadées et le Nérion (*Nerium*), parfois mi-partie dressées et couchées, comme dans le Camélier (*Camellia*) ; habituellement leur membrane se lignifie, phénomène qui ne se produit pas chez certaines plantes grimpantes ou volubiles : Ménisperme (*Menispermum*), Aristoloche (*Aristolochia Siphon*), Atragène (*Atragene*), etc. Dans les compartiments, le parenchyme ligneux procède du cloisonnement transversal des segments internes du méristème ; aussi ses cellules sont-elles disposées en séries longitudinales amincies aux deux extrémités, rappelant la forme de la cellule génératrice. Celles qui bordent les vaisseaux sont souvent aplaties, par suite de la pression exercée sur elles par le vaisseau pendant son élargissement. Leur membrane, pourvue de ponctuations simples, arrondies ou ovales, est lignifiée, mais demeure ordinairement mince ; quelquefois pourtant elle s'épaissit à l'automne : Chicot (*Gymnocladus*), Liriodendron (*Liriodendron*), Amorphe (*Amorpha*), Magnolier (*Magnolia*), etc. Dans les bois légers, elles sont plus larges et leur membrane plus mince. Comme celles des rayons, elles renferment ordinairement de l'amidon pendant la période de repos, quelquefois aussi de la chlorophylle et du tannin, comme dans la Cobée (*Cobæa*), etc.

Les éléments sécréteurs sont beaucoup plus rares dans le bois secondaire que dans le liber. On trouve des cellules cristalligènes dans le parenchyme ligneux, aussi bien dans les compartiments que dans les rayons, par exemple chez diverses Légumineuses : Ptérocarme (*Pterocarpus*), Hématoxyle (*Hæmatoxylon*), etc., dans la Vigne (*Vitis*). Les cellules laticifères fusionnées en réseau sont abondamment développées dans le bois secondaire très parenchymateux des Papayées, où elles s'établissent en contiguïté avec les vaisseaux. Dans les autres plantes laiteuses, le bois secondaire est seulement traversé par les branches du réseau laticifère qui vont de la moelle à l'écorce. La plupart des plantes qui ont des canaux sécréteurs dans les tissus primaires

n'en forment pas dans le bois secondaire; pourtant certaines Conifères, comme le Pin (*Pinus*), le Mélèze (*Larix*), l'Épicéa (*Picea*), le Faux-Tsuge (*Pseudotsuga*), produisent chaque année un cercle de canaux résineux dans la zone de bois secondaire; ceux de ces canaux qui avoisinent un large rayon y poussent des expansions latérales qui, suivant horizontalement la direction du rayon, s'étendent jusque dans la couche contemporaine du liber secondaire et s'y terminent en forme de larges poches. Certaines Diptérocarpées, comme le Diptérocarpe (*Dipterocarpus*), la Vatérie (*Vateria*), etc., produisent aussi des canaux sécréteurs oléorésineux dans leur bois secondaire.

Pour composer une zone annuelle de bois secondaire, les divers tissus que l'on vient de passer en revue se disposent de diverses façons. Rappelons d'abord que les rayons vont se multipliant dans les couches successives, de manière à maintenir un rapport sensiblement constant entre la place totale qu'ils occupent et celle des compartiments. Dans une couche de même ordre, ils sont plus ou moins rapprochés suivant les plantes. On en compte par millimètre: 2 dans l'Aristolochie siphon et la Clématite blanche, 4 dans le Cytise et le Robinier, 8 dans l'Épicéa, 13 dans le Chêne, 16 dans l'Aulne et le Fusain, 21 dans le Punice grenadier et jusqu'à 36 dans le Rosage. Ils sont d'autant plus étroits qu'ils sont plus nombreux; les plus étroits n'ont qu'un seul rang de cellules (Conifères, Buis, Fusain, Châtaignier, Marronnier, Troène etc.), et ils peuvent n'avoir aussi qu'une ou deux cellules en hauteur (Pinées). Quelquefois il y en a de deux sortes: de larges à plusieurs rangs, séparés par de plus étroits à un rang (Chêne, Hêtre). Enfin, ils manquent quelquefois tout à fait (Crassulacées, Caryophyllées, Centradémie, Rumice, Campanule, etc.)

Si nous considérons maintenant le groupement des tissus dans les compartiments, voici, avec exemples à l'appui, les diverses combinaisons qui peuvent se présenter:

1. Vaisseaux fermés (Wintérées, Trochodendre, If). Ces vaisseaux sont ponctués aréolés.

2. Vaisseaux fermés, parenchyme à parois minces (Conifères, excepté l'If). Les vaisseaux portent, sur les faces radiales, des ponctuations aréolées, disposées le plus souvent en une seule rangée, quelquefois en plusieurs séries (Araucarié); les faces tangentielles ne portent de ponctuations aréolées que sur les vaisseaux formés en automne. En outre, ils sont parfois munis de spirales ou d'anneaux (Céphalotaxe, Torreyer, etc). Le parenchyme est formé, soit de cellules courtes superposées en files longitudinales, soit de cellules sécrétrices comme dans le Pin, l'Épicéa, etc.

3. Vaisseaux fermés et vaisseaux ouverts, parenchyme à parois minces. Les cellules sont toutes courtes (Houx, Staphylier, Rosier, Aubépine, Poirier, Spirée, Camélier, etc.), toutes longues (Porliérie), ou mi-partie courtes et longues (Jasmin, Kerrie, Potentille, Casuarine, Aristolochie, etc.).

4. Vaisseaux fermés et vaisseaux ouverts, parenchyme à parois épaisses et parenchyme à parois minces. Les cellules de ce dernier sont toutes courtes, Sureau, Erable, Punice, Fusain, Vigne, Lierre, etc.), ou mi-partie courtes et longues (Ephèdre, Mahonie, Berbérède, etc.).

5. Vaisseaux fermés et vaisseaux ouverts, fibres, parenchyme à parois

miaces. C'est le cas de beaucoup le plus général. Les cellules du parenchyme sont toutes courtes (Sparmannie, Calycanthe, Nerprun, Groseillier, Chêne, Châtaignier, Charmé, Prunées, etc.), toutes longues (Caragane), ou mi-partie courtes et longues (la plupart des arbres dicotylédones : Saule, Peuplier, Aulne, Bouleau, Noyer, Ailante, Tilleul, Nérion, Robinier, Fèvier, Ajonc, Magnolier, Liriodendre, etc., etc.).

6. Vaisseaux ouverts, fibres, parenchyme à parois minces. Cellules toutes courtes (Avicennie), toutes longues (Gui), mi-partie courtes et longues (Frêne, Citronnier, Platane, etc.).

7. Vaisseaux ouverts, parenchyme à parois épaisses et parenchyme à parois minces (Giroflée, Bégonie, beaucoup de Crassulacées et de Caryophyllées).

8. Vaisseaux ouverts, fibres, parenchyme à parois épaisses et parenchyme à parois minces (Colée, Eugénier, Hydrangée).

9. Vaisseaux fermés et vaisseaux ouverts, fibres, parenchyme à parois épaisses et parenchyme à parois minces; ce dernier, à la fois avec cellules courtes et cellules longues. C'est le cas le plus compliqué (Caroubier, Bignone).

La distribution des divers tissus, qui se groupent comme il vient d'être dit pour former la couche ligneuse, est soumise à quelques règles générales. Les vaisseaux existent dans toute l'épaisseur de la couche, quelquefois en égale quantité (Acacier, Armoise, etc.), le plus souvent en plus grand nombre dans la région interne (fig. 537), rarement plus nombreux au bord externe (Fromager). Ils sont quelquefois uniformément disséminés (Marronnier, Erable, Peuplier, Laurier, etc), ordinairement rapprochés en petits groupes, ou disposés soit en séries radiales, soit en cercles concentriques (Lierre). Ils sont quelquefois tous de même largeur, mais le plus souvent leur diamètre va décroissant de dedans en dehors (fig. 537). Les plus étroits ont parfois une bande spiralée qui manque aux plus larges (Mûrier, Orme, Micocoulier, Fèvier, Robinier, etc.); ailleurs, ils portent tous la même sculpture (Chêne, Châtaignier, Frêne, Sophore, etc.). Quand le bois renferme à la fois des vaisseaux ouverts et fermés, c'est tantôt l'une, tantôt l'autre forme qui prédomine; ainsi, dans les Pirées, le Camélier, etc., les vaisseaux fermés l'emportent de beaucoup. Lorsqu'il y a des vaisseaux ouverts de deux calibres différents, les vaisseaux fermés accompagnent d'ordinaire les plus étroits.

Le parenchyme à parois minces constitue quelquefois la masse des compartiments du bois; au milieu de cette masse, les vaisseaux sont disséminés par petits groupes (Fromager, Papayer, etc.); il en est de même quand la tige se renfle en tubercule par un développement local exagéré du bois secondaire (Hélianthe tubéreux, etc.). Le plus souvent il n'en forme qu'une partie, diversement distribuée. Ordinairement il accompagne les vaisseaux, soit qu'il entoure chaque vaisseau ou chaque groupe de vaisseaux d'une sorte de gaine, soit qu'il s'étende transversalement en forme de bandes, dans lesquelles ou contre lesquelles les vaisseaux sont situés (diverses Légumineuses : Robinier, Sophore, Fèvier, etc.; Mûrier, Ailante, Frêne, etc.). On ne le trouve pas mélangé aux fibres, à quelques exceptions près (Olivier, Ajonc, Micocoulier, Ketmie, etc.). Le parenchyme à parois épaisses accompagne, au contraire, les fibres ligneuses. Ces dernières peuvent se rencontrer dans toute l'épaisseur de



la zone annuelle, mais c'est surtout dans sa région moyenne qu'elles abondent; quelquefois même elles y sont exclusivement cantonnées, le bois de printemps et le bois d'automne en étant également dépourvus (Robinier, Fèvier, etc.).

**Distinction des couches annuelles du bois.** — Quand le bois de printemps et le bois d'automne sont formés de tissus différents, il en résulte aussitôt une démarcation très nette des couches annuelles successives. Mais cette différence n'a pas toujours lieu, et c'est alors dans un autre phénomène qu'il faut chercher la cause de la délimitation des couches ligneuses. On la trouve dans une diminution progressive du diamètre radial, et par conséquent dans un aplatissement tangentiel des divers éléments, à mesure qu'on s'avance vers la limite externe du bois d'automne (fig. 537); il s'y ajoute souvent, mais pas toujours, une augmentation dans l'épaisseur et quelquefois un changement dans la sculpture de la membrane. Ces changements, et notamment le premier, affectent tout aussi bien les cellules des rayons que celles des compartiments. La cause de cet aplatissement réside à la fois dans la pression croissante exercée sur le bois par l'écorce qui résiste à l'extension et dans la turgescence amoindrie des éléments eux-mêmes à cette époque de l'année. Dans certaines plantes ligneuses, l'aplatissement n'a pas lieu (Cytise, etc.); chez bon nombre d'autres, il n'est pas accompagné d'un épaissement de la membrane (Bouleau, Aulne, Peuplier, Saule, Buis, Sureau, etc.); parfois même le bois d'automne a ses membranes plus minces (Staphylier, etc.). Le plus souvent toutefois, il y a en même temps aplatissement et épaissement (Mûrier, Laurier, Charme, Caragane, Lilas, Seringat, etc.). On jugera de l'intensité de ce double phénomène en remarquant que dans le Pin sylvestre, par exemple, les vaisseaux d'automne ont seulement le quart du diamètre radial des vaisseaux de printemps, avec une membrane deux fois plus épaisse.

C'est quand, à une brusque différence dans la nature des tissus, vient s'ajouter une brusque différence dans le diamètre des éléments et dans l'épaisseur de leurs membranes, et lorsque ces deux différences sont à leur maximum, que la distinction des couches annuelles est le plus facile à saisir à l'œil nu (fig. 537) (Chêne, Hêtre, Châtaignier, Frêne, Fèvier, Robinier, etc.). Lorsqu'elles s'introduisent peu à peu et qu'elles n'atteignent pas un haut degré, la limite est de moins en moins facile à distinguer; on arrive même à ne plus l'apercevoir à l'œil nu ou à un faible grossissement, et c'est avec peine que le microscope la met en évidence (Ajonc, Olivier, etc.). On comprend donc qu'ailleurs elle puisse s'effacer tout à fait, soit accidentellement chez certains individus (Araucarié, etc), soit d'une façon constante (Pipéracées, Oponce, Mamiliaire, Cobée, etc.).

**Aubier et cœur du bois.** — A mesure que de nouvelles couches de bois secondaire se déposent à l'extérieur des anciennes, celles-ci acquièrent souvent en vieillissant des propriétés nouvelles, et la masse tout entière du bois se partage alors en deux régions d'aspect différent, que tout le monde distingue sous les noms d'*aubier* et de *cœur*.

L'aubier, c'est le bois jeune, tel qu'il provient de la différenciation du méristème issu du bord interne de l'assise génératrice, avec la structure dont on vient de donner le détail; sa couleur est blanchâtre ou jaunâtre. Chez quelques

arbres, comme le Buis, le Bouleau, l'Érable (*Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*), le bois conserve toujours ce caractère primitif, au moins dans son aspect extérieur et ses principales propriétés physiques ; il demeure indéfiniment à l'état d'aubier. Mais le plus souvent les couches prennent, en vieillissant, des propriétés chimiques et physiques différentes, premiers symptômes d'une altération progressive dont le terme est la destruction, et qui rend le bois de moins en moins propre à sa fonction principale. Sa couleur devient plus foncée et diverse suivant la plante, parfois rouge ou violette (Hématoxyle, Ptérocarme, Brésillet, etc.), vert foncé (Gaiac) ou noir (Plaque-minier ébénier). En même temps sa densité, sa dureté augmentent, il perd de l'eau, et c'est alors seulement, devenu cœur, que le bois acquiert toute sa valeur industrielle. La structure n'en est pas changée, mais le parenchyme y est désormais dépourvu d'amidon et toutes les membranes ont subi des transformations chimiques, se sont infiltrées et incrustées de substances nouvelles, très riches en carbone et en hydrogène, dont certaines sont des matières colorantes (voir p. 570). Quelquefois les membranes se transforment complètement soit en résine ou en baume (Pin, Epicéa, Copaïer, Dryobalanope, etc.), soit en gomme ou en mucilage (Prunées, etc.). Ailleurs elles s'incrustent de silice, qui se concrète aussi dans les cavités des cellules et des vaisseaux en masses amorphes, comme dans le Teck (*Tectona grandis*) et certaines Chrysobalanées : Hirtelle (*Hirtella silicea*), Pétrée (*Petræa volubilis*, *P. arborea*), etc.

L'âge auquel une couche de bois passe de l'état d'aubier à celui de cœur varie beaucoup suivant les plantes. Après quarante ans, le bois du Frêne est encore à l'état d'aubier ; celui du Hêtre se transforme en cœur vers trente-cinq ans ; celui du Chêne après quinze à vingt ans. D'ailleurs, il y a sous ce rapport d'assez notables différences dans la même plante, suivant l'âge, l'activité de la végétation, la hauteur de la tige, etc.

**Comparaison des tissus secondaires de la tige avec ceux de la racine.** — Si l'on compare maintenant les tissus secondaires de la tige avec ceux de la racine (voir p. 714), on y remarque une complète analogie. Dans l'un et l'autre membre, il y a deux assises génératrices en jeu, donnant, l'externe, du liège et du phelloderme, l'interne, du liber et du bois secondaires. Dans l'un et l'autre aussi, ce liège et ce phelloderme, ce liber et ce bois secondaires, ont essentiellement la même structure, et tous les détails où l'on vient d'entrer à leur sujet pour la tige s'appliquent tout aussi bien à la racine, à de légères différences près. Aussi, à mesure que les tissus secondaires se forment et qu'ils vont s'épaississant avec les années, voit-on s'effacer peu à peu la différence si nette qui existe à l'origine entre la structure primaire de ces deux membres. Après l'exfoliation de l'écorce, du péricycle et du liber primaire, il ne reste plus, pour caractériser la racine, que les lames rayonnantes du bois primaire situées vers le centre, et pour distinguer la tige, que les pointes ligneuses des faisceaux libéroligneux primaires faisant saillie dans la moelle : deux caractères que la sclérose du parenchyme conjonctif central peut rendre difficiles à reconnaître. Aussi n'est-il pas étonnant que, jusqu'au moment où l'on a su analyser la structure primaire de la racine, on ait cru que ce membre possédait

dait, chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, une structure identique à celle de la tige.

Pour se faire une idée de la valeur des modifications de détail que l'on rencontre, dans un même ensemble de tissus secondaires, en passant de la tige à la racine, il suffira de considérer le bois secondaire. Dans les Gymnospermes et les Dicotylédones ligneuses, le bois secondaire de la racine ne présente, par rapport à celui de la tige, que de légères différences. En premier lieu, l'épaisseur de la couche annuelle est notablement plus faible; elle peut atteindre 2 à 3 millimètres, mais aussi descendre, comme dans le Sapin, jusqu'à 0<sup>mm</sup>,117. Elle est quelquefois plus étroite que le diamètre d'un vaisseau; il en résulte un renflement correspondant à chaque vaisseau. En second lieu, les éléments constitutifs de la couche, notamment les vaisseaux, sont plus larges, et munis de membranes plus minces, d'où une plus grande mollesse du bois. Dans le Sapin, par exemple, les vaisseaux de printemps sont plus larges d'environ  $\frac{1}{4}$  dans la racine que dans la tige, et il en est de même chez les autres Pinées; il en résulte que les punctuations aréolées se disposent souvent en deux séries sur les faces radiales, tandis qu'elles sont sur un seul rang dans les vaisseaux de la tige. A la dilatation du calibre des éléments et à l'amincissement de leurs membranes s'ajoute, chez les Dicotylédones, la suppression de la couche de fibres qui dans la tige occupe d'ordinaire le milieu de la couche annuelle, suppression qui résulte du peu d'épaisseur même de cette couche.

Des différences parallèles s'observent entre le liber secondaire des deux membres.

**Tissus tertiaires de la tige.** — Quand une assise de cellules appartenant aux divers tissus secondaires que nous venons d'analyser, après s'être différenciée en parenchyme et avoir pendant un temps plus ou moins long fonctionné comme telle, redevient génératrice et recommence à se cloisonner, elle donne un méristème tertiaire, dont la différenciation produit des tissus tertiaires. En s'intercalant aux tissus secondaires, ceux-ci viennent compliquer davantage la structure de la tige. Citons-en quelques exemples.

**Péridermes tertiaires.** — Quand le périderme, chaque fois éphémère, va se répétant vers l'intérieur, comme il a été expliqué p. 807, une fois qu'il est parvenu à la limite interne du liber primaire et qu'il y a épuisé son activité, le périderme suivant se produit aux dépens du cloisonnement d'une assise de parenchyme du liber secondaire; il est donc tertiaire, et désormais tous les péridermes nouveaux le seront aussi. Les péridermes anciens, ainsi que le liber secondaire qu'ils séparent, entrent à mesure dans la composition du rhytidome. Il n'y a de vivant alors, dans le liber secondaire, que la couche située en dedans du périderme tertiaire. Chez diverses plantes, on voit s'exfolier chaque année la zone de liber secondaire formée l'année précédente, avec le périderme tertiaire qui la borde à l'extérieur (Vigne, Clématite, etc.).

**Liber et bois tertiaires.** — On verra bientôt que chez certains végétaux, dont la tige s'écarte en quelques points de la structure normale, il peut naître, aux dépens du phelloderme appartenant au premier périderme, c'est-à-dire aux dépens d'un parenchyme secondaire, une assise génératrice produisant des faisceaux libéroligneux; ceux-ci sont donc tertiaires. Qu'il suffise ici de

citer pour exemple le premier entre-nœud de la tige de la Bette (*Beta*), où les choses se passent comme il a été expliqué à la p. 728 pour la racine. Il s'y forme, en effet, dans le phelloderme pérycyclique, un certain nombre de cercles concentriques de faisceaux libéroligneux tertiaires, d'autant plus petits et plus nombreux qu'ils appartiennent à un cercle plus extérieur.

**Anomalies dans la structure secondaire et tertiaire de la tige (1).** — Chez un certain nombre de plantes ligneuses, appartenant aux familles les plus diverses, principalement parmi celles auxquelles leur tige grimpante ou volubile a fait donner le nom de *lianes*, la marche ordinaire du développement des tissus secondaires subit, à partir d'un certain âge, une suite de déviations plus ou moins profondes, que l'on peut considérer comme autant d'anomalies. Passons en revue les plus intéressantes de ces anomalies de la tige, qui se retrouvent d'ailleurs assez souvent avec les mêmes caractères dans la racine.

**1° Fonctionnement inégal de l'assise génératrice libéroligneuse.** — L'anomalie se réduit quelquefois à une différence d'intensité dans la formation normale des tissus secondaires aux divers points du pourtour de l'assise génératrice libéroligneuse. Le long de certaines lignes longitudinales, le bois secondaire se développe beaucoup plus que dans les intervalles; il en résulte à sa surface autant de proéminences en forme de côtes, de plus en plus saillantes. Alors de deux choses l'une :

Ou bien la production du liber a lieu avec la même intensité faible sur tout le pourtour de la zone génératrice anguleuse, et la tige accuse au dehors la forme rubanée ou cannelée de son corps ligneux. Elle s'étale en un large ruban (*Heritiera Fomes*, divers *Cissus* et *Piper*, quelques *Bauhinia*, *Caulotretus heterophyllus*), porte quatre ailes alternant avec les feuilles (divers *Lantana*), ou cinq côtes correspondant aux feuilles (*Cassia quinqueangulata*), etc. Dans le *Caulotrète*, le ruban, droit sur les bords, est fortement ondulé dans sa région médiane, d'où son nom vulgaire d'*escalier de singe*. La racine présente aussi quelquefois de pareilles cannelures (*Ononis spinosa*, etc.). Quelquefois la tige est cannelée dans le jeune âge, mais plus tard l'assise génératrice produisant plus de bois dans les cannelures les comble peu à peu et le contour externe de la tige devient cylindrique (*Bauhinia spinosa*, etc.).

Ou bien au contraire la production du liber s'accélère dans les points où celle du bois se ralentit, et précisément dans la même mesure, de manière à combler toujours exactement les sillons du corps ligneux et à conserver à la tige sa forme cylindrique. Il en est ainsi dans bon nombre de lianes appartenant notamment à la famille des Bignoniacées (fig. 539). Le corps ligneux de ces tiges présente, sur la section transversale, un certain nombre d'entailles où s'enfoncent autant de lames de liber. Tantôt il n'y a que quatre entailles dis-

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 582 et 636, 1877, avec indication des nombreux travaux antérieurs, notamment : Decaisne (1839), Gaudichaud (1841), A. de Jussieu (1843), Mettenius (1847), Grüger (1850), Mohl (1855), Regnault (1860), Woronine (1860), Sanio (1863), Netto (1863), Bureau (1864 et 1872), Müller (1866), Nägeli (1858), Finger (1873), Radlkofer (1874), etc. — Morot : *Recherches sur le pérycycle des Phanérogames* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XX, p. 217, 1885). — Hérail : *Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones* (*Ibid.*, 7<sup>e</sup> série, II, 1886).

posées en croix, alternes avec les lignes d'insertion des feuilles; elles conservent parfois leur largeur primitive (*Arabidæa*, *Paragonia*, *Callichlamys*), mais le plus souvent elles s'élargissent vers l'extérieur en forme de gradins (*Petastoma*, *Cuspidaria*, *Friedericia*, *Tanæcium*, *Pleonotoma*, etc.). Tantôt, entre les quatre premières entailles, il s'en forme plus tard quatre nouvelles, qui découpent en deux chacun des lobes du corps ligneux (fig. 539); plus tard encore les huit lobes ainsi formés se dédoublent à leur tour par huit nouvelles entailles moins profondes, et ainsi de suite (*Bignonia*, *Melloa*, *Pyrostegia*, *Cydista*, etc.). Les racines de ces mêmes Bignoniacées ne paraissent pas présenter ces anomalies.

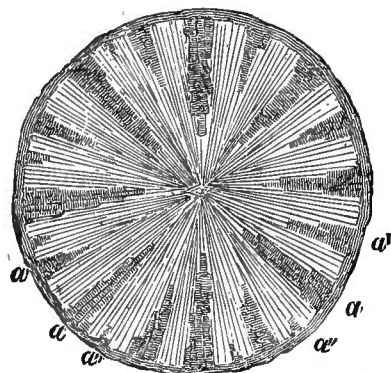


Fig. 539. — Section transversale d'une tige de Bignone (*Bignonia*); a, a', a'', entailles successives du bois secondaire élargies en gradins.

Une disposition semblable se retrouve dans les lianes du genre *Phytocrène* (*Phytocrène*), de la famille des Olacinales, avec cette différence que le nombre des entailles du bois comblées par le liber est de huit et quelquefois de treize; aux premières formées, il ne s'en ajoute pas de nouvelles. La même anomalie se rencontre dans d'autres lianes appartenant à diverses familles: Malpighiacées (*Tetrapterys*, *Banisteria*, *Stigmaphyllon*, *Peixotoa*), Apocynées (*Condyllocarpon*, *Echites*), Asclépiadées (*Gymnema sylvestre*), dans un *Celastrus* et dans un *Tournefortia*.

**2° Fractionnement de l'assise génératrice libéroligneuse avec réunion à travers le péricycle.** — La tige des *Strychnes* (*Strychnos*), qu'elle soit grimpante (*S. Colubrina*, *toxifera*, etc.), ou dressée (*S. Nux-vomica*, *innocua*, etc.), offre une anomalie du même genre, mais encore plus prononcée. En certains points, l'assise génératrice cesse de produire du bois et forme en revanche une plus grande quantité de liber. Il en résulte d'abord, comme chez les Bignoniacées, autant de cannelures dans le bois, remplies par le liber. Mais bientôt, l'assise génératrice cesse tout à fait de fonctionner dans les cannelures. Les paquets correspondants du liber ne tardent donc pas à être dépassés par les arcs générateurs voisins, qui se rejoignent au dessus d'eux, à travers le péricycle, en une assise continue produisant du bois tout autour. Les faisceaux libériens des cannelures primitives sont donc désormais inclus dans le bois. Plus tard, le même phénomène se reproduisant en certains points de l'assise génératrice, une nouvelle série d'ilots libériens se trouvent enfermés dans le bois à quelque distance en dehors des premiers, et ainsi de suite. Une disposition analogue se retrouve dans une Malpighiacée du genre *Dicella*.

Quelques Acanthacées (*Hexacentris coccinea*, *Thunbergia grandiflora*), offrent dans leur tige une anomalie analogue. Les arcs fasciculaires de l'assise génératrice y produisent beaucoup de bois à larges vaisseaux et peu de liber; les arcs radiaux, au contraire, produisent beaucoup de liber à larges tubes criblés et peu de bois. Il en résulte que les premiers sont reportés de plus en plus vers l'extérieur. Parvenus en dehors du liber formé par les seconds, ils s'unissent bord à bord à travers le péricycle en une assise génératrice continue, dont les arcs radiaux forment de nouveau un peu de bois et beaucoup de liber. Les

choses se reproduisant de la sorte un certain nombre de fois, on voit que la tige, normale dans les places correspondant aux faisceaux primitifs, offre dans les rayons une alternance de couches de bois et de couches de liber.

3° **Fractionnement de l'assise génératrice libéroligneuse avec réunion à travers la moelle.** — Chez certaines Sapindacées grimpantes (*Cardiospermum*, divers *Paullinia*, *Serjania mexicana*), la tige anguleuse a ses faisceaux primaires très inégalement écartés du centre; ces faisceaux ne s'en réunissent pas moins plus tard par une assise génératrice fortement onduleuse, mais simple, produisant une couche cannelée, mais simple aussi, de bois et de liber secondaires. Chez d'autres, voisines des précédentes, la même disposition s'exagère; les cannelures du cercle des faisceaux primaires deviennent tellement profondes que l'assise génératrice ne peut plus, sans se diviser, traverser tous les faisceaux. Les arcs générateurs des faisceaux qui occupent les sillons s'unissent alors tous ensemble, à travers la couche périphérique de la moelle,

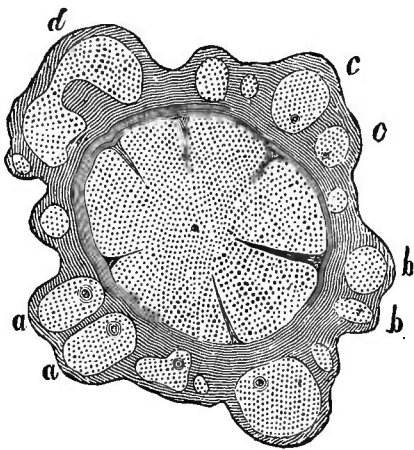


Fig. 540. — Section transversale d'une tige de Sapindacée; a, b, c, cylindres libéroligneux externes.

en une assise génératrice enveloppant la région centrale de la moelle et laissant en dehors d'elle les faisceaux des cannelures. Ces derniers, de leur côté, unissent en cercle dans chaque cannelure leurs arcs générateurs en une assise génératrice propre, qui se ferme en dedans à travers la moelle et qui n'est qu'un lobe détaché de l'assise génératrice totale. Il en résulte que la tige comprendra plus tard un gros cylindre libéroligneux interne, entouré d'autant de petits cylindres libéroligneux externes qu'il y a de cannelures : trois, cinq ou davantage (fig. 540)

(divers *Serjania*, *Paullinia*, *Urvillea*, *Thouinia*). Il arrive quelquefois que tous les faisceaux primaires sont pris par les assises génératrices

des cannelures : il n'y a pas alors de cylindre libéroligneux central (certains *Serjania*).

4° **Épaississement des faisceaux libéroligneux de l'écorce.** — La tige des Calycanthées a, comme on sait (p. 752), son écorce traversée par quatre faisceaux libéroligneux inverses. Chacun d'eux s'épaissit au moyen d'un arc générateur intercalé au liber et au bois, qui fonctionne indéfiniment comme l'assise génératrice normale, mais en sens inverse, donnant du bois secondaire vers l'extérieur, du liber secondaire vers l'intérieur. Dans une tige de Calycanthe (*Calycanthus*) très âgée, mesurant 8 centimètres de diamètre, les quatre faisceaux corticaux atteignent la grosseur du petit doigt.

Le même épaississement commence à se manifester dans les faisceaux corticaux concentriques de certaines Mélastomacées (p. 752), mais il ne s'y continue pas, parce que ces faisceaux sont de bonne heure rejetés comme rhytidome avec l'écorce qui les renferme.

5° **Formation d'assises génératrices libéroligneuses surnuméraires.** — Bien plus fréquemment l'anomalie consiste dans la formation d'une ou de plusieurs assises génératrices libéroligneuses surnuméraires, qui ajoutent leurs produits

à ceux de la première. Le plus souvent celle-ci cesse d'agir au moment où la seconde commence à fonctionner, comme dans le Nyctage (*Mirabilis*), etc.; quelquefois même elle ne se développe pas, et tous les faisceaux libéroligneux secondaires dérivent de l'assise génératrice surnuméraire, comme dans le Dragonnier (*Dracæna*), etc. Parfois, au contraire, elle continue de fonctionner en même temps que l'assise surnuméraire, comme dans le Técoine (*Tecoma*), etc. Ces assises génératrices surnuméraires peuvent se développer dans l'écorce, dans le péricycle et dans la moelle; les faisceaux qu'elles produisent sont alors secondaires. Elles peuvent se former aussi dans le phelloderme, dans le liber secondaire et dans le bois secondaire: les faisceaux libéroligneux qu'elles engendrent sont alors tertiaires. De là six cas à distinguer.

**a. L'assise génératrice surnuméraire se forme dans l'écorce.** — La plupart des Ménispermées, aussi bien celles qui ont la tige volubile (*Cocculus carolinus*, *Menispermum canadense*, *Anamirta Cocculus*, *Cissampelos hexandra*, etc.), que celles qui ont la tige dressée, ont et conservent une structure normale avec faisceaux libéroligneux constamment séparés par de larges rayons médullaires. D'autres Ménispermées, ayant les unes la tige dressée (*Cocculus laurifolius*, etc.), les autres la tige volubile (*Cissampelos Pareira*, etc.), normales comme les premières pendant les premières années, offrent plus tard une anomalie remarquable. Dans la Coque laurifoliée, par exemple, au bout de trois ou quatre ans, on voit l'endoderme, abondamment pourvu d'amidon, cloisonner tangentiellement ses cellules et produire d'abord des arcs isolés, plus tard un anneau continu de méristème secondaire à deux feuilletts. Celui-ci se différencie bientôt çà et là en faisceaux libéroligneux et dans les intervalles en rayons de parenchyme. Plus tard l'assise sus-endodermique se comporte comme l'endoderme et donne d'abord un second anneau de méristème, puis un second cercle de faisceaux libéroligneux séparés par des rayons de parenchyme, et ainsi de suite. Il faut remarquer pourtant que les cercles les plus externes et les derniers formés sont souvent incomplets, réduits à des arcs plus ou moins étendus.

**b. L'assise génératrice surnuméraire se forme dans le péricycle.** — On a vu plus haut que, chez les Strychnes et diverses Acanthacées, certaines portions de l'assise génératrice libéroligneuse normale, refoulées en dehors, se réunissent plus tard en une assise continue par des arcs générateurs empruntés au péricycle, arcs qui produisent des faisceaux libéroligneux surnuméraires en dehors des faisceaux normaux. Ainsi se trouvait déjà partiellement réalisée l'anomalie qui doit nous occuper maintenant.

Dans la tige des Chénopodiacées et des Amarantacées, l'épaississement des faisceaux libéroligneux primaires aux dépens de l'assise génératrice normale dure peu de temps. Avant qu'il n'ait pris fin, l'assise la plus interne du péricycle, qui est composé et plus ou moins épais, cloisonne tangentiellement ses cellules et produit un anneau de méristème double: le feuillet interne centrifuge donne d'abord tout autour quelques assises de parenchyme, puis en certains points du bois et dans les intervalles des rayons de parenchyme; le feuillet externe centripète donne aussi d'abord tout autour quelques assises de parenchyme, puis, en certains, points du liber, en face du bois, et dans les

intervalles, des rayons de parenchyme. Il se constitue de la sorte, au bord interne du péricycle, un cercle de faisceaux libéroligneux tout entiers secondaires, séparés par des rayons secondaires. Cette assise génératrice surnuméraire fonctionne peu de temps ; avant qu'elle n'ait cessé, il s'en établit une seconde dans l'avant-dernière assise péricyclique, puis une troisième en dehors de la seconde, et ainsi de suite. Il se fait ainsi, dès la première année, et de dedans en dehors, plusieurs cercles de faisceaux libéroligneux secondaires dans le péricycle de la tige. Il arrive souvent que ces cercles ne sont pas complets, mais se réduisent à une série d'arcs qui se raccordent latéralement et vers l'intérieur avec les arcs de la génération précédente, de manière à former une sorte de réseau, phénomène analogue à celui que nous avons observé (p. 807) dans la formation des périodermes successifs, dans le cas où le rhytidome est écaillé. Les faisceaux libéroligneux surnuméraires sont alors disséminés sans ordre.

La même anomalie se retrouve chez les Nyctaginées, chez les Aizoacées et chez les Stylidiées, chez certaines Spargoutes (*Spergularia media*, etc.), chez certains Phytolaques (*Phytolacca dioica*, etc.).

Le parenchyme secondaire interposé aux faisceaux péricycliques conserve parfois ses parois minces ; mais le plus souvent il les épaisse et les lignifie fortement, passant ainsi à l'état de parenchyme scléreux. L'ensemble des tissus surnuméraires produits par le péricycle forme alors un anneau d'une grande dureté. Il en est ainsi dans toutes les tiges ligneuses des familles que l'on vient de citer. Quelquefois la zone interne du parenchyme secondaire conserve ses parois minces pendant que la zone externe se sclérifie (*Mirabilis*, *Oxybaphus*, etc.). On pourrait croire alors que

les faisceaux surnuméraires de la zone interne sont primaires au même degré que les faisceaux du cercle le plus intérieur : c'est une erreur à éviter.

Certaines Gymnospermes, comme les Gnètes (*Gnetum* de la section *Thoa*) (fig. 541), les Cycades (*Cycas*) et les Encéphalartes (*Encephalartos*), produisent aussi, mais beaucoup plus tardivement, des faisceaux libéroligneux surnuméraires dans le péricycle de leur tige. Dans les Cycades, notamment, le premier cercle de faisceaux surnuméraires n'apparaît qu'après plusieurs

années et demeure aussi plusieurs années en voie d'épaississement avant la formation du second cercle ; aussi n'est-ce que dans des tiges très âgées qu'on arrive à compter six à huit anneaux surnuméraires. La collection du Museum en possède une qui, avec un diamètre de 52 centimètres, en contient 22.

**c. L'assise génératrice surnuméraire se forme dans la moelle.** — La tige du Técome (*Tecoma radicans*), contrairement à celle des autres Bignoniacées, a des faisceaux libériens à la périphérie de sa moelle, localisés en deux arcs opposés et séparés du bois par une ou plusieurs assises médullaires. L'assise péri-

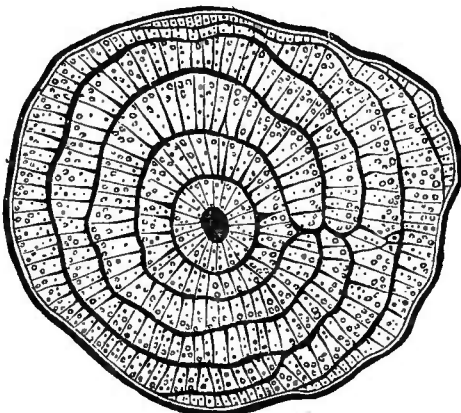


Fig. 541. — Section transversale d'une tige de Gnète (*Gnetum*), pourvue de six cercles de faisceaux libéroligneux surnuméraires ; les deux derniers sont incomplets.



phérique de la moelle devient plus tard génératrice et produit, d'abord sur son bord interne du liber centrifuge superposé au liber médullaire, puis sur son bord externe du bois centripète. Il se fait de la sorte, à la périphérie de la moelle, une couche ou mieux deux arcs libéroligneux secondaires orientés en sens inverse de l'anneau libéroligneux normal.

Quelques Rumices (*Rumex crispus, undulatus, maximus, longifolius, Patientia*) et certaines Rhubarbes (*Rheum Ribes*) ont aussi des faisceaux libériens à la périphérie de la moelle et produisent aussi, entre chacun de ces faisceaux libériens et le bois du faisceau normal correspondant, un arc générateur. Celui-ci donne du liber en dedans, du bois en dehors et constitue de la sorte un faisceau libéroligneux surnuméraire, orienté en sens inverse du faisceau normal. Chez les Rumices, ce faisceau est plus tard enveloppé avec le faisceau normal dans une même gaine scléreuse. A part l'isolement permanent des faisceaux surnuméraires, c'est en somme la même anomalie que dans le Técome.

Cette disposition se retrouve encore chez les Acanthes (*Acanthus spinosus, mollis, longifolius*) et chez diverses Campanules (*Campanula pyramidalis, latifolia, glomerata, cervicana, laurifolia, Trachelium*). Dans certaines Raiponces (*Phyteuma limonifolium, etc.*), il se fait même dans la moelle deux cercles concentriques de faisceaux libéroligneux, orientés en sens inverse des faisceaux normaux.

L'anomalie que nous venons d'étudier est donc caractérisée tout aussi bien par l'orientation inverse des faisceaux libéroligneux surnuméraires que par leur production dans la moelle.

**d. L'assise génératrice surnuméraire se forme dans le phelloderme.** — On a vu (p. 728) que la racine des Chénopodiacées, Amarantacées, Nyctaginées, etc., produit dans son phelloderme péricyclique et de dedans en dehors une série de cercles de faisceaux libéroligneux surnuméraires, qui sont tertiaires. Chez ces mêmes plantes, le même phénomène s'accomplit dans la région inférieure hypocotylée de la tige (p. 821). Mais dans la région épicotylée de la tige, les faisceaux surnuméraires y naissent, comme on vient de le voir, directement dans le péricycle, sans formation préalable de périderme, et sont par conséquent secondaires.

Quelques Monocotylédones ligneuses offrent, dans toute l'étendue de leur tige, cette formation de faisceaux tertiaires qui est limitée dans les plantes précédentes à la tige hypocotylée. Tels sont, parmi les Liliacées, le Dragonnier (*Dracæna*), le Cordyline (*Cordyliné*), l'Aloès (*Aloe*), le Lomatophylle (*Lomatophyllum*), le Yuque (*Yucca*), le Beaucarnier (*Beaucarnea*), et parmi les Hémodoracées, l'Alêtre (*Aletris*). Le péricycle y cloisonne tangentiellement ses cellules et produit un périderme dont le feuillet externe centripète est très mince et reste à l'état de parenchyme ordinaire, dont le feuillet interne centrifuge, au contraire, est très épais (fig. 542). Dans ce feuillet centrifuge, c'est-à-dire dans le phelloderme, certaines cellules deviennent génératrices, se cloisonnent, sans s'unir ordinairement en une assise génératrice continue, et produisent autant de cordons de méristème tertiaire qui se différencient bientôt en faisceaux libéroligneux. A mesure que le phelloderme péricyclique se

développe vers l'extérieur, de nouveaux faisceaux libéroligneux tertiaires s'y

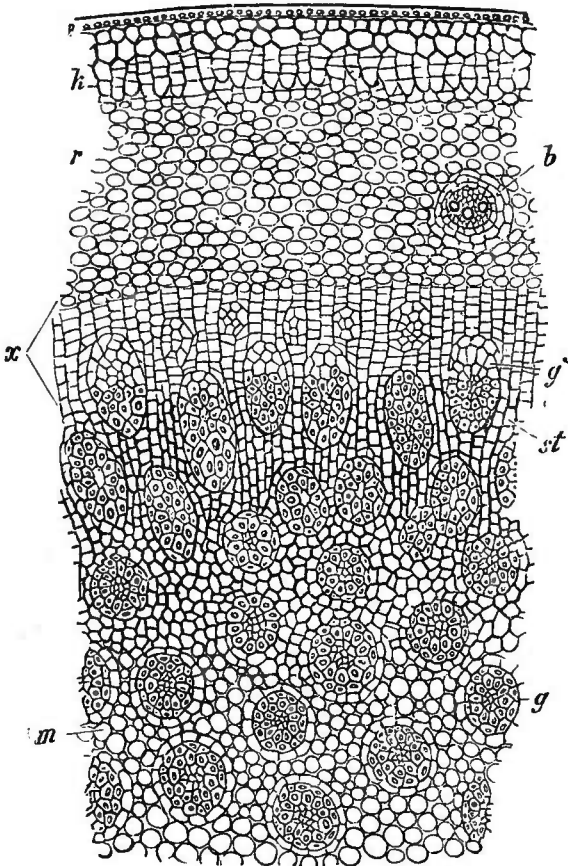


Fig. 542. — Portion d'une section transversale de la tige du Dragonnier (*Dracæna reflexa*). *k*, assise génératrice du premier périderme, vers la périphérie de l'écorce, *r*; *g*, faisceaux primaires dans la moelle *m*; *x*, assise génératrice du second périderme formée dans le péricycle; elle produit, dans son phelloderme, des faisceaux libéroligneux tertiaires *g'*, séparés par des rayons de parenchyme *st*; *b*, faisceau foliaire traversant l'écorce (Sachs).

constituent de la même manière, en dehors des premiers. En même temps, le parenchyme secondaire interposé épaisit et lignifie ses membranes, passant ainsi à l'état de parenchyme scléreux. Parfois la sclérose ne s'opère que tout autour des faisceaux, de manière à les envelopper individuellement d'une gaine résistante (Dragonnier, Yuque, etc.); ailleurs elle est complète et les faisceaux sont noyés dans une gangue solide (Cordylina, etc.).

Ces faisceaux surnuméraires s'anastomosent fréquemment en réseau, aussi bien dans le sens du rayon que de la tangente; aux nœuds, ils s'anastomosent aussi avec les faisceaux primaires. Leur marche générale est tantôt verticale (Dragonnier), tantôt plus ou moins oblique et enroulée en hélice. Dans le Yuque, par exemple, ils sont inclinés à  $45^{\circ}$  et le sens de l'enroulement change à chaque couche concentrique; les faisceaux des zones successives se coupent donc à angle droit.

C'est par cette formation indéfinie de faisceaux libéroligneux tertiaires dans un phelloderme péricyclique, que la

tige des Dragonniers acquiert avec le temps un énorme diamètre.

La même anomalie se retrouve chez quelques autres Monocotylédones, mais localisée soit dans la région hypocotylée de la tige, qui s'épaissit seule jusqu'à devenir tuberculeuse, comme dans le Tamier (*Tamus*), la Testudinaire (*Testudinaria*) et certaines Dioscorées (*Dioscorea*), soit dans certains rameaux souterrains réduits à leur premier entre-nœud, qui s'épaississent de la sorte et se tuberculisent, comme dans la Dioscorée batate (*Dioscorea Batatas*) et les espèces voisines.

**e. L'assise génératrice surnuméraire se forme dans le liber secondaire.**

— Quand la Glycine (*Wistaria*) enroule sa tige autour d'un support, on voit au bout d'un certain temps, de part et d'autre de la région en contact avec le support, une assise du parenchyme libérien secondaire devenir génératrice et produire de chaque côté un arc libéroligneux normalement orienté, qui est tertiaire. Ces deux arcs libéroligneux s'étendent plus tard du côté opposé au support et peuvent s'y réunir. Pendant ce temps, l'assise génératrice normale continue à fonctionner et à produire du liber et du bois secondaires.

Cette production de faisceaux libéroligneux tertiaires dans le liber secondaire se retrouve sans doute dans d'autres plantes, volubiles ou non, à tige anormale. Le sujet exige de nouvelles recherches.

*f. L'assise génératrice surnuméraire se forme dans le bois secondaire.* — Quand le parenchyme ligneux du bois secondaire est abondant, il arrive qu'il conserve son activité, en agrandissant et cloisonnant ses cellules. Il en résulte d'abord une fragmentation du bois secondaire en parties distinctes, irrégulières, séparées par du parenchyme. Ensuite, dans ce parenchyme, il se fait quelquefois, tout autour de chaque îlot ligneux, une assise génératrice tertiaire qui produit, au bord externe du fragment de bois secondaire, une couche de bois tertiaire, et de l'autre côté une couche de liber tertiaire. La section transversale d'une tige âgée offrira donc alors un enchevêtrement irrégulier et bizarre de masses ligneuses, de bandes libériennes et de parties parenchymateuses (fig. 543).

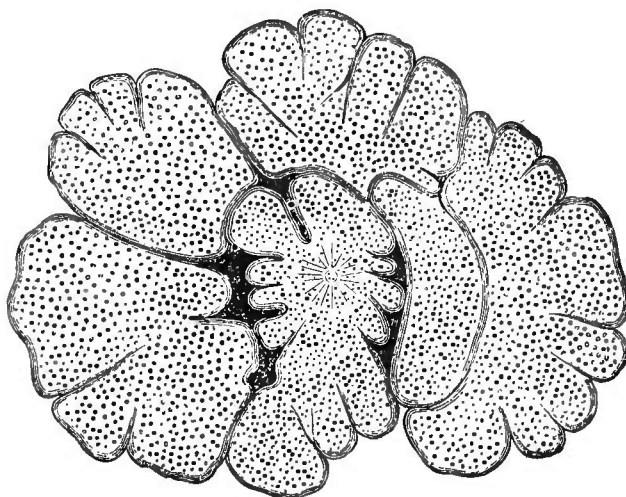


Fig. 543. — Section d'une tige de Malpighiacée du Brésil. Le bois secondaire y est subdivisé en masses diversement lobées, séparées par des couches de bois et de liber tertiaires.

Il en est ainsi dans certaines lianes appartenant aux Bignoniacées et aux Malpighiacées, chez divers Urvillées (*Urvillea*) et Bauhiniers (*Bauhinia*). Plus tard, à mesure que la tige s'épaissit, il arrive assez souvent que, par suite des inégalités de croissance, le parenchyme interposé aux divers segments ligneux se déchire en les isolant. Ils se revêtent alors d'une couche de liège et la tige se trouve fendue en un plus ou moins grand nombre de cordons distincts, parallèles ou diversement tordus en forme de câble, qui se réunissent en de certains points pour se séparer de nouveau plus haut. Ce phénomène est surtout fréquent chez les Malpighiacées : Banistérie (*Banisteria*), Stigmaphylle (*Stigmaphyllon*), etc., et dans les Bauhiniers (*Bauhinia*).

**Coexistence de plusieurs de ces anomalies dans la même tige.** — Plusieurs des anomalies que nous venons d'analyser peuvent se trouver réunies sur la même tige, dont la structure atteint alors son plus haut degré de complication. Dans les Ménispermées, par exemple, on voit souvent les couches successives de faisceaux libéroligneux surnuméraires corticaux, après s'être formées quelque temps symétriquement autour de l'axe, ne se continuer que d'un seul côté ou de deux côtés opposés, en donnant à la tige la forme d'un ruban de plus en plus large (fig. 544). Si le développement se continue le long de trois ou quatre lignes verticales, la tige prend trois ou quatre fortes ailes. Il en est de même, pour la formation des faisceaux libéroligneux surnuméraires péricycliques, dans les tiges rubanées de certains Bauhiniers (*Bauhinia*) (fig. 545).

Dans quelques Bignoniacées, outre les lames rentrantes du liber secondaire

(p. 823), on observe cette disjonction du bois secondaire avec intercalation de

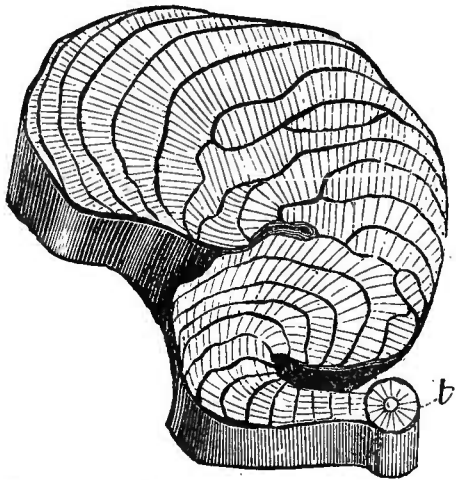


Fig. 544. — Section transversale d'une tige de Ménisperme (*Menispermum*). D'abord cylindrique *t*, elle s'est épaissie par formation, dans la région interne de l'écorce, d'arcs libéroligneux successifs sur une portion de la circonférence, et a pris la forme d'un ruban ondulé.

bois et de liber tertiaires, dont il a été question tout à l'heure (*Bignonia*, *Melloa*, etc.). Ou bien il s'y forme des anneaux libéroligneux successifs dans le péricycle, tantôt concentriques comme dans les Gnètes (*Haplolophium*, *Glaziovia*), tantôt excentriques comme dans les Ménispermées (*Callichlamys*). De même, aux lames rentrantes du liber chez le Phytocrène (p. 823), à la segmentation de l'assise génératrice normale chez le Thouinier (p. 824), on voit s'ajouter plus tard des cercles de faisceaux libéroligneux surnuméraires d'origine péricyclique.

**Relation de ces anomalies avec le mode de végétation.** — Isolées ou associées plusieurs ensemble, ces diverses anomalies se rencontrent fréquemment, on l'a vu, dans les lianes, et l'on peut se demander si la

cause n'en serait pas dans une adaption de la tige à la végétation grimpante ou volubile.

Pour s'assurer qu'il n'en est rien, il suffit de remarquer : 1° que, parmi les

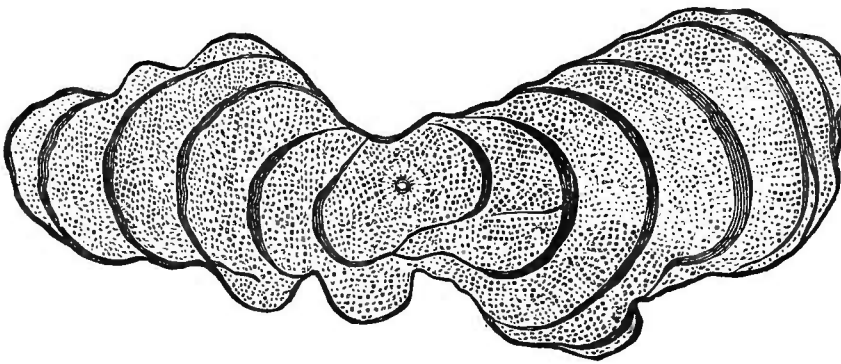


Fig. 545. — Section transversale d'une tige de Bauhinier (*Bauhinia*), montrant le développement bilatéral des couches libéroligneuses surnuméraires.

lianes volubiles ou grimpantes, celles qui sont anormales offrent les anomalies les plus différentes, tandis que d'autres conservent la structure ordinaire, comme le Ménisperme du Canada (*Menispermum ca-*

*nadense*), l'Aristolochie siphon (*Aristolochia Siphon*), etc. ; 2° que la même anomalie se retrouve aussi bien dans des plantes qui ne sont ni volubiles, ni grimpantes, comme la Coque laurifoliée (*Cocculus laurifolius*), le Phytolaque. les Chénopodiacées, Amarantacées, Nyctaginées, Cycadées, etc. ; 3° enfin, que l'anomalie affecte ordinairement la racine en même temps que la tige, ou même se localise dans la racine sans affecter la tige, comme on le voit par exemple dans l'Ecballe (*Ecballium*), dans le Sécuridace (*Securidaca volubilis*), etc.

Le phénomène n'est pas non plus lié ordinairement aux affinités naturelles; puisque la même anomalie se rencontre dans les familles et les classes les plus diverses, tandis que la même famille, bien mieux, le même genre, peut présenter les anomalies les plus différentes à côté de la structure normale.

Pourtant il est digne de remarque, à ce point de vue, que la même anomalie se retrouve, et d'une manière constante, chez les Chénopodiacées, les Amarantacées, les Nyctaginées et les Aizoacées, familles unies d'ailleurs par les affinités les plus étroites.

## SECTION II

## PHYSIOLOGIE INTERNE DE LA TIGE

## § 6

## Tension et fonctions internes de la tige.

**Tension de la tige (1).** — Les divers tissus et appareils, primaires ou secondaires, qui entrent, comme il vient d'être dit, dans la structure de la tige, y apportent leurs tensions propres, dues soit à la turgescence des cellules, soit à l'imbibition de leurs membranes (p. 670). Ces tensions se combinent et s'équilibrent dans une tension résultante, qui est la tension de la tige. Beaucoup plus forte que dans la racine, celle-ci s'exerce, à la fois ou successivement, suivant la longueur et suivant le diamètre.

**Tension longitudinale de la tige.** — Dans l'extrémité de la tige, à l'intérieur du bourgeon, la tension longitudinale est nulle ou extrêmement faible. C'est seulement à mesure que progressent la cutinisation de l'épiderme et la différenciation des faisceaux libéroligneux, que la tension apparaît; elle grandit peu à peu avec la vitesse de croissance intercalaire, acquiert un maximum, puis diminue et enfin s'annule quelque temps après que la croissance a pris fin. Pendant qu'elle est bien développée, on s'assure, par la méthode indiquée plus haut (p. 671), que l'épiderme et l'écorce d'une part, les faisceaux libéroligneux de l'autre, sont en tension négative, tandis que la moelle est en tension positive. Isolée, chacune de ces parties est flasque et molle; tandis que l'ensemble, c'est-à-dire la tige; grâce aux tensions antagonistes, est tendu et rigide. Les diverses parties externes, toutes passivement distendues par la moelle, ont cependant des tensions négatives inégales. Si l'on désigne respectivement par  $e$ ,  $E$ ,  $F$ ,  $M$ , la longueur de l'épiderme, de l'écorce, du faisceau libéroligneux et de la moelle après leur isolement, on a en général l'inégalité :

$$e < E < F < M > F > E > e.$$

Il en résulte que chaque couche, avant sa séparation, est tendue négativement par rapport à sa voisine de dedans et positivement par rapport à sa voisine de dehors. L'épiderme n'a toutefois qu'une tension négative et la moelle n'a de même qu'une tension positive. Dans le Sureau (*Sambucus*), par exemple, l'allongement de la moelle isolée atteint 6, 5 p. 100 dans le troisième entre-nœud, où elle est à son maximum; elle se réduit à 6 p. 100 dans le quatrième, à 0, 7 p. 100 dans le cinquième et enfin s'annule dans le sixième.

(1) Sachs : *Traité de Botanique*, p. 935, 1874, avec indication des travaux antérieurs.

C'est sans doute en agissant sur la tension de la tige dans la région de croissance, tension due essentiellement à la turgescence des cellules, que les diverses causes externes provoquent dans ce membre les courbures géotropiques, phototropiques, etc., qui ont été étudiées plus haut (p. 268 et suiv.); toute diminution de tension dans l'épiderme ou dans l'écorce, du côté où s'exerce la force considérée, amène une flexion positive, toute augmentation de tension, une flexion négative.

**Tension transversale de la tige.** — Passivement distendues dans le sens de la longueur, comme on vient de voir, les cellules de l'épiderme, de l'écorce et des faisceaux se rétrécissent; au contraire, les cellules de la moelle, dont l'allongement est empêché, s'élargissent. Du fait seul de la tension longitudinale il naît donc une tension transversale, qui est positive dans la moelle, négative dans les couches externes. Aussi, lorsqu'on découpe dans une tige en voie de croissance un disque transversal de faible hauteur et qu'on fend ce disque par une section radiale, voit-on les fentes s'ouvrir largement. L'effet est dû à ce que l'épiderme se contracte dans le sens de la circonférence, et s'il se contracte, c'est qu'il était d'abord passivement distendu par les tissus intérieurs.

Plus tard, quand les tissus secondaires commencent à se former dans la tige, il entre en jeu une nouvelle cause de tension transversale, qui persiste aussi longtemps que dure l'activité des zones génératrices périodermique et libéroligneuse. Cette tension s'exerce à la fois suivant la circonférence et suivant le rayon. Le bois secondaire, par exemple, comprime suivant le rayon tous les tissus externes, et en même temps les distend passivement suivant la tangente. Si l'on sépare à ce moment les diverses couches de tissus qui composent un disque transversal de tige : l'épiderme  $e$ , l'écorce  $E$ , le liber  $L$ , le bois  $B$ , et si l'on compare la longueur de leurs contours, on obtient l'inégalité :

$$e < E < L < B.$$

L'épiderme et l'écorce obéissent d'abord à cette tension transversale en étirant leurs cellules dans le sens de la périphérie, ce qu'il est facile de constater directement. Plus tard ils se déchirent, comme on sait, et s'exfolient; c'est désormais sur le liège et ensuite sur le rhytidome, que portera tout l'effort externe de la tension transversale. Chaque fois que, sous cet effort croissant, le rhytidome vient à se déchirer, il en résulte une brusque diminution dans la tension transversale.

**Périodicité diurne des tensions longitudinale et transversale de la tige.** — Dans les conditions normales de la végétation, la tension longitudinale de la tige, mesurée par la différence de longueur de la moelle et de l'écorce isolées, et la tension transversale qu'elle provoque, mesurée par le rétrécissement de l'écorce, varient tout le long du jour. Elles vont diminuant depuis le matin jusqu'à midi ou jusqu'aux premières heures de l'après-midi; elles atteignent alors un minimum; puis elles augmentent jusqu'au soir, continuent de croître pendant la nuit et atteignent leur maximum à l'aurore. Ces variations périodiques doivent être attribuées principalement à des oscillations

semblables dans la quantité d'eau contenue dans la tige aux différentes heures du jour. La chlorovaporisation se trouvant supprimée pendant la nuit, la quantité d'eau contenue dans la tige, et avec elle la tension des divers tissus, doit aller en croissant ; le contraire doit arriver quand la chlorovaporisation reprend au matin et augmente jusqu'à acquérir son maximum dans l'après-midi.

**Périodicité annuelle de la tension transversale due aux tissus secondaires. Son influence sur la formation du bois.** — La tension transversale due à la formation des tissus secondaires varie aussi tout le long de l'année. Du printemps à l'été, à mesure que le nouveau bois s'épaissit, et que le rhytidome se dessèche et se contracte, la tension transversale augmente progressivement. En automne, elle atteint son maximum. Le rhytidome se crevasse ensuite et la tension diminue ; à la fin de l'hiver, en février et mars, sous l'influence du gonflement énergique du corps ligneux qui est à cette époque aussi riche en eau que possible, les crevasses du rhytidome s'approfondissent et s'élargissent, tandis que le rhytidome lui-même se gonfle sous l'influence de l'humidité de la saison. C'est à ce moment que la tension transversale atteint son minimum.

Ce sont ces variations périodiques annuelles de la tension transversale qui déterminent les différences que l'on a constatées plus haut, dans chaque couche annuelle, entre le bois de printemps et le bois d'automne. On démontre, en effet, par l'expérience, que toute augmentation de pression sur l'assise génératrice libéroligneuse diminue le calibre des nouveaux éléments ligneux, tandis qu'au contraire toute diminution de pression augmente le diamètre de ces éléments (1). En augmentant localement la pression exercée par l'écorce sur l'assise génératrice, au moyen de ligatures fortement serrées, on constate les résultats suivants : 1° L'épaisseur absolue de la couche annuelle, sous la ligature, est plus petite qu'au-dessus ou au-dessous de l'endroit comprimé ; 2° l'épaisseur relative du bois d'automne est plus grande sous la ligature que dans la couche normale. On voit donc que, sous l'influence d'une pression externe un peu forte, la production du bois est gênée et que le bois d'automne commence à se former déjà à une époque où, sous la pression normale, l'assise génératrice forme encore de larges éléments ligneux.

Pour diminuer localement la pression exercée par l'écorce sur la zone génératrice, on pratique çà et là dans la tige des entailles longitudinales. Si ces entailles sont faites au milieu de juillet, à une époque où, dans les espèces étudiées, la formation du bois d'automne a déjà commencé, on constate vers le milieu d'août les résultats suivants : 1° L'épaisseur totale de la couche annuelle est plus grande dans la région entaillée qu'au-dessus et au-dessous. Sur une coupe transversale dans la région entaillée, l'épaisseur de la couche atteint son maximum au voisinage immédiat des entailles et diminue progressivement à partir de ces points jusqu'au milieu des intervalles entre les fentes. 2° A partir du moment de l'incision, le bois se montre formé de vaisseaux plus larges qu'avant et de fibres qui ne sont plus aplaties tangen-

(1) H. de Vries : Flora, 1872.

tiellement : en un mot, d'éléments qui ressemblent à ceux du bois de printemps. On voit donc que, par une diminution de pression, la production du bois est favorisée, et la formation du bois d'automne empêchée.

Si l'on attache une jeune tige de Pommier (*Malus*), par exemple, de manière que la région inférieure demeure immobile, pendant que sa région supérieure et sa couronne se courbent en tous sens au gré du vent, on remarque que les parties supérieures mobiles s'épaississent beaucoup, tandis que la partie inférieure immobile augmente peu de diamètre. Les expériences qui précèdent expliquent ce résultat. Les flexions en divers sens imprimées par le vent à la partie supérieure de l'arbre ont, en effet, chaque fois distendu et par conséquent relâché l'écorce sur sa face convexe ; la pression exercée par l'écorce sur la zone génératrice a donc toujours été moindre dans cette partie que dans la région inférieure immobile.

L'influence d'une diminution dans la pression exercée par l'écorce sur la zone génératrice est utilisée depuis longtemps dans la pratique sylvicole pour accélérer l'épaississement des arbres. Sur les jeunes arbres en pépinière, on fend du haut en bas, en été, l'écorce de la tige ; bientôt, sur les bords de l'entaille, il se forme des bourrelets ligneux qui ferment la blessure. Cette pratique a pour objet, en provoquant un plus rapide épaississement du corps ligneux, d'accélérer l'ascension de l'eau vers les feuilles, ce qui favorise l'épanouissement des bourgeons et le développement des feuilles nouvelles.

**Fonctions internes principales de la tige.** — Produire les racines et les feuilles aux dépens des réserves emmagasinées dans ses parenchymes ; fixée au sol par les racines, supporter dans l'air la charge des feuilles ; conduire enfin aux feuilles le liquide absorbé dans le sol par les racines, et aux racines le liquide élaboré dans l'air et dans la lumière par les feuilles : telles sont les quatre fonctions internes principales de la tige. Il y faut ajouter la sécrétion, fonction qu'elle partage avec la racine.

**Emmagasinement des réserves.** — La tige, surtout quand elle est vivace, accumule toujours des substances nutritives, qui s'y mettent en réserve pour les développements ultérieurs. Ces réserves, parmi lesquelles figurent surtout l'amidon, l'inuline, le sucre de Canne, etc., se constituent dans les divers parenchymes à parois minces, notamment dans l'écorce, le péricyclé, la moelle et les rayons médullaires, dans le parenchyme libérien et le parenchyme ligneux primaires, plus tard dans le phelloderme, les rayons secondaires, le parenchyme libérien et le parenchyme ligneux secondaires. Quelquefois la production de ces parenchymes s'exagère localement et la tige se trouve différenciée, dans la région considérée, en un réservoir nutritif tuberculeux (voir p. 237), constitué tantôt par l'écorce (Cactées, Glaïeul, etc.), tantôt par la moelle (Morelle tubéreuse, Epiaire tubéreuse, etc.), le plus souvent par le liber et le bois secondaires presque exclusivement parenchymateux (Dauce carotte, Radis cultivé, Ape tubéreux, Hélianthe tubéreux, etc.), quelquefois par le phelloderme (Bette vulgaire, etc.). Mais ce n'est là qu'une manifestation exagérée et particulièrement intéressante d'une fonction générale de la tige.

**Support des feuilles.** — Quand la tige est grimpante, volubile ou rampante, elle trouve en dehors d'elle son soutien et le support de ses feuilles. Quand



elle est dressée, elle se soutient par elle-même, et supporte directement le poids de son feuillage. C'est par le sclérenchyme, le collenchyme et le parenchyme scléreux primaires, c'est-à-dire par le stéréome primaire, que cette fonction mécanique est d'abord remplie. On a vu plus haut (p. 653, fig. 442 et p. 768) que le stéréome primaire de la tige peut affecter des dispositions très différentes, de manière à suffire dans chaque cas particulier à l'effort qu'il doit supporter.

Plus tard, quand la tige se ramifie de plus en plus et produit des feuilles de plus en plus nombreuses, la charge augmente ; mais, grâce aux tissus secondaires, dont une partie se différencie en stéréome, le soutien croît dans la même proportion et l'équilibre se maintient. C'est l'une des raisons d'être des tissus secondaires, que d'ajouter ainsi sans cesse des stéréides nouveaux aux anciens, à mesure que la tige a besoin d'une plus grande solidité (Gymnospermes, Dicotylédones, Dragonnier, Yuque, Aloès, etc.).

**Transport vers les feuilles du liquide apporté par les racines.** — On a vu (p. 734) que c'est par les faisceaux ligneux que chaque racine primaire conduit et apporte à la tige le liquide puisé dans le sol par elle et par ses diverses ramifications. On sait aussi (p. 782) comment les faisceaux ligneux de la racine se raccordent avec le bois des faisceaux libéroligneux de la tige, lesquels à leur tour se prolongent directement dans les feuilles (p. 740). Enfin quand il se fait plus tard du bois secondaire, les vaisseaux de ce bois se forment du même coup et s'étendent sans discontinuité dans la tige et dans la racine. On comprend donc que le liquide du sol, une fois parvenu à la limite de la racine et de la tige, n'a qu'à poursuivre la voie des vaisseaux où il se trouve déjà engagé, pour arriver aux feuilles.

Et en effet, tout prouve que c'est par les vaisseaux que monte, à travers la tige, le courant d'eau qui se rend des racines aux feuilles (1). Si l'on coupe la tige dans sa région inférieure, après avoir placé depuis quelque temps la plante à l'obscurité pour supprimer sa chlorovaporation, l'eau s'écoule par la section et il est facile, en essayant la tranche avec du papier buvard, de s'assurer que le liquide ne perle qu'aux orifices des vaisseaux. Quand les vaisseaux sont plus tard obstrués par une substance gommeuse, comme dans l'Ailante (*Ailantus*), l'Amorphe (*Amorpha*), le Plaqueminier (*Diospyros*), etc., ou remplis par des thylls, comme dans le Paulonier (*Paulownia*), le Robinier (*Robinia*), le Catalpe (*Catalpa*), etc., ce qui arrive notamment dans le Robinier dès la seconde année, ils cessent de conduire le liquide et deviennent imperméables. Dans ces arbres, le transport ascendant est donc limité au bois le plus jeune. D'autre part, si l'on coupe une branche feuillée et qu'on en plonge l'extrémité inférieure dans un liquide coloré, en l'exposant à la lumière du soleil de manière à activer la chlorovaporation de ses feuilles, on s'assure après un certain temps, par des sections transversales à diverses hauteurs, que le liquide coloré est monté tout d'abord et essentiellement par les vaisseaux.

(1) Voir notamment : Bøhm, *Causes du mouvement de l'eau dans les plantes* (Bot. Zeitung, décembre 1881 et Ann. des sc., nat., 6<sup>e</sup> série, XII, 1882). — Elfving : *Sur le transport de l'eau dans le bois* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XV, 1883). — Vesque : *Observation directe du mouvement de l'eau dans les vaisseaux* (*Ibid.*, XV, 1883).

Enfin, si l'on bouche les calibrés des vaisseaux en plongeant la section inférieure de la branche coupée dans du beurre de cacao fondu à 30 degrés et qui s'y solidifie par le refroidissement, cette branche plongée ensuite dans l'eau cessera d'aspirer le liquide et se fanera bientôt.

Quelle est la force qui fait monter ainsi le liquide dans les vaisseaux, depuis la base de la tige jusqu'aux feuilles les plus hautes? Pour répondre à cette question, il y a deux cas extrêmes à distinguer, suivant que la chlorovaporisation des feuilles (p. 335) est nulle, ou qu'elle est au contraire à son maximum d'intensité.

Dans le premier cas, il y a pression de bas en haut. Le liquide du sol est poussé dans la tige de bas en haut par la pression osmotique des poils radicaux, pression qui est loin d'être tout entière détruite, on l'a vu p. 733, par les résistances que le liquide éprouve dans les vaisseaux mêmes de la racine. C'est cette force qui, au printemps, avant l'épanouissement des bourgeons, fait écouler le liquide goutte à goutte par toutes les ouvertures accidentelles de la tige et provoque le phénomène des *pleurs* (Vigne, etc.) (voir p. 156). C'est elle aussi qui, après l'épanouissement des surfaces foliaires, détermine, la nuit, sur ces surfaces, l'expulsion des gouttelettes d'eau par les stomates aquifères (p. 188).

Dans le second cas, au contraire, il y a aspiration de haut en bas. A mesure qu'ils se vident par en haut dans les feuilles, les vaisseaux se remplissent par en bas; l'aspiration gagne de proche en proche, d'abord jusqu'à la base de la tige, puis de plus en plus profondément à l'intérieur de la racine jusqu'aux extrémités, dans la région des poils. Enfin, à mesure que ceux-ci tendent à se dessécher, ils aspirent le liquide du sol. Chaque goutte d'eau vaporisée sur les feuilles est donc remplacée par une goutte d'eau absorbée par les poils radicaux. Seulement, comme l'absorption est moins rapide que la chlorovaporisation, le vide tend à se faire dans les vaisseaux; la colonne d'eau se disjoint; il s'y introduit de l'air à une pression moindre que la pression atmosphérique. Aussi, quand on coupe sous le mercure une branche dont les feuilles chlorovaporisent activement, le mercure s'introduit-il dans les vaisseaux, en les injectant sur une longueur variable, qui peut aller jusqu'à 12 centimètres dans le Robinier (*Robinia*). De même, si l'on adapte un manomètre à un orifice pratiqué au bas d'une tige en voie de chlorovaporisation active, le manomètre accuse aussitôt une pression négative. Si l'on ajuste à l'orifice un tube contenant de l'eau, le liquide est aspiré dans la tige.

Entre ces deux cas extrêmes, celui où la pression des racines existe seule, et celui où la chlorovaporisation des feuilles est assez active pour annuler complètement et au-delà cette pression des racines, il y a tous les intermédiaires, et une même plante feuillée passe par tous les états dans le cours d'une même journée. Quand les deux forces de poussée et d'aspiration agissent de la sorte simultanément, ce qui est le cas ordinaire, il est difficile de préciser la part de chacune d'elles, à un moment donné. Tout ce qu'on peut dire, c'est que la première pousse le liquide jusqu'à un certain niveau dans la tige, et que la seconde aspire le liquide à partir de ce niveau.

L'intensité de la chlorovaporisation variant avec les conditions extérieures,

la vitesse du courant d'eau qui monte par les vaisseaux du bois doit subir des variations correspondantes. Quand il pleut, la chlorovaporisation à la surface des feuilles est nulle ou du moins très faible, et l'ascension de l'eau dans la tige est très lente. Le soleil et le vent qui succèdent à la pluie activent au contraire la chlorovaporisation et accélèrent aussi le mouvement de l'eau dans les vaisseaux. Pour mesurer la vitesse d'ascension, on fait absorber par une branche coupée en voie de chlorovaporisation active une dissolution de citrate de lithine, dont on cherche ensuite la présence dans les entre-nœuds successifs à l'aide du spectroscope. On trouve de la sorte que le liquide monte par heure d'une quantité qui varie, suivant la nature des plantes, entre 18<sup>cm</sup>,7 dans le Podocarpe (*Podocarpus macrophylla*) et 206<sup>cm</sup> dans l'Albizzie (*Albizzia lophantha*) (1).

**Transport du liquide ramené dans la tige par les feuilles.** — Quant au liquide que les feuilles ramènent à la tige, après l'avoir épaissi à la fois en lui faisant perdre beaucoup d'eau et en l'enrichissant des produits de l'assimilation, il est transporté dans la tige par le liber des faisceaux libéroligneux et principalement par les tubes criblés. Du liber des faisceaux libéroligneux de la tige, il passe ensuite dans les faisceaux libériens de la racine, où il se meut comme il a été dit p. 734. La force qui le déplace lentement dans les tubes criblés est simplement la lente consommation au lieu d'emploi ou de mise en réserve. C'est aussi la situation du lieu d'emploi ou de mise en réserve par rapport aux feuilles qui règle la direction du courant. Pour la portion de ce liquide destinée à la croissance et à la ramification des racines, le courant est descendant; mais pour celle qui est consommée pour la croissance terminale de la tige, ainsi que pour la formation et la croissance des jeunes feuilles dans le bourgeon, le courant est ascendant.

Les deux moitiés du faisceau libéroligneux sont donc le siège de deux courants de nature différente, qui peuvent être de même sens ou de sens contraire. Cette analogie dans le rôle conducteur explique le parallélisme de structure du liber et du bois, comme la diversité des liquides transportés donne la raison de leurs différences. Dans presque toutes les Cryptogames vasculaires actuellement vivantes, la plupart des Monocotylédones et certaines Dicotylédones, les faisceaux libéroligneux primaires suffisent indéfiniment à ce double transport. Il n'en est pas de même chez les Gymnospermes, la plupart des Dicotylédones, certaines Monocotylédones et quelques Cryptogames vasculaires, comme le Botryque (*Botrychium*), etc.; à mesure que la tige se ramifie davantage et porte des feuilles plus nombreuses, pour alimenter une chlorovaporisation de plus en plus abondante et emmener les produits d'une assimilation de plus en plus active, il y faut des vaisseaux et des tubes criblés de plus en plus nombreux. C'est la principale raison d'être de la formation continue chez ces plantes, du bois et du liber secondaires.

**Sécrétion.** — Comme la racine, la tige, à mesure qu'elle croît, élimine divers produits désormais inutiles et les amasse dans certaines de ses cellules, en un mot sécrète. Suivant les plantes, les produits sécrétés sont de nature diffé-

(1) Mac Nab (1871 et 1874), Pfitzer (1877), Sachs : Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II, p. 157, 1879.

rente; les cellules qui les contiennent sont aussi différemment ajustées et situées, comme on l'a vu plus haut (p. 758, 812 et 816); aussi l'appareil sécréteur est-il une source abondante de caractères distinctifs.

Il peut se faire que cet appareil affecte dans la tige la même forme et la même situation que dans la racine. Par exemple, les canaux résinifères du bois primaire de la racine des Pins (*Pinus*) et des Mélèzes (*Larix*), du liber primaire de la racine des Araucariers (*Araucaria*) et des Anacardiées, du pourtour de la moelle de la racine des Diptérocarpes, etc., se continuent directement en conservant leurs caractères dans les régions correspondantes de la tige. Les canaux oléifères du péricycle de la racine des Ombellifères, Araliées et Pittosporées, ceux de l'endoderme de la racine des Composées Tubuliflores et Radiées, etc., se continuent au sein de la même région dans la tige, en se bordant seulement de cellules spéciales.

Mais cette unité de lieu n'est pas nécessaire. Ainsi dans les Composées Ligu-  
liflores, les réseaux laticifères, qui occupent le péricycle dans la racine, passent au bord interne des faisceaux libériens dans la tige. Chez les Liquidam-bars, les canaux oléifères sont libériens dans la racine, circummédullaires dans la tige. D'autre part, l'appareil sécréteur peut affecter dans la tige une forme différente de celle qu'il offre dans la racine. Ainsi les Philodendres (*Philodendron*) ont dans l'écorce de la racine des canaux sécréteurs entourés d'une gaine de sclérenchyme, tandis que ceux de la tige sont dépourvus de gaine; la tige des Simarubées, des Alismacées, des Conifères, etc., a des canaux sécréteurs, celle des Rutacées, des Myrtacées, etc., des poches oléifères, qui n'existent pas dans la racine. Il serait facile de multiplier les exemples de ces différences. Le lieu où s'exerce et la façon dont s'opère la fonction de sécrétion dans la tige ne peuvent donc pas être déduits de ce qui se passe sous ce rapport dans la racine. L'appareil sécréteur doit être étudié dans chaque membre séparément.

## CHAPITRE V

### LA FEUILLE

La morphologie et la physiologie externes de la feuille ont été traitées au chapitre v du livre I (p. 282). Il reste à étudier ici la morphologie interne, c'est-à-dire la structure de ce membre, et sa physiologie interne.

#### SECTION I

##### STRUCTURE DE LA FEUILLE

Comme on l'a fait pour la racine et la tige, on établira d'abord la structure de la feuille après la différenciation de son méristème, c'est-à-dire sa structure primaire. On étudiera ensuite, d'une part, l'origine de cette structure primaire, de l'autre, les changements, peu importants ici, qu'y amènent les progrès de l'âge et qui caractérisent la structure secondaire. Puis on recherchera, d'un côté, comment la feuille prend naissance sur la tige et comment s'opère le raccordement des divers tissus et appareils qui composent ces deux membres, de l'autre, comment les racines et les tiges adventives naissent et s'insèrent sur la feuille.

#### § 1.

##### Structure primaire de la feuille (1).

Dans tout ce qui va suivre, nous aurons exclusivement en vue la feuille des plantes vasculaires et surtout celle des Phanérogames; à la fin du paragraphe, nous dirons comment la structure se simplifie chez les Muscinées.

**Structure générale de la feuille et comparaison avec la tige.** — L'épiderme de la tige se prolonge avec tous ses caractères sur la feuille, qu'il revêt en-

(1) De Bary : *Vergleichende Anatomie*, p. 311, p. 421, p. 433, 1877, avec indication des très nombreux travaux antérieurs, depuis le mémoire classique de Brongniart (1830). Voir aussi : Schwendener : *Das mechanische Princip*, 1874. — Duval-Jouve : *Histotaxie des feuilles des Graminées* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, I, p. 294, 1875). — Areschoug : *Jemförande Undersökningar öfver Bladets Anatomi*, Lund, 1878. — C. de Candolle : *Anatomie comparée des feuilles chez quelques familles de Dicotylédones*, Genève, 1879. — Haberlandt : *Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen* (Jahrbücher für wiss. Botanik, XIII, p. 74, 1881). — Vesque : *Anatomie des tissus appliquée à la classification des plantes* (Nouvelles Archives du Museum, IV, 1881). — Briosi : *Sull' Anatomia delle foglie* (Atti dell' Accademia dei Lincei, VI, 1882). — Lemaire : *Détermination histologique des feuilles médicinales*, Nancy, 1882. — L. Petit : *Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie* (Mém. de la Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux, 3<sup>e</sup> série, III, 1887), résumé dans : Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VI, 1887 et *Nouvelles recherches sur le pétiole des Phanérogames* (Actes de la Soc. linn. de Bordeaux, 1889).

tièrement. L'écorce de la tige se continue directement dans la feuille, dont elle forme le parenchyme. Enfin, à chaque nœud, un certain nombre de faisceaux libéroligneux primaires de la tige quittent le cylindre central, comme il a été dit à la p. 740, traversent l'écorce et pénètrent dans la feuille, où ils se ramifient et dont ils constituent les nervures. Une section transversale, pratiquée dans la feuille à un niveau quelconque à travers l'une quelconque des diverses parties : gaine, stipules, pétiole et limbe, qui peuvent la constituer, nous montre donc toujours ces trois choses : l'épiderme, le parenchyme et les faisceaux libéroligneux, chacune avec les caractères essentiels qu'on lui connaît dans la tige.

On voit par là combien la structure de la feuille ressemble à celle de la tige; l'analogie est beaucoup plus grande assurément qu'entre la tige et la racine. Il y a pourtant une différence, qui réside dans la disposition des faisceaux libéroligneux. Dans la tige, les faisceaux libéroligneux sont arrangés symétriquement par rapport à l'axe, comme on l'a vu p. 739, sous les réserves formulées à cet endroit. Dans la feuille, ils ne sont disposés symétriquement que par rapport à un plan, qui est le plan de symétrie de la forme extérieure, plan qui contient l'axe de la tige et le rayon d'insertion de la feuille. C'est ce qui va résulter de l'étude que nous allons faire des deux parties les plus importantes de la feuille : le pétiole et le limbe.

**Structure du pétiole.** — L'épiderme conserve sur le pétiole les mêmes caractères essentiels que sur la tige (voir p. 738) et y offre aussi les mêmes modifications principales (p. 748).

Le parenchyme du pétiole est formé de cellules plus longues que larges, arrondies ou polyédriques sur la section transversale, pourvues de chlorophylle et laissant entre elles des méats pleins d'air. Dans les plantes aquatiques ou marécageuses, ces interstices deviennent de larges canaux aérifères, parfois continus (Nymphéacées, Aroïdées), le plus souvent entrecoupés de diaphragmes à jour (p. 643), comme dans la Massette (*Typha*), la Pontédérie (*Pontederia*), le Vaquois (*Pandanus*), etc., çà et là traversés par les anastomoses des nervures : Sagittaire (*Sagittaria*), Scirpe (*Scirpus*), Acore (*Acorus*), etc. Dans ces méats et canaux proéminent les diverses sortes de poils internes étudiées plus haut (p. 644) : cristalligènes, comme dans la Colocase (*Colocasia*), la Pontédérie (*Pontederia*), etc.; fibreux, comme dans les Monstérées (p. 646, fig. 436), spiralés, comme dans les Crins (*Crinum*) (p. 646, fig. 437), ou étoilés, comme dans les Nymphéacées (p. 645, fig. 435). Quand l'écorce de la tige possède un tissu de soutien collenchymateux ou scléreux, formé soit d'une couche continue, soit de faisceaux parallèles séparés par du parenchyme ordinaire, ce tissu de soutien se prolonge dans le pétiole avec les mêmes caractères (Ombellifères, etc.). Mais le pétiole peut aussi posséder des faisceaux de collenchyme ou de sclérenchyme quand la tige où il est inséré n'en a pas, comme dans la Colocase (*Colocasia*), le Gouet (*Arum*), etc. L'épiderme est toujours dépourvu de stomates en face de ces faisceaux de soutien, qui eux-mêmes correspondent d'ordinaire aux faisceaux libéroligneux (Ombellifères, etc.).

Les faisceaux libéroligneux, presque toujours en nombre impair, sont le

plus souvent, sur la section transversale pratiquée vers le milieu de la longueur, disposés dans le parenchyme de manière à former un arc plus ou moins largement ouvert en haut (fig. 546, A) : le faisceau médian et inférieur de l'arc est aussi d'ordinaire le plus développé et les autres vont diminuant de grandeur de chaque côté à mesure qu'ils s'éloignent du premier, les plus petits occupant les bords de l'arc ; dans l'arc même, des faisceaux plus minces alternent parfois avec de plus gros. Le faisceau médian dorsal tourne son liber en bas et son bois en haut, les autres s'inclinent progressivement et également de chaque côté à mesure qu'ils s'élèvent le long de l'arc, tournant toujours leur liber en dehors et leur bois en dedans. L'orientation de ces derniers dépend donc du développement de l'arc ; s'il recourbe ses bords en les rapprochant vers le haut, les faisceaux extrêmes tournent leur liber en haut, leur bois en bas. De cette disposition et de cette orientation des faisceaux, il résulte que leur ensemble n'est symétrique que par rapport au plan vertical qui partage en deux le faisceau médian.

L'arc se développe parfois en une courbe plus ou moins onduleuse et compliquée, largement ouverte en haut et dont l'unique plan de symétrie demeure évident (Cycadées, etc.).

Assez souvent aussi, l'arc rejoint ses bords en haut et se ferme en un anneau complet, enveloppant la région centrale du parenchyme, qui ressemble dès lors à la moelle de la tige, tandis que sa région périphérique ressemble à l'écorce et les portions qui séparent les faisceaux aux rayons médullaires de la tige (fig. 546, B). Cet anneau est tantôt aplati en haut en forme de demi-cercle ou de triangle : Chêne (*Quercus*), Pavier (*Pavia*), Magnolier (*Magnolia*), etc., tantôt arrondi en cercle : Ricin (*Ricinus*), Pivoine (*Pæonia*), Ancolie (*Aquilegia*), Pigamon (*Thalictrum*), Mahonie (*Mahonia*), Lierre (*Hedera*), Capucine (*Tropæolum*), Géraïne (*Geranium*), Smilace (*Smilax*), etc. Mais même dans ce dernier cas, où la disposition ressemble au premier abord à celle de la tige, si l'on tient compte à la fois de la dimension des faisceaux, de leur structure, de leur orientation et de leur écartement, on voit toujours apparaître l'unique plan de symétrie du système ; il y faut seulement un peu plus d'attention. Quelquefois l'anneau est surmonté de deux faisceaux latéraux symétriques : Rosage (*Rhododendron*), Cytise (*Cytisus*), Robinier (*Robinia*), Glycine (*Wistaria*), Noyer (*Juglans*), etc., ou d'un arc ouvert en haut : Aulne (*Alnus*), etc., ou d'un anneau médian plus petit : Coudrier (*Corylus*), etc., ou de deux anneaux plus petits, soit superposés sur la ligne médiane comme dans le Peuplier noir (*Populus nigra*), soit disposés symétriquement à droite et à gauche comme dans le Peuplier tremble (*Populus tremula*), le Saule (*Salix amygdalina*), etc. Ou bien il enferme dans sa moelle soit deux faisceaux symétriques, comme dans le Tilleul (*Tilia*), soit un petit arc ouvert en haut, comme dans l'Erable (*Acer*), etc.

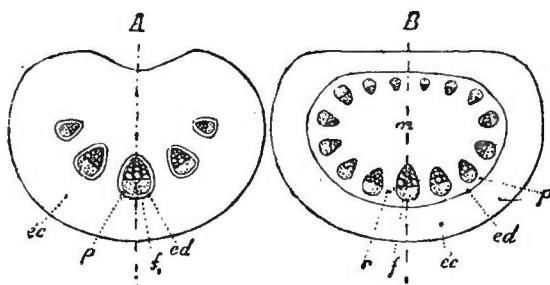


Fig. 546. — Section transversale du pétiole dans les deux cas les plus fréquents. A, les faisceaux sont disposés en arc, avec endoderme *ed* et péricycle *p* particuliers. B, ils sont disposés en anneau, avec endoderme *ed* et péricycle *p* généraux.

Dans tous ces cas, le plan de symétrie du système s'aperçoit du premier coup.

Ailleurs les faisceaux, en nombre plus grand, se groupent sur plusieurs courbes emboîtées, tantôt sur une série d'arcs superposés, tous plus ou moins largement ouverts en haut: Aspidistre (*Aspidistra*), Calathée (*Calathea*), Balisier (*Canna*), Panicaut (*Eryngium*), Pétasite (*Petasites*), etc., tantôt sur un ou deux anneaux concentriques externes renfermant dans leur moelle un ou plusieurs arcs ouverts: Calade (*Caladium*) et autres Aroïdées, etc.: le plan de symétrie est alors évident. Mais si ces faisceaux nombreux sont tous de même taille et en outre équidistants dans tous les sens, ils paraissent disséminés dans le parenchyme, et c'est seulement par une étude attentive de leur orientation qu'on arrive à fixer la position du plan de symétrie du pétiole: Rumice (*Rumex*), diverses Ombellifères, beaucoup de Monocotylédones, etc. Rien n'est plus varié, on le voit, que la disposition des faisceaux dans le pétiole.

Par suite de ramification ou de réunion, le nombre et la disposition des faisceaux varient d'ailleurs assez souvent le long du même pétiole. Aussi, dans les exemples précédents, a-t-on supposé toujours l'organe coupé vers le milieu de sa longueur. La ramification s'opère tantôt latéralement en donnant des faisceaux de même orientation, tantôt d'avant en arrière en produisant des faisceaux orientés en sens inverse, qui se regardent par leur bois, comme dans l'Aralie (*Aralia*), etc. La réunion a lieu aussi soit latéralement, soit dos à dos en formant un faisceau à deux bois, comme dans le Tilleul (*Tilia*), etc. soit par la région ventrale en produisant un faisceau à deux libers, comme dans le Dion (*Dioon*), etc. A la base du pétiole, avant la ramification des faisceaux, le plan de symétrie est toujours évident, même quand plus haut il devient plus difficile à apercevoir. Quand l'une des moitiés du limbe est plus grande que l'autre, comme dans les Bégonies (*Begonia*), l'arc des faisceaux du pétiole se développe naturellement davantage de son côté.

En s'incurvant horizontalement pour entrer dans la feuille, chaque faisceau libéroligneux de la tige entraîne la portion d'endoderme et la portion de péricycle qui lui est adossée. Si les faisceaux demeurent distincts dans le pétiole, séparés par de plus ou moins larges rayons de parenchyme, l'endoderme et le péricycle se reploient ordinairement autour de chacun d'eux pour l'envelopper d'une double gaine (fig. 546, A) (Composées, Ombellifères, Graminées, Cycadées, etc.); il en est toujours ainsi quand il n'y a qu'un faisceau, (Conifères, fig. 548, etc.). Si les faisceaux se rapprochent au contraire et s'unissent en arc ou en anneau, les portions d'endoderme et de péricycle se rejoignent de manière à recouvrir l'arc ou l'anneau dans toute son étendue, (fig. 546, B) (Solanées, Cucurbitacées, etc.). Quand les faisceaux sont enveloppés individuellement par un endoderme propre et un péricycle particulier, le pétiole n'a rien qui corresponde au cylindre central de la tige; sa structure peut-être dite *astélique* (p. 764). Quand, au contraire, les faisceaux sont disposés en un anneau entouré d'un péricycle général et d'un endoderme commun, le pétiole a, comme la tige, un cylindre central et sa structure peut être dite *monostélique*. La juxtaposition des faisceaux en arc réalise un état intermédiaire.

Dans tous les cas, l'endoderme et le péricycle offrent en général dans le pétiole les mêmes caractères que dans la tige de la même plante; quelquefois



pourtant le péricycle de la feuille forme en dehors du liber un arc scléreux quand celui de la tige en est dépourvu, ou bien c'est l'inverse.

Quand le pétiole possède un cylindre central, la moelle y offre les mêmes caractères que dans la tige. Si elle possède des faisceaux libériens périphériques dans la tige, elle en a également dans le pétiole (Solanées, etc.) ; si elle produit des canaux sécréteurs périphériques dans la tige, elle en forme également dans le pétiole (Diptérocarpées, etc.) ; si elle renferme des faisceaux libéroligneux surnuméraires dans la tige, elle en contient aussi dans le pétiole (Mélastomacées, etc.).

La structure des faisceaux libéroligneux est aussi essentiellement la même dans le pétiole et dans la tige. S'ils ont deux libers dans la tige, ils en ont également deux dans le pétiole (Cucurbitacées) ; si leur bois est centripète dans la tige, il l'est aussi dans la feuille (Lycopodinéés). Seules les Cycadées font exception à la règle. Dans leur tige, le bois est tout entier centrifuge, comme chez toutes les autres Phanérogames ; dans leur pétiole, il se compose de deux parties : l'intérieure, qui est aussi la plus grande, a tourné sur elle-même de manière à présenter sa pointe en dehors et à devenir centripète ; l'extérieure, qui est la plus petite, est restée en place et demeure centrifuge. Ce pivotement partiel du bois s'opère dans le pétiole même, à sa base.

Enfin l'appareil de soutien et l'appareil sécréteur conservent en général dans le pétiole la même forme et la même disposition que dans la tige correspondante. Pourtant, on y trouve parfois quelques différences. Le pétiole peut avoir un stéréome très développé quand la tige en est dépourvue : Colocase (*Colocasia*), Lasie (*Lasia*), etc., ou inversement. Le pétiole du Balisier (*Canna*) n'a pas dans son parenchyme les canaux gommeux que la tige possède dans son écorce et dans sa moelle ; celui du Pin (*Pinus*) n'a pas dans le bois de son faisceau libéroligneux le canal résinifère que renferme le bois des faisceaux de la tige.

Quand la tige est polystélisque, le pétiole reprend quelquefois la structure normale et est astélisque, comme chez les Auricules (*Auricula*). Mais le plus souvent les stèles de la tige y pénètrent telles quelles en plus ou moins grand nombre et conservent leur structure dans toute sa longueur (Gunnère, Fougères, etc.). S'il n'entre qu'une seule stèle dans le pétiole, celui-ci est monostélisque (Gunnère monoïque, diverses Ptérides, Doradilles, etc.) ; s'il en entre plusieurs, il est polystélisque au même titre que la tige (la plupart des Gunnères et des Fougères).

Les pétioles secondaires, tertiaires, etc., des feuilles composées ont, avec un moindre nombre de faisceaux, la même structure et la même symétrie que le pétiole primaire. Au niveau d'insertion des pétioles secondaires, les faisceaux du pétiole primaire contractent parfois des anastomoses transverses, analogues à celles qui s'opèrent aux nœuds de la tige : Galège (*Galega*), etc. Une pareille anastomose a lieu aussi quelquefois à l'insertion du limbe sur le pétiole (Cucurbitacées, etc.).

**Structure du limbe.** — Comme le pétiole, le limbe est formé d'un épiderme, d'un parenchyme vert et de faisceaux libéroligneux constituant les nervures.

**1° Structure de l'épiderme du limbe.** — L'épiderme offre sur le limbe les

mêmes caractères essentiels et les mêmes modifications principales que sur le pétiole et sur la tige (voir p. 738 et p. 748). Au-dessus des nervures, il est formé de cellules allongées et dépourvu de stomates. Au-dessus du parenchyme, ses cellules sont plus longues que larges si le limbe est allongé en aiguille ou en ruban, aussi larges que longues s'il est élargi, penné ou palmé. Pourtant elles sont quelquefois plus larges que longues, étirées transversalement, dans des feuilles très allongées, comme dans les Cycades (*Cycas*), certaines Broméliacées, quelques Tradescanties (*Tradescantia crassula*), etc. Leurs faces latérales sont souvent planes et leur contour polyédrique, mais tout aussi souvent elles sont courbes, ondulées ou plissées, de manière que les cellules s'engrènent solidement.

Cette différence peut se rencontrer dans la même espèce suivant le milieu de végétation. Sur les feuilles de beaucoup de Gentianes (*Gentiana*), par exemple, les cellules épidermiques sont d'autant plus sinueuses que la région de l'atmosphère où vit la plante est plus humide. Dans la Renoncule d'eau (*Ranunculus aquatilis*), au contraire, les cellules épidermiques sont polyédriques sur les feuilles submergées et fortement ondulées sur les feuilles aériennes. Une pareille différence s'observe dans la Sagittaire (*Sagittaria*) et la Marsilie (*Marsilia*). L'ondulation s'étend d'ordinaire à toute la hauteur des faces latérales; quelquefois cependant elle se limite à la région voisine de la face externe, le reste demeure plan (feuilles des Graminées et des Prêles). La face externe et la face interne sont toujours planes ou à divers degrés convexes.

Quand l'épiderme est pourvu de chlorophylle, comme dans la grande majorité des Dicotylédones, les Gymnospermes à larges feuilles (Dammare, Ginkgo, etc.), la plupart des Fougères, etc., les chloroleucites n'y persistent ordinairement que sur la face inférieure, excepté dans les feuilles submergées où les deux faces en possèdent : Cornifle (*Ceratophyllum*), Aldrovandie (*Aldrovandia*), Potamot (*Potamogeton*), Elodée (*Elodea*), etc., parfois même à l'exclusion du parenchyme : Zostère (*Zostera*), Cymodocée (*Cymodocea*), etc.

Chez quelques Angiospermes, comme les Bégonies (*Begonia*), Pépéromies (*Peperomia*), beaucoup de Figuiers (*Ficus*), etc., notamment sur la face supérieure de la feuille, le jeune épiderme prend une ou plusieurs cloisons tangentielles et l'épiderme définitif se compose de plusieurs assises de cellules superposées. Il en a deux, par exemple, dans l'Arbousier (*Arbutus Unedo*), certaines Bégonies (*Begonia manicata*) et Pépéromies (*Peperomia ari-folia*), quatre ou cinq dans d'autres Bégonies (*Begonia sanguinea*, *peltata*, etc.), sept ou huit dans certaines Pépéromies (*Peperomia incana*) et jusqu'à quinze ou seize dans d'autres espèces du même genre (*Peperomia pereskiiifolia*); dans cette dernière plante, l'épiderme composé a une épaisseur sept fois plus grande que le reste de la feuille.

Les stomates (p. 609), accompagnés ou non de cellules annexes, sont disposés régulièrement en séries longitudinales, avec leurs fentes dirigées longitudinalement, si le limbe est étroit et long (Conifères, Graminées, etc.); ils sont, au contraire, disséminés sans ordre et dirigent leurs fentes dans tous les sens, si le limbe est court et large. Ils sont toujours beaucoup plus nombreux que sur la tige, mais plus ou moins rapprochés, suivant les plantes. Le

maximum est offert par la face inférieure des feuilles de l'Olivier (*Olea europæa*), où l'on a compté 625 stomates par millimètre carré, et du Chou (*Brassica Rapa*), où il y en a jusqu'à 716. Sur la plupart des feuilles, ce chiffre est compris entre 40 et 300. Ils sont quelquefois rassemblés en petits groupes arrondis, séparés par de grands intervalles imperforés, comme dans la Saxifrage sarmenteuse et diverses Bégonies. Ces plages stomatifères peuvent s'enfoncer au-dessous du niveau général : Banksie (*Banksia*), Dryandre (*Dryandra*), Dasylire (*Dasyilirion*), etc., parfois jusqu'à former autant de poches en forme de bouteilles, qui sont des cryptes stomatifères, comme dans le Nérion (*Nerium*) (fig. 547). Ailleurs, elles proéminent au contraire au sommet d'émergences.

Dans les feuilles molles des plantes herbacées, les deux faces du limbe sont pourvues de stomates; elles ont alors aussi le même aspect (p. 286). Les feuilles coriaces des plantes ligneuses n'en ont pas sur leur face supérieure, dont l'aspect est alors tout différent de celui de la face inférieure. Les feuilles submergées en sont totalement dépourvues; les feuilles nageantes n'en ont que sur la face supérieure. Quand la

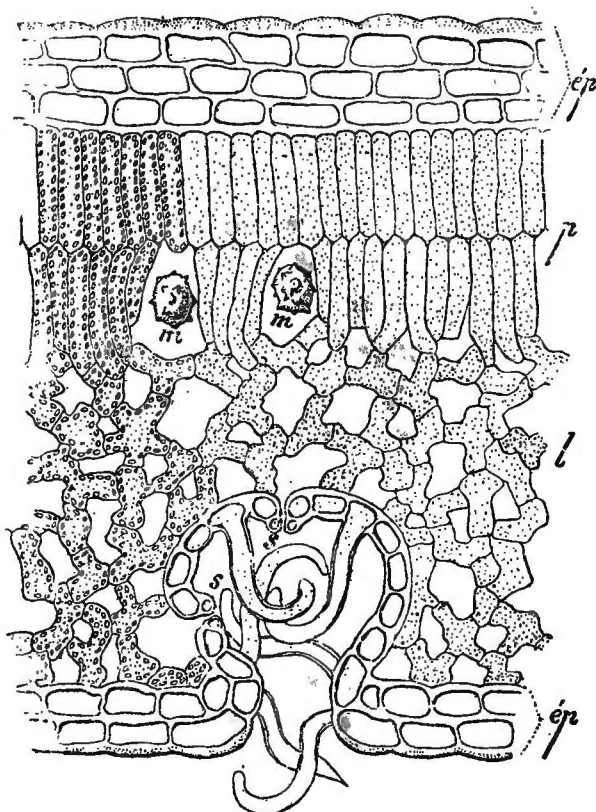


Fig. 547. — Section transversale de la feuille du Nérion oléandre (*Nerium Oleander*), vulgairement Laurier-rose, passant par l'une des cryptes pilifères et stomatifères *s* de la face inférieure. *ep*, épiderme; *p*, parenchyme palissadique; *l*, parenchyme lacuneux; *m*, cellules oxaligènes. Les chloroleucites ne sont marqués que dans la moitié gauche.

plante végète en même temps ou tour à tour dans l'air et dans l'eau, ses feuilles aériennes ont des stomates, qui manquent aux feuilles aquatiques: Myriophylle (*Myriophyllum*), Hottonie (*Hottonia*), Renoncule d'eau (*Ranunculus aquatilis*), etc.

Outre ces stomates, qui sont aérifères, l'épiderme de la feuille en a d'autres, qui sont aquifères (p. 188 et p. 617). Ils occupent toujours, isolés ou par groupes, les extrémités des nervures. On y reviendra plus loin en étudiant ces extrémités. Mais, en outre, l'épiderme de la feuille présente quelquefois entre ses cellules des solutions de continuité qui ne sont pas des stomates. Ainsi, au sommet du limbe des Graminées, comme le Seigle (*Secale*), le Blé (*Triticum*), le Maïs (*Zea*), etc., sur la face interne des pétales de l'Hellébore (*Helleborus*), etc., il se fait une fente irrégulière, par laquelle des gouttelettes d'eau sont expulsées chaque nuit et qui se rattache par là aux stomates aquifères. A la base des feuilles de l'Osmonde (*Osmunda regalis*), de la Todée (*Todea rivularis*), ainsi que sur la ligule de la feuille de l'Isoète (*Isoetes lacustris*), les cellules épidermiques laissent entre elles des lacunes elliptiques ou circulaires, souvent

aussi grandes que les cellules elles-mêmes, et rapprochées par groupes. Elles traversent l'épiderme et débouchent dans les méats du parenchyme sous-jacent. Elles sont remplies soit par de l'air, soit par une gelée incolore.

Les poils épidermiques présentent sur le limbe, avec plus de variété encore, les formes déjà si diverses où ils se montrent sur la tige (p. 600 et 749, fig. 409 et 410), et souvent le même limbe en porte de plusieurs sortes à la fois (p. 603, fig. 411). On y trouve notamment des poils sécréteurs urticants (Ortie, Loase, etc.), oléifères (Labiées, etc.), à cystolithes (Urticées, etc.), et des poils laineux (Molène, etc.), écailleux (Eléagnées, etc.), scléreux dressés (Borraginées, etc.) ou couchés en navette (Malpighiacées, etc.), etc. Comme les stomates, ils peuvent se localiser dans des cryptes dont ils tapissent le fond, comme dans le Nérion (*Nerium*) (fig. 547), le Pleurothalle (*Pleurothallis*), etc. Ils n'ont souvent qu'une existence éphémère. Dans le bourgeon, les feuilles en sont abondamment recouvertes; lorsqu'elles s'épanouissent, l'épaisseur du revêtement diminue à la fois parce que la croissance écarte les poils et parce que ceux-ci s'atrophient. Certaines feuilles, entièrement glabres à l'état adulte, étaient velues dans le bourgeon (Figuier élastique, etc.).

2° **Structure du parenchyme du limbe.** — Les intervalles des nervures du limbe sont occupés, entre les deux épidermes, par une couche plus ou moins épaisse de parenchyme chlorophyllien (voir p. 609). Quand la feuille est très mince, chez certaines plantes submergées par exemple, cette couche se réduit à un petit nombre d'assises, parfois à une seule, comme dans le Potamogeton nageant (*Potamogeton natans*), ou même s'annule complètement, laissant le limbe formé, à part les nervures, par les deux épidermes accolés, comme dans l'Elodée du Canada (*Elodea canadensis*). Là où il est bien développé, la conformation de ce parenchyme diffère suivant les plantes, et sous ce rapport on peut distinguer deux types, reliés par de nombreux intermédiaires.

a. **Parenchyme homogène.** — Dans le premier, qu'on peut appeler homo-

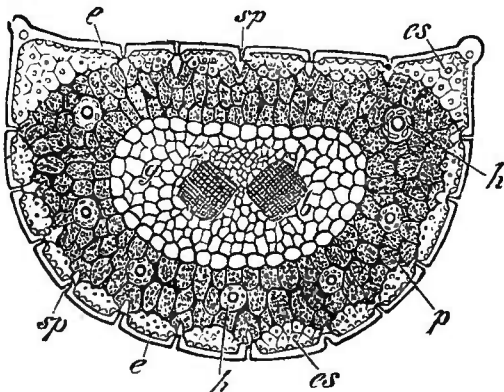


Fig. 548. — Section transversale de la feuille du Pin (*Pinus maritima*). Le faisceau médian dédoublé est entouré d'une couche de parenchyme incolore *g b*, formant le péricycle, où s'étalent les deux lames vasculaires; cette couche est enveloppée par l'endoderme, également incolore; *e*, épiderme avec fibres sous-épidermiques *e s*, et stomates *sp*; *p*, parenchyme vert homogène; *h*, canaux résineux (Sachs).

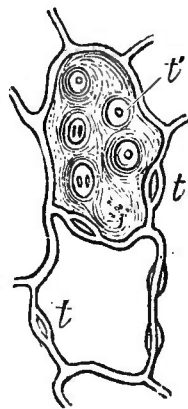


Fig. 549. — Deux cellules de la lame vasculaire de la feuille du Pin (*Pinus maritima*); *tt'* leurs punctuations aréolées (Sachs).

gène ou centrique, le parenchyme est conformede la même manière sur les deux faces du limbe, qu'alors offrent aussi le même aspect extérieur et ont leur épiderme également percé de stomates. Ses cellules sont disposées à partir de l'épiderme en séries radiales et tangentielles et laissent entre elles des méats aérifères, ordinairement étroits

(fig. 548). Leur forme est, suivant les cas, arrondie, comme chez beaucoup de

Monocotylédones, chez la Ficoïde (*Mesembrianthemum*), etc., ou aplatie, comme dans l'Iride (*Iris*), le Glaïeul (*Gladiolus*), la Tritonie (*Tritonia*), etc., ou au contraire allongée perpendiculairement à la surface en forme de palissade, comme chez les Myrtacées, les Protéacées, le Statice (*Statice*), etc. A mesure qu'on s'éloigne de l'épiderme, la disposition sériée devient plus irrégulière.

Au type homogène se rattachent les feuilles non horizontales et beaucoup de feuilles horizontales. On y observe deux modifications.

Tantôt le parenchyme est vert dans toute son épaisseur ; vers le milieu, les cellules sont plus grandes, plus lâchement unies et contiennent moins de chlorophylle : beaucoup de Palmiers, comme le Chaméropé (*Chamærops*), le Copernicier (*Copernicia*), etc., d'Orchidées, comme le Vande (*Vanda*), le Cyripède (*Cypripedium*), etc., de Liliacées, comme le Yuque (*Yucca*), etc.,

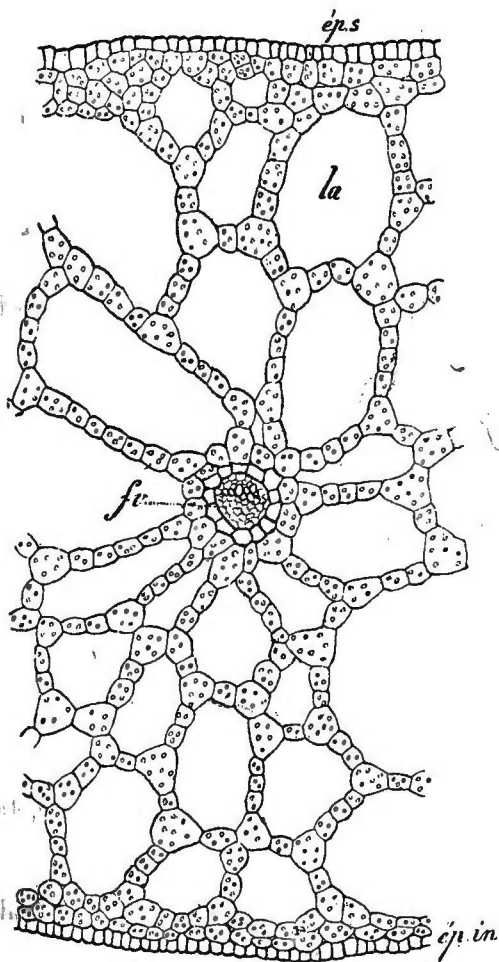


Fig. 550. — Section transversale de la région médiane de la feuille de la Littorelle (*Littorella lacustris*); parenchyme homogène creusé de grandes lacunes aérifères *la*; *fv*, faisceau libéroligneux médian entouré de son endoderme (d'après Areschoug).

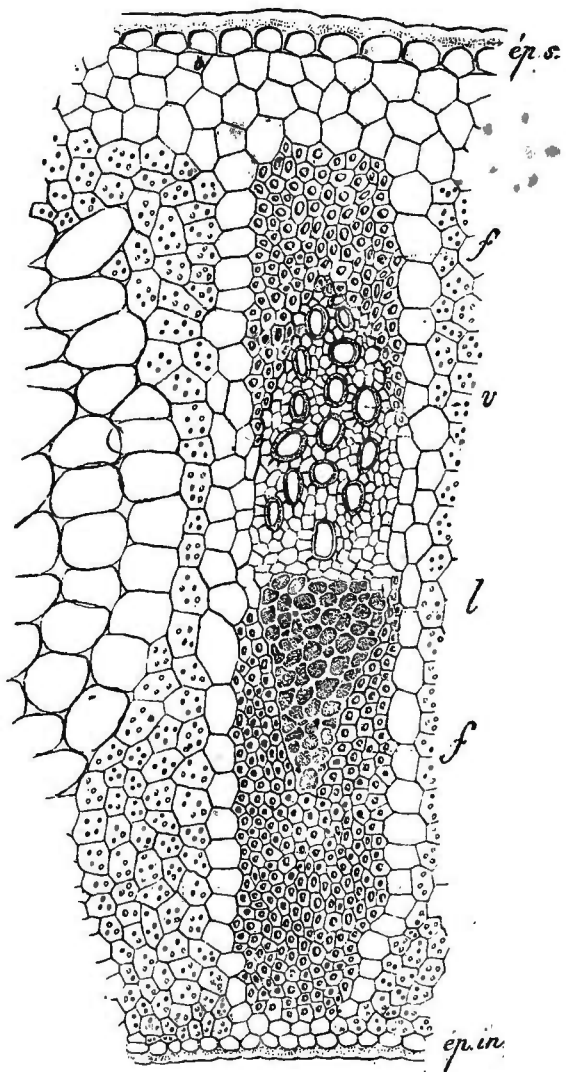


Fig. 551. — Section transversale de la feuille du Phorme (*Phormium tenax*); parenchyme homogène à partie médiane incolore (à gauche). Les faisceaux libéroligneux, *lv*, sont munis, sur les deux faces, d'un arc fibreux pérycyclique, et sont séparés du parenchyme chlorophyllien par un endoderme incolore.

de Graminées, comme le Blé (*Triticum*), le Seigle (*Secale*), etc., diverses Dicotylédones, comme la Crassule (*Crassula*), l'OEillet (*Dianthus*), etc. Dans

les plantes aquatiques, elles laissent entre elles de grandes lacunes pleines d'air (fig. 550).

Tantôt il se partage en une zone périphérique verte et une couche médiane incolore, plus ou moins nettement délimitée (fig. 548), dont les cellules contiennent un suc aqueux ou mucilagineux et servent de réservoir nutritif. Il en est ainsi dans l'Aloès (*Aloe*), l'Agave (*Agave*) et beaucoup d'autres Monocotylédones, dans les Ficoïdes (*Mesembrianthemum*), certaines Myrtacées, Protéacées, le Statice (*Statice*), le Podocarpe (*Podocarpus*), l'Araucariier (*Araucaria*), le Pin (*Pinus*), la Welwitschie (*Welwitschia*), etc. Chez les Monocotylédones, la couche médiane est fréquemment divisée en autant de bandes longitudinales qu'il y a de nervures parallèles : Hémérocalle (*Hemerocallis*), Ornitho-

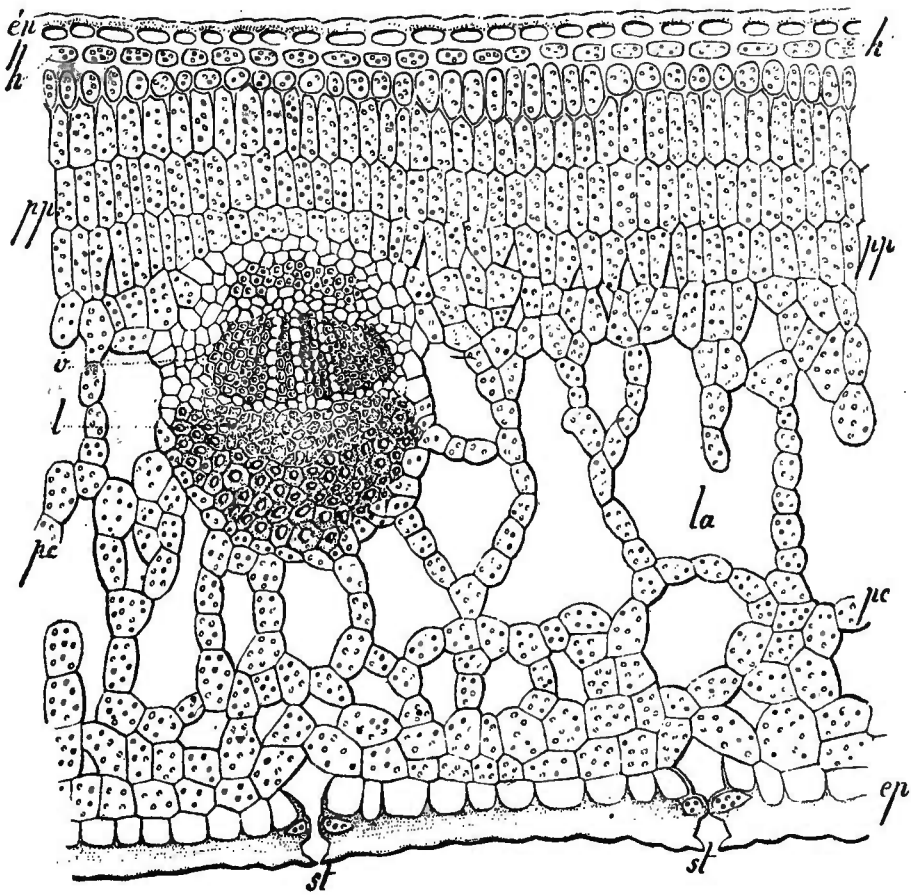


Fig. 552. — Section transversale de la feuille du Houx (*Ilex Aquifolium*) : parenchyme hétérogène, palissadique en haut *pp*, lacuneux en bas *pc*; stomates seulement sur la face inférieure *st*; *h*, assise sous-épidermique; *lv*, faisceau libéroligneux (d'après Areschoug).

gale (*Ornithogalum*), Phorme (*Phormium*) (fig. 551), Narcisse (*Narcissus*), Iride (*Iris*), Bambou (*Bambusa*), etc. En outre, elle est souvent détruite de bonne heure et remplacée par de grandes lacunes, qui séparent les faisceaux : Narcisse (*Narcissus*), Graminées, Cypéracées, Rubanier (*Sparganium*), Massette (*Typha*), Vaquois (*Pandanus*), etc., Panicaut (*Eryngium*), Lobélie (*Lobelia*), etc., ou par une seule grande cavité tubuleuse, comme dans l'Ail (*Allium*), l'Asphodèle (*Asphodelus*), etc.

**b. Parenchyme hétérogène.** — Dans le second type, qu'on peut appeler hétérogène ou bifacial, le parenchyme est vert dans toute son épaisseur

mais partagé en deux couches de structure différente, ce qui donne aux deux surfaces correspondantes un aspect extérieur différent (p. 287). Ce type est réalisé par la plupart des feuilles horizontales.

D'une façon générale, la couche supérieure, tournée vers la lumière, est plus dense, pourvue d'interstices plus étroits, et par conséquent d'un vert plus foncé que la couche inférieure ; l'épiderme supérieur est alors dépourvu de stomates, qui existent d'autant plus nombreux à la face inférieure (fig. 547 et 552). Ordinairement, la première est composée d'une ou de plusieurs assises de cellules allongées perpendiculairement à la surface, en forme de palissade, ne laissant entre elles que des méats fort étroits ; tandis que la seconde est formée de cellules irrégulièrement rameuses, ajustées par leurs bras de manière à circonscrire des lacunes aérifères (fig. 547 et 552). Cependant les cellules des deux couches ont assez souvent une forme irrégulière et ne diffèrent que par la saillie des bras et la grandeur des lacunes, comme chez beaucoup de Fougères : Scolopendre (*Scolopendrium*), Aspide (*Aspidium*), etc.

Le plus souvent la couche dense, palissadique, est moins épaisse que la couche molle, lacuneuse, et la limite des deux zones est très nette ; c'est au-dessous de cette limite que sont situées les dernières ramifications des nervures (fig. 552). Si la feuille a des cryptes stomatifères, comme dans le Nérion (*Nerium Oleander*) (fig. 547), c'est dans l'épaisseur de la couche lacuneuse que ces cryptes sont creusées.

Quand la feuille se tord ou se recourbe de manière à présenter sa face dorsale à la lumière, la disposition ordinaire des deux couches est renversée. C'est la couche dorsale, maintenant supérieure et éclairée, qui est dense et palissadique ; c'est la ventrale, maintenant inférieure et ombragée, qui est molle et lacuneuse : Ail des ours (*Allium ursinum*), Alstrémère (*Alstrœmeria*), Eustrèphe (*Eustrephus*), certaines Graminées, Passerine hirsute (*Passerina hirsuta*), etc.

Quand la feuille nage sur l'eau, comme dans les Nymphées (*Nymphæa*), le Potamot nageant (*Potamogeton natans*), etc., c'est sur la face supérieure éclairée, c'est-à-dire au-dessus de la couche dense, que se trouvent les stomates ; l'épiderme de la face inférieure en contact avec l'eau, bien qu'il confine à la couche lacuneuse, en est dépourvu (fig. 552?).

Remarquons, en terminant, que les deux types de structure du parenchyme, centrique et bifacial, peuvent se rencontrer dans les diverses espèces d'un même genre. La structure est homogène, par exemple, dans les *Dianthus Caryophyllus*, *Statice purpurea*, *Eucalyptus Globulus*, *Allium nigrum*, beaucoup d'Orchidées épiphytes à feuilles épaisses, etc. ; elle est hétérogène, au contraire, dans les *Dianthus barbatus*, *Statice latifolia*, *Eucalyptus pulverulenta*, *Allium ursinum*, *Epidendron ciliare*, etc.

**Couche sous-épidermique de parenchyme aqueux.** — Que le parenchyme vert soit homogène ou hétérogène, il est quelquefois recouvert sous l'épiderme par une couche plus ou moins épaisse de cellules incolores, remplies d'un liquide aqueux, intimement unies entre elles et avec l'épiderme sans laisser de méats. On dirait un épiderme composé, mais l'étude du développement

permet de s'assurer qu'il s'agit en réalité d'une couche sous-épidermique de parenchyme aqueux.

On en trouve des exemples dans certaines feuilles coriaces de Fougères : Po-

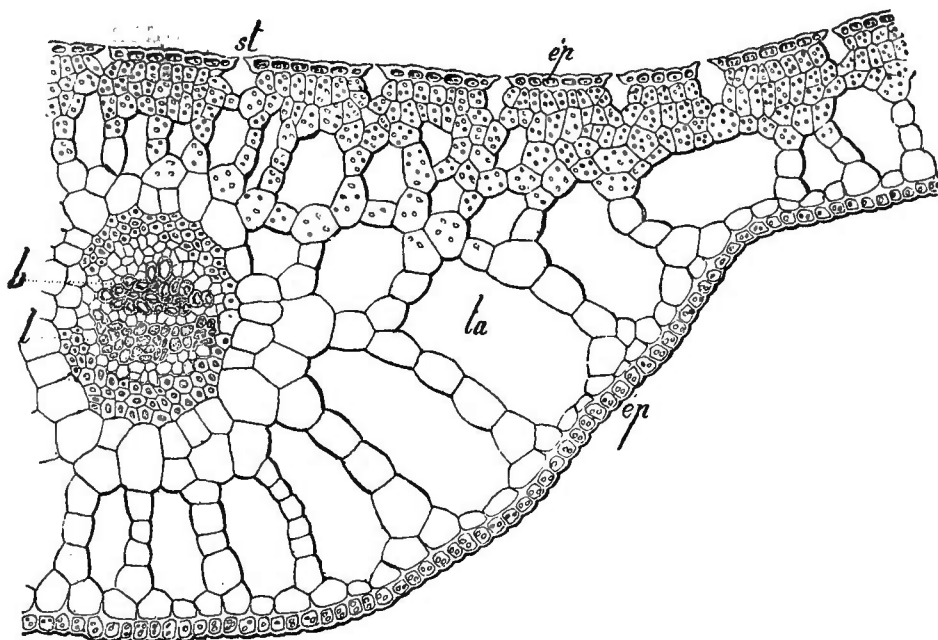


Fig. 553. — Section transversale de la feuille nageante du Potamogeton natans : parenchyme hétérogène à stomates supérieurs *st*, correspondant à la couche dense; *la*, lacunes de la couche inférieure; *lb*, faisceau libéroligneux avec fibres péricycliques (d'après Areschoug).

lypode langue (*Polypodium Lingua*), Aspide coriace (*Aspidium coriaceum*), etc., dans beaucoup de Commélinées, notamment les Tradescanties (*Tradescantia*), etc., chez toutes les Scitaminées : Bananier (*Musa*), Strélitzie (*Strelitzia*), Balisier (*Canna*), Marante (*Maranta*), etc., chez beaucoup de Palmiers, comme le Chaméropé (*Chamærops*), le Caryote (*Caryota*) et les genres voisins, chez certaines Graminées, comme le Roseau (*Arundo Donax*), etc., chez beaucoup de Broméliacées : Echmée (*Æchmea*), Tillandsie (*Tillandsia*), Bromélie (*Bromelia*), etc., parmi les Orchidées, chez les Pleurothallées (*Pleurothallis*, *Lepanthes*, *Physosiphon*, *Octomeria*, etc.), chez certains Vaquois (*Pandanus*), certains Philodendres (*Philodendron*) et Anthures (*Anthurium*), enfin chez bon nombre de Dicotylédones : Véronique (*Veronica speciosa*), Sténocarpe (*Stenocarpus sinuatus*), Mahonie (*Mahonia Fortunei*), Chêne (*Quercus glabra*), Houx (*Ilex*) (fig. 552), Romarin (*Rosmarinus*), Nérion (*Nerium Oleander*) (fig. 547), etc., etc.

Cette couche sous-épidermique de parenchyme aqueux s'étend d'ordinaire sur tout le pourtour de la feuille, interrompue seulement sous chaque stomate par une lacune. Le plus souvent, elle est plus épaisse sur la face supérieure que sur l'autre; elle y atteint parfois jusqu'à la moitié ou les deux tiers de l'épaisseur totale de la feuille, comme chez certaines Broméliacées et Orchidées, dans l'Eschynanthe (*Æschynanthus*), etc; elle manque parfois complètement à la face inférieure (fig. 551). Dans les Pleurothalles (*Pleurothallis*), ses membranes sont épaissies en spirale ou en réseau.

3° Structure des nervures du limbe et de leurs terminaisons. — On a



vu (p. 285) comment, dans les divers cas, les nervures se distribuent et se ramifient dans le limbe. Les plus grosses, qui dessinent des côtes sur la face inférieure, ont, au nombre des faisceaux près, la même structure que le pétiole. Au-dessus d'elles l'épiderme, dépourvu de stomates, est renforcé d'ordinaire par une couche collenchymateuse, scléreuse ou aqueuse.

La figure 554 donne, en section transversale, la nervure médiane de la

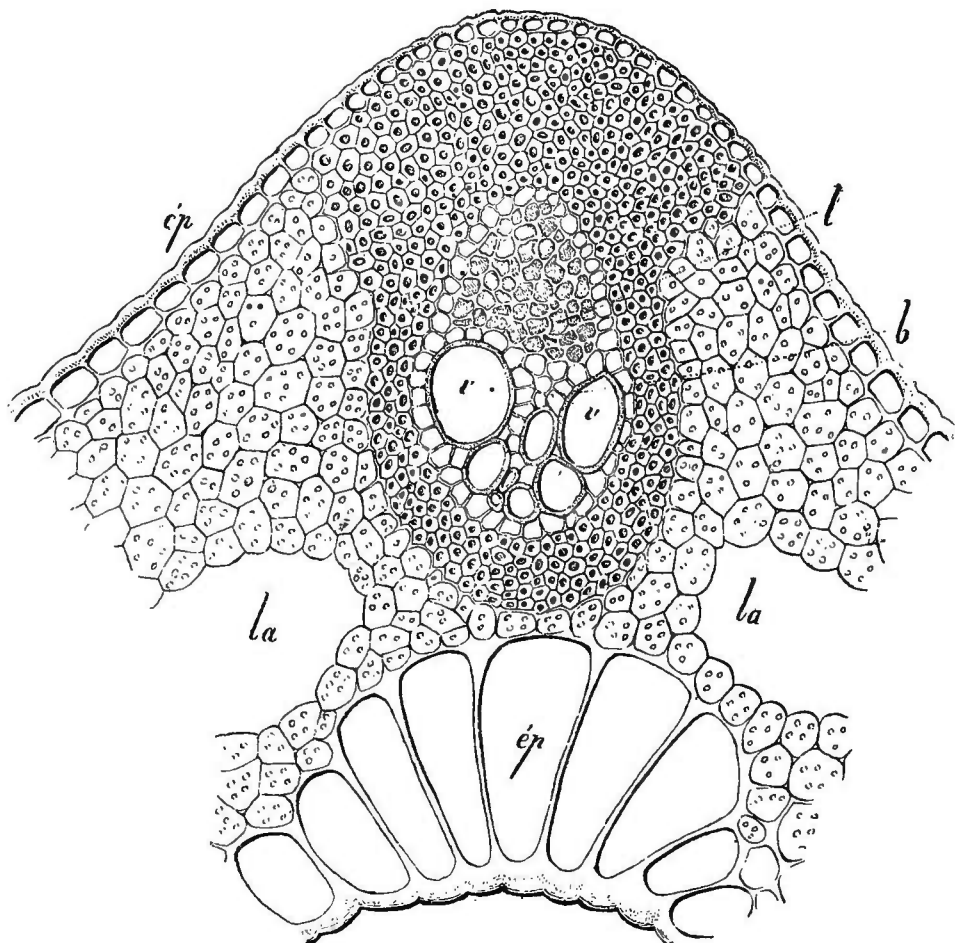


Fig. 554. — Section transversale de la région médiane d'une feuille de Laiche (*Carex riparia*). ep, épiderme à cellules plus grandes sur la face ventrale. lb, faisceau libéroligneux médian, entouré d'une gaine de sclérenchyme. la, lacunes du parenchyme homogène.

feuille d'une Laiche (*Carex riparia*); la face inférieure est tournée en haut, la face supérieure en bas. Le faisceau libéroligneux lb qui constitue la nervure est entouré d'une gaine de sclérenchyme, elle-même réunie à l'épiderme inférieur par un faisceau scléreux. Le long de la nervure, l'épiderme supérieur est formé de cellules beaucoup plus grandes; le parenchyme vert est creusé de lacunes aérifères la. La fig. 551 montre également une nervure principale en section transversale. Le faisceau libéroligneux qui la constitue est revêtu, en haut et en bas, par un arc scléreux péricyclique et entouré par un endoderme incolore à parois minces.

Les nervures de plus en plus fines qui procèdent des premières (fig. 550, 552 et 553) sont plongées dans le parenchyme vert, et le faisceau libéroligneux qui constitue chacune d'elles, avec son liber en bas et son bois en haut, s'amincit de plus en plus à mesure qu'il se ramifie, parce que ses éléments

deviennent à la fois de moins en moins nombreux et de plus en plus étroits. Il conserve pourtant d'abord sa structure normale, avec son péricycle propre et son endoderme particulier; mais dans les derniers ramuscules, les tubes criblés disparaissent à un certain moment. Le faisceau n'est plus formé désormais que par quelques vaisseaux, directement accolés ou entremêlés de quelques cellules longues et à parois minces; il est devenu exclusivement ligneux.

Comment se terminent au sein du parenchyme les derniers ramuscules vasculaires? telle est la question qui nous reste à traiter.

Tout d'abord, il y a deux types principaux à distinguer, suivant que tous les faisceaux et leurs ramuscules se terminent librement, ou qu'un plus ou moins grand nombre d'entre eux s'anastomosent en réseau à leur extrémité.

La terminaison exclusivement libre se rencontre dans beaucoup de Cryptogames vasculaires: Prêle (*Equisetum*), Pilulaire (*Pilularia*), Isoète (*Isoetes*), Lycopode (*Lycopodium*), Sélaginelle (*Selaginella*), avec nervure simple; Marsilie (*Marsilia*), Capillaire (*Adiantum*), avec nervures dichotomes; en outre beaucoup d'autres Fougères (types *Ctenopteris*, *Pecopteris*, *Sphenopteris*, *Neuropteris*, etc.). On la retrouve dans toutes les Gymnospermes, excepté dans les Gnètes (*Gnetum*) et la Stangérie (*Stangeria*), et parmi les Angiospermes chez bon nombre de feuilles rudimentaires: cotylédons des Monocotylédones et de certaines Dicotylédones, feuilles de Casuarine (*Casuarina*), Asperge (*Asparagus*), etc., ou de feuilles submergées: Myriophylle (*Myriophyllum*), Elatine (*Elatine*), Elodée (*Elodea*), etc.

La terminaison anastomosée se présente sous deux formes, suivant que la nervation est parallèle, ou qu'elle est palmée ou pennée. Quand la nervation est parallèle, les faisceaux longitudinaux sont unis dans tout leur parcours par de très nombreuses anastomoses transverses en forme de barreaux d'échelle; eux-mêmes rejoignent progressivement leurs extrémités vers le bord de la feuille ou vers son sommet, de façon que les terminaisons libres sont rares. Il en est ainsi, comme on sait, dans la grande majorité des Monocotylédones, soit que les faisceaux parallèles s'étendent tous de la base au sommet de la feuille (feuilles rubanées des Graminées, etc.), soit qu'ils se détachent progressivement d'une nervure médiane: Scitaminées, Curculige (*Curculigo*), etc. La même disposition se retrouve chez quelques Dicotylédones, notamment certains Panicauts (*Eryngium*), et parmi les Gymnospermes chez la Welwitschie (*Welwitschia*).

Quand la nervation est pennée ou palmée, les faisceaux se ramifient à plusieurs degrés dans tous les sens et, à chaque degré, pendant que certaines branches s'anastomosent en réseau, d'autres se terminent librement soit à l'intérieur des mailles, soit vers la périphérie. Chaque maille d'ordre supérieur renferme un certain nombre de mailles d'ordre inférieur; enfin du bord des plus petites mailles s'échappent vers l'intérieur un ou plusieurs ramuscules qui se terminent librement dans l'aréole, souvent après s'être encore une fois divisés. A cette forme se rattachent, comme on sait, presque toutes les Dicotylédones, même à feuilles uninerves: Bruyère (*Erica*), Fabienne (*Fabiana*), Passerine (*Passerina*), etc., quelques Monocotylédones, comme les Dioscoréacées, les Aroïdées, le Smilace (*Smilax*), l'Hydrocharide (*Hydrocharis*), etc., les

gnètes (*Gnetum*), et certaines Fougères (types *Doodya*, *Phlebodium*, *Margina-ria*, etc.). Suivant la proportion des terminaisons libres, on y distingue plusieurs modifications. Tantôt toutes les branches des divers ordres sont anastomosées, et il n'y a de terminaison libre qu'à la pointe même du limbe (Aroïdées, Hydrocharide, etc.); parfois même il n'y en a pas du tout, comme dans certaines feuilles grasses : Ficoïde (*Mesembrianthemum*), Joubarbe (*Sempervivum*). Tantôt il y a des terminaisons libres à l'intérieur des mailles, pas à la périphérie. L'extrême bord de la feuille est occupé par un faisceau formé par la réunion de tous les côtés externes des mailles marginales, et ce faisceau marginal ne se ramifie pas vers l'extérieur : Buis (*Buxus*), Chêne (*Quercus*), Figuier (*Ficus*), Psoralée (*Psoralea*), etc.; il en est ainsi dans un grand nombre de feuilles coriaces à bord entier. Tantôt enfin il y a des terminaisons à la fois à l'intérieur des mailles et vers la périphérie, où elles correspondent aux dents du limbe (Fougères, Smilace, Dioscorée, beaucoup de Dicotylédones : Cupulifères, Orme, Capucine, etc.); le plus souvent, chez ces dernières, les branches libres partent d'un faisceau marginal : Pavot (*Papaver*), Chou (*Brassica*), Primevère (*Primula*), Courge (*Cucurbita*), Fuchsia (*Fuchsia*), etc.

Quand le limbe est mince, les nervures s'y ramifient dans un seul plan; il n'en est plus de même quand il est épais. Ainsi, la feuille de l'Agave (*Agave*) a dans son épaisseur plusieurs rangées de faisceaux anastomosés, et une autre rangée tout autour dans sa couche périphérique; dans la feuille des Ficoïdes (*Mesembrianthemum*) et des Joubarbes (*Sempervivum*), les faisceaux qui courent dans la zone moyenne envoient de tous les côtés des branches anastomosées en réseau, qui parviennent jusqu'à la périphérie; chez les Crassules (*Crassula*), il part de ce réseau périphérique des rameaux qui viennent se terminer librement à la surface.

Étudions maintenant de plus près les terminaisons libres. Avant de se terminer, le dernier ramuscule libre se montre composé, comme les derniers ramuscules anastomosés, d'un ou de quelques vaisseaux fermés à cellules courtes, munies d'anneaux rapprochés, d'une spire à tours serrés, ou d'un étroit réseau d'épaississement (fig. 555). A son extrémité même, le vaisseau s'arrête simplement, sa dernière cellule vasculaire appuyant contre une cellule de parenchyme son sommet coupé obliquement ou à angle droit; ou bien le ramuscule se renfle en massue en dilatant ou en multipliant ses dernières cellules vasculaires. Les cellules du parenchyme vert qui entourent l'extrémité du ramuscule sont simplement un peu plus allongées et plus inti-

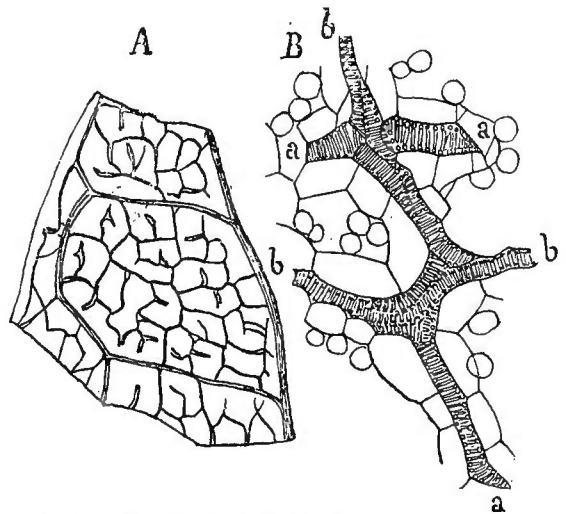


Fig. 555. — Feuille de Psoralée (*Psoralea bituminosa*). A, fragment d'une foliole montrant les dernières terminaisons des nervures, les unes dans les mailles, les autres vers le bord, à gauche. B, portion d'une coupe parallèle à la surface; les vaisseaux annelés se terminent librement en *a*; ils sont coupés en *b b*; une gaine de larges cellules à chlorophylle les entoure (d'après de Bary).

mement unies entre elles que les autres. Rarement les vaisseaux y sont bordés d'une gaine de fibres scléreuses (*Rhapis*, *Vanda*). Ils sont toujours enveloppés d'un endoderme.

Ce sont là les terminaisons ordinaires ; mais quand les ramuscules viennent se terminer au-dessous de portions d'épiderme affectées à la sécrétion ou munies de stomates aquifères, ils offrent quelques caractères particuliers.

Le limbe de la feuille des Rossolis (*Drosera*) a, comme on sait (p. 290 et p. 329, fig. 139), son bord et toute sa face supérieure garnis de lobes filiformes,

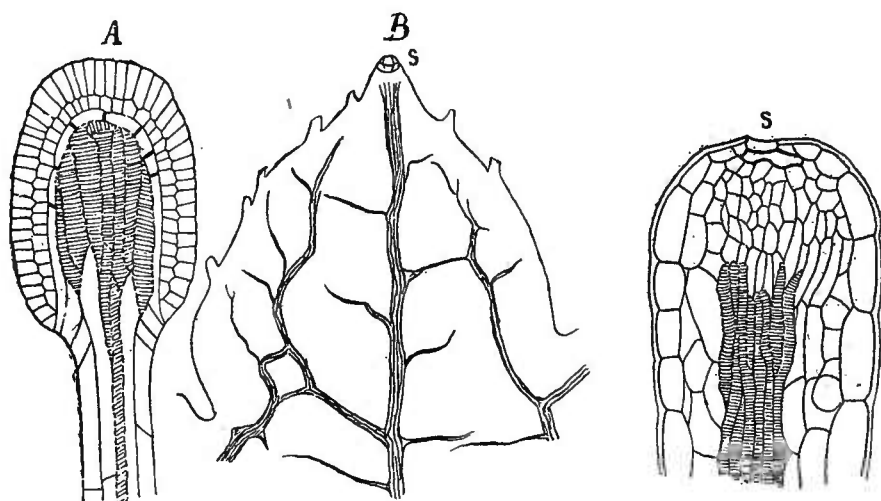


Fig. 556. — A, extrémité d'un lobe dressé sur la face supérieure de la feuille du Rossolis (*Drosera rotundifolia*), en section longitudinale. — B, contour d'une dent de la feuille de la Primevère (*Primula sinensis*), avec ses nervures ; le faisceau principal se termine sous un stomate aquifère s. — C, section longitudinale, perpendiculaire à la surface, de l'extrémité de cette dent ; terminaison du paquet de vaisseaux annelés sous un groupe de petites cellules polyédriques, qui confine à la chambre sous-stomatique du stomate aquifère (d'après de Bary).

renflés en massue au sommet (fig. 556, A). Du réseau de nervures du limbe, chaque lobe supérieur reçoit un vaisseau spiralé, entouré d'abord par une assise de cellules longues, puis par l'épiderme ; dans le renflement, le vaisseau se prolonge par un groupe ovale de cellules vasculaires spiralées et réticulées. Ce groupe est entouré de trois rangs de cellules ; les plus externes sécrètent le liquide glutineux dont on connaît les propriétés (p. 329).

La plupart des ramuscules qui se terminent sous des stomates aquifères sont composés d'un certain nombre de vaisseaux fermés, entremêlés de cellules longues à parois minces (fig. 556, B et C). Arrivés au voisinage de l'épiderme, les vaisseaux divergent et se terminent ; en même temps, les cellules interposées augmentent de nombre et passent peu à peu à un groupe de petites cellules à parois minces, qui recouvre les terminaisons des vaisseaux, et se trouve lui-même recouvert directement par l'épiderme. Tantôt chaque ramuscule a son groupe propre de petites cellules, comme dans les dents du limbe de la Fuchsia (*Fuchsia*), de la Primevère (*Primula sinensis*) (fig. 556, B et C), de la Courge (*Cucurbita*), etc., et dans les plages stomatiformes des Crassulées (*Crassula*), etc. Tantôt plusieurs ramuscules convergent et s'épanouissent dans un massif commun (fig. 557), comme dans le Pavot (*Papaver*), le Chou (*Brassica*), la Capucine (*Tropæolum*), etc. Dans l'un et l'autre cas, on trouve souvent rapprochés côte à côte plusieurs de ces massifs terminaux.

Ceux-ci sont quelquefois très différenciés et très nettement séparés du paren-

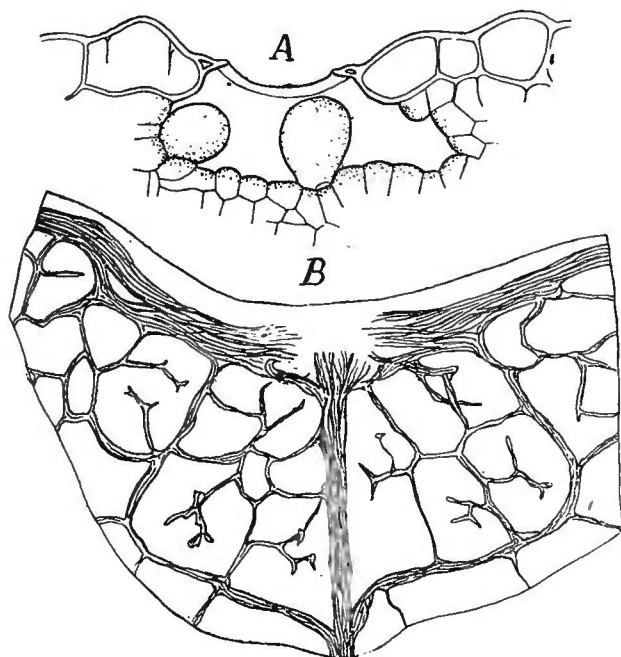


Fig. 557. — Capucine (*Tropaeolum majus*). *B*, marche des nervures dans un sinus du bord de la feuille; les trois faisceaux principaux confluent sous un stomate aquifère. — *A*, coupe longitudinale à travers ce stomate aquifère; on voit quelques-unes des cellules polyédriques, interposées entre les extrémités des faisceaux et la chambre sous-stomatique, faire saillie dans cette chambre en forme de papilles (d'après de Bary).

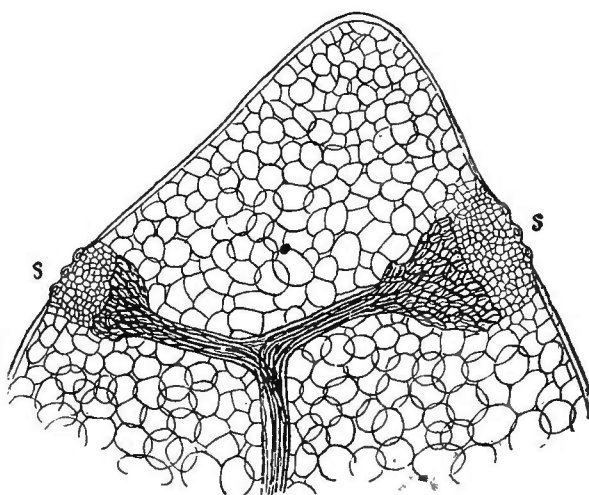


Fig. 558. — Section longitudinale, perpendiculaire à la surface, d'une dent de la feuille de la Crassule en arbre (*Crassula arborescens*). La terminaison très dilatée du bois des faisceaux s'applique contre un massif de petites cellules, surmonté d'un groupe de stomates aquifères *s* (d'après de Bary).

chyme vert environnant; leurs cellules sont beaucoup plus petites et remplies d'un liquide incolore. Il en est ainsi chez certains Saxifrages (*Saxifraga*), Cras-

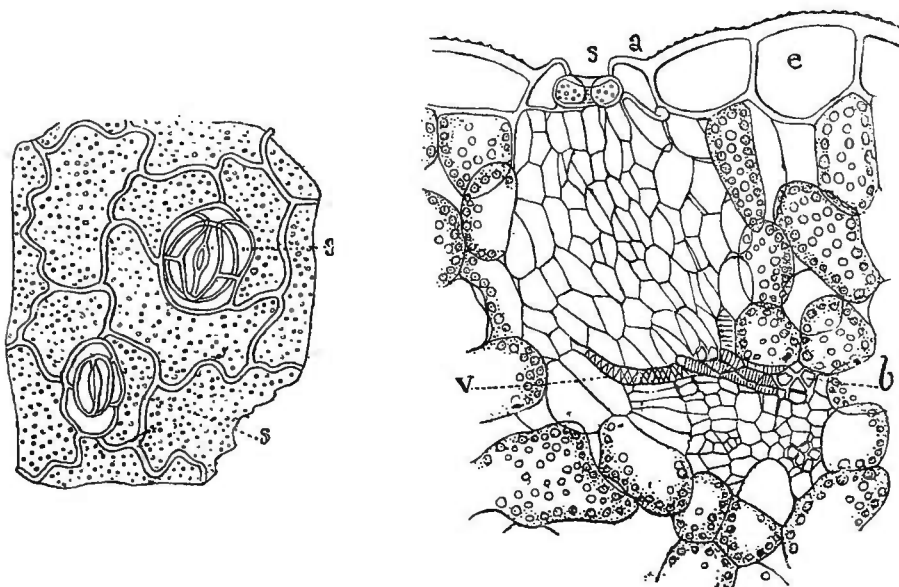


Fig. 559. — Rochée (*Rochea coccinea*). A gauche, un lambeau d'épiderme avec un stomate aquifère en haut, et un stomate aérifère en bas. A droite, une section de la feuille, perpendiculaire à la surface, passant par un stomate aquifère *s*; *b*, bois d'une fine nervure; *v*, terminaison des vaisseaux spiralés sous le massif de cellules aquifères incolores (d'après de Bary).

sules (*Crassula*) (fig. 558) et Figuiers (*Ficus*), avec plusieurs stomates aquifères

sur chaque massif, et dans les Rochées (*Rochea*) (fig. 559), avec un seul stomate aquifère. Ailleurs, au contraire, ils sont moins différenciés et passent peu à peu sur les bords au parenchyme ambiant : Fuchsia (*Fuchsia*), Pavot (*Papaver*), Primevère (*Primula*), Chou (*Brassica*), Capucine (*Tropæolum*), etc.

Dans les Conifères, le limbe de la feuille est traversé ordinairement par une seule nervure médiane, partagée en deux moitiés dans les Pinées (fig. 548), quelquefois par plusieurs nervures équivalentes. Ces nervures se terminent au sommet à la manière ordinaire; mais en outre, dans toute leur longueur, le bois du faisceau envoie de chaque côté, dans le parenchyme péryclicque incolore qui l'entoure, une lame de courtes cellules vasculaires munies de ponctuations aréolées (fig. 549) et parfois aussi de spires, comme dans l'If (*Taxus*), etc. Cette lame vasculaire est destinée évidemment à remplacer les ramuscules vasculaires absents. Chez les Pinées, les deux lames vasculaires se contournent dans le péricycle et tendent à se rejoindre au-dessous du liber du faisceau, comme dans le Sapin (*Abies*), etc.; ou bien elles se séparent en deux lamelles qui s'incurvent dans le péricycle, les unes au-dessus du bois, les autres au-dessous du liber, comme dans le Pin (*Pinus*), l'Épicéa (*Picea*), etc. Dans tous les cas, les lames vasculaires demeurent comprises dans le péricycle et sont séparées du parenchyme vert par l'endoderme.

Dans les Fougères à tige polystélisque, dans les Gunnères (*Gunnera*), etc., la feuille reçoit une ou plusieurs stèles, qui conservent dans le pétiole les mêmes caractères que dans la tige (p. 843). Mais dans le limbe, le liber disparaît à la face supérieure des nervures, qui repassent à l'état de faisceaux libéroligneux collatéraux.

On voit donc que si le pétiole de la feuille peut, suivant les plantes, présenter la structure monostélisque, astélisque ou polystélisque, le limbe est toujours astélisque.

**Stéréome de la feuille.** — Dans le pétiole, les divers tissus qui composent le stéréome affectent, vis-à-vis des faisceaux libéroligneux, du parenchyme et de l'épiderme, les mêmes dispositions que dans la tige. Après ce qui en a été dit en général à la p. 651, et en particulier au sujet de la tige à la p. 768, il est superflu d'y revenir ici. Il suffit de remarquer que le stéréome du pétiole, est, comme l'appareil conducteur, disposé symétriquement par rapport à un plan.

Dans le limbe, les nervures principales ont leur stéréome disposé comme dans le pétiole. Quand chaque nervure est accompagnée, en haut et en bas, d'un faisceau sous-épidermique de sclérenchyme, si la feuille est mince, il arrive souvent que ces deux faisceaux de fibres s'unissent avec le faisceau libéroligneux en une lame qui cloisonne le limbe d'un épiderme à l'autre (fig. 551 et 554). Le parenchyme vert se réduit alors à une série de bandes ou d'îlots remplissant les compartiments, comme on le voit parmi les Monocotylédones chez les Cypéracées, les Typhacées, les Palmiers, etc., et parmi les Dicotylédones chez le Laurier (*Laurus*), le Théophrastier (*Theophrasta*), le Romarin (*Rosmarinus*), etc.

Le parenchyme aussi a son stéréome. Ce sont le plus souvent des faisceaux sous-épidermiques de sclérenchyme qui, à partir de l'épiderme, s'avancent

plus ou moins profondément en forme de rubans dans le parenchyme vert, ou bien des faisceaux profonds disposés dans la couche moyenne (Marantées, Palmiers, *Dracæna*, *Pandanus*, *Welwitschia*, etc.). Ailleurs, c'est une couche continue de sclérenchyme sous-épidermique (fig. 548 et 560), interrompue seulement aux stomates (beaucoup de feuilles coriaces de Broméliacées : *Bromelia*, *Billbergia*, *Ananassa*, etc.; quelques Orchidées : *Vanda furva*, *Renanthera coccinea*, etc.; diverses Cycadées : *Cycas*, *Encephalartos*, etc.; la plupart des feuilles coriaces des Conifères; *Jacquinia ruscifolia*, *Olea*, *Theophrasta*, etc.). Ailleurs encore, ce sont des fibres isolées, simples ou rameuses, disséminées dans la couche dense du parenchyme (Cycadées, diverses Conifères : *Cunninghamia*, etc., Gnétacées, *Camellia*, p. 631, fig. 428, *Fagraea*, *Olea*, *Statice*; certaines Protéacées, etc.); ou bien des poils internes remplissant les interstices de la couche lacuneuse, tantôt simples et munis de spires d'épaississement qui les font ressembler à des cellules vasculaires déroulables (*Crinum*, fig. 437, p. 646), tantôt scléreux et ramifiés (Monstérées, fig. 317, p. 469 et fig. 436, p. 646, Nymphéacées, fig. 435, p. 645, *Limnanthemum*, *Rhizophora*, etc.).

**Appareil sécréteur de la feuille.** — Les diverses formes du tissu sécréteur, notamment les cellules laticifères et les canaux sécréteurs, sont très abondam-

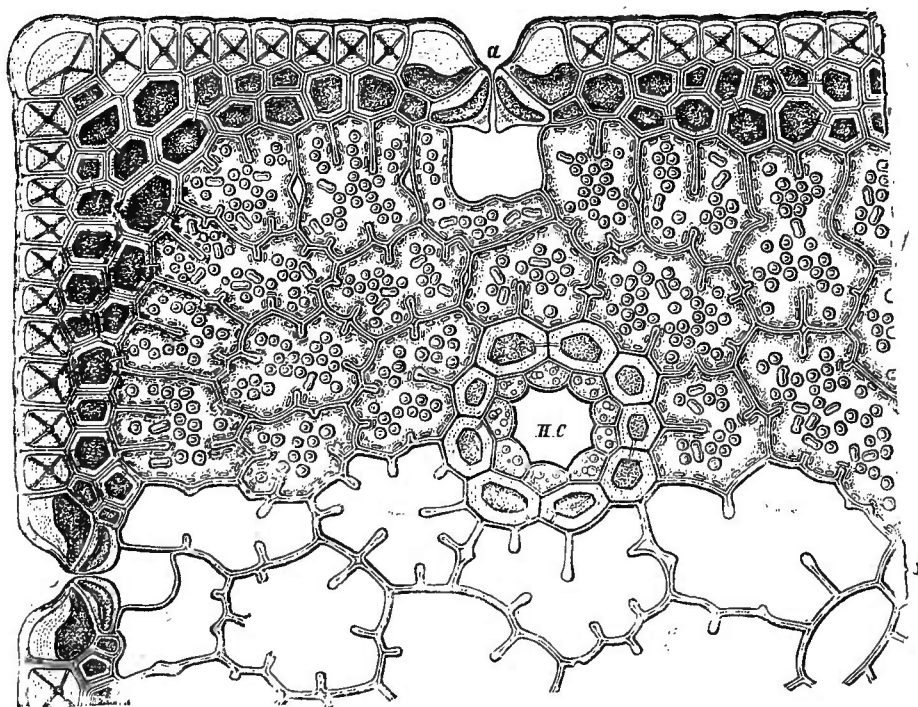


Fig. 560. — Section transversale de la feuille du Pin (*Pinus Laricio*). L'épiderme scléreux est consolidé par une couche sous-épidermique de sclérenchyme, interrompue en *a* aux stomates; *hc*, canal sécréteur, entouré d'une gaine de fibres; la membrane des cellules du parenchyme vert envoie des replis vers l'intérieur (d'après Kny).

ment développées dans les feuilles des plantes qui les possèdent dans la tige (fig. 548 et 560).

D'une façon générale, l'appareil sécréteur affecte dans la feuille, par rapport aux faisceaux libéroligneux et au parenchyme ambiant, la même disposition essentielle que dans la tige. Après ce qui en a été dit à la p. 768, il est donc

inutile d'y revenir ici. Pourtant, on y trouve quelquefois des différences. Par exemple, la feuille des Millepertuis (*Hypericum*) a dans son parenchyme des poches oléifères qui, chez la plupart de ces plantes, manquent à l'écorce de la tige. Inversement, le faisceau libéroligneux de la feuille des Pins (*Pinus*) (fig. 548) n'a pas dans son bois le canal résinifère que renferme le bois des faisceaux de la tige. D'autre part, les canaux sécréteurs de l'écorce de la tige et du pétiole se découpent quelquefois dans le limbe en petites poches sécrétrices isolées et disséminées, comme on le voit dans le Tagète (*Tagetes*), la Mammée (*Mammea*), etc.

**Structure de la gaine, des stipules et de la ligule (1).** — La gaine a essentiellement la même structure que le limbe ; les faisceaux libéroligneux y sont toujours disposés en un arc largement ouvert tournant leur liber en dehors, leur bois en dedans.

Les stipules aussi, qu'elles soient libres ou concrescents, partagent la structure du limbe ; les faisceaux libéroligneux, qui en constituent les nervures et dont on déterminera plus loin le mode d'insertion, sont orientés comme ceux du limbe, liber en dessous ou en dehors, bois en dessus ou en dedans.

Il en est de même de la ligule, qui n'est en somme qu'un prolongement de la gaine au-dessus du limbe ; les faisceaux libéroligneux, quand ils y sont développés, y sont orientés comme ceux du limbe.

**Structure de la feuille des Mousses.** — C'est chez les Mousses et chez les

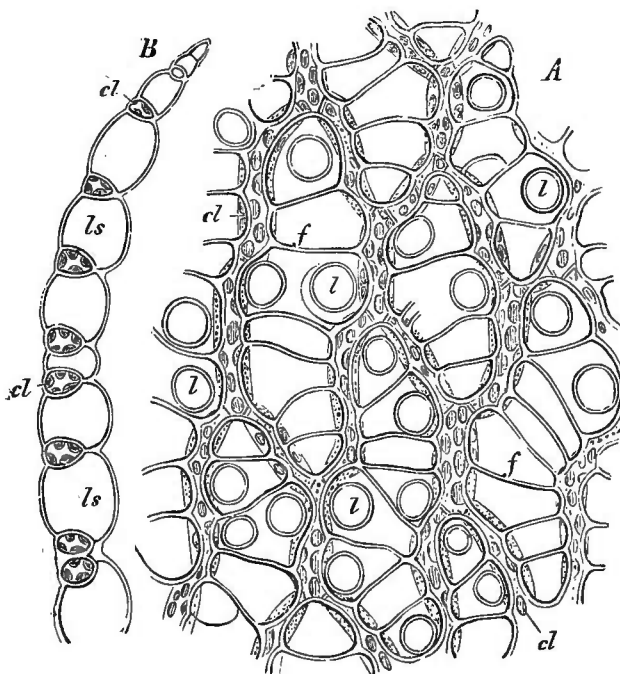


Fig. 561. — Sphaigne (*Sphagnum acutifolium*). A, une portion de la surface de la feuille, vue d'en haut ; *cl*, cellules tubuleuses à chlorophylle ; *f*, les rubans spirales, *l*, les trous des grandes cellules vides. B, section transversale de la feuille : *cl*, petites cellules vertes ; *ls*, grandes cellules incolores (Sachs).

Hépatiques feuillées que la structure de la feuille atteint sa plus grande simplicité. Elle s'y réduit quelquefois à une simple assise de cellules vertes, comme dans les Hépatiques, dans la Fontinale (*Fontinalis*), etc. ; mais le plus souvent, on y voit une nervure médiane formée de plusieurs épaisseurs de cellules, tandis que les deux moitiés du limbe n'ont qu'une seule assise. Cette nervure médiane est parfois composée de cellules allongées et toutes semblables, mais souvent elle se différencie et l'on y distingue notamment un faisceau de cellules étroites et à parois minces, qui descend dans la tige et vient s'unir à son cylindre central : Splachne (*Splachnum*), Voitie (*Voitia*), etc. Le

(1) Colomb : *Recherches sur les stipules* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VI, 1887).



limbe comprend parfois dans toute son étendue plusieurs épaisseurs de cellules, comme dans les Leucobryes (*Leucobryum*).

Abstraction faite de la nervure, le limbe est formé ordinairement de cellules toutes semblables. Dans les Sphaignes (*Sphagnum*) et les Leucobryes (*Leucobryum*), au contraire, il se différencie en cellules incolores et en cellules vertes. Dans les Sphaignes, par exemple (fig. 561), on y voit de grandes et larges cellules en forme de losange et des cellules étroites, tubuleuses, reliées ensemble en un réseau dont les mailles encadrent les premières. Les larges cellules sont incolores; leur membrane, munie de rubans spiralés, étroits et lâchement enroulés, offre de grandes punctuations bordées chacune par un anneau d'épaississement et dans toute l'étendue desquelles elle ne tarde pas à se résorber; il en résulte de grands trous circulaires dans la paroi de ces cellules, qui désormais sont mortes. Les cellules étroites sont remplies de grains de chlorophylle et ont leur membrane lisse; elles constituent le tissu assimilateur et vivant de la feuille, tissu dont la surface totale est moindre que celle du tissu incolore et inactif.

## § 2

### Origine de la structure primaire de la feuille.

On sait que la feuille a une croissance terminale presque toujours très limitée, et que c'est par une croissance intercalaire diversement localisée qu'elle acquiert sa dimension et sa forme définitives (p. 295).

**Croissance terminale de la feuille.** — La croissance terminale limitée de la feuille s'opère, comme la croissance terminale illimitée de la tige, tantôt par une cellule mère unique (Muscinées, Cryptogames vasculaires), tantôt par un groupe de cellules mères (Phanérogames).

La jeune feuille des Mousses, par exemple, croît à l'aide d'une cellule mère terminale en forme de coin, qui, par des cloisons perpendiculaires à la surface du limbe, découpe à droite et à gauche deux séries de segments alternes qui se cloisonnent ultérieurement.

La jeune feuille du Cornifle (*Ceratophyllum demersum*), au contraire, croît par un groupe de deux cellules mères superposées. La supérieure a la forme d'un prisme triangulaire et découpe trois séries de segments, qui ne se divisent que par des cloisons perpendiculaires à la surface pour former l'épiderme. L'inférieure a la forme d'une pyramide à trois faces dont le sommet est tourné vers le bas et découpe trois séries de segments qui s'empilent; en se cloisonnant en divers sens, ces segments produisent un méristème dont la différenciation ultérieure donne naissance, d'une part, au parenchyme, de l'autre aux nervures. La même chose a lieu dans l'Élodée (*Elodea canadensis*) (fig. 562), avec cette différence que les segmentations de la cellule mère inférieure ne produisent que la nervure médiane et que l'épiderme formé par la cellule mère supérieure constitue tout le reste du limbe (1).

(1) Haberlandt : Mittheilungen des nat. Ver. f. Steiermark, Graz, 1881.

**Croissance intercalaire de la feuille. Ordre d'apparition des premiers vaisseaux (1).** — Lorsque la production des segments, c'est-à-dire la croissance terminale est épuisée, le cloisonnement ultérieur du méristème, d'où résulte la croissance intercalaire, suit, comme il a été dit à la p. 296, une marche différente suivant les cas. Parfois simultanée, cette marche est le plus souvent successive : basifuge, basipète ou mixte. Le passage des tissus à l'état définitif, notamment l'apparition des premiers vaisseaux dans le bois des nervures, s'opère naturellement dans le même ordre. Mais il y a lieu de distinguer ici entre la formation des parties latérales et la croissance ultérieure de ces parties. Prenons pour exemple une feuille composée pennée, produisant ses folioles de la base au sommet. Si ces folioles s'accroissent plus tard dans l'ordre où elles sont nées, c'est aussi de la base au sommet qu'apparaissent les premiers vaisseaux dans leurs nervures ; mais si, au contraire, elles s'accroissent plus tard dans un ordre différent, suivant le mode mixte par exemple, c'est aussi dans cet ordre qu'y apparaissent les premiers vaisseaux, comme on le voit dans le Galège (*Galega*), l'Astragale (*Astragalus*), etc. En un mot, l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux est déterminé par la croissance et non par la naissance des folioles.

Réciproquement, la direction longitudinale suivant laquelle s'épaississent et se lignifient les premiers vaisseaux, caractère facile à constater, sera utilement employée pour déterminer, dans chaque cas particulier, la marche longitudinale de la croissance intercalaire de la feuille, au moins dans sa phase dernière.

En largeur, la différenciation progresse ordinairement de la nervure médiane aux latérales de plus en plus éloignées ; mais quelquefois c'est l'inverse, et c'est dans la nervure médiane que les vaisseaux apparaissent en dernier lieu, comme dans l'Iride (*Iris*).

### § 3

#### Origine et mode d'insertion des feuilles sur la tige.

Connaissant la structure de la feuille et comment cette structure s'édifie au sommet, il reste à chercher où et comment ce sommet lui-même prend naissance sur la tige ou sur ses branches, et comment, une fois parvenue à l'état définitif, la feuille établit ses divers tissus en continuité avec ceux de la tige ou de la branche qui la porte ?

**Origine de la feuille (2).** — La feuille prend naissance au flanc de la tige, près de l'extrémité, de la même manière qu'elle poursuit ensuite sa croissance terminale, c'est-à-dire tantôt par une seule cellule mère, comme dans les Cryptogames, tantôt par un groupe de cellules mères, comme dans les Phanérogames.

(1) Trécul : *Ordre d'apparition des premiers vaisseaux* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, t. XII, p. 251, 1881).

(2) Voir les divers mémoires cités à la p. 758, auxquels il faut ajouter : Warming : *Recherches sur la ramification des Phanérogames* (Vidensk. Selsk. Skr. t. X, en danois, avec résumé français, Copenhague, 1872).

Ainsi dans les Mousses (fig. 510, p. 773), la portion externe de chacun des segments qui s'empilent pour former la tige se sépare du reste par une cloison et devient la cellule mère de la feuille ; celle-ci se découpe, comme il a été dit plus haut, par des cloisons latérales alternatives, pour former les deux séries de segments du limbe. Il en est de même dans les Prêles (fig. 511, p. 774) et dans les Fougères.

Dans le Cornifle (*Ceratophyllum demersum*), au contraire, la feuille prend naissance par deux cellules superposées, l'externe appartenant à l'épiderme de la tige, l'interne à l'assise périphérique de l'écorce. La première, en se divisant suivant trois directions perpendiculairement à la surface, donne l'épiderme de la feuille, qui continue directement celui de la tige. La seconde produit tout le tissu intérieur, différencié plus tard en un parenchyme qui continue le parenchyme cortical de la tige, et en faisceaux qui se relie à travers l'écorce à ceux du cylindre central de la tige.

Dans l'Elodée (*Elodea canadensis*) (fig. 562), la feuille naît aussi du flanc de

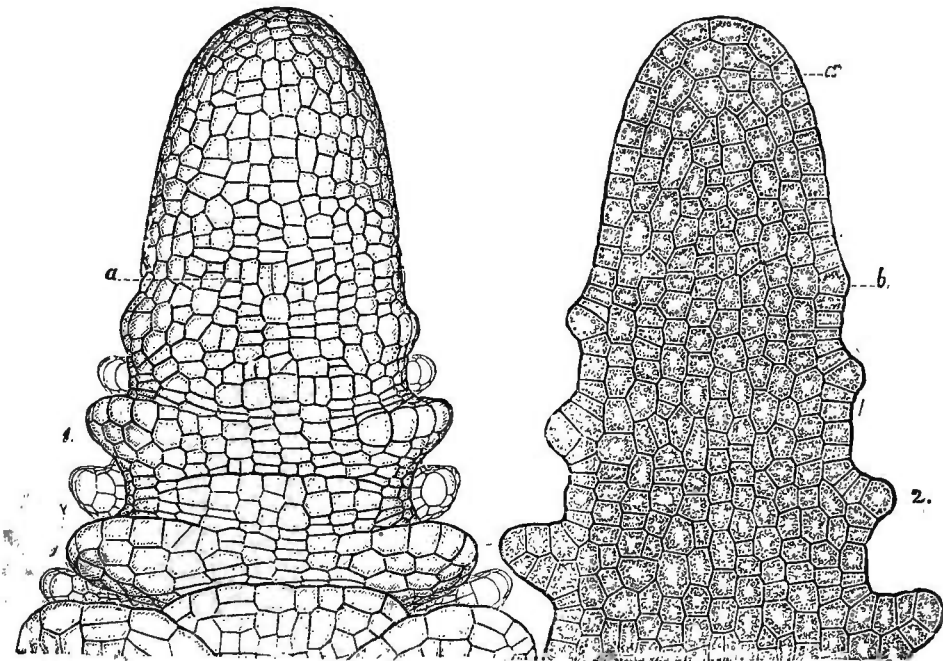


Fig. 562. — Extrémité de la tige de l'Elodée (*Elodea canadensis*) : à gauche, vue de face ; à droite, en section longitudinale axiale ; b, cellule épidermique qui produit la feuille ; 1, 2, états plus avancés (d'après Kny).

la tige par deux cellules mères ; mais l'interne ne produit, en se cloisonnant, que la nervure médiane, tandis que l'externe, bientôt subdivisée en un arc transversal, produit le double épiderme qui forme ici tout le reste du limbe.

Dans les autres Phanérogames où ce phénomène a été étudié, le groupe de cellules initiales de la feuille comprend un certain nombre de cellules épidermiques et un certain nombre de cellules corticales sous-jacentes. Les premières ne donnent que l'épiderme ; les autres donnent à la fois le parenchyme et les faisceaux. Mais peut-être une étude plus approfondie montrera-t-elle qu'ici aussi le groupe des cellules épidermiques procède d'une cellule mère centrale, et qu'il en est de même pour le groupe sous-épidermique. Le cas serait ainsi ramené à celui du Cornifle (*Ceratophyllum*).

**Insertion de la feuille sur la tige.** — L'épiderme de la tige se continue, on l'a vu, directement sur la feuille. L'écorce de la tige se prolonge aussi dans la feuille, dont elle forme le parenchyme. Comment se comportent les faisceaux libéroligneux de la tige en s'incurvant au nœud pour entrer dans la feuille ? Après leur sortie du cylindre central, ils peuvent traverser l'écorce sans se diviser ni se réunir, et entrer directement et indépendamment dans la feuille ; mais ils peuvent aussi, en passant à travers l'écorce, se ramifier ou s'unir de diverses façons, de manière que la base de la feuille contienne plus ou moins de faisceaux qu'il n'en est sorti du cylindre central. Ce dernier cas est évidemment le seul qui exige quelques explications.

Quand la feuille tire du cylindre central plusieurs faisceaux, ceux-ci s'unissent parfois entre eux dans l'intérieur de l'écorce par une anastomose transverse en forme d'arc. De cet arc partent ensuite, en même nombre ou en nombre différent, les faisceaux qui entrent dans la feuille. Cette union s'observe tout aussi bien dans des feuilles isolées : Gesse (*Lathyrus*), Violette (*Viola*), Platane (*Platanus*), etc., que dans des feuilles verticillées : Garance (*Rubia*), Gaillet (*Galium*), Valériane (*Valeriana*), Sureau (*Sambucus*), Scabieuse (*Scabiosa*), Dahlie (*Dahlia*), Bident (*Bidens*), Houblon (*Humulus*), Calycanthe (*Calycanthus*), etc.

Ailleurs, les faisceaux foliaires, en traversant plus ou moins obliquement l'écorce, émettent des branches descendantes, qui se ramifient plus ou moins fréquemment et s'anastomosent en réseau à l'intérieur du parenchyme cortical, à la façon des nervures dans le parenchyme des feuilles : certaines Cytathéacées, Gesse (*Lathyrus*), Salicorne (*Salicornia*), diverses Ficoïdes (*Mesembrianthemum*), certaines Cactées, comme l'Epiphyllé (*Epiphyllum*), le Cierge (*Cereus*), la Mamillaire (*Mamillaria*), le Rhipsalide (*Rhipsalis*), etc.

Les faisceaux qui se rendent aux stipules se détachent des faisceaux foliaires pendant leur trajet dans l'écorce, sous forme de branches latérales : Prunier (*Prunus*), Passiflore (*Passiflora*), Capucine (*Tropæolum*), Luzerne (*Medicago*), Liriodendron (*Liriodendron*), Chêne (*Quercus*), etc. ; ou bien ils s'échappent de l'arc transverse formé par l'anastomose des faisceaux foliaires : Sureau (*Sambucus*), Garance (*Rubia*), Gaillet (*Galium*), etc.

Quand les feuilles sont verticillées, l'anastomose transverse corticale des faisceaux foliaires peut s'étendre, non seulement aux divers faisceaux d'une même feuille, mais encore d'une feuille à l'autre, comme dans le Houblon (*Humulus*) etc.

Rappelons enfin que, si l'insertion des faisceaux foliaires sur le cylindre central a lieu ordinairement tout entière au nœud même, elle se produit quelquefois tout entière un ou plusieurs nœuds plus bas, de manière que la feuille est concrétescente à la tige l'espace d'un ou de plusieurs entre-nœuds, comme dans la Casuarine (*Casuarina*), l'Epiphyllé (*Epiphyllum*), etc. ; ou bien elle s'opère en deux fois, partie au nœud même, partie un ou plusieurs nœuds plus bas (Viciées, Monstérées), etc.

## § 4

**Origine et mode d'insertion des racines et des tiges adventives sur la feuille (1).**

On a vu (p. 206) que la feuille produit souvent des racines dans des conditions accidentelles, notamment lorsqu'elle a été mutilée ou sectionnée. On sait aussi (p. 247) que la feuille peut donner naissance à des tiges soit normalement, soit accidentellement après mutilation ou fractionnement. Où et comment ces racines et ces tiges adventives naissent-elles dans la feuille et de quelle manière leurs divers tissus se rattachent-ils à ceux de ce membre ?

**Origine et mode d'insertion des racines sur la feuille.** — Dans les divers cas étudiés : Bryophylle (*Bryophyllum*), Bégonie (*Begonia*), Pépéromie, (*Peperomia*), Achimène (*Achimenes*), Renoncule (*Ranunculus*), etc., c'est dans l'intérieur de la feuille que la racine prend naissance ; elle est endogène. C'est aussi toujours des faisceaux libéroligneux qu'elle procède, de sorte que, pour s'échapper au dehors, elle perce le parenchyme et l'épiderme.

Au point où va se former une racine, un arc de cellules appartenant au péricycle propre du faisceau et situé d'ordinaire sur son flanc, en face de la séparation du liber et du bois, accroît ses éléments et les cloisonne d'abord deux fois tangentiellement pour séparer les trois régions avec leurs initiales. Puis la croissance et le cloisonnement continuent et il se forme bientôt un mamelon, d'abord hémisphérique, puis conique. C'est la jeune racine, dont les divers tissus ne tardent pas à se différencier. En même temps, l'arc d'endoderme superposé à l'arc rhizogène péricyclique, d'abord refoulé par le mamelon, est bientôt digéré par lui soit directement, soit après avoir pris quelques cloisons radiales. Après quoi, la jeune racine attaque de même et digère le parenchyme foliaire, pour paraître enfin au dehors. Il n'y a donc pas ici de poche digestive et cela tout aussi bien dans les plantes qui ont une poche dans les racines issues de la tige ou dans les radicules (Pépéromie, Achimène, etc.), que dans celles qui n'en ont pas (Bégonie, Bryophylle, etc.).

L'assise de cellules interposées au liber et au bois du faisceau, qui représente l'arc générateur du liber et du bois secondaires dans les faisceaux de la tige, accroît aussi ses éléments et les cloisonne de manière à produire une sorte de méristème secondaire. Plus tard ce méristème se différencie en vaisseaux et en tubes criblés, qui établissent le raccord des faisceaux ligneux et libériens de la racine avec le bois et le liber du faisceau foliaire.

En résumé, les racines adventives naissent dans les feuilles de la même manière et au même lieu que les racines latérales dans la tige, c'est-à-dire tout entières aux dépens du péricycle. La différence n'est que dans la dispo-

(1) Hansen : *Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen* (Abhandl. der Senkenb. Gesells., t. XII, Francfort, 1880); on y trouve l'indication des travaux antérieurs, notamment Regel (1876) et Beinling (1879). — Ph. Van Tieghem et H. Douliot : *Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VIII, p. 564, 1888).

sition du péricycle, qui, dans le limbe des feuilles, entoure toujours individuellement chaque faisceau ; encore s'efface-t-elle, comme on sait (p. 789), dans les tiges astéliques (Renoncule d'eau, etc.).

**Origine et mode d'insertion des tiges sur la feuille.** — Dans les diverses plantes étudiées sous ce rapport, les bourgeons adventifs naissent directement de la surface intacte de la feuille : Bégonie (*Begonia*), Streptocarpe (*Streptocarpus*), Bryophylle (*Bryophyllum*), Cardamine (*Cardamine*), Lis (*Lilium*), Jacinthe (*Hyacinthus*), Athérure (*Atherurus*), etc., ou se forment aux dépens des cellules vivantes situées immédiatement au-dessous du liège de cicatrisation qui recouvre la plaie, comme dans les boutures de feuilles de Pépéromie (*Peperomia*). Ils sont exogènes [dans le premier cas ; ils peuvent être encore considérés comme tels dans le second.

Sur le pétiole et le limbe des Bégonies, ce sont les cellules épidermiques seules qui se cloisonnent activement pour donner naissance au cône de méristème qui constitue la jeune tige et qui ne tarde pas à produire des feuilles sur ses flancs. Chaque cellule épidermique peut de la sorte produire une tige. Il paraît en être de même dans la Jacinthe. Dans le Bryophylle, la Cardamine, le Streptocarpe, etc., les cellules de l'épiderme et celles du parenchyme sous-jacent se cloisonnent à la fois ; les premières ne prennent que des cloisons perpendiculaires à la surface et ne forment que l'épiderme de la tige, qui continue celui de la feuille ; les autres se divisent en tous sens et, en se différenciant plus tard, donnent à la fois l'écorce et le cylindre central. Dans la Pépéromie et l'Achimène, enfin, c'est sous le liège de cicatrisation, aux dépens du parenchyme foliaire seul, que le cône de méristème prend naissance, pour se différencier plus tard en épiderme, écorce et cylindre central.

Dans tous les cas, la tige prend naissance indépendamment des nervures. Quand ses faisceaux libéroligneux sont différenciés, tantôt ils demeurent à leur base sans aucun rapport avec ceux de la feuille mère, ni par conséquent avec les racines adventives que ces derniers ont formées ; tantôt au contraire ils s'anastomosent avec l'un des faisceaux foliaires. Mais la jeune tige ne tarde pas à produire à sa base des racines qui lui appartiennent en propre et par lesquelles elle se nourrit directement. Après quoi, elle se sépare par une couche de liège, à la fois de la feuille mère et de son système de racines.

## § 5

### Structure secondaire de la feuille.

La structure primaire de la feuille se complique quelquefois par la formation de tissus secondaires. Bien que ces tissus nouveaux soient trop peu abondants pour provoquer dans le membre un notable épaissement, il est nécessaire de constater ici, d'une part, la possibilité de leur production, d'autre part, leur analogie complète avec ceux de la tige. Ils dérivent, en effet, comme ceux de la tige, de deux zones génératrices concentriques : l'externe, appartenant au parenchyme, forme un périderme et notamment du liège ; l'interne, située dans les faisceaux, produit du liber et du bois secondaires.

**Liège de la feuille.** — Dans les écailles des bourgeons des Conifères, du Marronnier (*Æsculus*) et de quelques autres arbres, on observe sous l'épiderme une couche plus ou moins épaisse de liège, qui renforce l'épiderme, de manière à assurer l'imperméabilité des écailles et par conséquent la protection des jeunes feuilles du bourgeon. Une semblable formation de liège a été signalée aussi dans quelques feuilles végétatives. Le pétiole des grandes feuilles du Terminalier (*Terminalia Catappa*), par exemple, est muni dans toute sa longueur d'une couche de liège composée de deux à quatre assises superposées et qui prend naissance, soit dans la rangée sous-épidermique du parenchyme, soit dans la seconde ou la troisième rangée. Il en est de même dans l'Hoyer (*Hoya carnosa*), dans le Simabe (*Simaba*), etc. Le limbe de ces feuilles demeure dépourvu de liège.

**Liber et bois secondaires de la feuille.** -- Dans certaines feuilles de Dicotylédones et de Gymnospermes, les faisceaux libéroligneux du pétiole, une fois leur différenciation terminée, conservent, entre le liber et le bois, un arc de cellules de parenchyme, qui bientôt redevient générateur et se cloisonne tangentiellement. Cet arc générateur forme, en dedans et en dehors, quelques rangées de cellules disposées régulièrement en séries radiales et en arcs concentriques. Elle se différencie, les externes en liber secondaire, notamment en tubes criblés, les internes en bois secondaire, notamment en vaisseaux. Le faible accroissement d'épaisseur du faisceau libéroligneux, qui résulte de cette intercalation, est racheté par une dilatation du parenchyme qui entoure les faisceaux ou qui leur est interposé. Les arcs générateurs des divers faisceaux ne confluent pas d'ordinaire, à travers les rayons qui les séparent, en une zone génératrice continue.

Le bois secondaire est plus développé dans le pétiole que dans le limbe, et, dans le pétiole lui-même, il est plus abondant dans les gros faisceaux que dans les petits. Dans les cas normaux, le jeu des arcs générateurs est de courte durée et, une fois que la feuille a pris sa grandeur définitive, les faisceaux ne s'y épaississent plus. Aussi le bois secondaire est-il d'autant plus développé que la feuille a une croissance plus lente.

**Mécanisme de la chute des feuilles (1).** — Aux tissus secondaires des feuilles se rattache le mécanisme de leur chute (voir p. 289). C'est en effet le plus souvent à la suite de la formation d'une lame transversale de méristème secondaire vers sa base, que la feuille caduque se détache et tombe.

A un certain moment, une assise transversale de cellules, coupant à la fois l'épiderme, le parenchyme conjonctif externe et interne, le parenchyme libérien et ligneux des faisceaux, devient génératrice. Elle se remplit d'un protoplasme plus abondant, acquiert des grains d'amidon tandis que le reste du pétiole en est dépourvu, et enfin se cloisonne à plusieurs reprises parallèlement à son plan. L'assise moyenne de la lame de méristème ainsi formée se résorbe ensuite et par là cette lame se trouve séparée en deux feuillettes dont les cellules s'arrondissent sur leurs faces libres et s'accroissent les unes vers

(1) Mohl : Botanische Zeitung, 1860, pp. 1, 132 et 273. — Bretfeld : Jahrbücher für wiss. Botanik; XII, 1880. — Ph. Van Tieghem et Guignard : Bulletin de la Soc. bot. de France, 28 juillet 1882.

les autres : l'un est entraîné par la feuille dans sa chute, l'autre tapisse la cicatrice laissée sur la tige. Les éléments morts : fibres, vaisseaux, tubes criblés, demeurent passifs dans le phénomène ; sous l'influence du poids de la feuille et de la pression mutuelle des cellules arrondies, ils se rompent simplement au point où ils traversent la couche séparatrice. Jamais d'ailleurs les cellules de cette couche ne se subérifient.

C'est de la même manière que les folioles d'une feuille composée se détachent du pétiole commun qui les porte et que les branches caduques de diverses sortes : rameaux végétatifs, pédicelles floraux et fructifères, etc., se séparent des parties persistantes de la tige.

Ordinairement le méristème séparateur n'apparaît que peu de temps avant la chute ; quelquefois cependant il se développe, au moins sur une partie de la section, plusieurs mois auparavant. Dans le Chicot (*Gymnocladus canadensis*), par exemple, il est déjà formé à travers tout le parenchyme inférieur du pétiole, avec son dépôt d'amidon et ses cloisons, à la fin de juin ; mais il ne se complète dans le parenchyme supérieur et à travers les faisceaux libéroligneux que peu de jours avant la chute.

Le plus souvent la lame séparatrice traverse les tissus à la base même de la feuille, de manière que la surface de la cicatrice continue directement celle de la tige. Quelquefois cependant elle s'établit un peu plus haut dans le pétiole, dont la base reste adhérente à la tige, comme chez divers Cytises (*Cytisus*), Ronces (*Rubus*), Oxalides (*Oxalis*), etc.

\* Le méristème séparateur est souvent le seul tissu secondaire qui se forme à la base de la feuille avant sa chute. Il en est ainsi dans toutes les folioles des feuilles composées, dans le pétiole primaire d'un grand nombre de ces feuilles : Fougères, Staphylier (*Staphylea*), Virgilier (*Virgilia*), Sumac (*Rhus*), etc., et dans beaucoup de feuilles simples : Ginkgo (*Ginkgo*), Hêtre (*Fagus*), Orme (*Ulmus*), Mûrier (*Morus*), Figuier (*Ficus*), Aristoloche (*Aristolochia*), Lilas (*Syringa*), Catalpe (*Catalpa*), Liriodendron (*Liriodendron*), Paulonier (*Paulownia*), etc. La blessure ne se cicatrise alors que plus tard, quelquefois par une simple dessiccation (Fougères, etc.), le plus souvent par la formation, au dessous de la surface, d'une couche de liège qui se raccorde latéralement avec le liège de la tige. Mais parfois aussi il en est autrement. Longtemps avant la formation du méristème séparateur, ou en même temps que lui s'il est très précoce, dès le mois de juin dans le Chicot (*Gymnocladus*), le Robinier (*Robinia*), etc., on voit à quelque distance au dessous de la place qu'il occupera se produire, par le cloisonnement d'une assise transversale de cellules devenues génératrices, une lame de méristème qui se différencie aussitôt de haut en bas en une couche de liège. Cette couche de liège se raccorde à la périphérie avec le liège de la tige ; vers le centre, elle s'avance jusqu'au contact des faisceaux, mais ne les traverse pas. Le bon accomplissement des fonctions de la feuille demeure donc assuré. Après la chute, il suffit alors de quelques cloisons dans les cellules du parenchyme ligneux et libérien pour clore la lame du liège et assurer immédiatement la cicatrisation complète de la plaie. Il en est ainsi dans les feuilles simples de Peuplier (*Populus*), Aulne (*Alnus*), Viorne (*Viburnum*), Chèvrefeuille (*Lonicera*), Vigne



(*Vitis*), Erable (*Acer*), Prunier (*Prunus*), etc., dans les feuilles composées de Noyer (*Juglans*), Ailante (*Ailantus*), Chicot (*Gymnocladus*), Robinier (*Robinia*), Cytise (*Cytisus*), Ronce (*Rubus*), Sureau (*Sambucus*), Marronnier (*Æsculus*), etc.

En résumé, il y a deux types à distinguer, suivant que la cicatrisation de la plaie par du liège se prépare longtemps avant la chute ou ne s'opère qu'après.

## SECTION II

### PHYSIOLOGIE INTERNE DE LA FEUILLE

#### § 6

#### Tension et fonctions internes de la feuille.

**Tension de la feuille.** — Comme la racine et la tige, la feuille possède une tension interne, qui résulte des tensions propres de ses divers tissus et appareils. Tant qu'elle est en voie de croissance, sa tension est forte et comparable en intensité à celle de la tige. Elle se produit d'ailleurs dans le même sens. On s'assure, en effet, sur des pétioles de Bette (*Beta*), Rhubarbe (*Rheum*), Philodendre (*Philodendron*), etc., que l'épiderme, le parenchyme externe ou inférieur et les faisceaux se raccourcissent après leur isolement, tandis que le parenchyme interne ou supérieur, au contraire, s'allonge. Tout ce qui a été dit plus haut (p. 831) de la tension longitudinale de la tige, ainsi que de sa périodicité diurne, s'applique donc à la feuille, et il est inutile d'y revenir.

Remarquons seulement que dans les feuilles douées de mouvement spontanés, nyctitropiques ou provoqués (Papilionacées, Mimosées, Oxalidées, etc.), l'état de tension persiste indéfiniment dans les renflements moteurs. Longtemps après que le pétiole et le limbe ont cessé de croître et perdu toute tension, les renflements moteurs, en effet, conservent la faculté de se raccourcir ou de s'allonger inégalement sur les deux faces; ils peuvent, par conséquent, se courber vers le haut ou vers le bas, sous l'influence de certaines causes externes ou internes, ainsi qu'il a été expliqué à la p. 301 pour les mouvements périodiques spontanés, à la p. 321 pour les mouvements de veille et de sommeil et à la p. 327 pour les mouvements provoqués par une action mécanique. La périodicité journalière des mouvements de veille et de sommeil atteste une oscillation analogue dans l'intensité de la tension des renflements moteurs; comme pour la tige, cette oscillation est due aux variations semblables de la quantité d'eau contenue dans la plante aux différentes heures du jour.

**Fonctions internes de la feuille.** — Soutenir ses diverses parties et notamment son limbe dans la direction que lui ont imprimée les forces naturelles (p. 831); conduire, depuis l'insertion du pétiole sur la tige jusque dans les profondeurs du parenchyme du limbe, le liquide venu du sol, la sève ascendante, qui a traversé la racine et la tige; transformer ce liquide, d'abord par la chlorovaporisation, qui lui fait perdre beaucoup d'eau, puis par l'assimilation du carbone, qui y introduit divers composés ternaires, notamment des hydrates de

carbone, et l'amener ainsi à un état où il prend le nom de *sève élaborée*; ramener enfin cette sève élaborée, depuis le parenchyme du limbe où elle a pris naissance, jusqu'à la tige, qui la distribue ensuite, comme on l'a vu, aux lieux d'utilisation ou de mise en réserve : telles sont les principales fonctions internes de la feuille. De toutes, la plus importante est sans contredit la transformation de la sève ascendante en sève élaborée, résultat immédiat de la chlorovaporisation et de l'assimilation du carbone, qui sont ses deux plus importantes fonctions externes. Il y faut ajouter les fonctions accessoires que la feuille remplit, soit, quand elle est ordinaire, comme de contribuer à la sécrétion, soit, quand elle subit une différenciation secondaire, comme de servir de réservoir nutritif pour les développements ultérieurs.

**Soutien.** — La feuille se soutient par son stéréome, disposé, comme il a été dit, p. 856, de diverses manières, mais toujours de façon à supporter le mieux possible dans chaque cas particulier la charge qui lui est appliquée. La croissance intercalaire y étant d'assez longue durée, on comprend pourquoi le stéréome y est très fréquemment, non du sclérenchyme, tissu mort et incapable d'extension, mais du parenchyme scléreux et surtout du collenchyme, tissu vivant capable de s'allonger pour suivre la croissance du membre.

**Transport de la sève ascendante.** — En affluant dans la feuille, la sève ascendante poursuit simplement la voie qu'elle a parcourue dans la tige et c'est par les vaisseaux du bois, situés dans la moitié supérieure de chaque nervure et constituant seuls les terminaisons de leurs derniers ramuscules (p. 853), qu'elle se répand dans toutes les parties du limbe. S'il y a chlorovaporisation active, le parenchyme soutire la sève de ces vaisseaux, notamment aux extrémités libres ou anastomosées des plus fines nervures, ce qui permet un écoulement continu. C'est aux dépens du liquide ainsi amené dans le parenchyme, que la chlorovaporisation s'exerce sur toutes les faces libres des cellules et que la vapeur d'eau s'accumule dans les méats et lacunes, pour se dégager ensuite au dehors par les stomates aérifères. Si la chlorovaporisation est arrêtée, le liquide s'amasse d'abord sous pression dans les vaisseaux, notamment dans les extrémités souvent dilatées en réservoirs aquifères de leurs derniers ramuscules, puis l'excès s'échappe à l'état liquide par les stomates aquifères, en filtrant peu à peu à travers le petit massif de tissu incolore situé au-dessous de ces organes (voir p. 854, fig. 556 à 559).

**Transformation de la sève ascendante en sève élaborée.** — A mesure qu'elle se concentre ainsi par la chlorovaporisation, la sève ascendante reçoit en dissolution d'abord les hydrates de carbone qui sont les produits directs de l'assimilation du carbone et de sa fixation sur les éléments de l'eau (p. 173 et p. 324), puis le glucose qui résulte de l'hydratation et du dédoublement de l'amidon mis en réserve dans les chloroleucites (p. 182 et p. 666). D'autre part, la sève ascendante a amené dans la feuille de l'azote à l'état d'acide nitrique et d'ammoniaque, puisé dans le sol par les racines sous forme de nitrates ou de sels ammoniacaux. Le glucose se combine à l'acide nitrique ou à l'ammoniaque pour former d'abord des amides, puis des composés albuminoïdes. L'azote est alors définitivement assimilé (p. 667). A la formation des composés albuminoïdes, contribuent aussi le phosphore des phosphates, le soufre des

sulfates, le silicium des silicates, le potassium, le calcium, le magnésium, le fer, le zinc et le manganèse des sels de potasse, de chaux, de magnésie, d'oxyde de fer, de zinc et de manganèse : en tout neuf corps simples nouveaux, trois métalloïdes et six métaux, qui ajoutés au carbone, à l'hydrogène, à l'oxygène et à l'azote, font les treize corps simples nécessaires et suffisants à l'édification du corps de la plante (p. 104). De ces treize éléments, douze sont absorbés dans le sol par la racine et sont amenés dans la feuille par la sève ascendante ; seul, le plus important de tous, il est vrai, celui dont l'assimilation est le point de départ nécessaire de l'assimilation de tous les autres, le carbone, est absorbé dans l'air par la feuille sous forme d'acide carbonique.

Le carbone est aussi le seul élément dont l'assimilation exige l'action simultanée de la lumière et de la chlorophylle. Une fois le glucose formé, en effet, tous les degrés ultérieurs de la synthèse progressive des albuminoïdes peuvent s'opérer aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière, dans une cellule incolore que dans une cellule verte. A partir du glucose, la synthèse des albuminoïdes a donc lieu dans le protoplasme incolore et par les forces qui agissent en lui.

**Transport de la sève élaborée.** — Des cellules du parenchyme vert, où ils ont pris naissance, comme il vient d'être rappelé, les divers produits assimilés : hydrates de carbone, amides, substances albuminoïdes, etc., dissous dans une petite quantité d'eau, sont repris par les tubes criblés qui forment la partie inférieure libérienne de chaque nervure : ils constituent désormais la *sève élaborée*. De proche en proche, cette sève élaborée est amenée, par la voie des tubes criblés, dans la tige, où elle est en partie consommée sur place, en partie mise en réserve pour les développements ultérieurs, tandis qu'une troisième partie descend de la tige dans la racine.

Une fois que la feuille a terminé sa croissance, les deux courants dont ses nervures sont le siège cheminent donc toujours en sens inverse, l'un montant rapidement par les vaisseaux du bois, l'autre descendant lentement par les tubes criblés du liber. Il n'en est pas de même pendant la croissance du limbe ; le courant libérien y monte alors tout aussi bien que le courant ligneux.

Vers la fin de la période végétative, les cellules du parenchyme se vident ; les substances encore utilisables qu'elles renferment, y compris les grains de chlorophylle qui se dissolvent, sont entraînés en partie dans la tige par le courant descendant libérien. Au moment de leur chute, les feuilles se réduisent donc essentiellement à un échafaudage de membranes cellulaires, ne renfermant dans leurs cavités que des produits de désassimilation sans utilité pour la plante.

**Sécrétion et dépôt des réserves.** — La feuille contribue puissamment à la fonction de sécrétion. Le tissu sécréteur y revêt, comme on sait (p. 618 et p. 857), les formes les plus diverses et s'y rencontre aussi bien dans les faisceaux libéroligneux et le péricycle qui les entoure que dans le parenchyme et l'épiderme. D'une façon générale, il y offre la même forme et y affecte la même situation que dans la tige du végétal considéré.

Dans certaines plantes, les feuilles vertes, assimilatrices, sont elles-mêmes le siège d'un abondant dépôt de matières de réserve, notamment d'amidon, de sucre de Canne, etc., et ces feuilles, dites grasses (p. 287), gonflent alors beaucoup

leur parenchyme, dont la zone médiane, où la lumière n'arrive pas, demeure incolore et se consacre à la mise en réserve. Ailleurs, certaines feuilles de la plante se différencient tout entières pour jouer ce rôle et forment, comme il a été dit p. 312, des écailles nourricières. Réunies en plus ou moins grand nombre autour d'une courte tige, ces écailles constituent des bulbes et des bulbilles; quand il n'y en qu'une seule, le bulbe est dit *solide* (Gagée, Ail moly, etc.). C'est dans leur parenchyme massif que s'accumulent les substances de réserve, amenées par les tubes criblés. Ici donc, les courants des nervures sont tous deux ascendants.

**Résumé des fonctions internes de la feuille.** — En résumé, parmi les fonctions internes de la feuille, une seule est spéciale à ce membre : c'est la formation de la sève élaborée. Les autres appartiennent au même titre à la tige et à la racine, et sont des fonctions générales, que la feuille remplit, non comme feuille, mais comme partie constitutive du corps vivant de la plante : ce sont le soutien, le transport de la sève ascendante, le transport de la sève élaborée, la sécrétion et enfin le rôle de réservoir nutritif, les trois premières essentielles, les deux dernières accessoires.

## CHAPITRE VI

### LA FLEUR

La morphologie et la physiologie externes de la fleur ont été traitées au chapitre V du livre I (p. 341). Il reste à en étudier ici la morphologie interne, c'est-à-dire la structure, et la physiologie interne.

#### SECTION I

##### STRUCTURE DE LA FLEUR (1)

La structure de la tige et de la feuille étant connues, et la fleur n'étant au fond qu'une tige feuillée, il suffira de quelques mots pour indiquer la structure des diverses parties constitutives de l'organisme floral : pédicelle, bractées, sépales, pétales, étamines et carpelles. Mais il sera nécessaire d'insister ensuite sur ce qui est propre à la fleur, et notamment d'exposer en détail la série des développements qui amènent la formation du pollen dans l'étamine, de l'osphère dans le carpelle.

#### § 1

##### Structure du pédicelle, des bractées, du calice et de la corolle.

**Structure du pédicelle (2).** — Ordinairement le pédicelle partage la structure de la tige aérienne, avec des faisceaux libéroligneux disposés soit en un seul cercle, comme dans la plupart des Dicotylédones et certaines Monocotylédones, comme la Dioscorée (*Dioscorea*), etc., soit en plusieurs cercles concentriques, comme dans la plupart des Monocotylédones et quelques Dicotylédones, comme le Podophylle (*Podophyllum*), etc. Dans ce dernier cas, la course longitudinale des faisceaux étant rectiligne dans le pédicelle, il suffit de quelque attention pour apercevoir sur la section transversale la parfaite symétrie de leur disposition par rapport à l'axe, symétrie souvent voilée dans la tige par la course flexueuse des faisceaux, qui donne lieu à une apparente dissémination.

Cependant il n'est pas rare que le pédicelle prenne une structure un peu

(1) Ph. Van Tieghem : *Recherches sur la structure du pistil et sur l'Anatomie comparée de la fleur* (Mémoires des savants étrangers, XXI, 1867-1872), avec les suites : *Cycadées, Conifères et Gnétacées* (Ann. des sc. nat., 5<sup>e</sup> série, X, 1868); Noyer (Bull. de la Soc. bot., XVI 1869) *Gui, Primulacées et Théophrastées, Santalacées* (Ann. des sc. nat., 5<sup>e</sup> série, XII, 1870).

(2) Trautwein : *Ueber Anatomie einjähriger Zweige und Blütenstandaxen*, Thèse, Halle 1885. — Klein : *Beiträge zur Anatomie der Inflorescenzaxen* (Jahrb. des bot. Gart. zu Berlin, IV, 1886). — Laborie : *Recherches sur l'anatomie des axes floraux*, Thèse, Toulouse, 1888.

différente de celle de la tige aérienne, tantôt plus simple, tantôt plus compliquée.

Il est plus simple, quand il n'a qu'un seul cercle de faisceaux alors que la

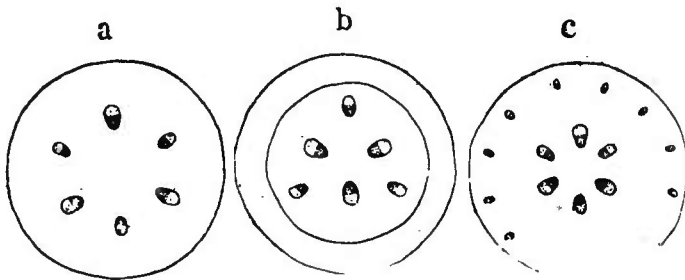


Fig. 563. — Section transversale du pédicelle : a, dans la Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*); b, dans l'Alstrémère (*Alstroemeria versicolor*); c, dans le Galanthe (*Galanthus nivalis*), les faisceaux du cercle externe sont destinés à la bractée.

tige en possède plusieurs, comme dans beaucoup de Monocotylédones (fig. 563). Lorsqu'il se ramifie, cette simplification apparaît quelquefois déjà dans le pédicelle primaire, comme dans l'Acore (*Acorus*), l'Ail (*Allium*) (fig. 564), etc.; mais d'ordinaire, c'est seulement dans les pédicelles du dernier ordre que les faisceaux se disposent en un seul cercle (Liliacées, Orchidées, etc.).

Il est plus simple encore quand, la tige dont il procède étant polystélisque, il est monostélisque, comme dans les Auricules (*Auricula*) (p. 767).

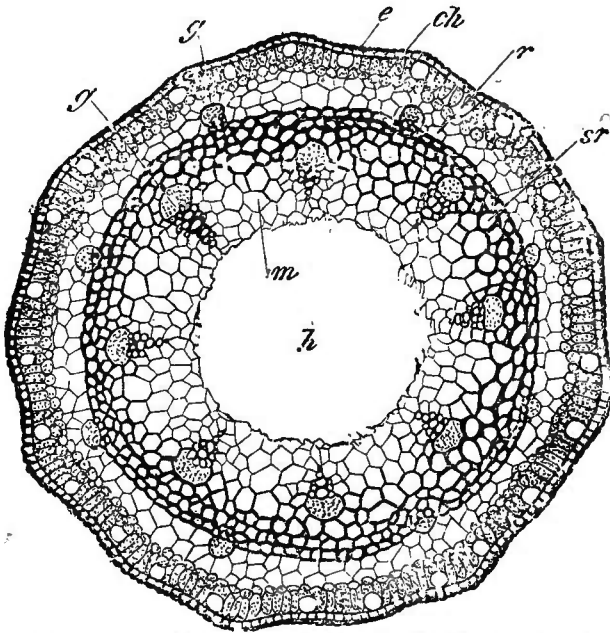


Fig. 564. — Section transversale du pédicelle primaire de l'Ail (*Allium Schœnoprassum*) : e, épiderme; ch, parenchyme cortical vert; r, parenchyme cortical incolore; sr, endoderme et péricycle sclérifiés; g, faisceaux destinés à la spathe; g', faisceaux disposés en cercle à la périphérie de la moelle m; b lacune aëriifère (Sachs).

Il est plus compliqué, quand, ayant ses faisceaux disposés comme dans la tige, il a de plus un stéréome plus ou moins développé, collenchymateux ou scléreux, dont celle-ci est entièrement dépourvue, comme dans la Colocase (*Colocasia*) et d'autres Aroïdées. Sa structure ressemble alors beaucoup plus à celle du pétiole qu'à celle de la tige. Il est plus compliqué aussi, quand, procédant d'une tige aquatique ou souterraine à cylindre central grêle dépourvu de rayons et de moelle, il prend des faisceaux libéroligneux distincts disposés en cercle dans le parenchyme, entourés chacun d'un péri-cycle particulier et d'un endoderme propre, en un mot quand il acquiert la structure astélisque, comme dans l'Utriculaire (*Utricularia*), l'Adoxe (*Adoxa*), etc.

Structure des bractées, des sépales et des pétales. — La structure des bractées, des sépales et des pétales diffère trop peu de celle des feuilles végétatives pour qu'il soit utile de s'y arrêter longtemps. Le parenchyme s'y rattache ordinairement au type homogène, avec stomates sur les deux faces. Les faisceaux libéroligneux, habituellement dépourvus de sclérenchyme, s'y ramifient et s'y terminent comme dans les feuilles végétatives.

Quand les bractées sont concrescentes en un involucre gamophylle, les sépales

en un calice gamosépale, les pétales en une corolle gamopétale, l'union peut n'avoir lieu que par le parenchyme, les appareils conducteurs demeurant indépendants. Mais souvent aussi les faisceaux libéroligneux s'unissent latéralement d'une feuille à l'autre en un système unique, soit par de simples anastomoses transverses, soit parce que les faisceaux latéraux des deux feuilles voisines demeurent confondus en un seul, depuis leur départ du pédicelle jusqu'à une hauteur plus ou moins grande, où ils se dédoublent (calice des Labiées, corolle des Primulacées, etc.). Dans la corolle d'un grand nombre de Composées, les pétales manquent de faisceaux médians et le tube ne possède que les cinq faisceaux latéraux ainsi géminés, qui correspondent aux sinus du bord; chacun d'eux, arrivé à l'un des sinus, se divise en deux branches qui longent les bords de chaque pétale désormais libre, pour se terminer simplement au sommet, ou pour s'y joindre en un faisceau unique qui descend le long de la ligne médiane.

Quand le calice et la corolle sont concrescents entre eux, l'union peut aussi n'atteindre que le parenchyme (Jacinthe, etc.); mais souvent elle s'étend aux faisceaux libéroligneux, qui forment dans la partie commune un appareil conducteur unique, dans lequel les faisceaux marginaux des sépales se trouvent confondus avec les médians des pétales, et réciproquement quand il y a lieu (Cucurbitacées, etc.). Il arrive même quelquefois que le faisceau médian de chaque pétale, en descendant dans la partie commune, se divise en deux branches qui vont s'unir à droite et à gauche aux faisceaux médians des deux sépales voisins, en sorte que l'appareil conducteur de la corolle paraît n'être qu'une dépendance de celui du calice, par l'intermédiaire duquel il s'insère sur le pédicelle, comme dans le Staphylier (*Staphylea*), la Campanule (*Campanula*), etc. Dans tous les cas, le dédoublement radial des faisceaux s'opère de telle sorte que les deux branches aient la même orientation et tournent toutes les deux leur bois en dedans.

Il n'en est pas de même quand le calice, la corolle ou le périanthe tout entier produisent des dépendances liguliformes, une couronne (p. 370). Les faisceaux qui entrent dans la couronne proviennent du dédoublement radial des faisceaux des sépales et des pétales, mais ce dédoublement a lieu de manière que les deux branches ont une orientation inverse; les faisceaux internes, destinés à la couronne, tournent donc leur liber en dedans, leur bois en dehors, comme dans le Narcisse (*Narcissus*), la Saponaire (*Saponaria*), le Nérion (*Nerium*), etc.

## § 2

### Structure de l'androcée.

L'étamine étant composée d'un fillet et d'une anthère (voir p. 353 et p. 372), il y a lieu d'étudier séparément la structure de ces deux parties.

**Structure du fillet.** — Le fillet est constitué par un faisceau libéroligneux collatéral normalement orienté, enveloppé d'une couche plus ou moins épaisse de parenchyme homogène, elle-même revêtue d'un épiderme muni de stomates. Quelquefois le faisceau se recourbe vers l'extérieur dans un prolon-

gement en forme d'éperon, comme dans le Corydalle (*Corydallis*), ou de capuchon, comme dans l'Asclépiade (*Asclepias*), puis revient sur lui-même, pour monter dans l'anthère.

Quand les étamines sont concrecentes entre elles (p. 380), l'union des filets se borne au parenchyme, les faisceaux libéroligneux y demeurent indépendants (Rutacées, Oxalidées, Papilionacées, etc.). Lorsqu'elles sont concrecentes avec les sépales, avec les pétales ou avec le calice et la corolle eux-mêmes concrecents (p. 381), l'union peut se réduire aussi au parenchyme (Éléagnées, la plupart des Gamopétales à ovaire supère, diverses Liliacées : Endymion, Jyacinthe, etc.). Mais il n'est pas rare que les faisceaux des filets se trouvent alors confondus dans la région inférieure avec les faisceaux médians ou latéraux des sépales ou des pétales (Protéacées, Primulacées, Rhamnées, Rosacées, etc.). En se dédoublant plus haut suivant le rayon, ces faisceaux communs orientent toujours leurs deux moitiés dans le même sens, bois en dedans, liber en dehors.

Lorsque l'étamine est appendiculée (p. 383), l'appendice reçoit du faisceau libéroligneux du filet une branche qui s'y termine ; il a la valeur d'un lobe de feuille, comme dans la Violette (*Viola*). Ou bien il demeure exclusivement parenchymateux et n'a que la valeur d'une émergence, comme dans la Mahonie (*Mahonia*), etc. Quand l'étamine est composée (p. 383), chaque filet secondaire reçoit une branche du faisceau libéroligneux primaire (Ricin, Malvacées, Myrtacées, etc.).

**Structure de l'anthère (1).** — L'anthère est traversée ordinairement dans toute sa longueur, suivant la ligne médiane du connectif, par un faisceau libéroligneux, continuation directe de celui du filet. Elle est revêtue d'un épiderme pourvu de stomates. Mais son parenchyme, situé entre le faisceau et l'épiderme, est le siège de phénomènes particuliers dans lesquels se concentre tout l'intérêt de son étude anatomique. Pour comprendre la structure de ce parenchyme dans l'anthère adulte, il est nécessaire d'avoir suivi pas à pas, dans l'anthère jeune, la marche des cloisonnements cellulaires et des différenciations qui s'accomplissent au sein de chacune des émergences du limbe, destinées à devenir les sacs polliniques. Ces cloisonnements et ces différenciations produisent : 1° à l'intérieur, d'abord les cellules mères du pollen, puis les grains de pollen, enfin les cellules filles de ces grains ; 2° à l'extérieur, la paroi des sacs polliniques mûrs. Examinons successivement ces divers points.

**Formation des cellules mères du pollen.** — Considérons d'abord le cas le plus général, celui où le connectif produit quatre sacs polliniques.

(1) Nägeli : *Zur Entwicklungsgeschichte des Pollens*, Zurich, 1842. — A. Chatin : *De l'Anthère*. Paris, 1870. — Warming : *Ueber pollenbildende Phyllome und Trichome* (Botanische Abhandlungen von Hanstein, II, 1873). — Strasburger : *Zellbildung und Zelltheilung*, 3<sup>e</sup> édition, Iéna, 1880. — Elfving : *Studien über die Pollenkörner der Angiospermen* (Ienaische Zeitschrift, XIII, 1879). — Guignard : *Développement de l'anthère et du pollen des Orchidées* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XIV, p. 26, 1882). — Strasburger : *Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute*, p. 86. Iéna, 1882. *Ueber das Wachstum vegetabilischer Zellhäute*, p. 36, Iéna, 1889. — Leclerc du Sablon : *Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères* (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, I, 1885).



Le parenchyme de la jeune anthère est homogène au début; mais bientôt, le long de quatre lignes longitudinales situées deux par deux près de chaque bord, les cellules de la rangée sous-épidermique grandissent, se différencient et se dédoublent par une cloison tangentielle, tandis que dans les places intermédiaires elles gardent leur dimension, leur forme et leur simplicité premières. Ce sont les cellules du rang interne qui produisent les cellules mères du pollen. A cet effet, tout en épaississant leur membrane et se remplissant d'un protoplasme plus réfringent qui les fait aisément reconnaître, elles commencent toujours par se cloisonner (fig. 565). Quelquefois le cloisonnement ne s'opère que dans les directions horizontale et radiale, de sorte que toutes les cellules mères du pollen sont et demeurent, en définitive, disposées en une seule assise en forme d'arc (fig. 565, *A* et *B*), par exemple dans le *Datura* (*Datura*), la *Menthe* (*Mentha*), le *Chrysanthème* (*Chrysanthemum*), la *Mauve* (*Malva*), etc. Mais ailleurs la division s'accomplit suivant les trois directions rectangulaires, de manière que les cellules mères du pollen forment un massif cylindrique plus ou moins épais (fig. 565, *C* et *D*), terminé en fuseau aux deux bouts parce que le cloisonnement y est moins actif, comme dans la *Consoude* (*Symphytum*), la *Scrofulaire* (*Scrofularia*), la *Campanule* (*Campanula*), etc.

En même temps, les cellules du rang externe se divisent à plusieurs reprises par des cloisons tangentielles centrifuges, de manière à donner au moins trois assises de cellules superposées, qui se segmentent à leur tour par des cloisons horizontales et radiales. La plus interne des assises ainsi formées, immédiatement en contact avec les cellules mères du pollen, prend des caractères tout particuliers (fig. 566, *B*): ses cellules se partagent plus fréquemment que les autres par des cloisons transversales et radiales, de façon à devenir sensiblement cubiques; puis elles grandissent en s'allongeant surtout suivant le rayon; enfin leur protoplasme s'épaissit et prend d'ordinaire une couleur jaunâtre. Ces mêmes transformations s'opèrent sur toute la rangée de cellules appartenant au parenchyme du connectif qui borde latéralement et en dedans le groupe des cellules mères du pollen. Ce groupe est donc finalement enveloppé par une gaine complète de ces grandes cellules jaunes (fig. 566, *B, n*), gaine qui est destinée à disparaître un peu plus tard, comme on le verra tout à l'heure. L'assise moyenne (ou les assises moyennes, si le cloisonnement tangentiel a été abondant) est d'abord com-

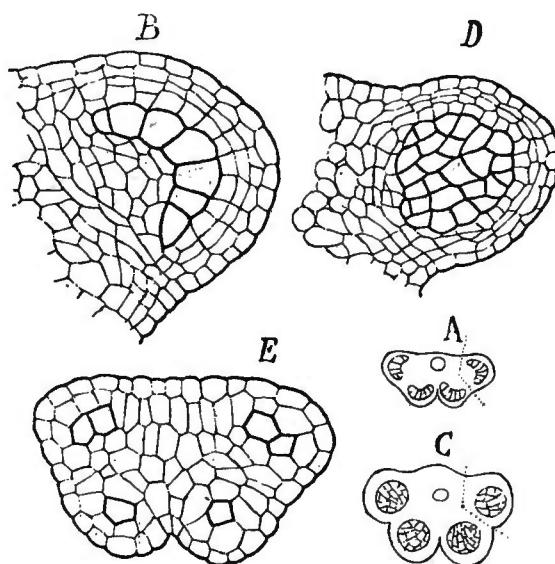


Fig. 565. — *A*, section transversale d'une jeune anthère de *Menthe* (*Mentha aquatica*); *B*, un quart de cette section, grossie. *C*, section d'une jeune anthère de *Consoude* (*Symphytum orientale*); *D*, un quart grossi. *E*, section d'une jeune anthère de *Chrysanthème* (*Chrysanthemum Leucanthemum*) (d'après Warming).

primée et aplatie par l'accroissement de l'assise interne; plus tard, elle se détruit comme elle, mais sans prendre d'abord aucun caractère particulier. Enfin l'assise la plus externe (ou les assises les plus externes, s'il y en a plus de trois), en contact immédiat avec l'épiderme, est persistante; un peu plus tard ses cellules prennent des grains d'amidon, puis épaississent leur mem-

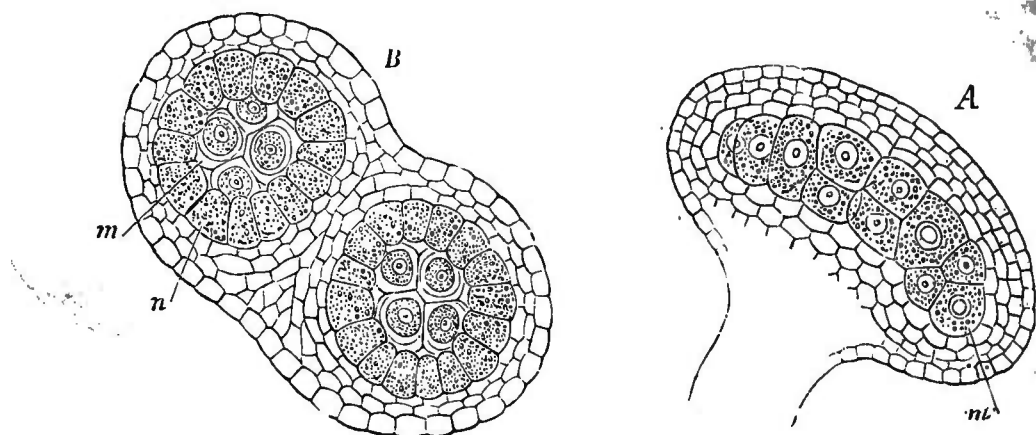


Fig. 566. — Guimauve (*Althæa rosea*). A, jeune sac pollinique, vu de côté; *m*, cellules mères du pollen. B section transversale d'une anthère plus âgée, montrant les deux sacs polliniques; les cellules mères *m* ont formé chacune quatre grains de pollen; *n*, assise nourricière (Sachs).

brane en forme de bandes diversement disposées; on y reviendra plus loin. Quant à l'épiderme, pour suivre le développement de la protubérance issue des cloisonnements dont on vient de parler, il divise aussi ses cellules, mais seulement par des cloisons radiales.

Le plus souvent, plusieurs cellules sous-épidermiques, disposées côte à côte en un arc plus ou moins large, sont le siège du cloisonnement que l'on vient d'étudier, et par suite, le groupe des cellules mères du pollen forme une assise bombée en dehors (fig. 565, *B*) ou un massif plus ou moins étalé (fig. 565, *D*). Quelquefois cependant elles se réduisent à deux ou à une seule sur la section transversale (fig. 565, *E*); dans ce dernier cas, les cellules mères du pollen ne forment qu'une file longitudinale, comme dans les Malvacées (fig. 566), les Composées, etc.

Enfin on voit quelquefois des cellules du parenchyme, situées au-dessous de l'assise sous-épidermique, venir se joindre aux cellules mères du pollen formées, comme il vient d'être dit, aux dépens de cette assise, pour en augmenter le nombre. Citons, par exemple, la Capucine (*Tropæolum*), et diverses Monocotylédones, comme le Glaïeul (*Gladiolus*), l'Ornithogale (*Ornithogalum*), la Funkie (*Funkia*), etc.

Quand l'anthère a moins ou plus de quatre sacs polliniques, les cellules mères du pollen prennent naissance de la même manière, en autant de groupes séparés qu'il y a de futurs sacs, en deux groupes par exemple chez les Malvacées (fig. 566, *B*), en huit dans la Zannichellie (*Zannichellia*), le Calanthe (*Calanthe*), divers Acacias (*Acacia*), en un grand nombre dans le Gui (*Viscum*) et les Cycadées. Chaque groupe se réduit quelquefois à une seule cellule mère (divers Acacias et Mimoses).

Chez les Orchidées, où les grains de pollen demeurent unis dans chaque

sac en un certain nombre de petites masses ou *massules*, comme l'Orchide (*Orchis*), l'Ophryde (*Ophrys*), etc., les cellules mères primordiales, formées comme il vient d'être dit, conservent leur autonomie et épaississent leur membrane pendant leur cloisonnement ultérieur; il en résulte que les cellules mères définitives constituent autant de groupes distincts, produisant chacun une massule.

**Formation des grains de pollen dans les cellules mères.** — La membrane des cellules mères du pollen ne tarde pas à s'épaissir, en présentant des couches concentriques très nettes; cet épaississement est d'ordinaire inégal aux divers points du contour. Chez beaucoup de Monocotylédones, la lamelle moyenne des membranes se dissout ensuite et les cellules mères s'isolent en s'arrondissant (fig. 567, *B*). Ailleurs, notamment chez un grand nombre de Dicotylédones, elles demeurent intimement unies et polyédriques (fig. 566, *A*). Dans tous les cas, elles ne tardent pas à se cloisonner en quatre, comme il a été expliqué à la p. 579, tantôt par deux cloisons cruciales formées successivement après chaque bipartition du noyau (la plupart des Monocotylédones), tantôt par deux cloisons rectangulaires établies simultanément entre les quatre nouveaux noyaux (la plupart des Dicotylédones, Asphodèle, Orchidées, etc.).

La fig. 325 de la p. 488 donne, pour le premier cas, toutes les phases du phénomène. La fig. 568 ci-jointe montre en *A* et *B* les deux dernières phases dans le second cas.

Les quatre cellules filles sont disposées quelquefois dans le même plan, le plus souvent en tétraèdre. Elles ne tardent pas à épaissir leur membrane par apposition interne, tant sur les cloisons qui les séparent que sur leur paroi externe. La dernière et la plus interne des couches d'épaississement, formée par la transformation de la couche membraneuse du protoplasme, diffère des autres par sa nature chimique et leur adhère moins fortement que celles-ci entre elles (fig. 569). Elle est formée de cellulose pure, tandis que les autres commencent en ce moment à se gélifier. Cette gélification se poursuit rapidement jusqu'à dissolution complète, ce qui met en liberté, dans

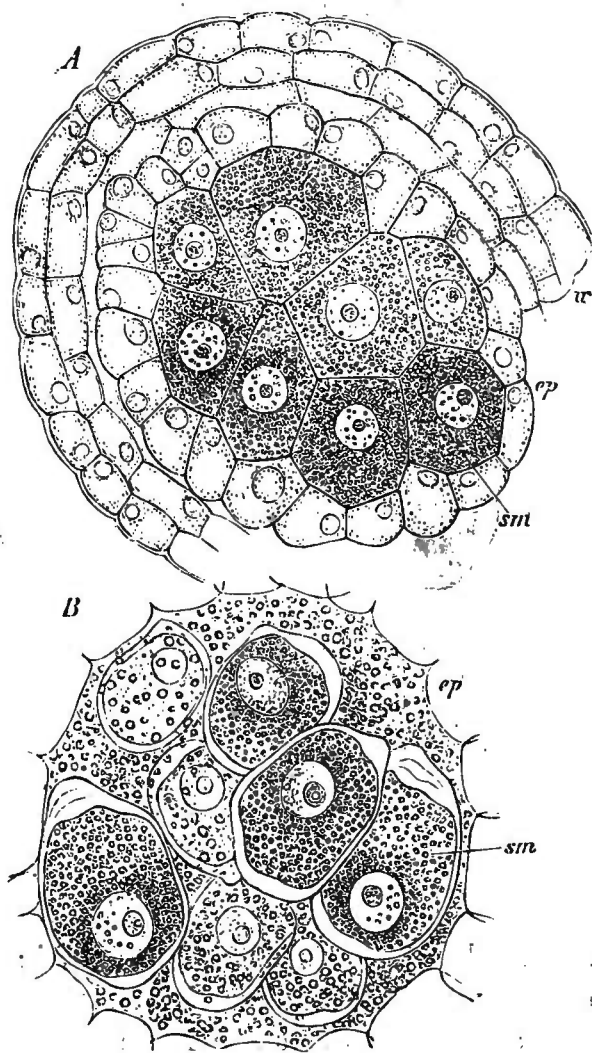


Fig. 567. — *Funkia (Funkia cordata)*. *A*, section transversale d'un jeune sac pollinique, avant l'isolement des cellules mères *sm*. *B*, la même, après l'isolement des cellules mères *sm*, dont la membrane est inégalement épaissie; *ep*, assise nourricière (Sachs).

un liquide gélatineux et granuleux, les quatre corps protoplasmiques revêtus de leur mince membrane, qui sont les jeunes grains de pollen.

C'est peu de temps après, que se détruit la gaine des grandes cellules jaunes qui enveloppait le groupe des cellules mères (fig. 566, *B*); leurs membranes

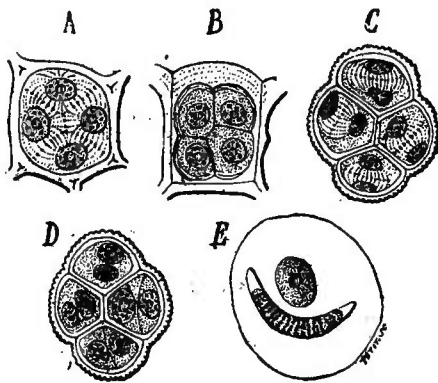


Fig. 568. — Phases successives de la formation du pollen chez la Listère (*Listera ovata*). A et B, quadripartition simultanée de la cellule mère. C et D, bipartition des grains de pollen dans la tétrade isolée (d'après Guignard). — E, grain de pollen de Pivoine (*Pæonia*); la petite cellule, presque entièrement remplie par le noyau générateur, s'est détachée de la paroi commune et est devenue libre en prenant la forme d'un croissant (d'après Strasburger).

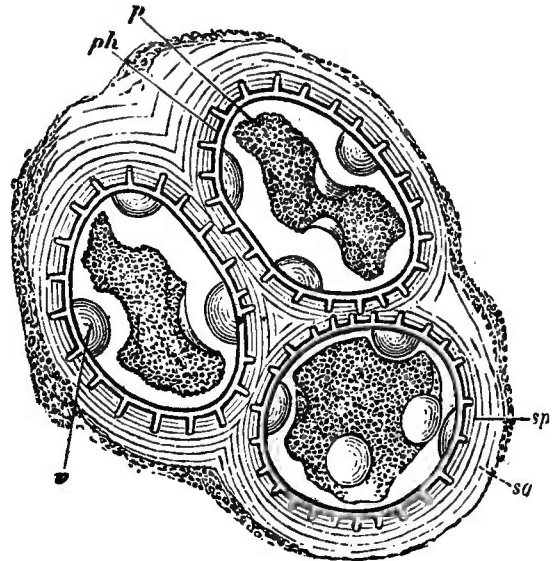


Fig. 569. — Cellule mère de pollen de Courge (*Cucurbita Pepo*), cloisonnée en quatre. *sg*, *sp*, couches externes de la membrane générale et couches moyennes des cloisons, en voie de gélification. *ph*, couche interne de la membrane des cellules filles, avec ses pointes externes et ses tubercules internes *v*, devenant plus tard la membrane des grains de pollen. *p*, protoplasme contracté par l'alcool (d'après Sachs).

se dissolvent, leurs noyaux préalablement fragmentés s'éparpillent, leurs corps protoplasmiques se confondent et la masse granuleuse qui résulte de tout cela se répand entre les jeunes grains. En même temps, disparaît aussi la rangée moyenne (ou les rangées moyennes) de la couche pariétale. La substance qui provient de toutes ces destructions, jointe à celle qui procède déjà de la dissolution des membranes des cellules mères, remplit la cavité de ce qui est vraiment désormais un *sac* pollinique, d'un liquide épais et granuleux, essentiellement nutritif. C'est aux dépens de ce liquide où ils nagent, que les grains de pollen vont grandir et se transformer, de manière à prendre leur structure définitive. L'assise des cellules jaunes, qui a principalement contribué à former ce liquide, a donc pour rôle essentiel de nourrir le pollen pendant sa jeunesse.

D'abord mince, la membrane du grain ne tarde pas à s'épaissir par une apposition qui s'opère à la fois sur la face externe aux dépens du liquide nutritif ambiant, et sur la face interne aux dépens du corps protoplasmique. Mais la marche de cet épaississement est très diverse et l'on peut y distinguer trois degrés principaux.

1° L'épaississement est faible, la membrane demeure mince et sans aucune différenciation : Naiade (*Najas*), Orchide (*Orchis*), etc.; à la germination, elle se prolonge tout entière dans la membrane du tube pollinique.

2° L'épaississement est considérable, mais continu; la membrane épaissie se différencie en une couche externe qui se cutinise et se colore, et une couche interne qui demeure incolore et cellulosique, mais elle demeure simple : Ail (*Allium*), Zostère (*Zostera*), Cobée (*Cobæa*), Sénéçon (*Senecio*), OÉnothéracées, etc. La différenciation n'a pas lieu à l'endroit des pores (Cobée, OÉnothéracées) ou des plis (Sénéçon, Ail), le long desquels la membrane s'épaissit moins vers l'extérieur et demeure tout entière à l'état de cellulose pure. La membrane du tube pollinique est, ici encore, le prolongement direct de celle du grain de pollen. Dans les OÉnothéracées, la membrane des trois pores s'épaissit d'abord énormément vers l'intérieur en formant autant de bouchons de cellulose; plus tard, ces bouchons se dissolvent de dedans en dehors, et font place à trois papilles remplies par le protoplasme (fig. 204, p. 376); la couche externe seule subsiste et se continue à la germination dans la membrane du tube pollinique.

3° L'épaississement est considérable, mais discontinu; après s'être exercé un certain temps vers l'intérieur, il s'arrête; un peu plus tard, il recommence, et la couche membraneuse du protoplasme forme une seconde couche de cellulose qui tapisse la première. La membrane est double, sa partie externe est l'*exine*, sa partie interne l'*intine*; cette dernière seule se prolonge plus tard dans la membrane du tube pollinique. Deux cas peuvent se présenter ici. 1° Tantôt l'*exine* se cutinise et se colore dans toute son épaisseur, l'*intine* seule demeurant incolore et à l'état de cellulose; dans les pores ou les plis, l'*exine* ne se cutinise ordinairement pas, mais se détruit au contraire en se gélifiant, ou en se disloquant en bâtonnets ou en granules, tandis que l'*intine*, plus épaisse en ces points que partout ailleurs, se développe en forme de papilles à travers les ouvertures : Concombre (*Cucumis*), Scabieuse (*Scabiosa*), Géraïne (*Geranium*), Thunbergie (*Thunbergia*), etc. Quelquefois l'*exine* se cutinise aussi et se colore à l'endroit des pores, à l'exception d'un anneau circulaire le long duquel elle se dissout; d'où un couvercle qui, au moment de la germination, sera soulevé par l'*intine* se développant en tube pollinique, comme dans la Courge (*Cucurbita*) (p. 447, fig. 303). Ailleurs l'*exine* se cutinise dans toute la surface et l'*intine* est obligée de la percer en un point quelconque pour s'allonger en tube pollinique, comme dans le Gouet (*Arum*). Parfois, comme dans l'Iride (*Iris*), il ne se fait d'*intine* que d'un seul côté du grain, vis-à-vis du pli; là, l'*exine*, cutinisée partout ailleurs, se détruit en granules éparpillés; la membrane du grain se trouve donc en définitive formée de deux pièces rapportées d'âge différent. 2° Tantôt, et c'est la structure la plus compliquée, l'*exine* fortement épaissie se différencie en deux couches, l'externe cutinisée, l'interne demeurée à l'état de cellulose. Il en est ainsi dans les Malvacées, par exemple, où l'épaisse couche non cutinisée de l'*exine* est interrompue en face des pores, tandis que l'*intine* présente en ces mêmes points une sorte de bouchon saillant vers l'intérieur (p. 376, fig. 205, B). Il en est de même chez les Conifères, dans les Pinées, où la couche cutinisée de l'*exine* se sépare en deux points de la couche non cutinisée et se soulève pour former les deux ballonnets (p. 378, fig. 212, B), et dans les Cupressées et Taxées, où la couche non cutinisée de l'*exine* se gonfle fortement et se gélifie dans l'eau en

déchirant la couche cutinisée, et mettant à nu l'intine (fig. 212, A).

Il est à remarquer que c'est lorsque les cellules de la gaine nourricière se détruisent de bonne heure, que l'épaississement de la membrane est continu et qu'il n'y a pas d'intine. Quand leur destruction est tardive, au contraire, l'épaississement s'arrête, faute de nourriture ; il ne reprend, en formant une intine que lorsque les cellules ont éparpillé leur substance entre les grains pour les alimenter. Cette différence, d'où résulte une différence d'origine pour la membrane du tube pollinique, peut se rencontrer d'ailleurs entre des plantes assez voisines, comme on le voit par l'exemple de l'Âil et de l'Iride. En somme, l'intine a vis-à-vis de l'exine le même rapport que la membrane des quatre cellules nées dans chaque cellule mère : l'une et l'autre dérivent d'une interruption dans l'épaississement de la membrane d'une seule et même cellule.

Quant aux proéminences externes de la membrane du grain : épines, crêtes, etc. (voir p. 376, fig. 205 et suiv., p. 447, fig. 303), elles doivent leur formation à l'épaississement local de la membrane sur sa face externe, par une apposition dont le liquide nutritif extérieur, avec les granules qu'il tient en suspension, fournit tous les éléments. On voit, en effet, ces granules adhérer à la surface du grain et y être progressivement dissous.

Les membranes des cellules mères ne se dissolvent pas toujours complètement ; dans la mesure où elles persistent, le pollen est *composé* (p. 378). Si toutes les cellules mères dissolvent leurs lames moyennes, de manière à ne laisser autour de leurs cellules filles qu'une mince couche qui se cutinise, le pollen forme des tétrades, comme dans la Listère (*Listera*) (fig. 568, C, D), et les autres exemples cités p. 378 ; si les cellules mères primordiales seules dissolvent leurs lames moyennes et gardent, autour de chaque groupe de cellules mères définitives, une mince membrane cutinisée, le pollen forme des masses (p. 378, fig. 213, f), comme dans l'Orchide (*Orchis*), l'Ophryde (*Ophrys*), etc. ; enfin, si aucune dissolution n'a lieu, tous les grains de pollen d'un même sac demeurent emprisonnés dans une pollinie, qui en compte un nombre petit et déterminé, comme dans certaines Mimosées (8 dans l'*Acacia cordifolia*, 12 dans l'*A. pulchella*, 16 dans l'*Albizzia lophantha*, 32-36 dans l'*Inga spectabilis*), ou bien un nombre considérable et indéterminé, comme dans certaines Orchidées : Calanthe (*Calanthe*), Maxillaire (*Maxillaria*), Vande (*Vanda*), etc., et la plupart des Asclépiadées (p. 379, fig. 214).

**Formation des cellules filles à l'intérieur des grains de pollen.** — Une fois que les grains de pollen ont acquis leur grandeur et leur structure définitives, le noyau s'y divise suivant le mode ordinaire (fig. 568, C) ; entre les deux nouveaux noyaux il se fait, à travers le protoplasme, une mince cloison en forme de verre de montre, qui partage le grain en deux cellules filles inégales (fig. 568, D).

Dans les Gymnospermes, cette cloison s'affermi, passe à l'état de cellulose et persiste, maintenant la petite cellule à sa place (p. 378, fig. 212).

Chez les Cycadées, la grande cellule subit ensuite tantôt une seule bipartition nouvelle et inégale, comme dans le Zamier (*Zamia*), tantôt une ou deux bipartitions nouvelles et inégales, comme dans le Cératozamier (*Cerato-*

*zamia*) (fig. 200, p. 375). Le grain de pollen comprend donc, dans le premier cas, deux petites cellules et une grande, dans le second deux ou trois petites cellules et une grande. Quelques Conifères offrent aussi cette subdivision ultérieure de la grande cellule. Ainsi, dans le Méléze (*Larix europæa*) (fig. 570) trois ou quatre bipartitions successives du grain de pollen produisent en définitive une grande cellule et trois ou quatre petites cellules, parmi lesquelles les deux premières formées se désorganisent rapidement et se réduisent à deux amas lenticulaires de substance réfringente placés sur le côté du grain. Mais dans la plupart des Conifères, comme le Pin (*Pinus*), le Sapin (*Abies*), l'If (*Taxus*), etc., la grande cellule séparée par la première division ne se segmente plus et le grain de pollen demeure bicellulaire (fig. 212, p. 378).

Chez toutes ces plantes, lors de la germination du pollen, c'est toujours, comme on sait (p. 379, fig. 215), la grande cellule qui se développe en tube pollinique; la petite, ou les petites, demeurent inertes et s'épuisent. Aussi la grande cellule est-elle fréquemment nommée *génératrice*, tandis que la petite est dite *végétative*. Le noyau de la cellule génératrice, ou noyau générateur, qui se maintient toujours au voisinage de l'extrémité du tube pollinique, ne subit plus tard qu'une seule bipartition chez les Pinées, tandis que chez les Cupressées celui des deux nouveaux noyaux qui est le plus rapproché de l'extrémité se partage encore.

Chez les Angiospermes, la cloison qui sépare la petite cellule de la grande demeure albuminoïde et se résorbe plus tard, à une époque plus ou moins avancée du développement; les deux noyaux demeurent donc les seuls témoins de la bipartition de la cellule (p. 378, fig. 213 et 216). Ici c'est, comme on sait (p. 379), la petite cellule qui se développe en tube pollinique, qui est génératrice; tandis que la grande demeure stérile, est végétative. A la maturité, les réactions microchimiques, notamment la coloration par le picrorcarmin, permettent de différencier le noyau générateur du noyau végétatif. Le noyau générateur est moins gros, mais plus dense et plus riche en chromatine que le noyau végétatif; il est souvent lenticulaire ou courbé en croissant (fig. 568, *E*), et à part quelques cas, comme les Orchidées (fig. 213, *g*), il ne possède pas de nucléole, tandis que le noyau végétatif en offre un assez gros (fig. 568, *E*). Ces deux noyaux se retrouvent toujours dans le grain de pollen adulte. Parfois le noyau générateur reste, jusqu'à la maturité du grain, renfermé dans sa cellule propre, qui s'est détachée de la paroi commune du grain et a pris la forme d'un fuseau ou d'un croissant

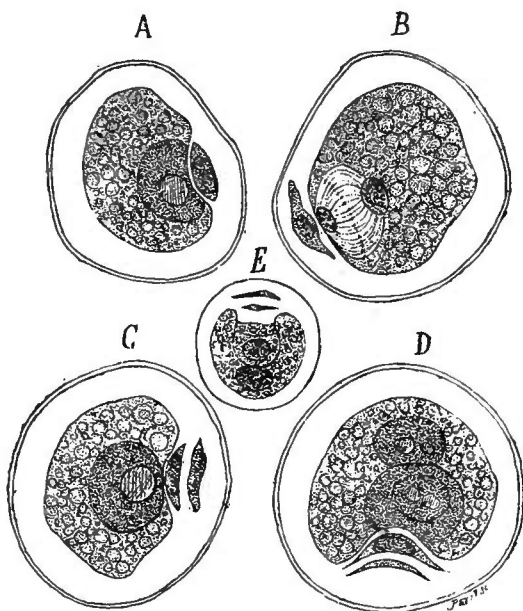


Fig. 570. — Grain de pollen du Méléze (*Larix europæa*) à divers états de division; le protoplasme est contracté par l'alcool. A, la première bipartition est faite. B, la grande cellule se divise de nouveau. C, la seconde bipartition est faite. D, la grande cellule s'est divisée une troisième fois. E, la grande cellule s'est divisée une quatrième fois (d'après Strasburger).

allongé presque entièrement rempli par le noyau générateur (fig. 568, *E*).

Le noyau végétatif ne se divise jamais. Le noyau générateur, soit libre, soit renfermé dans sa cellule détachée, se divise parfois déjà dans le grain de pollen, avant la germination (Graminées, Cypéracées, Joncées, Caryophyllées, Ombellifères, etc). Mais ordinairement sa bipartition n'a lieu que dans le tube pollinique.

Tantôt c'est le noyau végétatif qui s'avance le premier dans le tube pollinique, comme dans les Orchidées, la Pivoine (*Pæonia*), etc., tantôt c'est le noyau générateur, unique ou subdivisé; il est rare que ce soit indifféremment l'un ou l'autre. Les deux noyaux, en général allongés et étirés, qui proviennent de la bipartition du noyau générateur primitif, ne se dissolvent pas dans le tube pollinique; on les suit jusqu'à l'arrivée du tube au sommet du sac embryonnaire. Il n'en est pas de même pour le noyau végétatif, tout au moins chez les Dicotylédones, où il se résorbe plus ou moins rapidement dans le tube pollinique, à peu près au moment où le noyau générateur se divise.

En résumé, si l'on met à part les quelques cas de division répétée du grain, chez toutes les Phanérogames, la cellule mère des grains de pollen produit en définitive par trois bipartitions successives, dont la dernière est inégale, huit cellules filles, et le tube pollinique procède du développement d'une de ces cellules filles du quatrième degré, de la grande chez les Gymnospermes, de la petite chez les Angiospermes. Cette remarque sera utilisée plus tard.

**Structure et déhiscence de la paroi de l'anthere.** — On a vu que, dans le jeune âge, la paroi externe du sac pollinique comprend, sous l'épiderme, au moins trois assises cellulaires. L'interne, nourricière, se détruit pour alimenter la croissance des grains de pollen; aussi sa couleur est-elle toujours en rapport avec celle du pollen qu'elle nourrit, ordinairement jaune, quelquefois

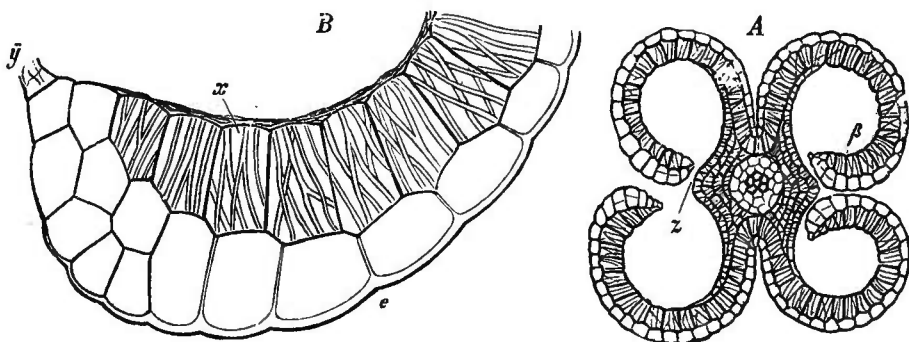


Fig. 571. — Butome (*Butomus umbellatus*). *A*, section transversale d'une anthere mûre et vide; *z*, cloison détruite. *B*, portion grossie de la paroi, correspondant à la lettre  $\beta$  dans *A*; *e*, épiderme; *x*, cellules à bandes spirales; *y*, ligne de déhiscence.

rouge orangé, comme dans le Zygophylle (*Zygophyllum Fagabo*), etc., violet, comme dans l'Anémone (*Anemone stellata*), rose, comme dans la Knautie (*Knautia orientalis*), etc., ou rouge brun, comme dans le Poirier (*Pirus domestica*), etc. La moyenne, écrasée d'abord par le développement de la précédente, se détruit ensuite comme elle. L'externe, au contraire, à mesure qu'elle consomme l'amidon qu'elle avait emmagasiné à cet effet, épaisit ses membranes en forme de bandes diversement disposées, qui se lignifient fortement (fig. 571); souvent ces bandes, portées par les faces radiales, ne s'éten-



dent pas sur la face externe ou sur la face interne, qui demeure entièrement mince ; elles se réunissent, au contraire, sur la face opposée, soit deux par deux en forme d'U, comme dans le Lychnide (*Lychnis*), l'Hélianthe (*Helianthus*) et beaucoup d'autres Composées, etc., soit toutes ensemble en manière d'étoile ou de griffe, comme dans la Mauve (*Malva*), le Géraïne (*Geranium*), le Poirier (*Pirus*), le Cornouillier (*Cornus*), la Scabieuse (*Scabiosa*), etc. Ailleurs ces bandes forment des anneaux complets, comme dans le Dature (*Datura*), l'Orchide (*Orchis*), etc., ou une spire continue, comme dans l'Ail (*Allium*), la Bourrache (*Borrago*), les OEnothéracées, etc. C'est cette assise à bandes qui, avec l'épiderme dont les cellules se relèvent souvent en papilles, constitue la paroi du sac pollinique mûr (fig. 571). Quand il se forme, entre les cellules mères et l'épiderme, plus de trois assises, l'interne demeure simple, mais il y a plusieurs assises moyennes transitoires, et plusieurs assises externes à bandes : deux, comme dans la Passiflore (*Passiflora*), la Jusquiame (*Hyoscyamus*), la Capucine (*Tropæolum*), l'Aspidistre (*Aspidistra*), etc., trois à quatre, comme dans la Courge (*Cucurbita*), le Dictame (*Dictamnus*), le Limodore (*Limodorum*), etc., cinq à dix, comme dans l'Agave (*Agave*), l'Iride (*Iris*), la Rhodée (*Rhodea*), etc.

Dans les anthères ordinaires à quatre sacs polliniques, la cloison qui sépare les deux sacs de chaque côté du connectif, cloison renflée des deux côtés quand les cellules mères sont disposées en une seule assise courbe (Labiées, Scrofulariacées, etc.), se trouve détruite par la résorption simultanée de l'assise interne et de l'assise moyenne de la paroi (fig. 571, A, z). Cette destruction, parfois complète, comme dans la Luzule (*Luzula*), la Laiche (*Carex*), l'Erythrée (*Erythræa*), etc., laisse le plus souvent subsister la partie postérieure de la cloison en forme de bande saillante (fig. 571, A). Désormais les deux sacs communiquent en une loge unique ; à la maturité, ces anthères n'ont donc que deux loges ; aussi, dans le langage descriptif, les dit-on *biloculaires*. En même temps, toutes les cellules situées vis-à-vis de la cloison, y compris les cellules épidermiques, se détruisent ou se décollent, et il en résulte, au fond du sillon qui sépare les deux sacs, une fente par où la loge unique se trouve ouverte (fig. 571, B, y) : c'est la déhiscence longitudinale (p. 375).

Pour permettre aux grains de pollen de s'échapper dans l'air, il faut ensuite que cette fente s'élargisse, ce qui a lieu sous l'influence de la dessiccation, grâce aux propriétés spéciales de l'assise à bandes lignifiées. En effet, dès que l'air accède aux étamines, la paroi de l'anthère se dessèche ; par suite, les membranes de l'assise à bandes se rétractent fortement dans les endroits restés minces et celluloses, faiblement dans les places épaissies et lignifiées. Alors de deux choses l'une. Ou bien les places épaissies et lignifiées dominent sur la face interne des cellules, tandis que la face externe en a moins ou en est dépourvue ; c'est ce qui a lieu, par exemple, dans l'épaississement en U ou en griffe, lorsque l'U ou la griffe s'ouvrent en dehors, comme dans le Lychnide (*Lychnis*), la Mauve (*Malva*), l'Ancolie (*Aquilegia*), la Gesse (*Lathyrus*), etc. Alors la paroi se rétracte davantage sur la face externe que sur la face interne, et par suite, les deux valves qui limitent la fente se recourbent

en dehors en ouvrant largement la loge. Ou bien les places épaissies et lignifiées dominant sur la face externe des cellules, tandis que la face interne en a moins ou est dépourvue; c'est ce qui a lieu, par exemple, dans l'épaississement en U ou en griffe, si l'U ou la griffe s'ouvrent en dedans, comme dans le Butôme (*Butomus*), le Sainfoin (*Hedysarum*), etc. Alors la paroi se rétracte davantage sur la face interne que sur la face externe et par suite les deux valves se recourbent en dedans (fig. 571, A); la fente se trouve encore élargie, mais moins fortement que dans le premier cas.

Ainsi mis à nu, et même entraînés sur la face interne des valves, quand elles se déploient vers l'extérieur, les grains de pollen ne tardent pas à être emportés et disséminés, comme il a été dit à la p. 439, par leur poids, par le vent ou par les insectes. L'assise à bandes lignifiées joue donc un rôle mécanique important dans la déhiscence longitudinale des sacs polliniques. Le rôle de l'épiderme dans ce phénomène est purement passif. On peut l'enlever sans gêner la déhiscence, ce qui a été fait notamment dans la Nicotiane (*Nicotiana*), la Digitale (*Digitalis*), etc. Dans bien des cas, il disparaît spontanément avant la déhiscence; et les valves, réduites à l'assise à bandes, ne s'en recourbent pas moins, par exemple dans la Vigne (*Vitis*), l'Aristolochie (*Aristolochia*), le Pin (*Pinus*), le Génévrier (*Juniperus*), etc.

La structure et le mode de déhiscence qu'on vient d'étudier subissent un certain nombre de modifications dont il faut signaler les principales.

Quelquefois il n'y a pas destruction de l'assise interne et de l'assise moyenne; alors l'assise sous-épidermique ne prend pas non plus de bandes d'épaississement. Les cloisons ne se résorbant pas, les sacs polliniques demeurent séparés et la déhiscence ne peut être longitudinale; elle s'opère par la destruction de quelques cellules au sommet des sacs (Ericacées, Mélastomacées): elle est poricide (p. 375). Il en est de même dans les Morelles (*Solanum*), avec cette petite différence qu'il y a ici quelques cellules à bandes tout autour du pore. Il faut remarquer pourtant que la déhiscence poricide peut se montrer aussi dans des anthères où il y a destruction des assises internes, confluence des sacs polliniques et épaississement des cellules à bandes, par exemple chez diverses Aroidées, comme la Richardie (*Richardia*), l'Alocase (*Alocasia*), l'Aglaonème (*Aglaonema*), etc.

Ailleurs, au contraire, la destruction est poussée plus loin, car l'épiderme lui-même a disparu au moment de la déhiscence et la paroi se réduit à l'assise de cellules à bandes. Il en est ainsi dans la Vigne (*Vitis*), le Cytinet (*Cytinus*), l'Aristolochie (*Aristolochia*), la Grévillée (*Grevillea*), le Phytéléphant (*Phytelephas*), le Pin (*Pinus*), le Génévrier (*Juniperus*), etc.

Les cellules à bandes n'occupent quelquefois qu'une partie de la surface des valves, soit le bord voisin de la ligne de déhiscence, comme dans la Lathrée (*Lathraea*) et divers Orobanches (*Orobanche*), Rhinanthes (*Rhinanthus*), Mélampyres (*Melampyrum*), etc., soit le bord d'attache au connectif, comme dans la Chlore (*Chlora*), la Chironie (*Chironia*), le Cathartocarpe (*Cathartocarpus*), etc., soit le pourtour du pore comme dans les Morelles (*Solanum*), soit les clapets qu se relèvent pour donner issue au pollen, comme dans les Lauriers (*Laurus*), soit enfin divers points çà et là disséminés, comme dans les Ophrydes

(*Ophrys*) et divers Orchidées (*Orchis*), etc. Elles manquent complètement, non seulement dans certaines anthères à déhiscence poricide, comme on l'a vu plus haut, mais encore dans des anthères qui s'ouvrent par des fentes : Tomate (*Lycopersicum*), Plaqueminier (*Diospyros*), Thunbergie (*Thunbergia*), Cycade (*Cycas*), Calle (*Calla*), divers Orchidées (*Orchis*) et Orobanches (*Orobanche*), etc.; les bords des valves, au lieu de se renverser en dehors, restent alors rapprochés sur la ligne de déhiscence. Ailleurs, au contraire, leur développement dépasse l'étendue des valves. Elles envahissent la cloison, où elles forment ordinairement deux couches distinctes tapissant les sacs : OÉnothéracées, Dip-sacées, Quinquina (*Cinchona*), Giroflée (*Cheiranthus*), Dicotyle (*Dicentra*), Pesse (*Hippuris*), Aglaonème (*Aglaonema*), etc., quelquefois une seule couche médiane plus épaisse : Lobélie (*Lobelia*), Forsythie (*Forsythia*), Aponogète (*Aponogeton*), Colchique (*Colchicum*), etc. Assez souvent elles s'étendent sur tout le connectif, soit en une seule assise sous-épidermique, sur la face postérieure : Souci (*Calendula*), Rubanier (*Sparganium*), ou sur les deux faces : Capucine (*Tropæolum*), Saxifrage (*Saxifraga*), soit en plusieurs assises : Orpin (*Sedum*), Erythronée (*Erythronium*), soit même dans toute l'épaisseur du parenchyme : Lin (*Linum*), Pittospore (*Pittosporum*), Crassule (*Crassula*), Célastré (*Celastrus*), Chèvrefeuille (*Lonicera*), Ail (*Allium*), Tulipe (*Tulipa*), Lis (*Lilium*), Iride (*Iris*), etc.

**Développement et structure du tube pollinique.** — En se disséminant, les grains de pollen emportent en eux un appareil protecteur, pour se garantir contre les influences nuisibles du milieu extérieur pendant la durée de leur vie ralentie, qui peut être très longue, et une réserve de matières nutritives pour alimenter les premiers développements des tubes polliniques. L'appareil protecteur est constitué par la couche cutinisée de la membrane, et se trouve consolidé par les divers accidents en relief de cette couche : épines, crêtes, réseaux, etc. En même temps, ceux-ci donnent prise au vent, aux insectes et aux papilles stigmatiques, ce qui favorise d'abord la dissémination des grains, puis leur adhérence au stigmate où ils doivent germer. La réserve nutritive comprend diverses substances azotées mélangées au protoplasme et diverses matières ternaires comme de l'huile, de l'amidon, du saccharose ; il y faut ajouter les épaisissements de l'intine en face des pores de l'exine, qui sont des réserves de cellulose pour le développement futur de la membrane du tube en ces points.

Ainsi munis de réserves, les grains de pollen n'exigent en général, pour entrer en croissance et développer un tube pollinique, que les trois conditions extérieures ordinairement indispensables à toute croissance, savoir : de l'air, de l'eau et de la chaleur, en d'autres termes un air humide et chaud. Semés dans une goutte d'eau pure sur le porte-objet du microscope, ils produisent souvent des tubes polliniques, dont on peut suivre pas à pas le développement rapide. Ailleurs, l'endosmose de l'eau s'opère trop brusquement dans ces conditions, et les grains éclatent ; on les sème alors dans de l'eau sucrée ou gommée, où les tubes polliniques se forment et se cultivent facilement (1).

(1) Ph. Van Tieghem : *Sur la végétation libre du pollen et de l'ovule* (Ann. des sc. nat.,

Au sommet du tube en voie de développement, le protoplasme est toujours homogène et plein, les hydroleucites qu'il renferme étant très petits et peu visibles. La membrane de cellulose qu'il recouvre ne s'en distingue pas par un contour interne; ce contour ne devient apparent qu'après la contraction du protoplasme par les réactifs. Plus bas, le protoplasme se montre pourvu d'hydroleucites de plus en plus volumineux contenant un suc cellulaire de plus en plus abondant; dans cette région, il est en voie de mouvement actif. Par la facilité avec laquelle on les obtient, ces cultures de tubes polliniques sont certainement l'un des objets qui se prêtent le mieux à l'étude et à la démonstration du mouvement protoplasmique. Plus loin encore, si le tube est suffisamment âgé, la membrane est vide, remplie seulement d'un liquide hyalin. Le protoplasme voyage donc dans le tube, se retirant peu à peu de la région inférieure, pour se concentrer à l'extrémité. Ça et là, la partie pleine du tube se sépare de la partie vide par une cloison de cellulose plus ou moins épaisse, formant bouchon.

La réserve de matières ternaires contenue dans le grain est d'abord consommée pour le développement du tube; mais si la culture s'opère dans un liquide suffisamment nutritif, il ne tarde pas à se produire de nouvelles réserves: on voit, par exemple, de nouveaux grains d'amidon se former en abondance et s'accumuler dans le tube: Pin (*Pinus*), Epicéa (*Picea*), Ketmie (*Hibiscus*), etc.

Dans le protoplasme dense qui occupe son extrémité, le tube pollinique renferme un noyau; c'est le noyau de la grande cellule chez les Gymnospermes, le noyau de la petite cellule chez les Angiospermes: dans tous les

cas, c'est le noyau générateur. Il subit ordinairement deux bipartitions chez les Gymnospermes, où il est plus gros; il demeure ordinairement simple chez les Angiospermes, où il est plus petit. Dans aucun cas, il ne disparaît.

Quand il vient à tomber sur le stigmate des Angiospermes ou sur le nucelle des Gymnospermes, le grain de pollen y trouve réunis de l'air, de l'humidité, de la chaleur; il germe donc (p. 447, fig. 303 et 304), et développe un tube, qui se comporte comme on vient de le voir dans les cultures sur porte-objet (fig. 572). Ce tube tantôt s'enfonce directement dans le stigmate (fig. 572, B), tantôt rampe d'abord

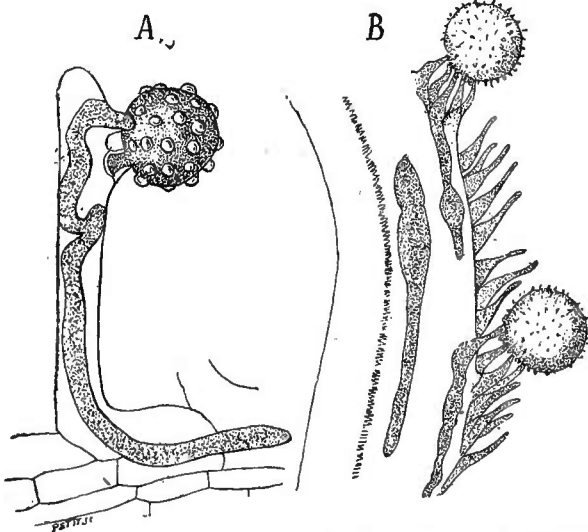


Fig. 572.— Germination du grain de pollen sur le stigmate. A, dans l'Agrostemma (*Agrostemma Githago*); le tube pollinique a percé la membrane de la papille et s'y est introduit. B, dans la Mauve (*Malva sylvestris*); deux tubes polliniques encore en continuité avec leurs grains de pollen et un troisième séparé du grain et en voie de croissance dans la profondeur du stigmate (d'après Strasburger).

à la surface des papilles dont il perce parfois la membrane en se développant

dans leur cavité (fig. 572, A). Une fois la réserve du grain épuisée, l'aliment est abondamment fourni au tube pollinique par le tissu du stigmate et par le tissu conducteur du carpelle, sur lequel il végète en parasite. On y revient plus loin.

## § 3

## Structure du pistil.

Si le pistil est dialycarpelle (p. 393), il suffit d'étudier la structure de l'un de ses carpelles libres, dans les trois parties: ovaire, style et stigmate, qui le constituent. S'il est gamocarpelle (p. 393), il faut considérer en outre le mode d'union de ses carpelles concrescents, entre eux, avec les verticilles externes et quelquefois avec le prolongement du pédicelle.

**Pistil dialycarpelle. Structure de l'ovaire.** — Comme tout limbe de feuille, l'ovaire du carpelle se compose d'un épiderme pouvant porter sur ses deux

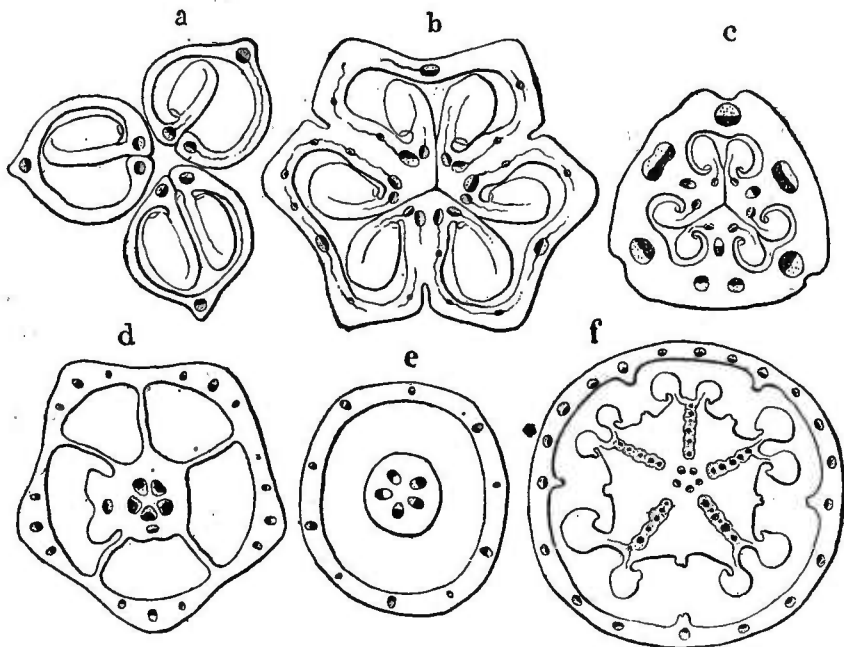


Fig. 573. — Section transversale de l'ovaire supère, montrant l'orientation des faisceaux libéroligneux des carpelles : a, dans l'Éranthe (*Eranthis hiemalis*) ; b, dans la Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*) ; c, dans la Tulipe (*Tulipa Gesneriana*) ; d, dans l'Impatiète (*Impatiens tricornis*) ; e, dans le Mouron (*Anagallis arvensis*) ; f, dans le Lychnide (*Lychnis dioica*).

faces des stomates et des poils, d'un parenchyme ordinairement homogène pouvant renfermer de la chlorophylle, et de faisceaux libéroligneux diversement ramifiés et anastomosés. Il y a un faisceau médian, et si la placentation est marginale, comme c'est le cas le plus fréquent, chaque bord est occupé d'ordinaire par un faisceau plus gros que les autres, qui envoie des branches aux ovules. Si l'ovaire est ouvert, tous ses faisceaux sont orientés de la même manière, liber en dehors, bois en dedans ; mais s'il se ferme en cornet, en repleyant et rejoignant ses bords vers l'axe de la fleur, ses faisceaux marginaux tournent leur bois en dehors, et se trouvent orientés en sens inverse du faisceau médian (fig. 573, a). Lorsque, après s'être unis, les bords continuant

à se replier se séparent de nouveau en se réfléchissant vers l'extérieur, leurs faisceaux tournent peu à peu leur liber en dehors, leur bois en dedans, et reprennent l'orientation du faisceau médian. En un mot, l'orientation des faisceaux libéroligneux de l'ovaire est précisément telle qu'il convient à une feuille plus ou moins repliée.

Quand la fermeture de l'ovaire a lieu par rapprochement et soudure des bords, les faisceaux marginaux sont toujours distincts. Quand elle a lieu par concrescence, ils demeurent encore distincts le plus souvent (Berbéridées, etc.), l'union ne portant que sur le parenchyme ; mais parfois aussi ils se trouvent intimement unis en un faisceau impair, qui fait face au médian de l'autre côté de la cavité, mais qui est orienté à rebours : Mercuriale (*Mercurialis*), Géraïne (*Geranium*), Impatiente (*Impatiens*) (fig. 573, d), etc.

Le long de chaque bord, la face interne de l'ovaire subit le plus souvent une modification spéciale, qui aboutit à la formation d'une bandelette de *tissu conducteur*, ainsi nommé parce qu'il est la voie qui conduit les tubes polliniques aux ovules (1). Tantôt, c'est l'épiderme seul qui se modifie ; il prolonge simplement ses cellules en papilles, comme dans la Mahonie (*Mahonia*) etc., ou bien se divise à plusieurs reprises par des cloisons tangentielles en formant une lame plus ou moins épaisse, comme dans les Labiées, Borraginées Composées, etc. Tantôt plusieurs assises du parenchyme sous-jacent, provenant soit directement de

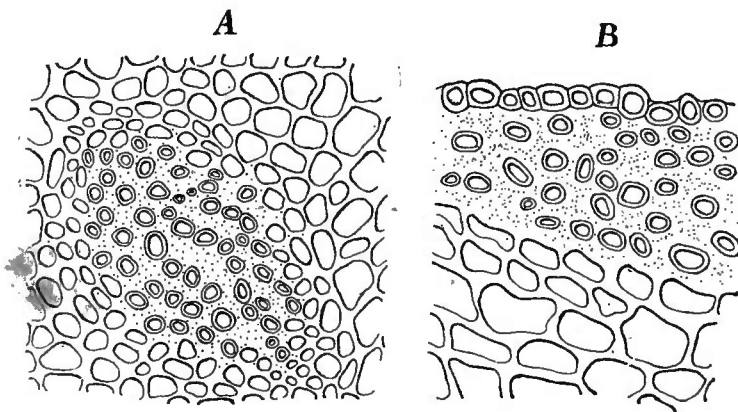


Fig. 574. — Tissu conducteur avec ses membranes gélifiées : A, au centre du style de la Sauge (*Salvia scabiosifolia*). B, sur le stigmate du Gesnère (*Gesnera elongata*) (d'après Capus).

la différenciation d'une portion du parenchyme ordinaire : Hellébore (*Helleborus*), Ronce (*Rubus*), etc., soit du cloisonnement tangentiel répété de l'assise sous-épidermique : Saxifrage (*Saxifraga*), Groseillier (*Ribes*), etc., viennent renforcer l'épiderme et contribuer avec lui à former le tissu conducteur. Quelle qu'en soit l'origine, le tissu conducteur se distingue par le contenu de ses cellules, qui est un protoplasme granuleux, dense et très réfringent, renfermant quelquefois de l'huile, de l'amidon, de la chlorophylle, mais surtout par la nature de leurs membranes, qui sont épaisses, brillantes, molles et en voie de gélification (fig. 574). Quand la gélification des lames moyennes est complète, les cellules se trouvent dissociées dans un mucilage.

**Structure du style.** — Le style partage la structure de l'ovaire, dont il est le prolongement. Le faisceau médian s'y continue, seul le plus souvent, accompagné parfois de chaque côté par un ou deux faisceaux plus petits, comme dans l'Hellébore (*Helleborus*), etc. Les deux bandes du tissu conduc-

(1) Pour le tissu conducteur dans l'ovaire, le style et le stigmate, voir : Behrens, *Untersuchungen über den anat. Bau des Griffels und der Narbe*, Göttingen, 1875. — Capus, *Anatomie du tissu conducteur* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, VII, 1879).

teur de l'ovaire convergent à la base du style et s'unissent en un ruban unique, qui parcourt le style dans toute sa longueur. Ce ruban tapisse le canal quand le style est repley en tube (Papilionacées, etc.), ou le sillon quand il est creusé en gouttière (Renonculacées, etc.); il forme un cordon superposé au bois du faisceau libéroligneux, quand le style est plein, comme dans les Protéacées, la Ronce (*Rubus*), etc.

**Structure du stigmate.** — En s'épanouissant sur la face interne de l'extrémité du style, le tissu conducteur forme le stigmate (fig. 574, *B*) (Renonculacées, Butomées, etc.); ce dernier est donc toujours latéral (voir p. 390, fig. 238 et 241). S'il paraît souvent terminal, c'est que le sommet du style s'est réfléchi en dehors (fig. 238, *B*). Le stigmate n'est donc en réalité qu'une surface. Cette surface affecte des formes très diverses, suivant que l'extrémité du style qui la porte est amincie en pointe (fig. 243), renflée en tête (fig. 244) ou creusée en entonnoir (fig. 245).

L'épiderme du stigmate est quelquefois lisse (fig. 574, *B*) et formé de cellules prismatiques, comme dans les Ombellifères, l'Euphorbe (*Euphorbia*), l'Azalée (*Azalea*), etc.; mais le plus souvent ses cellules se prolongent en papilles de forme très diverse: en cylindre dans la Sauge (*Salvia*), la Polémoine (*Polemonium*), etc., en tête dans le Liseron (*Convolvulus*), la Primevère (*Primula*), etc., en massue dans le Lilas (*Syringa*), le Mûllier (*Antirrhinum*), etc., en bouteille à col plus au moins étiré dans la Mahonie (*Mahonia*), la Spirée (*Spiræa*), etc., en aiguille dans les Papilionacées, etc. Ces papilles s'allongent quelquefois en poils, continus: Philodendre (*Philodendron*), Glaucière (*Glaucium*), Millepertuis (*Hypericum*), etc., ou cloisonnés: Géraïne (*Geranium*), Lopézie (*Lopezia*), etc. Ailleurs, elles sont composées, c'est-à-dire formées de plusieurs cellules épidermiques juxtaposées: Résède (*Reseda*), Passiflore (*Passiflora*), etc.: parfois elles sont portées sur des émergences de l'extrémité du style: Ronce (*Rubus*), Sanguisorbe (*Sanguisorba*), etc. Quelle que soit leur forme, elles produisent et épanchent au dehors un liquide visqueux, acide et sucré, très propre à retenir les grains de pollen et à nourrir les jeunes tubes polliniques. La viscosité du stigmate est augmentée quelquefois par la gélification des membranes des cellules épidermiques, qui se dissocient dans le mucilage, comme dans le Groseillier (*Ribes*), la Morelle (*Solanum*), les Orchidées, etc. Sous l'épiderme, s'étend le tissu conducteur avec ses cellules gélifiées (fig. 574, *B*).

L'extrémité du style présente quelquefois, au voisinage du stigmate, des parties diversement conformées, qui jouent un rôle indirect dans la pollinisation et dont on peut désigner l'ensemble sous le nom d'*appareil collecteur*. Tantôt ce sont des poils collecteurs, où le pollen s'attache (Composées), poils dont la moitié supérieure s'affaisse quelquefois et rentre comme un doigt de gant dans la moitié inférieure (Campanulacées); tantôt c'est une dilatation en godet dont le bord forme deux lèvres et au fond duquel se trouve le stigmate (Goudéniées); tantôt enfin c'est un renflement en forme de plateau qui surplombe le stigmate (Asclépiadées, Protéacées, etc.).

**Pistil gamocarpelle. Mode d'union des carpelles.** — Quand ils sont concrescens, les carpelles n'en possèdent pas moins, dans leurs diverses parties,

la structure qu'on vient de décrire ; il suffit donc de dire quelques mots de leur mode d'union entre eux, avec les verticilles externes et avec le pédicelle quand il se prolonge au-dessus d'eux.

Si les ovaires sont ouverts, la concrescence a lieu bord à bord et produit un ovaire composé uniloculaire à placentation ordinairement pariétale. Les faisceaux marginaux des carpelles peuvent alors demeurer distincts côte à côte, la concrescence n'atteignant que le parenchyme (Violacées), etc. ; mais plus souvent ils s'unissent en un faisceau unique, qui envoie des branches aux ovules des deux bords (Crucifères, Papavéracées, etc.). Si les ovaires sont fermés, leur concrescence latérale et centrale donne lieu à un ovaire composé pluriloculaire à placentation ordinairement axile. Les cloisons sont quelquefois traversées par deux systèmes indépendants de faisceaux latéraux, la concrescence n'atteignant que le parenchyme des ovaires (beaucoup de Monocotylédones, fig. 573, *b*, etc.) ; mais parfois aussi les faisceaux des cloisons, tout au moins les plus gros, s'unissent intimement sur la ligne médiane en faisceaux impairs, qui tournent leur bois en dedans s'ils sont situés dans la partie externe de la cloison, en dehors s'ils sont disposés dans la partie interne : Tulipe (*Tulipa*) (fig. 573, *c*), Géraïne (*Geranium*), etc. Dans la colonne parenchymateuse centrale, qui résulte de la soudure ou de la concrescence des cloisons, les faisceaux marginaux disposés en cercle tournent donc leur bois en dehors, leur liber en dedans (fig. 573, *d*), comme il a été dit plus haut pour le pistil dialycarpelle.

Chez les Caryophyllées, cette colonne centrale se trouve plus tard séparée de la paroi externe par la destruction des cloisons (fig. 573, *f*). Chez les Primulacées, Théophrastées, etc., les ovaires ne développent pas du tout leurs faces latérales et par conséquent ne forment jamais de cloisons (voir p. 396, fig. 252) ; leurs faces dorsales concrescentes forment la paroi externe de l'ovaire composé, tandis que leurs faces ventrales, elles-mêmes concrescentes et munies de faisceaux inverses, constituent au centre une colonne dont le sommet renflé porte les ovules (fig. 573, *e*). On a longtemps considéré cette colonne comme étant le prolongement pur et simple du pédicelle au-dessus des carpelles, et les ovules, par conséquent, comme étant des productions latérales de ce pédicelle. L'orientation inverse des faisceaux rend cette opinion impossible à soutenir. Entre un ovaire à placentation axile ordinaire (fig. 573, *d*) et l'ovaire des Primulacées (fig. 573, *e*), il n'y a pas plus de différence qu'entre un pétale d'Hellébore enroulé en cornet et un pétale de Renoncule muni d'une languette basilaire.

Quand les styles sont concrescents en un style composé, s'ils sont enroulés en tube, leurs tissus conducteurs demeurent indépendants ; mais s'ils sont pliés en gouttière ou pleins, ces tissus s'unissent en un seul qui, dans le premier cas, tapisse un canal commun, et dans le second, forme un cordon commun au centre du style composé plein (fig. 574, *A*).

**Mode d'union des carpelles avec les verticilles externes et avec le pédicelle.** — Quand le pistil est concrescent avec les verticilles externes de la fleur, eux-mêmes concrescents, en un mot quand il est infère (voir p. 401), l'union peut n'intéresser que le parenchyme, les faisceaux libéroligneux des divers



verticilles se trouvant indépendants dans la masse générale, comme dans l'Alstrémère (*Alstrœmeria*) (fig. 575, *a*), etc. Mais le plus souvent les faisceaux dorsaux des carpelles demeurent unis à ceux des parties externes dans toute la région inférieure et ne s'en dégagent que plus haut (fig. 575, *b* et *c*). Dans ce dernier cas, les faisceaux marginaux sont ordinairement distincts et autonomisés dès la base de l'ovaire; quelquefois pourtant ils demeurent unis en cercle jusque dans la région supérieure des loges, simulant un prolongement du pédicelle, et c'est là seulement qu'ils se séparent pour se ramifier dans les placentes descendants (Campanulacées, fig. 575, *c*).

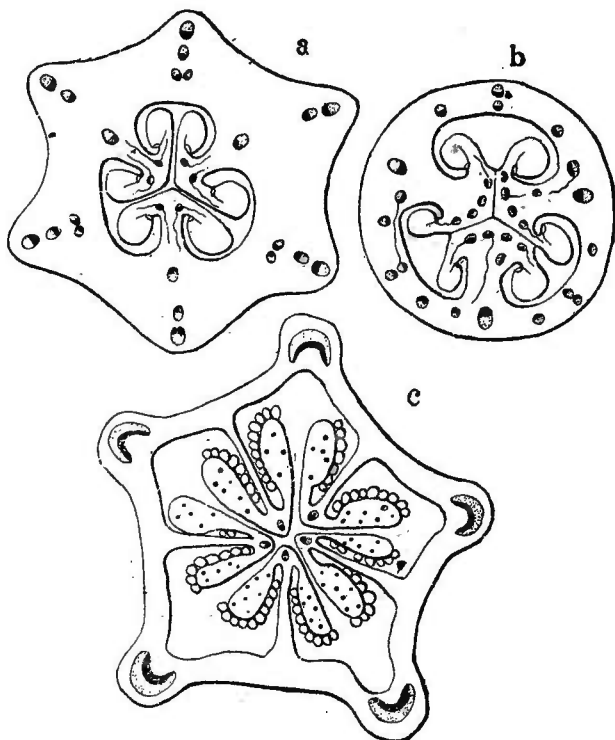


Fig. 575. — Section transversale de l'ovaire infère, montrant la disposition des faisceaux libéroligneux des carpelles et des feuilles externes de la fleur : *a*, dans l'Alstrémère (*Alstrœmeria versicolor*), les faisceaux des cinq verticilles sont indépendants ; *b*, dans le Galanthe (*Galanthus nivalis*), les faisceaux des carpelles sont seuls indépendants ; *c*, dans la Campanule (*Campanula Medium*), les faisceaux des quatre verticilles sont confondus.

Le pédicelle se prolonge quelquefois réellement au-dessus de l'insertion des carpelles concrescents, unissant alors intimement son écorce avec le parenchyme des faces ventrales des ovaires. La colonne centrale ainsi formée, qui porte les ovules sur ses flancs, est traversée par deux systèmes

de faisceaux indépendants : un cercle interne de faisceaux orientés normalement, qui est le système conducteur propre du pédicelle, et un cercle externe de faisceaux inverses, constitué par les faisceaux marginaux des carpelles. Il est facile de s'assurer que ces derniers seuls envoient des branches aux funicules et que le pédicelle prolongé demeure étranger à la production des ovules. On voit des exemples de ce phénomène dans les Caryophyllées, comme le Lychnide (*Lychnis*) (fig. 573, *f*), etc., les Éricacées, comme le Rosage (*Rhododendron*), etc., les Primulacées, etc.

Structure de l'ovule (1). — Pour étudier la structure de l'ovule, plus complètement qu'il n'a pu être fait dans l'aperçu sommaire de la p. 409, il est nécessaire de suivre pas à pas, à partir de l'ovaire dont il dérive, la série des cloisonnements cellulaires qui lui donnent naissance et qui l'amènent à sa forme définitive.

(1) Warming : *De l'ovule* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, V, p. 177, 1878). — Strasburger : *Ueber Befruchtung und Zelltheilung*, 1879. *Angiospermen und Gymnospermen*, 1879. — Vesque : *Développement du sac embryonnaire* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, VI, 1878, et VIII, 1879). — Fischer, *Ienaische Zeitschrift*, VII, 1880. — Marshall Ward, *Journal of the Linnæan Society*, XVII, 1880. — Treub et Mellinck, *Archives néerlandaises*, XV, 1880. — Mellinck : *Over de Ontwikking van den Kiemsak bij Angiospermen*, Leide, 1880. — Guignard ; *Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XIII, 1882). — Went : *Étude sur la forme du sac embryonnaire des Rosacées*. (Ann. des sc. nat., 7<sup>e</sup> série, VI, 1887).

On sait (p. 407) comment, vues du dehors, les diverses parties constitutives de l'ovule apparaissent successivement : la première, le funicule, sur le placente ; les autres, le nucelle et les téguments, sur le funicule. Reprenons maintenant ces divers points, en cherchant à connaître l'aspect intérieur des choses.

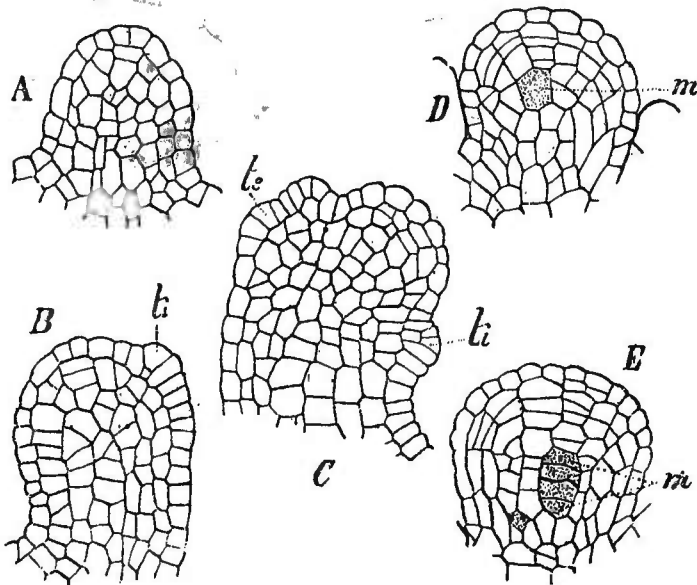


Fig. 576. — Développement de l'ovule de l'Aristolochie (*Aristolochia Clematidis*) (d'après Warming).

Comme il convient à une foliole sur une feuille, le funicule prend naissance sur le carpelle, par le cloisonnement d'un certain nombre de cellules situées au-dessous de l'épiderme, ce dernier ne faisant que revêtir, en se divisant à mesure par des cloisons perpendiculaires à la surface, la protubérance ainsi produite (fig. 576, A ; voir aussi, p. 407, la fig. 264). Tantôt le cloisonnement est limité à quelques cellules de l'assise sous-épidermique : Sénéçon (*Senecio*), Gesnère (*Gesnera*), Résède (*Reseda*), Lobélie (*Lobelia*), Agrostemme (*Agrostemma*), etc., parfois même à une seule de ces cellules, comme dans le Monotrope (*Monotropa*) et les Orchidées. Tantôt il porte seulement sur des cellules de la seconde rangée : Groseillier (*Ribes*), Violette (*Viola*), Benoîte (*Geum*), Lamier (*Lamium*), Consoude (*Symphytum*), Molène (*Verbascum*), etc. Tantôt enfin il s'opère à la fois dans des cellules de la première et de la deuxième assises, comme dans la Mauve (*Malva*), le Pois (*Pisum*), etc.

Pour produire ensuite l'émergence qui constitue le nucelle, quelques cellules sous-épidermiques du funicule, situées vers son sommet mais latéralement, s'allongent perpendiculairement à la surface et se cloisonnent en divers sens ; l'épiderme revêt cette protubérance en se divisant à mesure dans son plan (fig. 576, B). Comment le sac embryonnaire prend-il naissance dans le nucelle,

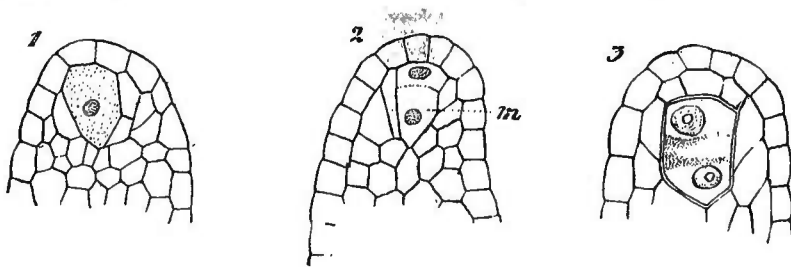


Fig. 577. — Formation et bipartition de la cellule mère primordiale de l'oosphère dans la Clématite (*Clematis Vitalba*) (d'après Vesque).

et comment l'oosphère se forme-t-elle dans le sac embryonnaire ? Cesont les deux points qu'il faut étudier avec soin.

#### Formation du sac embryonnaire ou cellule mère de l'oosphère.

— La formation du sac embryonnaire, c'est-à-dire de la cellule mère de l'oosphère, au sein du nucelle, offre une grande uniformité dans les Phanérogames ; elle se retrouve, en effet, avec les mêmes caractères chez les Gymnospermes et chez les Angiospermes.

Une cellule sous-épidermique du nucelle, qui termine généralement la série axile, se différencie de bonne heure (fig. 577, 1). Elle se partage bientôt, par une cloison tangentielle ou transversale, en deux cellules superposées (fig. 577, 2). L'interne ou inférieure *m* est la cellule mère primordiale; elle se reconnaît facilement à des caractères tout particuliers; elle est allongée, ovoïde, plus grande que ses voisines, pourvue d'un protoplasme plus abondant et d'un noyau plus volumineux. L'externe ou supérieure demeure quelquefois simple, ou ne prend que quelques cloisons radiales (fig. 577, 3); mais le plus souvent elle se divise par des cloisons successives, d'abord tangentielles, puis radiales, et forme, entre l'épiderme et la cellule mère, une couche plus ou moins épaisse, qu'on appelle la *calotte* (fig. 576, *D, E*; voir aussi p. 407, fig. 264).

La cellule mère peut ne pas se cloisonner et devenir directement, en s'agrandissant, le sac embryonnaire, comme dans le Lis (*Lilium*) et la Tulipe (*Tulipa*); mais la chose est très rare. Presque toujours, elle se divise une ou deux fois par des cloisons tangentielles, en donnant deux : Ail (*Allium*), Narcisse (*Narcissus*), Comméline (*Commelina*), Mélique (*Melica*), Clématite (*Clematis*) (fig. 577), etc., ou quatre : Elodée (*Elodea*), Dauphinelle (*Delphinium*), Mauve (*Malva*), la plupart des Gamopétales, etc., cellules superposées, qui sont les cellules mères secondaires (fig. 576, *E*). Parfois il ne se forme que trois cellules, parce que la seconde bipartition ne porte que sur l'une des deux premières, comme dans le Tricyrte (*Tricyrtis*), le Yuque (*Yucca*), l'Iride (*Iris*), l'Acacier (*Acacia*), la Capselle (*Capsella*), le Monotrope (*Monotropa*) (fig. 581), etc.; ou bien il s'en produit plus de quatre, parce que quelques-unes des quatre cellules se partagent de nouveau, comme dans les Rosacées, l'Hélianthème (*Helianthemum*), etc. Les cloisons tangentielles qui séparent ces cellules sont presque toujours épaissies, surtout au centre, et fortement réfringentes.

De ces cellules mères secondaires, une seule, ordinairement se développe en sac embryonnaire.

C'est le plus souvent la plus inférieure ou la plus interne (voir plus loin, fig. 580, *D* et fig. 581); comprimées vers le haut et de plus en plus aplaties par elle, toutes les autres s'atrophient et enfin disparaissent. Quel-

quefois c'est la cellule supérieure qui se développe seule; les inférieures, au nombre de une dans

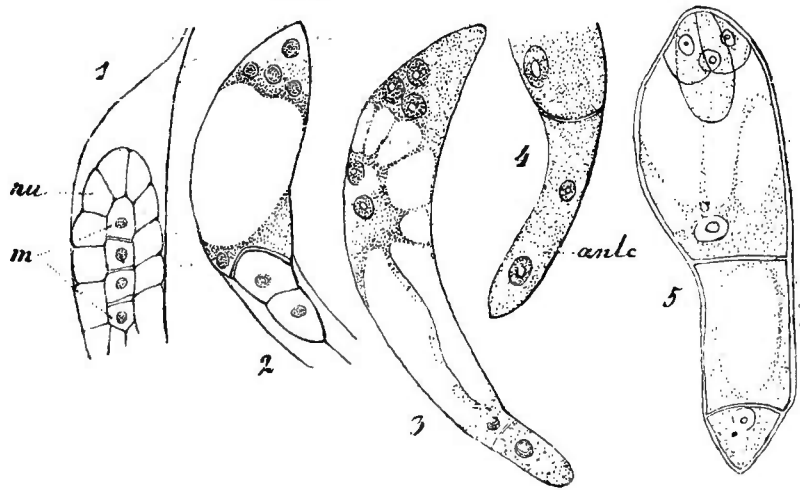


Fig. 578. — Développement du sac embryonnaire dans la Primevère (*Primula acaulis*). Des quatre cellules mères (1, *m*), c'est tantôt la seconde, tantôt la troisième, à partir d'en haut, qui se développe en sac embryonnaire, en laissant deux anticlines (2), ou une seule (3, 4). Dans l'Arbousier (*Arbutus Rollisonii*) (5), le sac surmonte également deux anticlines (d'après Vesque).

l'Endymion (*Endymion*) et l'Agraphide (*Agraphis*) (fig. 580, *G* à *J*) ou de

deux dans le Loranthe (*Loranthus*), demeurent alors longtemps visibles ; on les a nommées *anticlines*. Ailleurs, c'est la seconde des quatre cellules qui se développe ; la supérieure se résorbe, les deux inférieures subsistent comme anticlines (fig. 578) ; il existe aussi des anticlines dans le Rosier (*Rosa*), le Pyréthre (*Pyrethrum*), etc. Cependant on voit quelquefois plusieurs de ces cellules superposées s'agrandir en même temps, diviser leur noyau et tendre à devenir autant de sacs embryonnaires, comme dans le Narcisse (*Narcissus*), la Mélisse (*Melica*), le Muguet (*Convallaria*), le Gainier (*Cercis*), les Rosacées, etc. ; mais l'une d'elles finit toujours par l'emporter sur ses voisins et par les détruire.

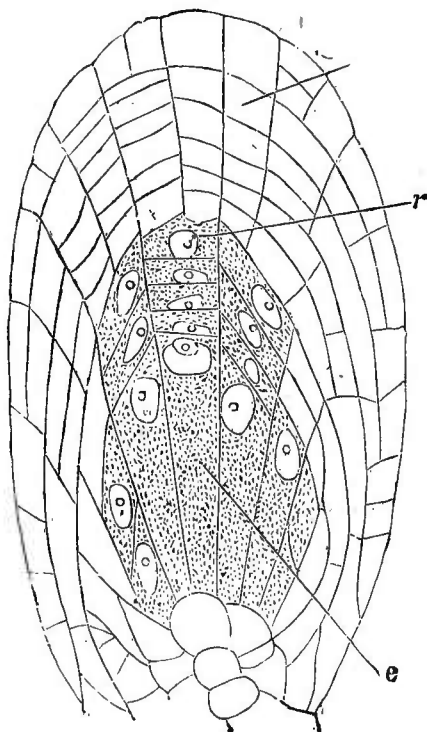


Fig. 579.— Section longitudinale du nucelle du Rosier (*Rosa livida*). *k*, calotte ; *e*, multiples sacs embryonnaires ; *r*, cellules supérieures vouées à la résorption (d'après Strasburger).

Cette tendance à la pluralité des sacs embryonnaires se manifeste encore d'une autre manière. Il n'est pas rare, en effet, de voir plusieurs cellules, disposées côte à côte sous l'épiderme du nucelle, se comporter comme il vient d'être dit ; elles donnent naissance à une calotte plus large, qui recouvre tout autant de rangées de cellules mères secondaires ; après quoi, les plus internes de celles-ci deviennent, en grandissant, tout autant de sacs embryonnaires (fig. 579). Accidentelle chez diverses plantes : Groseillier (*Ribes*), Sparmannie (*Sparmannia*), Violette (*Viola*), Giroflée (*Cheiranthus*), Persée (*Persea*), Joubarbe (*Sempervivum*), etc., cette pluralité des sacs embryonnaires est constante chez d'autres : Hélianthème (*Helianthemum*), Rosacées (fig. 579), Loranthe (*Loranthus*), Conifères, etc. Un seul de ces sacs arrive généralement à terme, les autres s'arrêtent à divers états.

Le refoulement et la résorption, exercés par le sac en voie de développement sur ses cellules sœurs superposées, s'étendent plus tard, en haut, à la calotte et même à l'épiderme, et sur les côtés, aux cellules latérales du nucelle ; cette destruction est le résultat de la nutrition du sac embryonnaire, qui se remplit à mesure de protoplasme, d'amidon, de matières grasses, et se prépare ainsi à produire des cellules filles. Mais avant d'aborder ce dernier point, il convient de dire que les choses ne se passent pas toujours comme on vient de les décrire. C'est bien là l'état moyen et pour ainsi dire normal, tel qu'il se présente toutes les fois que le nucelle est suffisamment volumineux, c'est-à-dire chez la plupart des Monocotylédones, des Dialypétales et des Apétales. Mais la marche des cloisonnements se complique quelquefois, et souvent, au contraire, se simplifie.

Elle se complique, lorsque l'épiderme qui recouvre le sommet du nucelle divise ses cellules par un plus ou moins grand nombre de cloisons tangentielles, en formant une coiffe plus ou moins épaisse qui double la calotte (beaucoup de Renonculacées, Rosacées, OÉnothéracées, Légumineuses, Coni-

fères, etc.). Elle se simplifie, quand le nucelle est exigü, comme dans quelques Monocotylédones, par exemple le Lis (*Lilium*), la Tulipe (*Tulipa*), le Narcisse (*Narcissus*), l'Orchide (*Orchis*), etc., plusieurs Dialypétales, comme le Myosure (*Myosurus*), etc., et la plupart des Gamopétales (fig. 580). Cette simplification consiste en ce que, chez ces plantes, la cellule sous-épidermique du nucelle ne prend pas cette première cloison tangentielle qui détache vers le haut la cellule mère de la calotte : la calotte n'existe pas et la cellule mère du sac confine directement à l'épiderme en haut et sur les côtés (fig. 580, A à D; voir aussi fig. 578, 1 et fig. 581, A). Si, comme il est rare, elle ne prend pas non plus les cloisons suivantes, elle devient directement et tout entière le sac embryonnaire, comme dans la Tulipe (*Tulipa*) et le Lis (*Lilium*). En grandissant, le sac embryonnaire résorbe alors d'abord les cellules sœurs, puis l'épiderme en haut et latéralement (fig. 580, E, F et fig. 578, 2), et vient toucher directement la face interne de l'unique et épais tégument (Gamopétales, etc.).

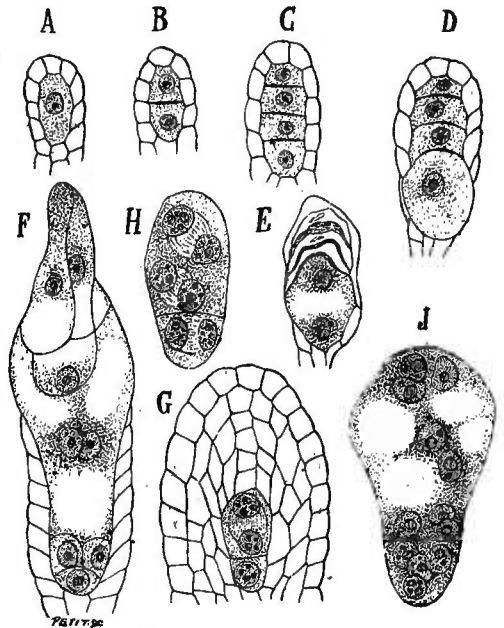


Fig. 580. — États successifs de la formation du sac embryonnaire. A à F dans la Sauge (*Salvia pratensis*) ; la cellule mère sous-épidermique se partage en quatre cellules, dont l'inférieure devient le sac. G à J dans l'Agraphide (*Agraphis campanulata*) ; la cellule mère se partage en deux cellules, dont la supérieure devient le sac ; l'inférieure est une anticline (d'après Guignard).

**Homologie du nucelle et du sac pollinique.** — Avant d'aller plus loin, il est nécessaire de remarquer que, dans le cas normal, la marche des cloisonnements qui s'opèrent dans le nucelle pour former la cellule mère de l'oosphère est exactement la même que celle qui a lieu dans le sac pollinique pour produire les cellules mères du pollen. La calotte correspond à la jeune paroi du sac pollinique et se résorbe comme elle pour nourrir les cellules mères. Comme pour le pollen, la cellule mère primordiale peut rester entière, mais le plus souvent elle se cloisonne en produisant des cellules mères secondaires. La différence la plus frappante est dans l'unité définitive du sac embryonnaire, résultant de l'unité de la cellule mère primordiale et de la résorption consécutive de toutes les cellules mères secondaires moins une. Mais ce n'est là qu'une différence de quantité et qui n'est nullement de nature à troubler l'homologie. D'ailleurs, n'a-t-on pas vu que, dans certains nucelles, il existe en réalité sous l'épiderme toute une rangée de cellules mères primordiales, tandis que, par contre, dans certains sacs polliniques, il n'y en a qu'une seule ? L'avortement de certaines cellules mères secondaires, parmi celles qui se développent, est aussi un fait dont les sacs polliniques nous offrent des exemples, comme on le voit notamment chez les Cycadées. Nous en concluons, qu'au point de vue de la formation des cellules mères, le nucelle est l'homologue du sac pollinique.

Étudions maintenant les phénomènes qui se passent dans le sac embryon-

naire. Ils sont très différents chez les Angiospermes et les Gymnospermes, et il est nécessaire de considérer séparément ces deux sous-embranchements.

**Formation de l'oosphère dans le sac embryonnaire des Angiospermes. —**

Le noyau du sac se divise au centre en deux nouveaux noyaux, qui se rendent aux deux extrémités, ou plutôt s'y trouvent portés par l'allongement

rapide de la cavité (fig. 581, A, B, C); souvent un hydroleucite les sépare et occupe la partie centrale de la cellule (C). L'un et l'autre noyau se divisent de nouveau et simultanément, suivant l'axe du sac (fig. 581, D, E, F). Puis, chacun des quatre noyaux se partage encore une fois; pour le plus proche du sommet et pour le plus rapproché de la base, la partition s'opère dans une direction perpendiculaire à la fois à l'axe du nucelle et au plan de symétrie de l'ovule (fig. 581, G); pour les deux autres, au contraire, elle a lieu parallèlement à l'axe et dans le plan de symétrie. Le sac embryonnaire contient donc finalement huit noyaux en deux tétrades, quatre, disposés en tétraèdre, dans la région microcypilaire, et quatre, disposés de même, dans la région chalazienne. Autour de chacun des trois noyaux les plus

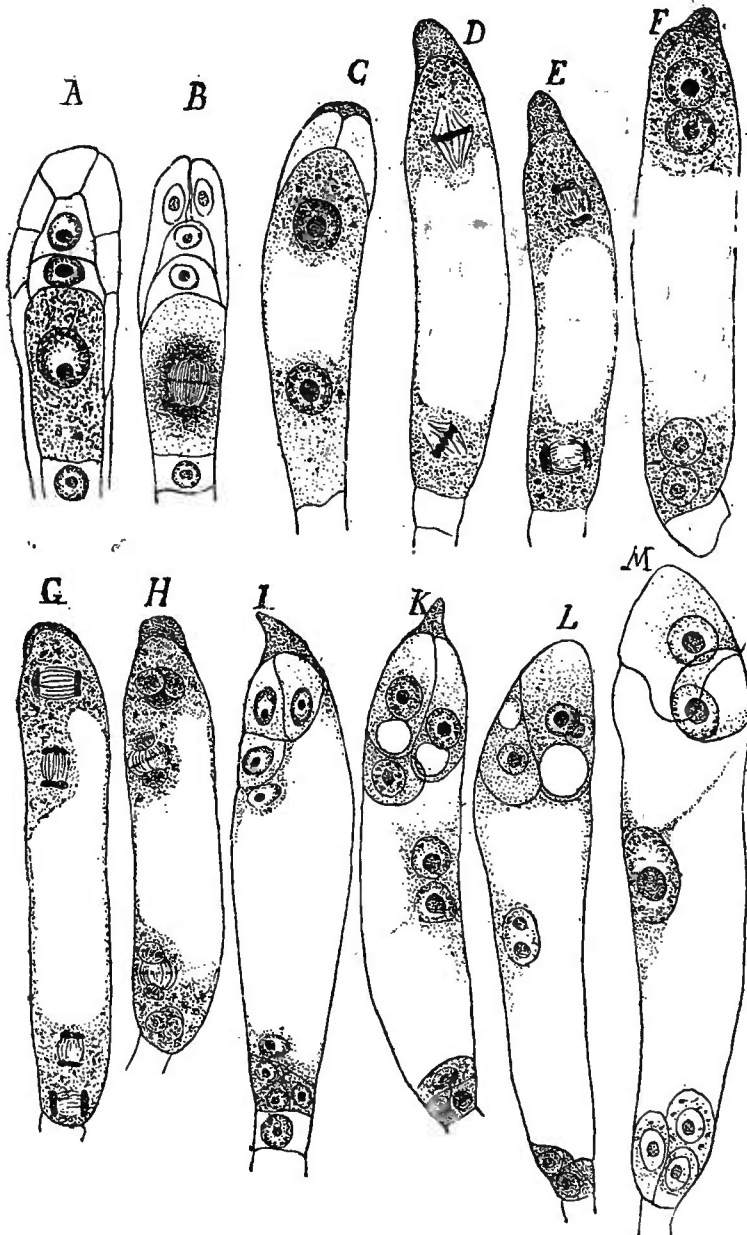


Fig. 581. — *Monotropa Hypopitys*. Phases successives de la formation de l'oosphère dans le sac embryonnaire. Il n'y a pas de calotte; la cellule sous-épidermique se divise en trois dont l'inférieure devient le sac. A cet effet, elle résorbe à la fois les deux cellules supérieures et l'épiderme du nucelle; les membranes de ces cellules détruites coiffent le sommet du sac. L et M sont vues dans le plan de symétrie de l'ovule, toutes les autres figurées dans le plan perpendiculaire (d'après Strasburger).

élevés se condense une couche de protoplasme, ce qui produit trois cellules nues; les deux qui sont situées au même niveau sous la voûte du sac, de part et d'autre du plan de symétrie, ne jouent qu'un rôle accessoire dans la formation de l'œuf: ce sont les synergides; la troisième, placée un peu plus bas et qui a son centre dans le plan de symétrie, est seule destinée à produire l'œuf: c'est l'oo-

sphère (fig. 581, *I* à *M*). Autour de chacun des trois noyaux les plus inférieurs, se condense aussi une couche de protoplasme, bientôt revêtue d'une mince membrane de cellulose : ce sont les cellules antipodes (fig. 581, *I* à *M*). Le quatrième noyau d'en haut et le quatrième d'en bas, occupant les sommets des deux tétraèdres inverses, demeurent libres dans le protoplasme général. Ils se rapprochent toujours l'un de l'autre et se fusionnent enfin en un noyau unique, qui est le noyau secondaire du sac embryonnaire (fig. 581, *I* à *M*). Le nucelle se trouve de la sorte avoir acquis la structure qui le caractérise à l'état adulte, structure déjà étudiée sommairement à la page 409 (fig. 266, 267 et 268).

Les deux synergides occupant, comme on vient de le voir, le sommet même du sac, prennent généralement une forme allongée ; leur noyau est central, ou même plus rapproché du sommet, quand l'hydroleucite qui apparaît presque constamment à la base a refoulé le protoplasme dans la partie supérieure de la cellule (fig. 581, *K*, *L*). Parfois aussi, elles se rétrécissent en pointe vers le haut et percent la membrane du sac embryonnaire, en s'avancant vers le micropyle entre les bords du tégument appliqué sur le sac (fig. 580, *F* et fig. 582) ; elles présentent alors, dans quelques cas, des stries longitudinales dans leur moitié supérieure (fig. 582), et leur sommet pointu se montre recouvert d'une membrane de cellulose qui manque dans le reste de la surface : Safran (*Crocus*), Glaïeul (*Gladiolus*) (fig. 582), Torénie (*Torenia*), Santal (*Santalum*), etc. Ailleurs elles se montrent tout entières enveloppées d'une membrane de cellulose, comme dans la Dauphinelle (*Delphinium*), etc.

L'oosphère, insérée latéralement sur la paroi du sac, plus bas que les synergides, n'a pas d'hydroleucite à sa partie inférieure où se trouve le noyau, plus gros que celui des synergides ; l'hydroleucite, quand il existe, est situé au-dessus du noyau, par exemple dans l'Orchide (*Orchis*), le Safran (*Crocus*), le Monotrope (*Monotropa*) (fig. 581, *L*), la Sauge (*Salvia*) (fig. 580, *F*), etc. Quand le sac embryonnaire est élargi à l'extrémité, l'oosphère se trouve insérée au sommet, au même niveau que les synergides.

Lorsque le sac embryonnaire est dilaté à la base, les trois antipodes se placent aussi sur le même plan horizontal (beaucoup de Liliacées, Renonculacées, etc.) ; elles sont, au contraire, superposées plus ou moins régulièrement, lorsque la base du sac est étroite et allongée (la plupart des Gamopetalés,

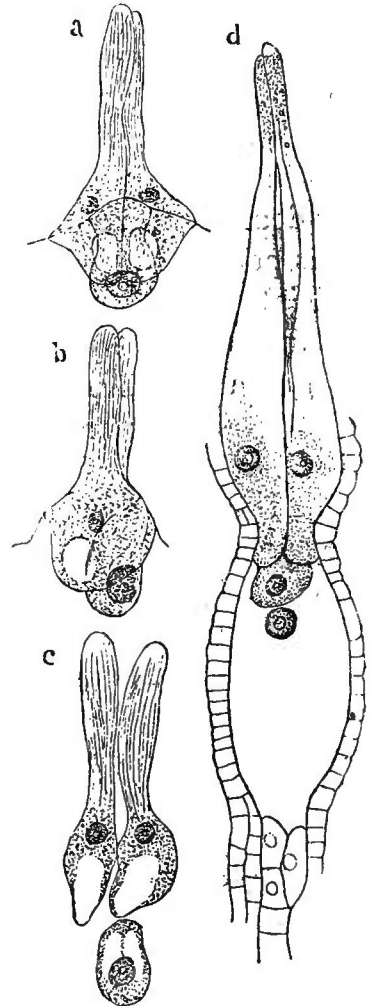


Fig. 582. — Synergides allongées à travers la membrane du sac embryonnaire. Appareil femelle du Glaïeul (*Gladiolus communis*), vu : *a*, dans le plan perpendiculaire au plan de symétrie de l'ovule ; *b*, dans le plan de symétrie ; *c*, après disjonction des trois parties. *d*, sac embryonnaire de la Bartonie (*Bartonia aurea*) : le noyau propre du sac est très près de l'oosphère (d'après Strasburger).

fig. 581, *K, L*). Pourvues ordinairement d'une membrane de cellulose et persistant alors jusqu'à la fécondation, elles peuvent aussi se trouver réduites à leurs noyaux et disparaître longtemps avant ce phénomène, comme dans le Fluteau (*Alisma*), la Vesce (*Vicia*), la Gesse (*Lathyrus*), etc. Parfois aussi le noyau s'y partage en deux ou en un plus grand nombre de noyaux, qui se séparent ou restent accolés, comme dans le Vulpin (*Alopecurus*), la Clématite (*Clematis*), l'Hépatique (*Hepatica*), etc. La division des noyaux peut même être suivie de la division de la cellule, ce qui augmente d'autant le nombre des antipodes, par exemple dans la Conyze (*Conyza ambigua*), l'Erharte (*Erharta panicea*), etc. Elles persistent quelquefois plus ou moins longtemps après la fécondation, comme dans l'Hypécon (*Hypecoum*) et plusieurs Renonculacées. Leur nombre normal ne paraît subir de diminution que dans des cas très rares, comme dans le Gui (*Viscum*) ; enfin on n'en a observé aucune dans le Loranthe (*Loranthus sphærocarpus*).

Les deux noyaux libres se fusionnent toujours avant la fécondation, quelquefois pourtant assez tard et peu d'instantants avant ce phénomène. Tantôt ils marchent simultanément à la rencontre l'un de l'autre, soit suivant l'axe du sac, soit dans la couche pariétale du protoplasme quand il existe un grand hydroleucite au centre (fig. 581, *I à M*), et la fusion a lieu à égale distance des deux triades terminales: Trocart (*Triglochin*), Laiche (*Carex*), Yuque (*Yucca*), Onagre (*Oenothera*), Jasmin (*Jasminum*), Chèvrefeuille (*Lonicera*), Renonculacées, etc. Tantôt, le noyau supérieur restant en place au voisinage de l'oosphère, c'est le noyau inférieur qui fait tout le chemin pour venir s'unir à lui (Composées, etc.). Après la fusion, les deux nucléoles demeurent visibles pendant quelque temps dans le noyau ovoïde (fig. 581, *L*) ; puis, ils s'unissent et se confondent, en même temps que le noyau s'arrondit (fig. 581, *M*). Central ou pariétal, rapproché ou éloigné de l'oosphère, ce gros noyau secondaire demeure toujours relié à l'oosphère par une trainée protoplasmique (fig. 581, *M*). C'est à lui qu'est dévolu, après la fécondation, le rôle initiateur dans la formation de l'albumen.

**Homologie de l'oosphère et des cellules filles du grain de pollen chez les Angiospermes.** — Il est facile de voir que l'homologie, signalée tout à l'heure entre la cellule mère de l'oosphère et celle des grains de pollen, se poursuit entre leurs deux produits définitifs, c'est-à-dire entre l'oosphère et ses pareilles d'une part, et les cellules filles du grain de pollen d'autre part. En effet, le noyau de l'oosphère est l'un des huit noyaux produits par les trois bipartitions successives du noyau de la cellule mère ; de même, le noyau de la grande ou de la petite cellule fille du grain de pollen est l'un des huit noyaux produits par les trois bipartitions successives du noyau de la cellule mère. Ces deux noyaux, et de même les deux cellules tout entières qui les renferment, c'est-à-dire l'oosphère et le tube pollinique, sont donc équivalents. En un mot, il y a équivalence entre les deux éléments, mâle et femelle, qui se combinent pour former l'œuf. Si, des huit noyaux produits par le sac embryonnaire, un seul est destiné à remplir le rôle femelle, quatre autres étant adaptés à des fonctions secondaires et les trois derniers avortant, il faut rappeler aussi que, des huit noyaux produits par la cellule mère du pollen, il n'y



en a que quatre qui remplissent le rôle mâle, les quatre autres avortant. Il est vrai que les huit cellules filles du sac embryonnaire y demeurent incluses, tandis que les huit cellules filles de la cellule mère du pollen s'en échappent en quatre groupes de deux, qui sont les grains de pollen ; mais cette différence est purement physiologique et sans importance au point de vue des équivalences morphologiques.

**Formation de l'oosphère dans le sac embryonnaire des Gymnospermes.**

— Le noyau du sac embryonnaire des Gymnospermes subit aussi trois bipartitions successives et produit de la sorte huit nouveaux noyaux. Mais au lieu d'en rester là pour le moment et de constituer tout de suite l'oosphère autour de l'un de ces huit noyaux, comme chez les Angiospermes, le phénomène de bipartition continue ici sans aucune interruption, et c'est beaucoup plus tard seulement que l'oosphère prend naissance (fig. 583). Les huit noyaux en donnent seize, puis trente-deux, et ainsi de suite, jusqu'à ce que les nouveaux noyaux soient assez nombreux pour former, à petite distance les uns des autres, une double assise dans l'épaisse couche protoplasmique qui revêt la paroi du sac. On voit alors tous les noyaux équidistants s'unir par les filaments protoplasmiques en forme de tonneau, au milieu desquels se forment autant de cloisons d'abord albuminoïdes, plus tard celluloses. Ce cloisonnement simultané, déjà étudié en général à la page 580, produit une double assise de cellules polyédriques, qui tapissent la paroi épaissie du sac ; puis, ces cellules s'accroissent vers l'intérieur, se cloisonnent en séries rayonnantes, se rencontrent au centre et remplissent ainsi le sac embryonnaire d'un parenchyme compact, qu'on appelle l'endosperme (p. 410).

Toutefois, certaines des cellules périphériques primitives, situées vers le sommet du sac, ne se cloisonnent pas comme leurs voisines, dont elles se distinguent par leur volume plus grand ; ce sont les cellules mères des *corpuscules*. Chacune d'elles se partage par une cloison tangentielle en une petite cellule externe et une grande cellule interne. La première demeure quelquefois simple, comme dans le Tsuge (*Tsuga*) ; mais ordinairement elle se partage, par deux cloisons cruciales, en quatre cellules disposées en rosette dans le même plan, comme dans le Genévrier (*Juniperus*), etc. (voir p. 411, fig. 269 et p. 452, fig. 309) ; parfois même elle se découpe en outre par une ou deux cloisons tangentielles et la rosette est formée de deux ou trois étages

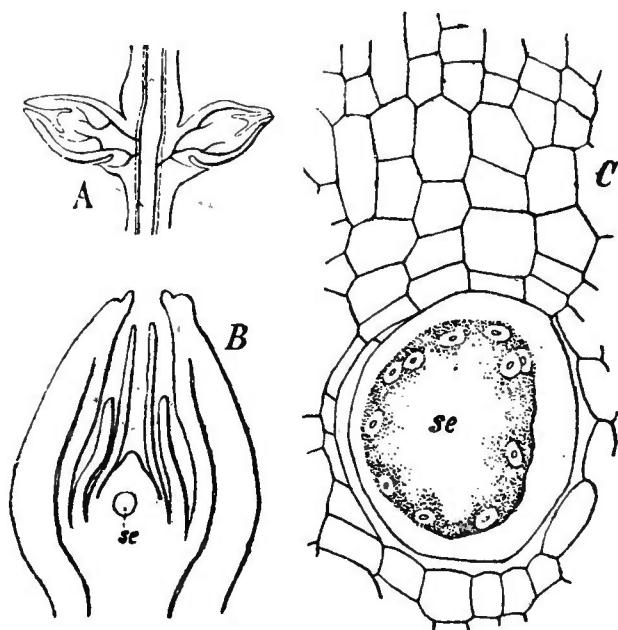


Fig. 583. — Gnète (*Gnetum Gnemon*). A, section longitudinale d'une inflorescence femelle, montrant la marche des faisceaux. B, section longitudinale d'une fleur femelle ; le sac embryonnaire *se* est refoulé en bas par une puissante calotte. C, *se*, sac embryonnaire avec de nombreux noyaux en voie de division dans la couche pariétale contractée par l'alcool (d'après Strasburger).

superposés, comme dans le Pin (*Pinus*), l'Épicéa (*Picea*), etc., (voir p. 452, fig. 308). En s'écartant au centre, ces petites cellules forment le *col* du corpuscule.

La grande cellule interne, ou *cellule centrale* du corpuscule, est remplie d'un protoplasme abondant, avec un hydroleucite vers le centre et un noyau au-dessus de cet hydroleucite. Plus tard, ce noyau se divise en deux : le noyau supérieur se rend au-dessous du col et là s'entoure d'une petite masse de protoplasme qui se sépare aussitôt par une cloison transversale ; la cellule centrale se trouve dès lors partagée en une petite cellule supérieure, qu'on appelle *cellule de canal* (fig. 308 et 309) et une grande cellule inférieure à noyau médian, qui est l'oosphère. La cellule de canal se constitue quelquefois de bonne heure, comme dans les Pinées et dans l'Éphédre (*Ephedra*), quelquefois très tard, comme dans le Genévrier (*Juniperus*), etc. Elle se détruit toujours peu de temps avant la fécondation, après s'être insinuée entre les cellules de la rosette et les avoir écartées ; sa destruction provoque par conséquent la formation du canal du col : c'est ce qui lui a valu son nom. Il en résulte que quand son apparition est tardive, elle est très éphémère et difficile à mettre en évidence (Genévrier et autres Cupressées ; petites masses sombres dans la figure 309).

Les corpuscules, tantôt se touchent tous latéralement et prennent une forme prismatique (Cupressées, fig. 309), tantôt sont séparés au moins par une et souvent par plusieurs assises cellulaires et de forme ovoïde (Pinées, fig. 308). Leur nombre est très divers : 3 à 5 dans les Pinées, 3 à 15 et davantage dans les Cupressées, 5 à 8 dans l'If (*Taxus*), etc. Par suite de la croissance périphérique de l'endosperme autour d'eux, leurs rosettes se trouvent finalement situées au fond d'autant d'entonnoirs, s'ils sont isolés (fig. 308, A), ou d'un large entonnoir commun, s'ils sont groupés en faisceau (fig. 309). Le nucelle parvient en définitive à la structure adulte indiquée sommairement à la p. 410, fig. 269.

Parmi les Gnétacées, la Welwitschie (*Welwitschia*) offre une simplification remarquable. La cellule d'endosperme qui doit produire le corpuscule ne se cloisonne ni pour former une rosette, ni pour produire une cellule de canal : elle devient directement et tout entière l'oosphère.

**Homologie de l'oosphère et de la cellule mâle chez les Gymnospermes.** — On voit que chez les Gymnospermes, à l'exception de la Welwitschie, l'oosphère est une cellule de troisième ordre par rapport à la cellule d'endosperme qui lui a donné naissance, tandis que chez les Angiospermes elle est formée directement par une cellule d'endosperme ; on peut, en effet, donner le nom collectif d'endosperme aux six cellules qui s'établissent dans le sac embryonnaire des Angiospermes avant la fécondation. La différence sous ce rapport, entre les deux sous-embranchements des Phanérogames, se réduit donc à un raccourcissement des phénomènes chez les Angiospermes, par la suppression de deux cloisonnements, raccourcissement qui se trouve déjà réalisé dans la Welwitschie. On a vu qu'un raccourcissement de même nature s'y observe à l'intérieur du tube pollinique. A ce point de vue encore, il y a donc homologie parfaite entre l'appareil mâle et l'appareil femelle.

Par rapport aux cellules mères définitives, la combinaison qui donne nais-

sance à l'œuf se produit entre éléments de sixième ordre chez les Gymnospermes, entre éléments de quatrième ordre chez les Angiospermes.

**Structure du funicule et des téguments.** — La structure du nucelle étant bien connue par ce qui précède, il reste à dire quelques mots de la structure du funicule et des téguments.

Le funicule est formé par un faisceau libéroligneux collatéral, dont le plan médian est le plan de symétrie de l'ovule; ce faisceau est enveloppé par une couche de parenchyme, elle-même recouverte d'un épiderme.

Le tégument procède du funicule sous le nucelle (fig. 576, *B, C*). Il naît d'ordinaire unilatéral; prenant son origine sur la face dorsale, il s'étend de proche en proche et embrasse le funicule en forme de fer à cheval. Tantôt l'anneau se ferme; tantôt, au contraire, dans l'ovule anatrope, il reste ouvert et se trouve complété par le funicule; dans l'ovule semi-anatrope, ces deux dispositions se combinent. Le tégument interne, quand il y en a deux, est souvent annulaire dès le début. Quand il y a deux téguments, l'externe apparaît ordinairement après l'interne; quelquefois pourtant il se développe avant l'interne: Aconit (*Aconitum*), Euphorbe (*Euphorbia*), Cuphée (*Cuphea*), Résède (*Reseda*), etc.

Le tégument dérive rarement tout entier de l'épiderme seul du funicule, comme dans les Orchidées, le Monotrope (*Monotropia*), la Bégonie (*Begonia*), la Pépéromie (*Peperomia*), la Centradénie (*Centradenia*), la Lysimaque (*Lysimachia*), etc.; il ne comprend alors généralement que deux assises cellulaires. Le tégument interne des ovules bitégumentés, ainsi que le tégument unique des ovules unitégumentés, malgré sa grande épaisseur, sont composés en grande partie par l'épiderme. Le tégument externe des ovules bitégumentés dérive, au contraire, principalement du cloisonnement des cellules sous-épidermiques et n'est que recouvert par l'épiderme.

Tantôt le faisceau libéroligneux du funicule s'épanouit au-dessous du nucelle, à la chalaze, sans se prolonger dans le tégument, qui demeure uniquement parenchymateux; il en est ainsi quand le tégument est tout entier ou en grande partie de nature épidermique. Tantôt, au contraire, il se prolonge dans le tégument soit en demeurant simple, soit en se ramifiant suivant le mode penné, ou plus souvent suivant le mode palmé, de manière à accuser nettement le plan de symétrie de l'ovule. Quand il y a deux téguments, c'est l'externe qui contient les faisceaux; l'interne en demeure ordinairement dépourvu. Chez les Angiospermes, les faisceaux du tégument tournent leur liber en dehors et leur bois en dedans vers le nucelle; en d'autres termes, le nucelle est posé sur la face ventrale du tégument. Chez les Conifères, au contraire, ils tournent leur liber en dedans vers le nucelle et leur bois en dehors, c'est-à-dire que le nucelle est porté par la face dorsale du tégument. Ces faisceaux libéroligneux se développent d'ailleurs davantage et deviennent plus faciles à étudier pendant que l'ovule se transforme en graine après la fécondation; nous aurons à y revenir en étudiant la graine.

Quand il y a deux téguments, c'est l'externe, seul pourvu de faisceaux libéroligneux, qui constitue le lobe de feuille ou la foliole ovulaire; l'interne, d'origine épidermique, est de la nature des poils écaillés et ressemble à

l'indusie qui recouvre les sporanges des Fougères. Les faisceaux ne pénètrent non plus jamais dans le nucelle, qui n'a que la valeur d'une émergence.

**Structure des nectaires floraux (1).** — Qu'ils dépendent du calice, de la corolle, de l'androcée, du pistil ou du réceptacle (voir p. 412), les nectaires floraux ont une structure analogue, mais sujette à de nombreuses variations secondaires. C'est toujours un parenchyme à parois minces, dont les cellules, outre leur protoplasme et leur noyau, contiennent un suc cellulaire riche en un mélange de saccharose et de sucre interverti; on y a constaté la présence de l'invertine. Ces cellules sont ordinairement plus petites que celles du parenchyme ambiant. Quand un nectaire émet un liquide, le parenchyme sucré est le plus souvent recouvert d'un épiderme à stomates aquifères, sinon la cuticule y est nulle ou presque nulle. Quand il n'émet pas de liquide, l'épiderme est ordinairement dépourvu de stomates et les assises sous-épidermiques ont généralement leurs membranes épaissies.

## SECTION II

### PHYSIOLOGIE INTERNE DE LA FLEUR.

La physiologie de la fleur, et notamment sa fonction essentielle, qui est la formation des œufs, est presque tout entière extérieure; à ce titre, elle a été exposée page 428 et suiv. Il reste à donner ici, sur le mécanisme même de la fécondation, quelques détails importants, qui ont dû être négligés à ce moment, parce qu'ils exigeaient la connaissance complète de la structure intime des corps en présence.

#### § 4

#### Phénomènes intimes de la fécondation (2).

**Fécondation dans les Angiospermes.** — Formé, comme on sait, sur le stigmate par le développement de la petite cellule du grain de pollen, le tube pollinique des Angiospermes s'insinue ordinairement entre les papilles stigmatiques et, arrivé à leur base, s'enfonce entre les cellules épidermiques; quelquefois il pénètre à l'intérieur des papilles en dissolvant leur membrane, malgré sa cutinisation superficielle (p. 886, fig. 572) (Malvacées, diverses Caryophyllées, etc.). Chez les Malvacées, chaque grain fournit plusieurs tubes qui pénètrent ainsi dans les papilles stigmatiques, mais, parmi ces tubes, un seul continue son développement (fig. 572, A). Dans tous les cas, le tube pollinique

(1) Bonnier, *Les Nectaires* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, VIII, 1879). — Behrens, *Die Nectarien der Blüten* (Flora, 1879).

(2) Strasburger: *Ueber Befruchtung und Zelltheilung* (Ienaische Zeitschrift, 1877). *Die Angiospermen und die Gymnospermen*, Iéna, 1879. — *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei der Phanerogamen*, Iéna, 1884.

enfonce aussitôt son extrémité dans le tissu conducteur (voir p. 447, fig. 303 et 304). Il s'y allonge entre les cellules, dans l'épaisseur même des membranes gélifiées (fig. 572 et 574), qu'il dissout sur son passage; chemin faisant, il se nourrit de la substance de ces membranes et aussi du contenu des cellules voisines; en un mot, il se développe en parasite dans le tissu conducteur. Cette végétation parasitaire peut durer plusieurs mois, comme on le voit notamment chez les Orchidées, où les tubes polliniques très nombreux forment dans l'ovaire six gros faisceaux, de chaque côté des trois placentes pariétaux (fig. 584). De cette manière, le tube pollinique parvient fatalement, à travers le style et l'ovaire, au micropyle, et bientôt après au nucelle d'un ovule.

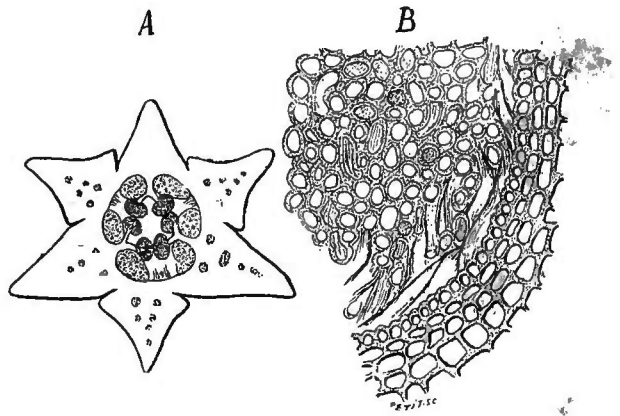


Fig. 584. — A, section transversale de l'ovaire du Vande (*Vanda suavis*), sept mois après la pollinisation. Les tubes polliniques forment six gros faisceaux, de chaque côté des trois placentes pariétaux. B, coupe transversale grossie de la portion d'un faisceau de tubes polliniques en contact avec le tissu conducteur (d'après Guignard).

Si, à ce moment, le sommet du nucelle existe encore en tout ou en partie, le tube pollinique le traverse en s'insinuant entre ses cellules et vient appliquer fortement son extrémité contre celle du sac embryonnaire, au point où sont fixées les deux synergides : Liliacées, diverses Légumineuses (fig. 267 et 268) Violette (*Viola*), Renouée (*Polygonum*) (fig. 266), etc. Mais le plus souvent le sac embryonnaire, en s'agrandissant vers le haut, a résorbé tout le nucelle; son sommet se présente alors à nu au fond du canal micropylaire, dans lequel il s'allonge souvent plus ou moins, comme dans les Orchidées, les Viciées, le Monotrope (*Monotropa*) (fig. 581), la Scabieuse (*Scabiosa*), etc., parfois même jusqu'à en dépasser l'orifice externe pour s'avancer librement dans la cavité ovarienne, comme dans la Torénie (*Torenia*), le Santal (*Santalum*), etc. Tantôt la membrane du sac ainsi dénudé persiste au-dessus des synergides, mais ramollie, très réfringente, comme grumeuse, et c'est contre elle que vient s'appuyer l'extrémité du tube pollinique : Orchide (*Orchis*), Ornithogale (*Ornithogalum*), Dauphinelle (*Delphinium*), Monotrope (*Monotropa*), etc. Tantôt elle est complètement résorbée au sommet par les synergides, qui font saillie au dehors à travers l'orifice et sur la pointe desquelles le tube pollinique vient s'appliquer directement : Crucifères, Safran (*Crocus*) (fig. 582, a, b, c), Ricin (*Ricinus*), Bartonie (*Bartonia*) (fig. 582, d), Torénie (*Torenia*), Santal (*Santalum*), etc.; dans ce dernier cas, les synergides ont souvent leur extrémité recouverte d'une calotte de cellulose, comme dans le Safran (*Crocus*), la Torénie (*Torenia*), le Santal (*Santalum*), etc.

Une fois le contact opéré et la soudure faite entre le sommet du tube pollinique et la membrane du sac embryonnaire ou la calotte des synergides (fig. 585 et fig. 586), on est parvenu à la phase décisive du phénomène. L'extrémité du tube renferme alors, comme on sait, dans un protoplasme dense, les deux noyaux issus de la bipartition du noyau générateur primitif (fig. 586, A); le

noyau végétatif a disparu. A ce moment, ce protoplasme et ces deux noyaux traversent la membrane ramollie, passent entre les synergides et pénètrent

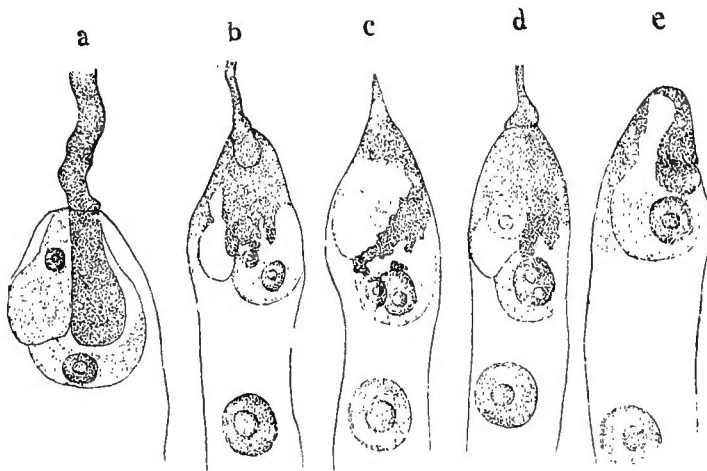


Fig. 585. — Phases successives de la fécondation dans le Monotrope (*Monotropa Hypopitys*). *a*, contact du tube pollinique avec le sommet du sac embryonnaire; *b*, pénétration du tube entre les deux synergides, passage de son noyau et d'une partie de son protoplasme dans l'oosphère; *c*, le noyau mâle se rapproche au contact du noyau de l'oosphère; *d*, les deux noyaux sont fusionnés, mais les nucléoles encore distincts; *e*, l'œuf est constitué, avec son noyau sphérique. En *a*, la synergide de droite commence à s'altérer; en *b*, elle diffuse; en *c*, les deux synergides sont résorbées. En bas, on voit le noyau du sac (d'après Strasburger).

dans l'oosphère. En même temps, les synergides, dont le contenu reste distinct de celui qui est sorti du tube, se désorganisent et diffusent pour faciliter le passage. Une fois la pénétration faite, l'un des deux noyaux générateurs se dirige vers le noyau de l'oosphère (fig. 586, *B*) auquel il s'accôle (fig. 586, *C*); avant de se fusionner avec lui, il grossit légèrement et se forme un petit nucléole. La ligne de contact des deux noyaux s'efface peu à peu (fig. 586, *D*), puis disparaît entière-

ment et les noyaux sont fusionnés en un seul; les deux nucléoles d'abord distincts se confondent aussi bientôt en un seul, de forme sphérique (fig. 586, *E*). La fécondation est alors achevée et l'œuf formé s'entoure aussitôt d'une membrane de cellulose.

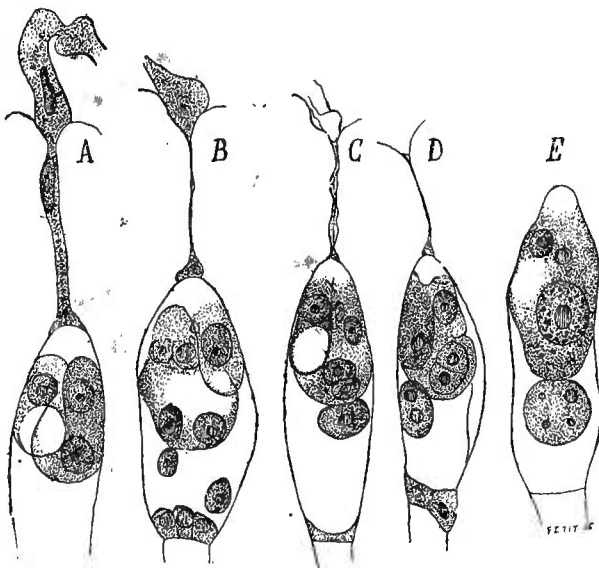


Fig. 586. — Phases successives de la fécondation dans l'Orchide (*Orchis latifolia*). *A*, le tube pollinique est en contact avec le sac embryonnaire; le noyau générateur s'est divisé et le noyau inférieur glisse en s'allongeant vers le sac. *B*, le noyau générateur a pénétré dans l'oosphère et se voit à gauche, à côté du noyau propre de l'oosphère. *C*, les deux noyaux sont en contact. *D*, ils se pressent et vont se confondre. *E*, ils sont fusionnés, y compris leurs nucléoles et ont produit le gros noyau de l'œuf. En même temps, les deux synergides ont progressivement disparu, ainsi que les antipodes (d'après Strasburger).

Le second noyau générateur, resté à distance du noyau de l'oosphère, dans le protoplasme réfringent, se résorbe sans concourir à la fécondation. Quant aux synergides, elles ne se résorbent pas toujours simultanément; l'une d'elles peut demeurer visible pendant quelque temps encore après la fécondation. Il peut arriver aussi que l'une des synergides ou toutes les deux conservent leur noyau, et, s'appropriant une partie du protoplasme du tube pollinique avec le noyau générateur qui demeure d'ordinaire sans emploi, forment un ou deux œufs sur-

numéraires à côté de l'œuf normal; ce phénomène n'a été observé jus-

qu'ici que chez quelques Mimosées (*Mimosa Denharti*, *Schrankia uncinata*).

Le passage de la substance qui remplit l'extrémité du tube pollinique, à travers la membrane close mais ramollie du tube et celle du sac embryonnaire, est dû vraisemblablement à la même force qui, peu d'instants auparavant faisait progresser cette substance dans le tube en voie de croissance. Cette croissance se trouve brusquement arrêtée, mais la poussée qui la provoquait continue et fait franchir l'obstacle.

Une fois l'œuf constitué, le micropyle se resserre et s'oblitére; comprimé par là, le tube pollinique achève de se vider dans le sac embryonnaire et se résorbe complètement (fig. 586, *B*, *C*). Enfin, la membrane du sac, quand elle n'a pas été percée, se raffermie au-dessus de l'œuf; quand elle a été perforée, elle se referme à l'aide des calottes de cellulose qui subsistent après la destruction des synergides et qui bouchent exactement l'ouverture.

**Fécondation dans les Gymnospermes.** — Le tube pollinique des Gymnospermes traverse, comme on sait (p. 452, fig. 307 et 309), le nucelle au sommet duquel le grain de pollen a germé dans la chambre pollinique, arrive au sac embryonnaire, en perce la membrane et applique son extrémité contre la rosette d'un corpuscule. Avant ce moment, la petite cellule qui surmonte l'oosphère s'est désorganisée, ouvrant ainsi l'accès de l'oosphère vers le bas et dissociant vers le haut les cellules de la rosette, ce qui donne naissance au canal du col. Le tube pollinique pousse son extrémité dans ce canal et l'enfonce jusque dans le sommet de l'oosphère (fig. 308, p. 452).

C'est alors que l'un des deux noyaux issus de la bipartition du noyau générateur chez les Pinées (fig. 587, *d*), l'un des deux noyaux issus de la seconde bipartition de ce noyau chez les Cupressées (fig. 587, *a-c*), avec une portion du protoplasme dense qui l'entoure, passe à travers la membrane ramollie du tube et pénètre dans l'oosphère. Le protoplasme s'unit au protoplasme de l'oosphère; le noyau se rapproche de celui de l'oosphère (*d*, *e*), s'y accole, et enfin se fusionne avec lui (*f*). L'œuf est constitué.

Le noyau le plus éloigné de l'extrémité du tube, et qui demeure toujours indivis, ne prend aucune part à la formation de l'œuf (fig. 587, *a*, *b*, *c*). Mais les deux noyaux qui, dans les Cupressées, résultent de la nouvelle bipar-

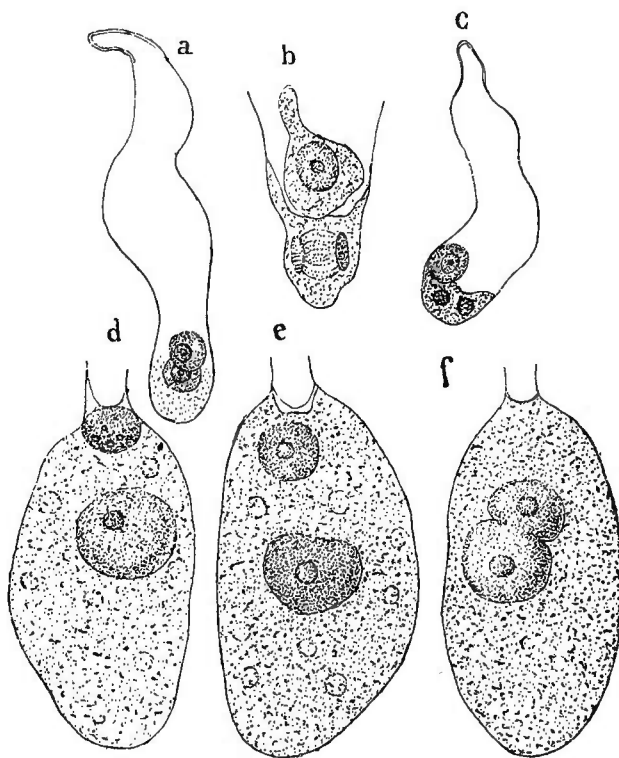


Fig. 587. — Fécondation des Gymnospermes. *a*, tube pollinique du Genévrier (*Juniperus virginiana*), avec ses deux noyaux générateurs; *b*, *c*, bipartition du noyau inférieur. *d*, oosphère de l'Epicéa (*Picea vulgaris*), au moment où le noyau mâle vient de traverser le sommet du tube pollinique; *e*, le noyau mâle descend; *f*, il se fusionne avec le noyau de l'oosphère, pour former le noyau de l'œuf (d'après Strasburger).

tition du noyau inférieur sont utilisés tous les deux pour la fécondation de deux corpuscules voisins (p. 452, fig. 309). Aussitôt l'œuf formé, le tube pollinique, comprimé par les cellules environnantes, se vide et se résorbe complètement.

En somme, comme il a été dit déjà à la page 453, l'œuf se constitue chez les Gymnospermes de la même manière que chez les Angiospermes. Chez toutes les Phanérogames, l'œuf procède de la combinaison de deux corps protoplasmiques pourvus de noyaux, combinaison qui porte séparément sur les protoplasmes et sur les noyaux.



# LIVRE TROISIÈME

## LE DÉVELOPPEMENT

---

Les deux premiers Livres nous ont fait connaître la plante à l'état adulte, dans sa forme et dans sa structure, dans ses relations extérieures et dans ses fonctions internes. Il nous faut maintenant, considérant tour à tour, suivant les nécessités du sujet, la forme, la structure et les fonctions, parcourir la série des phases que traverse le corps, depuis l'œuf, qui est son point de départ, jusqu'à l'état adulte, et depuis l'état adulte jusqu'à la mort; en un mot, étudier le développement de la *plante*, suivant la définition donnée (p. 27). Puis, comparant les unes aux autres à un même état, à l'état adulte par exemple, toutes les plantes qui procèdent l'une de l'autre dans une suite de générations aussi longue possible, nous chercherons à en estimer les variations et à nous faire par là une idée du développement de la *race* (p. 29) dans le temps et dans l'espace. C'est ce qui fera l'objet des deux subdivisions de ce Livre.

---

### I

#### DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE

Pour étudier le développement de la plante, depuis l'œuf jusqu'à l'état adulte, c'est-à-dire jusqu'après la formation des œufs nouveaux, il est nécessaire de considérer séparément chacun des quatre embranchements du règne végétal : Phanérogames, Cryptogames vasculaires, Muscinées et Thallophytes; ce qui fera l'objet des quatre Chapitres suivants. Pour chacun de ces groupes, il y aura deux questions à traiter : 1° la formation de l'œuf sur la plante adulte; 2° le développement de l'œuf en une nouvelle plante adulte. De là une subdivision des chapitres en deux sections.

## CHAPITRE PREMIER

### DÉVELOPPEMENT DES PHANÉROGAMES

#### SECTION I

##### FORMATION DE L'OEUF CHEZ LES PHANÉROGAMES.

La formation de l'œuf chez les Phanérogames ayant été traitée, pour les phénomènes extérieurs, à la p. 438 et suiv., et pour les détails intimes, à la p. 902 et suiv., on passe de suite au développement de l'œuf de ces plantes.

#### SECTION II

##### DÉVELOPPEMENT DE L'OEUF CHEZ LES PHANÉROGAMES.

Aussitôt formé, l'œuf des Phanérogames se développe sur place dans le sac embryonnaire, en puisant sa nourriture dans la plante mère; en d'autres termes, les Phanérogames sont vivipares. En même temps, l'ovule se transforme et devient la *graine*, tandis que le pistil se modifie et devient le *fruit*. Puis, la graine germe et produit une *plantule*. Tantôt cette plantule devient directement en grandissant l'individu adulte; tantôt elle produit, par fractionnement de son corps, une série d'individus distincts de plus en plus vigoureux, dont le dernier se montre enfin capable de fleurir. Étudions successivement les diverses phases que nous venons d'indiquer.

#### § 1

##### Développement de l'œuf en embryon.

Le développement de l'œuf à l'intérieur du sac embryonnaire aboutit à la formation d'un corps pluricellulaire, plus ou moins différencié, qu'on appelle l'*embryon*. Mais en raison de la constitution différente du sac embryonnaire chez les Angiospermes et les Gymnospermes, il est nécessaire d'étudier la question séparément dans ces deux groupes de plantes.

##### Développement de l'œuf en embryon chez les Angiospermes (1). — Soudé

(1) Tulasne : *Études d'embryogénie végétale* (Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, XII, 1849, et 4<sup>e</sup> série, XV, 1855). — Hofmeister : *Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen* (Jahrbücher für wiss. Bot., I, 1858). *Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung* (Abhandl. der Sächs. Gesellsch. der Wiss., 1859 et 1861). — Hanstein : *Die Entwicklung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen* (Bot. Abhandlungen, I, 1870). — Fleischer : *Flora*, 1874. — Westermaier, *Flora*, 1876. — Hegelmaier : *Vergleichende Untersuchungen*

par sa membrane au sommet du sac embryonnaire, l'œuf grandit d'abord en s'allongeant plus ou moins suivant l'axe du sac. Puis, après un intervalle de temps qui varie beaucoup suivant les plantes, il se divise, par une cloison perpendiculaire à l'axe, en deux cellules superposées. Chez beaucoup de plantes ligneuses : Orme (*Ulmus*), Chêne (*Quercus*), Hêtre (*Fagus*), Noyer (*Juglans*), Citronnier (*Citrus*), Marronnier (*Æsculus*), Erable (*Acer*), Robinier (*Robinia*), Cornouiller (*Cornus*), etc., il s'écoule plusieurs semaines entre la formation de l'œuf et son premier cloisonnement ; cet intervalle atteint un an dans les Chênes américains, qui mettent deux ans à mûrir leurs graines. Dans le Colchique (*Colchicum*), l'œuf formé au commencement de novembre ne se développe qu'au mois de mai suivant.

Le cloisonnement ultérieur de ces deux cellules s'opère quelquefois avec une régularité et une constance qui avaient fait croire d'abord à l'existence d'un type général. Des recherches plus récentes ont montré que souvent il est irrégulier et varie, non seulement d'un genre à l'autre dans la même famille, mais d'une espèce à l'autre dans le même genre. Ces variations peuvent se rattacher à trois modes principaux, entre lesquels on rencontre, bien entendu, tous les intermédiaires.

**1° Embryon sans suspenseur.** — Dans certaines plantes, jusqu'ici peu nombreuses, les deux cellules se cloisonnent de la même manière et contribuent toutes deux au même titre à former le corps de l'embryon) fig. 588, A). L'œuf alors devient tout entier l'embryon. Il en est ainsi dans les Mimosées, quelques Hédysarées, le Corydalle (*Corydallis cava*), la Pistie (*Pistia*), la Tinnantie *Tinnantia*, quelques Orchidées comme la Listère (*Listera*), l'Epipacte (*Epipactis*), le Cyripède (*Cypripedium*), etc.

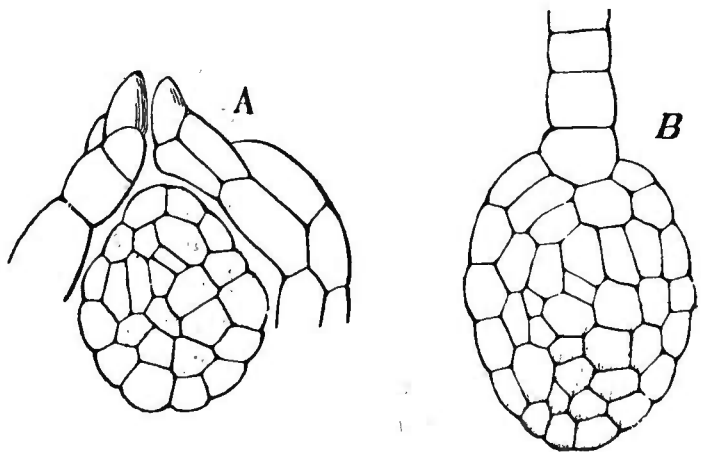


Fig. 588. — Embryons d'Orchidées. A, du Cyripède (*Cypripedium spectabile*), sans suspenseur. B, de l'Orchide (*Orchis latifolia*), avec une partie de son suspenseur (d'après Treub).

Dans les Mimosées, par exemple, chacune des deux cellules se divise en deux par une cloison longitudinale : dans la cellule supérieure, la cloison est perpendiculaire au plan de symétrie de l'ovule ; dans la cellule inférieure, elle est disposée suivant le plan de symétrie, et détermine la position des deux futurs cotylédons qui, dans toutes les Légumineuses, sont situés de part et d'autre de ce plan. Chaque quart de sphère subit ensuite une division longitudinale, et les huit cellules ainsi formées ne tardent pas à se diviser par une cloison tangentielle, ce qui isole l'épiderme. Les huit cellules

über die Entwicklung dicotyledoner Keime, Stuttgart, 1878. — Treub : *Embryogénie de quelques Orchidées*, Amsterdam, 1878. *Observations sur les Loranthacées* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XIII, 1882). — Guignard : *Recherches d'embryogénie végétale* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XII, 1881).

internes se divisent ensuite par des cloisons obliques dans toutes les directions et bientôt la masse se différencie, par la forme et la grandeur des cellules, en une zone externe qui est l'écorce, et une partie interne qui est le cylindre central revêtu par son péricycle. En même temps, le corps tout entier s'allonge et constitue la tige, la *tigelle* de l'embryon.

A l'extrémité inférieure de la tige, l'écorce, s'accroissant davantage en deux points opposés, situés de part et d'autre du plan de symétrie, forme deux mamelons recouverts par l'épiderme; ceux-ci grandissent vers le bas, se pressent l'un contre l'autre suivant le plan de symétrie et constituent enfin les deux premières feuilles, ou *cotylédons* de l'embryon. Entre les deux, dans le prolongement de la tige, apparaît plus tard un petit mamelon ordinairement nu, qui est le cône végétatif de la tige.

A l'extrémité supérieure, la tige s'amincit en pointe obtuse; à une certaine distance du sommet, l'épiderme divise ses cellules par des cloisons tangentielles centripètes; la partie conique située au-dessus de la première division constitue la racine terminale, la *radicule* de l'embryon; le premier cloisonnement de l'épiderme fixe, comme on sait (p. 781), la position du collet.

**2° Embryon avec suspenseur différencié dès l'origine.** — Le plus souvent les deux premières cellules de l'embryon ont un sort très différent. L'inférieure seule produit l'embryon; la supérieure forme un corps habituellement allongé en filament ou en cordon, qui enfonce l'embryon dans la cavité du sac, à la voûte duquel il le tient suspendu: c'est le *suspenseur*.

La cellule mère du suspenseur se divise tantôt seulement par des cloisons transversales (fig. 588, *B*), en formant une simple file de cellules, comme dans la Bugrane (*Ononis*), l'Ibérider (*Iberis*), etc., tantôt à la fois par des cloisons transversales et longitudinales (fig. 589), en produisant un cordon plus ou moins épais, comme dans les Viciées, le Lupin (*Lupinus*), le Haricot (*Phaseolus*), le Géraïn (*Geranium*), la Capucine (*Tropæolum*), etc.; ainsi, rien de plus varié que la forme du suspenseur. Rien de plus inégal aussi

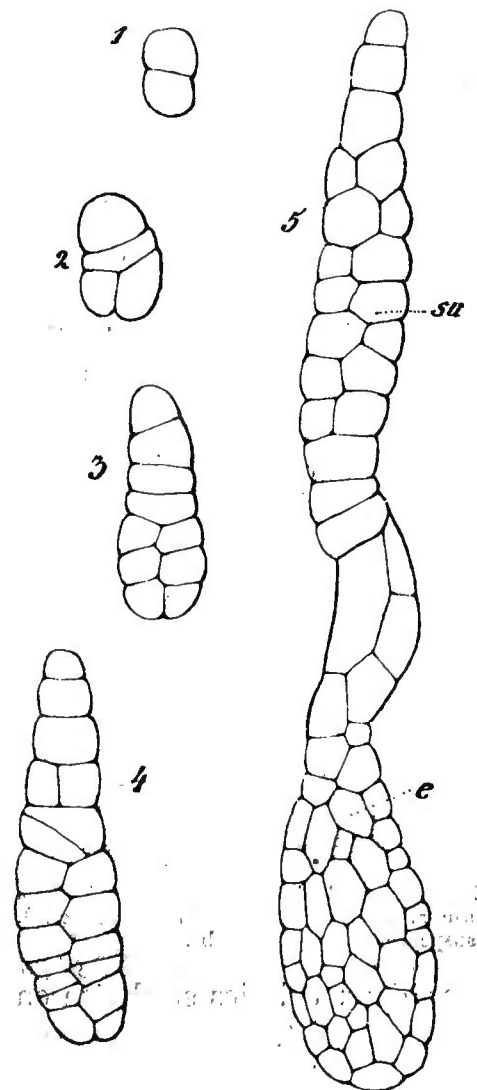


Fig. 589. — Développement de l'œuf en embryon, avec suspenseur massif, dans l'Epidendrum (*Epidendrum ciliare*). 1, premier cloisonnement séparant la cellule mère de l'embryon et la cellule mère du suspenseur; 2, 3, 4, cloisonnement ultérieur de ces deux cellules; 5, état définitif: *su*, suspenseur; *e*, embryon (d'après Treub).

que sa dimension; tantôt très long, tantôt réduit à un petit nombre de cellules, comme dans le Trèfle (*Trifolium*), le Soja (*Soja*), etc., ou même à une seule, comme dans la Funkie (*Funkia*), etc., il s'annule quelquefois tout à

fait, comme on vient de le voir. Ces différences peuvent d'ailleurs se montrer entre espèces d'un même genre : le *Corydallis ochroleuca*, par exemple, a un suspenseur très développé, tandis que le *C. cava* n'en a pas du tout.

La fonction du suspenseur est aussi très diverse. Il se borne souvent à plonger l'embryon au milieu des matériaux nutritifs du sac embryonnaire; ce résultat atteint, il se désagrège quelquefois et disparaît, comme dans certains Lupins (*Lupinus polyphyllus*, *mutabilis*, *truncatus*).

Mais parfois aussi il contribue directement à nourrir l'embryon, et cela de deux manières différentes. Tantôt ses cellules se remplissent de divers matériaux plastiques : substances albuminoïdes, amidon, sucre, etc., que plus tard elles cèdent à l'embryon en s'épuisant; le suspenseur joue alors le rôle de réserve nutritive. Pour augmenter cette réserve, le suspenseur se renfle quelquefois en tubercule, comme dans le Cytise (*Cytisus*) (voir plus loin, fig. 593), prolonge ses cellules en un faisceau de tubes rayonnant dans toutes les directions, comme dans la Stanhopée (*Stanhopea*), ou se ramifie en filaments qui descendent le long de l'embryon et l'enveloppent de leurs rameaux tortillés,

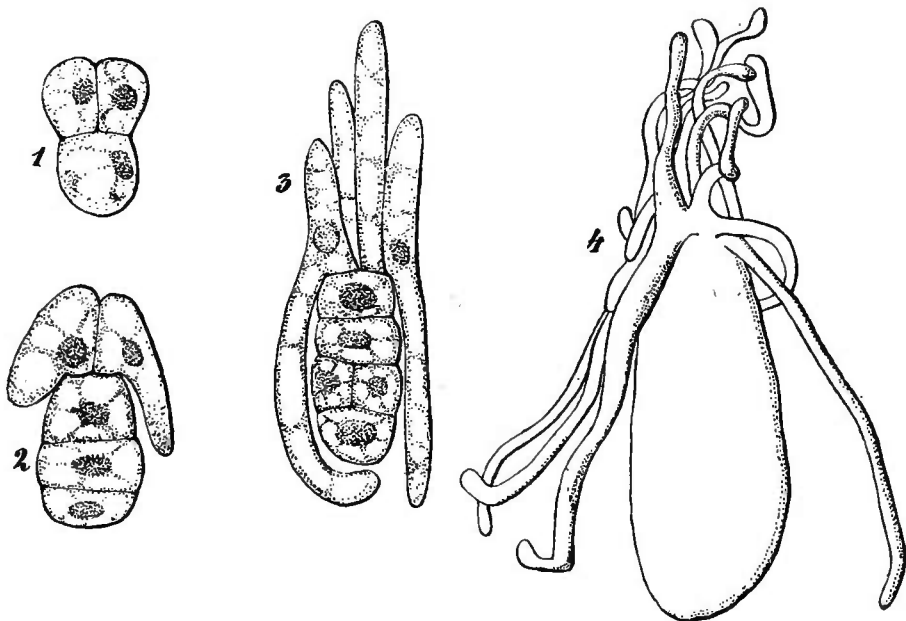


Fig. 590. — Développement de l'œuf en embryon, avec suspenseur filamenteux, pelotonné tout autour, dans le Phalénopse (*Phalænopsis grandiflora*). 1, séparation de l'embryon et du suspenseur; 2, 3, allongement de cellules du suspenseur vers le bas et vers le haut en forme de filaments; 4, tortillement des filaments autour de l'embryon (d'après Treub).

comme dans le Phalénopse (*Phalænopsis*), le Vande (*Vanda*) (fig. 590). Quand ces cellules de réserve sont peu nombreuses et grandissent beaucoup sans se cloisonner (Viciées, etc.), elles offrent de beaux exemples de compartiments à noyaux multiples, c'est-à-dire d'articles (fig. 591), déjà cités p. 490. Tantôt le suspenseur se ramifie abondamment et ses rameaux filiformes, s'échappant du sac embryonnaire et de l'ovule, vont s'enfoncer et se greffer dans le placente, où, par eux, l'embryon puise directement sa nourriture à la façon d'un parasite, comme dans la Sérapié (*Serapias*), l'Hermine (*Herminium*) (fig. 592).

C'est quand il y a ainsi un suspenseur différencié dès l'origine, que le cloisonnement de la cellule mère de l'embryon offre le plus de régularité : Haricot

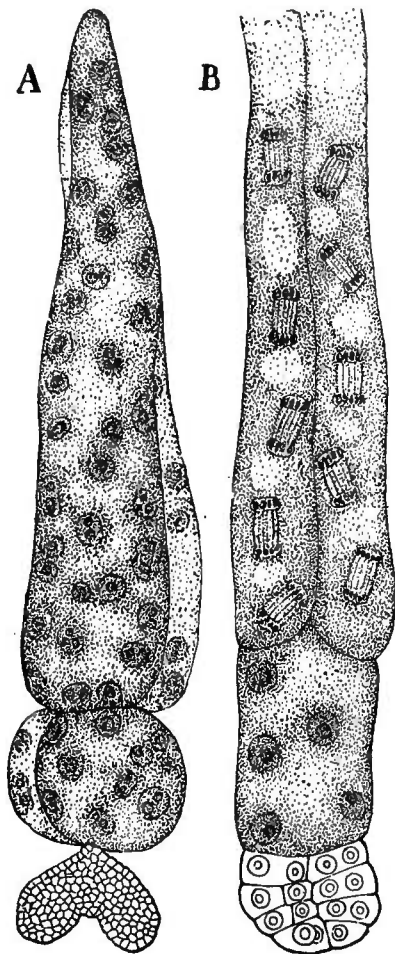


Fig. 591. — Suspenseur de l'embryon des Viciées, formé d'un petit nombre d'articles. *A*, de l'Orobo (*Orobus angustifolius*). *B*, du Pois (*Pisum sativum*). Les noyaux y sont encore en voie de bipartition (d'après Guignard).

(*Phaseolus*), Bugrane (*Ononis*), Trèfle (*Trifolium*), Luzerne (*Medicago*), etc. Arrondie en sphère, elle se divise d'abord en deux par une cloison longitudinale, dirigée dans le plan de symétrie, comme dans la Bugrane (*Ononis*), le Trèfle (*Trifolium*), etc., ou perpendiculairement à ce plan, comme dans les Ombellifères, les Caryophyllées, etc., suivant que les deux cotylédons, dont cette première cloison détermine la situation, sont plus tard situés de part et d'autre du plan ou coupés en deux par lui. Chaque moitié se segmente par une cloison transversale; après quoi, chaque quart se divise par une cloison tangentielle, qui isole l'épiderme. Les quatre cellules internes se partagent ensuite par des cloisons répétées, d'abord longitudinales, puis transversales et obliques, et la masse ainsi formée se différencie en écorce et cylindre central. En même temps, le corps s'allonge et devient la tigelle; il forme ensuite, à son sommet inférieur, les deux cotylédons et plus tard le cône végétatif de la tige, à son extrémité supérieure, la radicule.

Dans le cas qu'on vient de décrire, la cellule inférieure se consacre tout entière à donner l'embryon et suffit à cette tâche. Ailleurs, elle donne quelque chose au suspenseur pour le compléter; ou bien, au contraire, elle prend quelque chose au suspenseur pour compléter l'embryon. Ainsi, dans les Viciées,

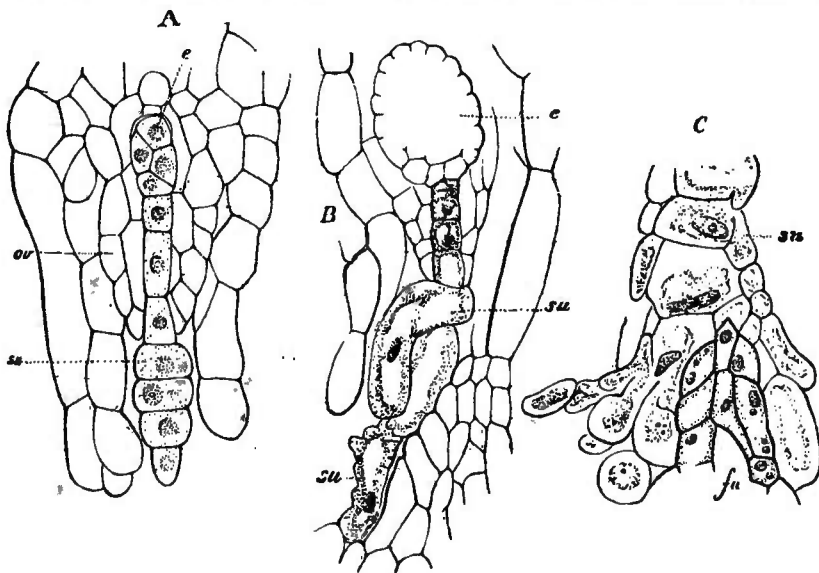


Fig. 592. — Greffe du suspenseur sur le funiculè et sur le placente dans l'Herminie (*Herminium Monorchis*). *A*, ovule à micropyle inférieur avec embryon en place; *su*, cellules gonflées du suspenseur, qui vont se développer en suçoirs. *B*, état plus avancé; *e*, embryon; *su*, suçoir en voie de ramification. *C*, état plus âgé; les filaments, non-seulement enveloppent le funicule *fu*, mais envoient des branches tout autour sur le placente. (d'après Treub),

la cellule inférieure se divise en deux par une cloison transversale; la moitié inférieure seule forme l'embryon, la moitié supérieure contribue à allonger le suspenseur. Dans la Capselle (*Capsella*), le Fluteau (*Alisma*), etc., au contraire, la cellule inférieure du suspenseur se divise plus tard et sa moitié inférieure s'ajoute à l'embryon pour le compléter par en haut et former au moins la plus grande partie de sa racicule. C'est ce dernier cas particulier qu'on avait cru d'abord pouvoir ériger en règle générale.

3° **Embryon avec suspenseur tardivement différencié.** — Ceci nous mène au troisième mode, où le cloisonnement successif de l'œuf produit d'abord un corps homogène, qu'on peut appeler *préembryon*, dans lequel le suspenseur et l'embryon ne se différencient que plus tard. Dans le Cytise (*Cytisus*), par exemple (fig. 593), la cellule supérieure et la cellule inférieure se divisent toutes deux suivant l'axe, comme dans les Mimosées; puis, chaque quart se segmente par des cloisons en divers sens et le tout forme un préembryon ovoïde, homogène, qui ne tarde pas à remplir tout le sac embryonnaire. Plus tard seulement (fig. 593, e), on voit à l'extrémité inférieure une portion de la masse se différencier par des cellules plus petites et donner naissance

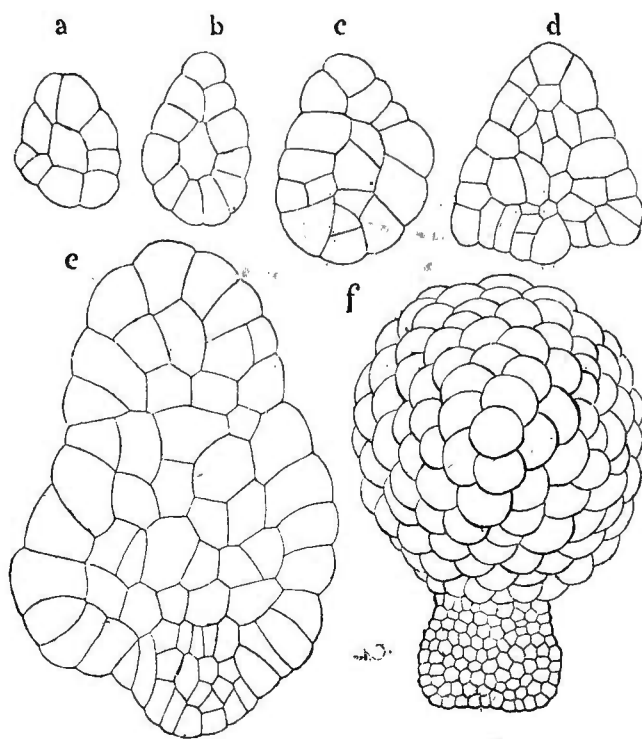


Fig. 593. — Développement de l'œuf neun préembryon, différencié plus tard en suspenseur et embryon, dans le Cytise (*Cytisus Laburnum*). a, b, c, d, préembryon de plus en plus développé; e, l'embryon commence à se différencier à la base du préembryon; f, suspenseur tuberculeux, soutenant un petit embryon (d'après Guignard).

à un petit mamelon proéminent qui est le futur embryon. Le reste de la masse forme au-dessus de l'embryon un énorme suspenseur globuleux, composé de plusieurs centaines de grosses cellules, remplies de matériaux plastiques, notamment de substances grasses, et qui se vident à mesure que l'embryon grandit (fig. 593, f); ici le rôle de réserve nutritive joué par le suspenseur vis-à-vis de l'embryon est très frappant. Cette même différenciation tardive du suspenseur se retrouve dans quelques autres Légumineuses, comme le Sparte (*Spartium*), l'Erythrine (*Erythrina*), etc.

Chez les Monocotylédones, la marche du cloisonnement de l'œuf, de la différenciation interne de la tigelle et de la formation de la racicule se poursuit comme on vient de le dire pour les Dicotylédones. L'unique différence est que l'écorce ne forme, au sommet de la tige, qu'une seule protubérance latérale, laquelle se développe tout autour du cône végétatif, pour former l'unique cotylédon engainant.

**État définitif de l'embryon.** — Arrivé au terme de son développement, l'em-

bryon des Angiospermes atteint, suivant les plantes, des dimensions très diverses. Sa différenciation externe se réduit ordinairement à la formation, sur sa tige, d'une radicule et d'un ou deux cotylédons, entre lesquels se trouve un cône végétatif nu, comme dans la Courge (*Cucurbita*), l'Hélianthe (*Helianthus*), l'Ail (*Allium*), etc. Mais il n'est pas rare que ce dernier poursuive de suite sa croissance et produise sur ses flancs plusieurs feuilles nouvelles, appliquées les unes contre les autres; l'embryon possède alors un véritable bourgeon terminal, qu'on appelle la *gemmule*, comme dans les Graminées, le Haricot (*Phaseolus*), la Fève (*Faba*), le Chêne (*Quercus*), l'Amandier (*Amygdalus*), etc. Il n'est pas rare non plus de voir se développer sur la tigelle, outre la racine terminale, un plus ou moins grand nombre de racines latérales, par exemple chez les Graminées, la Pistie (*Pistia*), la Courge (*Cucurbita*), l'Impatiens (*Impatiens*), la Mâcre (*Trapa*), etc. Elles naissent, comme sur la tige adulte (voir p. 785), aux dépens du péricycle.

La différenciation interne de l'embryon, notamment dans la tigelle, ne s'arrête pas d'ordinaire à la distinction entre l'épiderme, l'écorce et le cylindre central. Dans ce dernier, les cordons qui doivent devenir les faisceaux libériens et ligneux de la racine, ou les faisceaux libéroligneux de la tige, sont différenciés au sein du conjonctif et par conséquent celui-ci se trouve séparé en péricycle, rayons et moelle. Mais c'est seulement dans quelques gros embryons que l'on trouve des vaisseaux épaissis dans la région ligneuse et des tubes criblés dans la région libérienne, comme dans le Noyer (*Juglans*), le Chêne (*Quercus*), le Gui (*Viscum*), etc. Le plus souvent, les tissus ne passent à l'état définitif que plus tard, à la germination de la graine.

D'autre part, on voit chez les plantes parasites et humicoles dépourvues de chlorophylle, comme la Cuscuta (*Cuscuta*), le Monotrope (*Monotropa*), l'Orobanche (*Orobanche*), etc., ainsi que chez les Orchidées (fig. 588), la Ficaria (*Ficaria*), etc., l'embryon s'arrêter à une phase précoce de son développement. Il demeure alors formé d'un simple corpuscule arrondi, n'offrant à l'extérieur aucune division en radicule, tigelle et cotylédons, et à l'intérieur aucune différenciation entre ses cellules; celles-ci se réduisent parfois à un petit nombre, à cinq par exemple dans le Monotrope, une pour le suspenseur et quatre pour l'embryon.

**Orientation de l'embryon (1).** — Normalement développé, l'embryon affecte dans le sac embryonnaire, par rapport au plan de symétrie du tégument et de l'ovule tout entier, une orientation déterminée par les deux conditions suivantes: 1° La ligne de symétrie de la tige et de la racine coïncide avec l'axe, droit ou courbe, du sac embryonnaire et demeure contenue dans le plan de symétrie de l'ovule, tournant son pôle gemmulaire vers le limbe de la foliole ovulaire et son pôle radiculaire en sens opposé. 2° Si l'on appelle plan médian de l'embryon le plan médian de sa première feuille ou le plan médian commun de ses deux premières feuilles opposées, ce plan médian tantôt coïncide avec le plan de symétrie de l'ovule (toutes les Monocotylédones, Ombellifères,

(1) Ph. Van Tieghem : *Recherches sur la symétrie de structure de l'ovule et sur l'orientation de l'embryon dans la graine* (Comptes rendus, LXIX, 1869).



Labiées, Caryophyllées, etc.), tantôt lui est perpendiculaire (Rosacées, Légumineuses, Cucurbitacées, Cupulifères, etc.). Les deux cas peuvent d'ailleurs se rencontrer dans la même famille, comme on le voit chez les Crucifères, ou dans le même genre, comme chez les Renouées (*Polygonum*). Il y a donc, chez les Angiospermes, des rapports fixes de position entre l'embryon et le tégument de l'ovule, c'est-à-dire entre la plante fille et la plante mère.

**Polyembryonie chez les Angiospermes. Embryons adventifs.** — Il se développe parfois dans l'ovule des Angiospermes plusieurs embryons qui atteignent des dimensions inégales, l'un d'eux l'emportant d'ordinaire sur les autres. La chose peut avoir lieu de plusieurs manières très différentes.

On a vu plus haut que quelques Mimosées forment deux, ou trois œufs au plus, dans le sac embryonnaire, par adjonction à l'œuf ordinaire de l'une ou des deux synergides fécondées. Ces œufs se développent en autant d'embryons; un seul de ces embryons atteint toutefois sa dimension normale; les autres avortent et tantôt disparaissent (*Mimosa Denharti*), tantôt se soudent aux flancs de l'embryon prédominant et deviennent plus tard pour lui une simple réserve alimentaire (*Schrankia uncinata*).

Ailleurs la polyembryonie a une tout autre origine (1). Dans la Funkie

(*Funkia ovata*), le Nothoscorde (*Nothoscordum fragrans*), le Fusain (*Evonymus europæus*), divers Citronniers (*Citrus*), diverses Clusies (*Clusia*), etc., il se fait, comme d'ordinaire, un seul œuf au sommet du sac embryonnaire, lequel demeure recouvert par l'épiderme du nucelle. Après la fécondation, certaines cellules de cet épiderme, en nombre indéterminé, s'accroissent vers l'intérieur en refoulant devant elles la membrane du sac, se divisent par des cloisons obliques et forment de petits mamelons qui se dévelop-

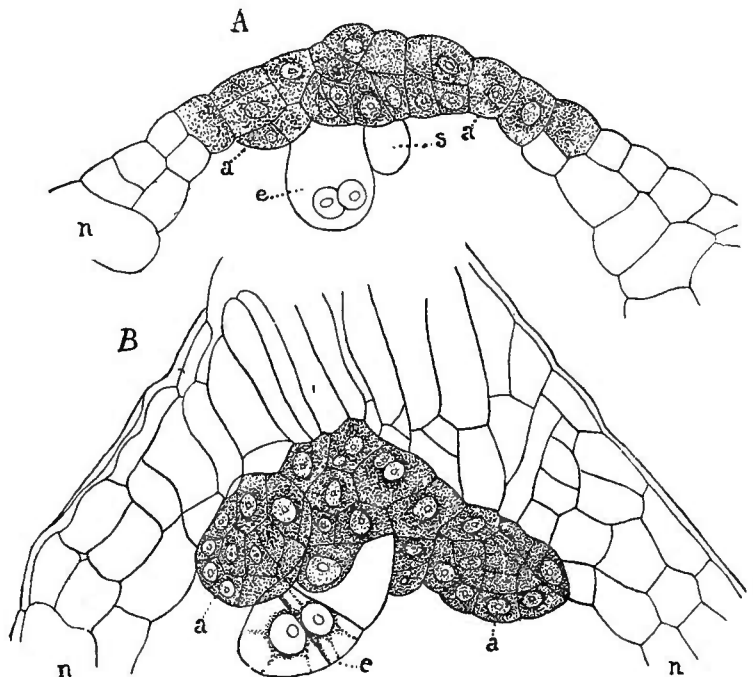


Fig. 594. — Funkie (*Funkia ovata*). Formation d'embryons adventifs par croissance et cloisonnement des cellules épidermiques du nucelle au-dessus du sac embryonnaire. A, début du cloisonnement des cellules *a a* du nucelle *n*; *e*, œuf commençant à se développer; *s*, synergide. B, développement ultérieur des embryons *a a*, à côté de l'embryon normal *e* (d'après Strasburger).

pent en autant d'embryons, semblables en apparence à l'embryon normal qu'ils entourent (fig. 594). Ce sont des embryons adventifs, de même valeur que ceux qui procèdent, comme on sait (p. 247 et p. 864), des cellules épidermiques des feuilles chez les Bégonies (*Begonia*) et certaines Fougères. De ces nombreux

(1) Strasburger : *Ueber Befruchtung und Zelltheilung* (Ienaische Zeitschrift, XI, p. 495, 1877). — *Ueber polyembryonie* (*ibid.*, XII, 1878)

embryons surnuméraires, quelques-uns seulement, deux ou trois par exemple dans le *Nothoscordum fragrans*, arrivent à développement complet, les autres avortent à divers états.

Le même phénomène a lieu dans la Célébogyne (*Cœlebogyne ilicifolia*), Euphorbiacée dioïque d'Australie, dont on ne possède dans les jardins d'Europe que les pieds femelles. Seulement, la fécondation ne pouvant y avoir lieu, l'oosphère se résorbe avec les synergides, et tous les embryons, dont il ne subsiste en définitive qu'un seul, sont d'origine adventive. Aussi les graines obtenues en Europe ne reproduisent-elles jamais que des individus tout pareils à l'individu primitif, c'est-à-dire femelles comme lui.

**Formation de l'albumen.** — Sitôt l'œuf formé, le noyau et le protoplasme du sac embryonnaire sont le siège de phénomènes particuliers, qui aboutis-

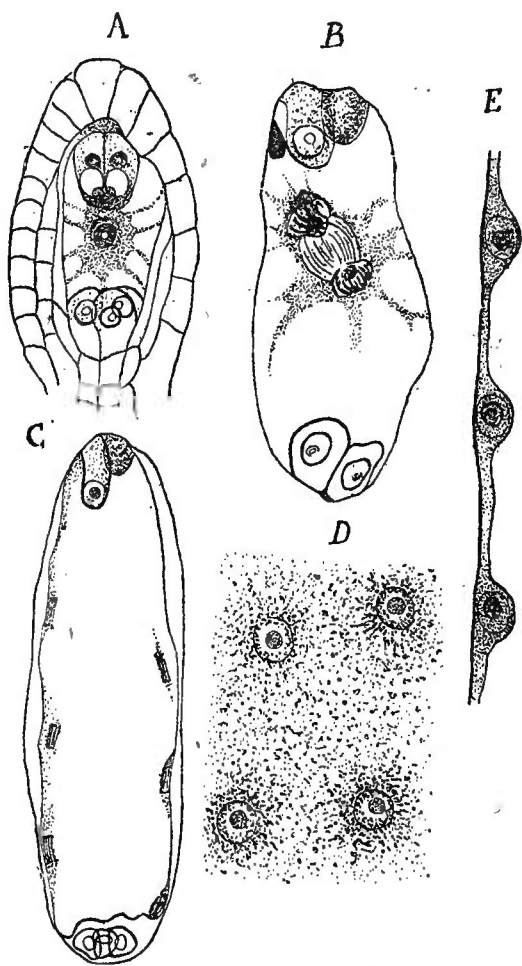


Fig. 595. — *Myosurus minimus*. A, section longitudinale du nucelle, montrant le sac embryonnaire avec son noyau secondaire; en haut, l'oosphère avec les deux synergides; en bas, les trois antipodes. B, première bipartition du noyau secondaire. C, noyaux multiples en voie de bipartition dans la couche pariétale. D, noyaux, après la multiplication, régulièrement espacés dans la couche pariétale, vus de face. E, les mêmes, vus en section longitudinale (d'après Strasburger).

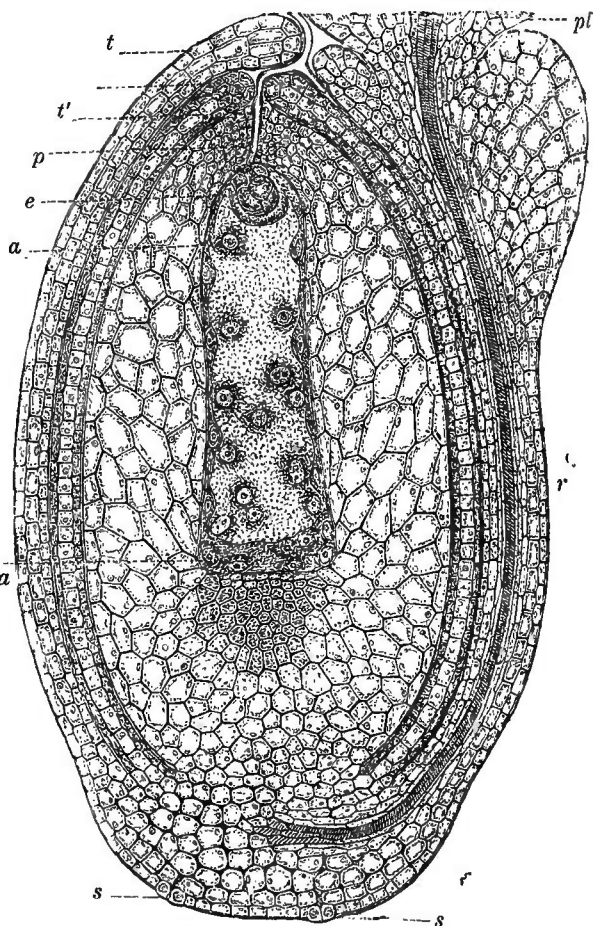


Fig. 596. — Section longitudinale de l'ovule anatrope de la *Viola tricolor*, quelque temps après la fécondation. e, embryon en voie de développement; a, a, noyaux multiples en voie de division, préparant la formation de l'albumen dans le sac embryonnaire; pl, placente; r, raphé; s, s, stomates; t, tégument externe; t', tégument interne; p, tube pollinique (d'après Kny).

sent à la formation d'un tissu spécial nommé l'*albumen*. Suivant que le sac embryonnaire est large ou étroit, la chose a lieu de deux manières différentes.

Quand le sac embryonnaire est large, ce qui est le cas le plus fréquent, son

noyau propre (fig. 595, *A*) subit d'abord un plus ou moins grand nombre de bipartitions (fig. 595, *B* et *C*) suivant le mode étudié plus haut (p. 486,

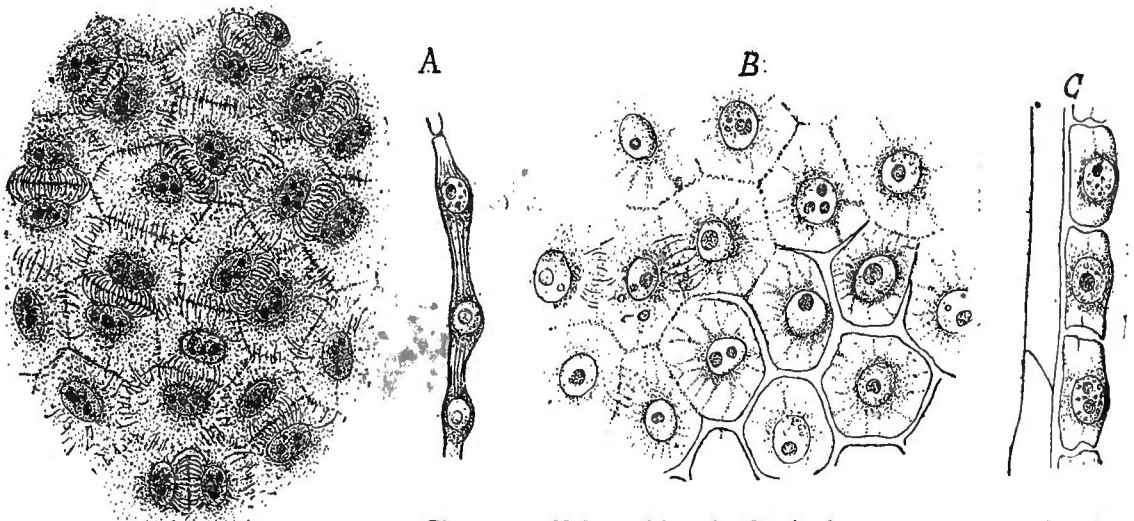


Fig. 597. — Multipartition simultanée de la couche protoplasmique pariétale du sac embryonnaire dans le Populage (*Caltha palustris*) (d'après Strasburger).

Fig. 598. — Multipartition simultanée du revêtement protoplasmique du sac embryonnaire chez le Myosure (*Myosurus minimus*). *A*, de champ, début. *B*, de face; en haut et à gauche, début; en bas et à droite, achèvement des cloisons. *C*, de champ dans la dernière région (d'après Strasburger). Cette figure fait suite à la fig. 595.

fig. 323), et les nouveaux noyaux se répartissent à égale distance les uns des autres dans la couche pariétale du protoplasme (fig. 595, *D*, *E*). C'est ce que montre aussi, dans l'ovule complet, la figure 596. La couche pariétale se découpe ensuite, par des cloisons simultanées perpendiculaires aux lignes des centres des noyaux, en cellules polygonales, renfermant chacune un noyau, ainsi qu'il a été expliqué à la p. 580 (fig. 597 et 598). Quelquefois il ne se fait pas de cloisons entre tous les noyaux et il subsiste çà et là, au milieu des cellules, des compartiments à plusieurs noyaux, c'est-à-dire des articles (fig. 599). Puis, les cellules de cette assise s'accroissent vers l'intérieur, en se cloisonnant à mesure, et viennent enfin se rencontrer au centre du sac, qui se trouve alors complètement rempli par l'albumen dès l'époque où l'œuf subit ses premiers cloisonnements. Si le sac embryonnaire devient très volumineux, comme chez les Papilionacées à grosses graines, le Ricin (*Ricinus*), etc., il n'arrive qu'assez tard à se remplir d'albumen, et l'on voit longtemps sa région centrale occupée par un liquide clair, creusé de vacuoles. Dans l'énorme sac embryonnaire du Cocotier (*Cocos*), le remplissage n'a jamais

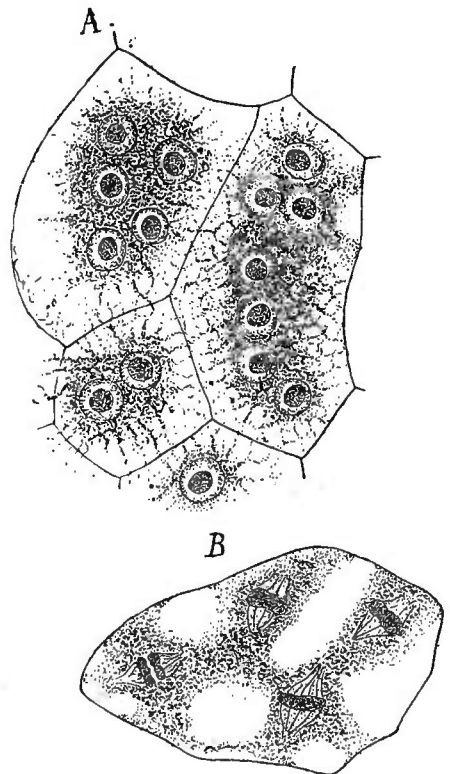


Fig. 599. — Compartiments à noyaux multiples de l'albumen du Corydalle creux (*Corydallis cava*); en *B*, les noyaux sont en voie de bipartition (d'après Strasburger).

lieu ; l'albumen tapisse seulement la paroi d'une couche de quelques millimètres d'épaisseur, tandis que la cavité demeure remplie de ce liquide albumineux qu'on appelle *lait de coco*. L'albumen du Strychne (*Strychnos*) forme de même une enveloppe creuse, mais pleine d'air. C'est de cette manière que se constitue l'albumen de toutes les Monocotylédones et de la majorité des Dicotylédones.

Quand le sac embryonnaire est étroit et allongé en tube, comme chez un grand nombre de Gamopétales (Labiées, Verbénacées, Scrofulariacées, Orobanchées, Plantaginées, Éricacées, Monotropées, Campanulacées, etc.), chez les Loranthacées, les Santalacées, etc., les choses se passent autrement. La première division du noyau est suivie aussitôt d'un cloisonnement transversal du sac, qui se trouve partagé en deux cellules superposées, et il en est de même de chacune des bipartitions successives des nouveaux noyaux. Les cloisonnements s'opèrent quelquefois également dans toutes les grandes cellules formées en premier lieu, mais le plus souvent ils se localisent dans l'une d'elles, les autres demeurant stériles.

Ces deux modes de cloisonnement, l'un tardif et simultané, l'autre précoce et successif, peuvent d'ailleurs se rencontrer dans des familles très voisines. Ainsi les Solanées, les Borraginées, les Gentianées offrent le premier, tandis que les Scrofulariacées, les Labiées, les Orobanchées se rattachent au second. Ils peuvent aussi se combiner dans la même plante. Le sac embryonnaire est alors en forme de cuiller et se partage d'abord, par une cloison transversale, en deux cellules superposées ; de ces cellules, la supérieure, qui est large, produit l'albumen par division répétée de son noyau, suivie plus tard d'un cloisonnement multiple simultané, tandis que l'inférieure, qui est étroite, demeure stérile : Nymphéacées, Cornifle (*Ceratophyllum*), Anthure (*Anthurium*), etc.

Parmi les plantes qui forment leur albumen suivant le premier mode, il en est quelques-unes où, après la bipartition répétée des noyaux, il ne se fait aucun cloisonnement dans le protoplasme. Le sac embryonnaire demeure alors, jusqu'au moment où l'embryon le remplit complètement, un simple article ; à vrai dire, il ne s'y constitue pas d'albumen. Il en est ainsi dans les Viciées, le Haricot (*Phaseolus*), la Capucine (*Tropæolum*), la Mâcre (*Trapa*), les Alismacées, les Potamées, etc. Quelquefois le noyau propre du sac disparaît même sans se diviser ; toute trace de la formation de l'albumen se trouve par là supprimée, comme chez les Orchidées, le Balisier (*Canna*), etc.

**Digestion de l'albumen par l'embryon en voie de formation.** — Dès ses premiers développements, l'embryon se trouve amené en contact avec l'albumen. Il le traverse, non pas en le refoulant devant lui, mais bien en le trouant, c'est-à-dire en dissolvant sur son passage les membranes et le contenu des cellules, et en en absorbant les produits solubles pour sa propre nutrition. En un mot, l'embryon, à mesure qu'il se développe dans le sac embryonnaire, digère l'albumen. Cette digestion est tantôt incomplète, tantôt complète, suivant la dimension à laquelle l'embryon arrête sa croissance.

**1° Digestion incomplète. Diverse nature de l'albumen permanent.** — Si l'embryon demeure petit et n'occupe qu'une partie du sac embryonnaire,

comme il n'a digéré que la portion d'albumen à laquelle il s'est substitué, on retrouve dans la graine mûre une plus ou moins grande partie de l'albumen primitif (la plupart des Monocotylédones et beaucoup de Dicotylédones : Renonculacées, Euphorbiacées, Papavéracées, etc.). Enveloppant l'embryon de toutes parts (Euphorbiacées, etc.), ou appliqué sur lui d'un côté seulement (Graminées, etc.), cet albumen permanent renferme dans ses cellules, toujours fortement unies entre elles sans laisser de méats, des matériaux de réserve de diverse nature. Sous ce rapport, on y distingue trois types principaux.

Si les cellules ont des membranes minces et contiennent dans leur corps protoplasmique une grande quantité de grains d'amidon, l'albumen est dit *amylacé* ou *farineux* (fig. 347, p. 517) (Graminées, Polygonées, Nyctaginéées, etc.); c'est l'albumen amylacé des céréales qui nous donne le pain. Si, avec des membranes minces, les cellules renferment beaucoup de matière grasse, l'albumen est dit *oléagineux* ou *charnu* (fig. 352 et 354, p. 536) (Papavéracées, Ricin, etc.); l'huile dite d'œillette du Pavot (*Papaver*), l'huile de Ricin (*Ricinus*), etc., proviennent de pareils albumens. C'est surtout dans l'albumen oléagineux que l'on rencontre en abondance ces grains de substance albuminoïde, avec ou sans enclaves, qu'on nomme des grains d'aleurone et dont on a vu (p. 523) le mode de formation et les propriétés (fig. 352 à 354). Enfin, si les membranes s'épaississent beaucoup (fig. 600), l'albumen devient dur, il est dit *corné*, comme dans le Phénice (*Phoenix*), le Caféier (*Coffea*), les Ombellifères, etc.). Le plus souvent ses membranes ainsi épaissies demeurent à l'état de cellulose pure; il arrive alors quelquefois à prendre la consistance et l'aspect de l'ivoire, et à se prêter aux mêmes usages, comme dans le Phytéléphant (*Phytelphas*), où il constitue ce qu'on appelle l'ivoire végétal. Quelquefois au contraire ses membranes subissent une transformation et se gélifient, à l'exception de la couche interne; il se ramollit alors au contact de l'eau, se gonfle et forme mucilage, comme dans le Caroubier (*Ceratonia*) (fig. 600). Dans tous les cas, ses cellules contenant des matières grasses et non de l'amidon, l'albumen corné se rapproche plus de l'albumen oléagineux que de l'albumen amylacé. Il existe d'ailleurs une foule de transitions entre les albumens charnu et corné. Aussi ces trois catégories se réduisent-elles à deux, au point de vue des caractères que l'on en peut tirer pour la détermination des affinités des plantes.

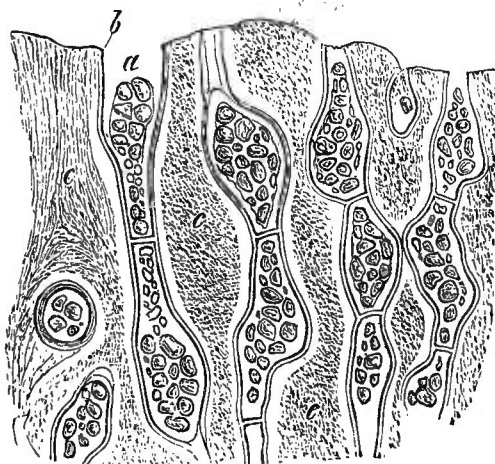


Fig. 600. — Section de l'albumen du Caroubier (*Ceratonia siliqua*). *c*, membranes épaissies, se gélifiant au contact de l'eau (d'après Sachs).

2° **Digestion complète.** — Dans un très grand nombre de familles de Dicotylédones (Composées, Cucurbitacées, Rosacées, Crucifères, Cupulifères, etc.), l'embryon devient très volumineux et remplit finalement toute la capacité du sac embryonnaire, en digérant et faisant disparaître jusqu'aux dernières

traces de l'albumen. C'est principalement sur les cotylédons que porte ce grand accroissement; la tigelle, la radicule et la gemmule demeurent petites; c'est en eux aussi, dans leur parenchyme, que s'accumulent et se mettent en réserve les matériaux nutritifs qui demeurent ailleurs dans l'albumen permanent. Aussi deviennent-ils tantôt amyliacés (beaucoup de Papilionacées, etc.), tantôt oléagineux (Crucifères, etc.). Extérieure dans le premier cas, la réserve nutritive devient intérieure dans le second : c'est toute la différence. Aussi n'est-il pas surprenant que ces deux manières d'être se rencontrent côte à côte dans la même famille et parfois dans le même genre. Certaines Papilionacées, par exemple, ont un albumen permanent, comme le Trèfle (*Trifolium*), le

Lotier (*Lotus*), le Baguenaudier (*Colutea*), l'Esparcette (*Onobrychis*), le Robinier (*Robinia*), l'Astragale (*Astragalus*), etc., tandis que d'autres en sont dépourvues, comme le Haricot (*Phaseolus*), les Viciées, etc., et que dans les genres Gesse (*Lathyrus*), Bugrane (*Ononis*), Lupin (*Lupinus*), etc., certaines espèces ont un albumen permanent qui manque aux autres.

**Développement de l'œuf en embryon chez les Gymnospermes (1).** — Chez les Gymnospermes, le développement de l'œuf en embryon présente, suivant les genres, d'assez grandes différences.

Dans le Pin (*Pinus*) et l'Épicéa (*Picea*), le Genévrier (*Juniperus*) et le Thuier (*Thuja*), en général dans les Pinées et les Cupressées, le noyau de l'œuf descend jusque dans sa région inférieure et là se divise deux fois transversalement en formant quatre nouveaux noyaux, situés dans le même plan. Ceux-ci se divisent ensuite suivant l'axe, ce qui donne deux étages de quatre noyaux (fig. 601, A). Puis il se fait simultanément une cloison transversale de cellulose entre les deux étages et deux cloisons longitudinales en croix entre les deux paires de noyaux superposés (fig. 601, B). Il en résulte que les quatre noyaux d'en bas sont enfermés dans autant de cel-

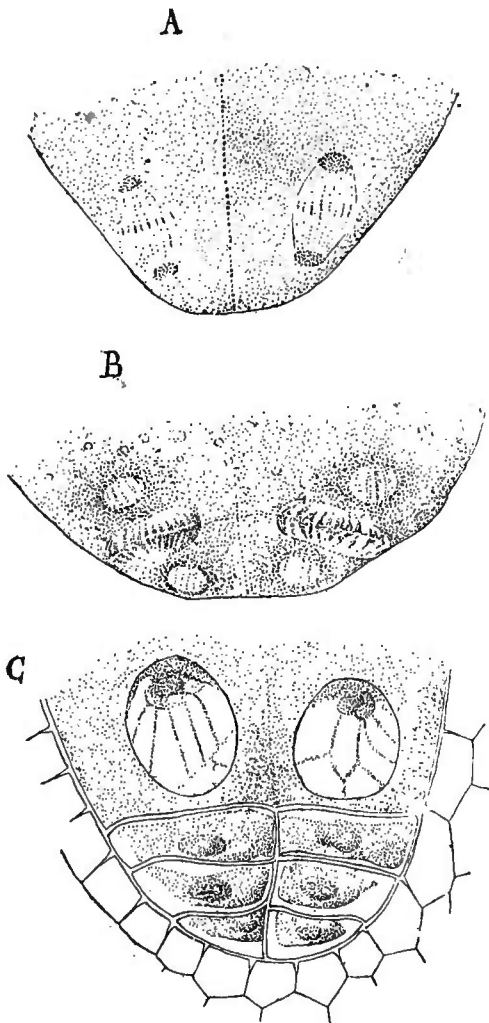


Fig. 601. — Pin (*Pinus silvestris*). A, division verticale des quatre noyaux à la base de l'œuf. B, formation des cloisons de cellulose, qui séparent l'étage inférieur. — Epicéa (*Picea vulgaris*). C, l'étage inférieur est divisé en trois et constitue un préembryon de 12 cellules (d'après Strasburger).

lules complètes et ceux d'en haut dans de simples alvéoles. Les quatre cellules inférieures se cloisonnent ensuite à deux reprises transversalement, pour

(1) Hofmeister : *Neuere Beobachtungen* (Jahrbücher für wiss. Botanik, I, 1838). — Strasburger : *Die Coniferen und die Gnetaceen*. Iéna, 1873. *Die Angiospermen und die Gymnospermen*, Iéna, 1879.

donner trois étages superposés (fig. 601, C). Ce sont ces trois étages de quatre cellules qui vont seuls se développer, qui constituent seuls le préembryon ; tout le protoplasme supérieur de l'œuf, avec les quatre noyaux des alvéoles, est frappé de résorption. Les deux étages supérieurs forment le suspenseur, l'inférieur l'embryon.

Dans le Pin, l'Épicéa et les autres Pinées, les cellules de l'étage supérieur restent courtes et en place ; celles de l'étage moyen s'allongent énormément et enfoncent l'étage inférieur dans le tissu de l'endosperme, aux dépens duquel l'embryon va se développer ; le filament ainsi formé subit de nombreuses divisions transversales et se tortille en tous sens dans la partie ramollie de l'endosperme. Dans l'Épicéa, les quatre cellules de l'étage inférieur demeurent unies, se divisent par des cloisons transversales, longitudinales et obliques, et constituent un seul embryon ; la tigelle de celui-ci s'allonge et se termine en haut par une radicule, en bas par des cotylédons verticillés autour du sommet en

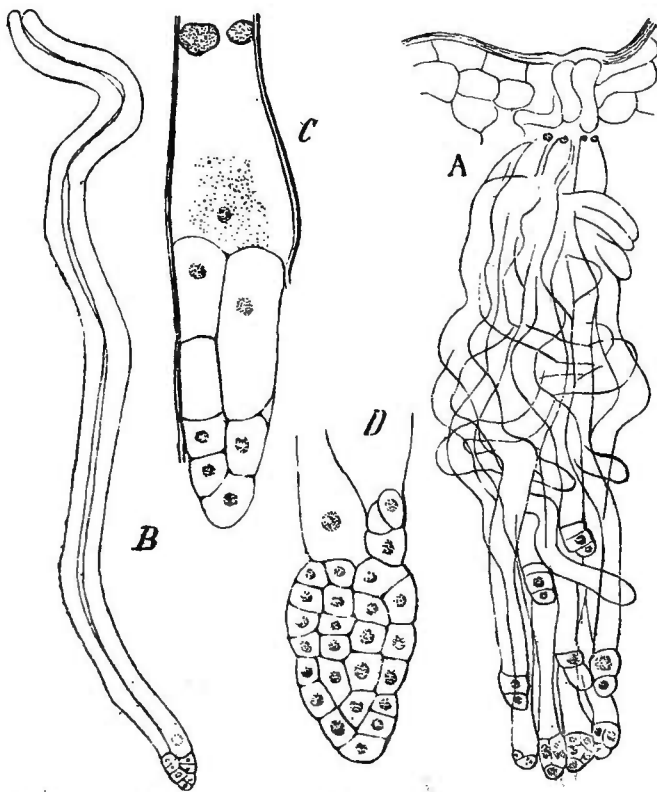


Fig. 602. — Développement de l'œuf en embryon. A, dans le Genévrier (*Juniperus communis*); chaque œuf donne quatre embryons. B, C, D, dans le Thuier (*Thuja occidentalis*); l'œuf donne un embryon qui s'accroît d'abord par la segmentation de sa cellule terminale. C, état le plus jeune; les cellules supérieures du préembryon commencent à s'allonger vers la rosette du corpuscule. B, après l'allongement de ces cellules; D, état plus âgé (d'après Strasburger).

nombre variable, mais supérieur à deux. Dans le Pin, les quatre cellules de l'étage inférieur se séparent complètement et isolent de bas en haut leurs suspenseurs ; chacune d'elles se divise ensuite en quatre par deux cloisons en croix et produit en définitive un embryon distinct. L'œuf donne ici naissance à quatre embryons.

Une différence analogue s'observe chez les Cupressées, où c'est toujours l'étage supérieur qui allonge ses cellules en filaments, d'abord vers le haut jusqu'à la rosette du corpuscule, puis vers le bas à travers l'endosperme. Dans le Thuier, en effet, l'étage inférieur tout entier, composé d'ailleurs d'une seule cellule, ne donne qu'un embryon, qui s'accroît d'abord par les segmentations de la cellule terminale (fig. 602, B, C, D) ; tandis que dans le Genévrier, les quatre cellules de cet étage se séparent, isolent leurs suspenseurs, et forment quatre embryons distincts (fig. 602, A).

Dans le Céphalotaxe (*Cephalotaxus*) et l'Araucarier (*Araucaria*), il y a également formation, au fond de l'œuf, d'un préembryon à trois étages superposés ; mais les choses s'y passent tout autrement. Comme chez les Cupres-

sées, c'est bien encore l'étage supérieur qui s'allonge en filament et devient le suspenseur ; mais l'étage inférieur demeure stérile et développe simplement ses cellules en une sorte de coiffe pointue. Poussée par le suspenseur, cette pointe perce le fond de l'œuf et le tissu de l'endosperme ; plus tard elle est rejetée. C'est l'étage moyen qui cloisonne ses cellules pour donner naissance au corps de l'embryon.

Dans le Ginkgo (*Ginkgo*), c'est autre chose encore. Le noyau de l'œuf y subit un grand nombre de bipartitions et les nouveaux noyaux se distribuent dans tout le corps protoplasmique ; puis le

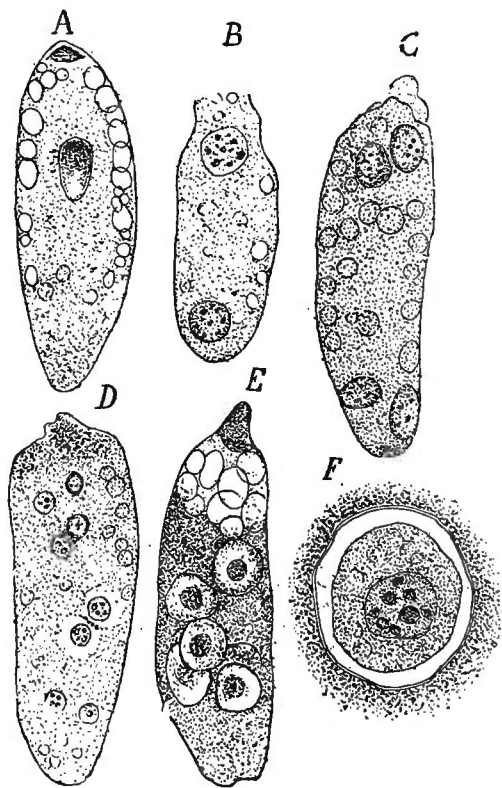


Fig. 603. — Premiers développements de l'œuf de l'Ephédre (*Ephedra altissima*). A, œuf après sa formation, surmonté par la cellule de canal ; B, C, D, trois bipartitions successives du noyau ; E, formation de huit cellules libres autour des huit noyaux ; F, l'une de ces cellules, ou œufs secondaires, plus fortement grossie (d'après Strasburger).

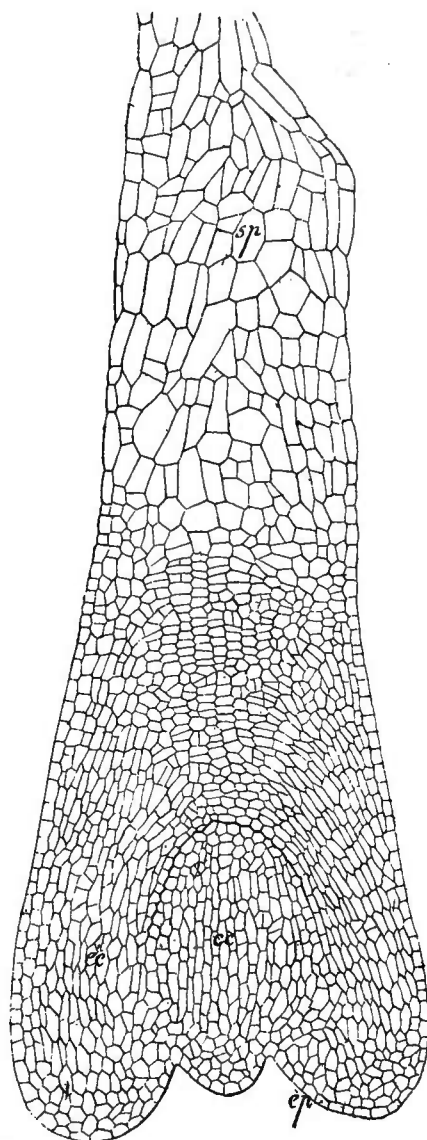


Fig. 604. — Embryon de l'Ephédre (*Ephedra altissima*), en voie de développement ; sp, suspenseur ; ep, épiderme ; éc, écorce ; cc, cylindre central (d'après Strasburger).

protoplasme se sépare entre eux par un cloisonnement simultané, et d'un seul coup l'œuf se trouve rempli par un tissu homogène, qui est le début de l'embryon.

Parmi les Gnétacées, tandis que l'œuf de la Welwitschie (*Welwitschia*) ne forme qu'un seul embryon, celui de l'Ephédre (*Ephedra*) en produit plusieurs, souvent huit, de la façon suivante (fig. 603). Le noyau de l'œuf (A) se divise à trois reprises (B, C, D) ; autour de chacun des huit nouveaux noyaux, du protoplasme se condense en une sphère et se revêt d'une membrane de cellulose (E). De là, dans la cavité de l'œuf, huit cellules libres (F), qui sont en quelque sorte des œufs secondaires, et vont donner tout autant



d'embryons. A cet effet, chacune d'elles s'allonge suivant l'axe du corpuscule et se cloisonne transversalement dans sa partie inférieure ; la longue cellule d'en haut devient le suspenseur ; la courte cellule d'en bas, en se divisant par des cloisons d'abord transversales, puis obliques et longitudinales, produit l'embryon. Les trois bipartitions successives du noyau ne se faisant pas toujours toutes, il y a quelquefois moins de huit embryons par œuf ; il peut aussi y en avoir plus de huit.

Quelque diverse que soit son origine, l'embryon ne tarde pas à prendre dans ses diverses parties, les caractères propres à la classe des Gymnospermes (fig. 604). Sa radicule, notamment, se distingue par l'énorme développement de son épiderme composé, dont les parties caduques forment la coiffe, et par la faible épaisseur de son écorce, caractères qui se conservent plus tard dans la racine en voie de croissance.

**Polyembryonie chez les Gymnospermes.** — La polyembryonie est un fait normal chez les Gymnospermes, d'abord parce que, dans le même nucelle, il y a plusieurs corpuscules fécondés et plusieurs œufs formés, ensuite parce que chaque corpuscule, chaque œuf peut donner naissance à plusieurs embryons (Pin, Genévrier, Ephédre). Mais de tous ces embryons nés dans le même nucelle, un seul habituellement l'emporte sur les autres, qui avortent à divers états. Aussi la graine n'a-t-elle d'ordinaire, comme chez les Angiospermes, qu'un embryon bien conformé, à l'extrémité radriculaire duquel les suspenseurs de plus en plus refoulés finissent par ne plus former qu'un petit peloton irrégulier et serré.

L'endosperme, à l'intérieur et aux dépens duquel les embryons grandissent en le résorbant, s'accroît à mesure et n'est qu'en partie détruit par eux. Il en reste finalement une couche épaisse, enveloppant l'embryon dans la graine mûre et constituant, comme l'albumen permanent des Angiospermes, une réserve nutritive pour les développements ultérieurs ; cette réserve est principalement albuminoïde et oléagineuse.

## § 2

### Développement de l'ovule en graine.

Connaissant ce qui se passe dans le sac embryonnaire, voyons ce que deviennent pendant ce temps le nucelle, le tégument et le funicule ; nous saurons alors comment l'ovule s'est changé en graine.

**Modification du nucelle. Périsperme.** — On sait que, dès avant la fécondation, le nucelle a souvent disparu tout entier, résorbé par la croissance du sac embryonnaire (p. 896, fig. 581 et 582). Ailleurs, la résorption est incomplète et laisse subsister, tout autour du sac (p. 916, fig. 594 et 596), ou seulement à son sommet, une couche de tissu plus ou moins épaisse. Pendant que s'y développent l'embryon et l'albumen, le sac embryonnaire grandit beaucoup d'ordinaire et détruit cette couche en venant s'appliquer contre le tégument. Quelquefois cependant le nucelle, au lieu de se résorber de suite, s'accroît au contraire, multiplie ses cellules, puis les remplit de matériaux nutritifs ; il produit alors ce qu'on appelle un *périsperme*.

Tantôt ce péricarpe n'a qu'une existence transitoire et se trouve en définitive résorbé complètement pendant la dernière période de la croissance du sac embryonnaire (Prunées, etc.). Tantôt, au contraire, il est permanent et la graine mûre contient, entre le tégument et le sac embryonnaire, un péricarpe plus ou moins volumineux, amylicé ou oléagineux. Quelquefois il y a en même temps un albumen permanent dans le sac ; la graine renferme alors, autour de son embryon, deux réserves nutritives emboîtées (Pipéracées, Nymphéacées, Zingibéracées, etc.) ; ailleurs il ne se fait pas, ou il ne subsiste pas d'albumen, et le péricarpe est la seule réserve nutritive de l'embryon (Cannées, etc.).

C'est encore d'un développement particulier de certaines cellules du sommet du nucelle que résultent, comme il a été dit plus haut, les embryons adventifs de quelques Angiospermes (p. 915, fig. 594). Chez les Gymnospermes, le nucelle est entièrement résorbé par la croissance du sac embryonnaire, pendant que les œufs se développent en embryons.

**Modification du tégument et du funicule de l'ovule. Arille** (1). — Quand il y a deux téguments, l'interne, très mince et tout entier parenchymateux, est résorbé d'ordinaire en même temps que le nucelle. Il est rare qu'il subsiste (Euphorbiacées, Rosacées, Rutacées, etc.). L'externe, au contraire, ou le tégument unique, s'accroît de manière à suivre sans se rompre la croissance du sac embryonnaire. Ses faisceaux libéroligneux s'accusent plus nettement et se multiplient. Son parenchyme, d'abord homogène, se différencie souvent d'une façon très compliquée en couches successives de propriétés différentes, et le tout constitue le tégument de la graine, sur lequel on reviendra tout à l'heure. Pourtant, chez les Graminées, le tégument externe de l'ovule est résorbé comme le tégument interne, et la membrane du sac embryonnaire vient s'accoler intimement contre la face interne du pistil (voir plus loin fig. 605). La graine y est dépourvue de tégument.

Quant au funicule, il persiste en s'accroissant proportionnellement et devient le funicule de la graine ; le hile de l'ovule devient aussi le hile de la graine.

Au voisinage du hile, le funicule est parfois le siège d'un développement particulier. Son parenchyme se relève tout autour en formant une cupule, grandit peu à peu, s'applique sur le tégument, sans contracter adhérence avec lui, et finit souvent par envelopper complètement la graine ; ce tégument accessoire porte le nom d'*arille*. Si l'ovule est orthotrope, l'arille monte de la chalaze au micropyle, comme dans l'If (*Taxus*) ; s'il est anatrophe, l'arille couvre aussitôt le micropyle et descend ensuite vers la chalaze, comme dans la Nymphée (*Nymphaea*). L'arille est généralement un sac charnu, parfois vivement coloré. Dans l'If, dans la Passiflore, ce sac est largement ouvert au sommet ; dans la Nymphée, il enveloppe complètement la graine. Dans les Dilléniacées, il atteint des proportions très diverses selon les genres, formant une simple cupule à la base de la graine dans le Pachynème (*Pachynema*), une coupe plus profonde dans l'Hibbertie (*Hibbertia*), un sac complet dans le Tétracère (*Tetracera*). Les graines de Rocouyer (*Bixa*), de Cytinet (*Cytinus*),

(1) Planchon : *Développement des vrais et des faux arilles* (Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, II, 1845). — Jumelle : *Sur les graines à deux téguments* (Bull. de la Soc. bot., XXXV, 1888).

de diverses Sapindacées, etc., offrent aussi des arilles plus ou moins étendus.

**Organisation de la graine mûre.** — Quand tous les développements que l'on vient d'étudier sont arrivés à leur terme, l'ovule est devenu la graine, et celle-ci n'a plus qu'à mûrir avant de se détacher.

La maturation de la graine s'accuse principalement par une diminution de volume et de poids, due à la perte graduelle de la plus grande partie de l'eau qu'elle renfermait en abondance. Cette dessiccation détermine en elle une foule de changements internes. La surface perd sa transparence et son éclat spécial ; elle devient opaque, pendant que le tégument revêt sa couleur définitive. Les substances plastiques de réserve se condensent à l'état solide ou cristallisent (cristalloïdes, amidon) dans les cellules de l'albumen et de l'embryon ; les hydroleucites albuminifères, notamment, passent à l'état de grains d'aleurone (p. 523). Finalement, il ne reste plus dans la graine, arrivée à cet état où elle se sépare du fruit et où l'on dit qu'elle est mûre, que 4 p. 100 d'eau en moyenne, proportion qui peut s'élever à 8 p. 100 dans le Ricin (*Ricinus*) et descendre à 1 p. 100 dans le Passerage (*Lepidium sativum*) et même à 0,50 p. 100 dans le Vélar (*Erysimum officinale*).

Arrivée ainsi à maturité, la graine ne tarde pas ordinairement à se séparer de l'ovaire, devenu le fruit, pour se disséminer dans le milieu extérieur. Cette séparation a lieu au point où le funicule s'attache sur le corps de la graine, c'est-à-dire au hile, le funicule restant tout entier attaché au fruit. S'il y a un arille, c'est au-dessous de lui que la rupture a lieu. Une graine ainsi mise en liberté, se compose donc, arille à part, de deux choses : le tégument et un ensemble de pièces dont il peut y avoir jusqu'à trois, incluses dans ce tégument, ensemble qu'on appelle l'*amande*. Étudions de plus près ce tégument et cette amande.

**Tégument de la graine.** — A la surface du tégument, on aperçoit la cicatrice laissée par la rupture du funicule : c'est le hile, à l'intérieur duquel on distingue les orifices béants des vaisseaux du faisceau libéroligneux. Souvent peu étendu, il s'allonge parfois en une bande, comme dans la Fève (*Faba*), ou se dilate en un large cercle, comme dans le Marronnier (*Æsculus*). Fréquemment on y reconnaît aussi le micropyle, qui, dans les graines anatropes ou campylotropes, est situé tout à côté du hile, et offre l'aspect d'une petite verrue creusée au centre, comme dans le Haricot, la Fève, etc.

L'épiderme extérieur du tégument est toujours nettement différencié ; ses cellules s'allongent quelquefois beaucoup perpendiculairement à la surface et en même temps s'épaississent fortement (Fève, Pois et autres Légumineuses, etc.). Suivant la conformation des cellules épidermiques, la surface du tégument est tantôt lisse et même luisante (Haricot, Fève, etc.), tantôt relevée de verrues, comme dans le Corydalle (*Corydallis*), etc., de crêtes ondulées, comme dans la Nicotiane (*Nicotiana*), etc., ou d'aréoles polygonales, comme dans le Pavot (*Papaver*), la Glaucière (*Glaucium*), le Mûfler (*Antirrhinum*), etc. Il n'est pas rare de voir ces cellules se prolonger en poils, tantôt répartis uniformément sur toute la surface, comme dans le Cotonnier (*Gossypium*), où ils fournissent le coton, tantôt localisés en certains points où ils se dressent en forme d'aigrette. L'aigrette peut prendre naissance au sommet de la graine.

anatrope, près du hile, comme dans les Asclépiadées, ou à sa base, près de la chalaze, comme dans l'Épilobe (*Epilobium*), le Saule (*Salix*) et le Peuplier (*Populus*). Quelquefois, c'est toute une rangée de cellules épidermiques, disposées en forme de méridien, qui se développe de la sorte vers l'extérieur en entourant la graine d'une aile délicate (Bignoniacées, etc.). Poils et ailes sont évidemment des organes de dissémination. Chez quelques plantes, comme le Lin (*Linum*), le Coignassier (*Cydonia*), certains Plantains (*Plantago*), etc., les cellules épidermiques du tégument ont, comme il a été dit plus haut (p. 564), leurs membranes gélifiées; en se gonflant dans l'eau, ces membranes enveloppent la graine dans une couche gélatineuse qui la colle au support.

Le parenchyme demeure quelquefois homogène, et alors de deux choses l'une : ou bien il est épais, ses cellules se remplissent de liquide et le tégument est *charnu*, comme dans le Punice grenadier (*Punica Granatum*), la Passiflore (*Passiflora*) et l'Oponce figue-d'Inde (*Opuntia ficus-indica*), où il est comestible; ou bien il demeure mince, ses cellules se dessèchent en épaississant et durcissant plus ou moins leurs membranes, et le tégument prend la consistance du papier ou du bois; il est *papyracé*, comme dans le Chêne (*Quercus*), le Noyer (*Juglans*), l'Amandier (*Amygdalus*), etc., ou *ligneux*, comme dans la Vigne (*Vitis*), le Pin (*Pinus*), etc.

Ailleurs, le parenchyme se différencie en deux couches faciles à séparer. Quelquefois la couche externe est molle et charnue, l'interne dure et ligneuse (Ginkgo, Cycadées); mais le plus souvent c'est au contraire la couche externe qui est dure et ligneuse, tandis que l'interne est plus molle et papyracée: (Ricin, etc.). La différenciation du parenchyme en couches de propriétés différentes peut-être poussée beaucoup plus loin (1). Rien n'est plus variable que la structure définitive du tégument, laquelle est d'ailleurs en rapport avec la structure du fruit qui enveloppe les graines, comme on le verra plus tard.

Le parenchyme du tégument s'accroît quelquefois davantage en certains points, où il se développe des expansions diverses. Tantôt c'est au pourtour du micropyle que se forme une excroissance en forme de bourrelet, nommée *caroncule*, comme dans l'Euphorbe (*Euphorbia*), etc; cette expansion descend quelquefois en s'appliquant sur le tégument et forme du haut en bas un sac, qui finit par envelopper toute la graine à la façon d'un arille, comme dans le Polygale (*Polygala*), le Fusain (*Evonymus*), etc.; c'est ce qu'on appelle un *arillode*. C'est un arillode de ce genre qui forme sur la graine du Muscadier (*Myristica*) l'enveloppe irrégulière et déchirée, charnue, de couleur orangée, très parfumée, qu'on appelle vulgairement le *macis* de la muscade. Tantôt c'est le long du raphé que le tégument se prolonge en forme d'aile, en constituant ce qu'en langage descriptif on appelle une *crête* ou une *strophiole*, comme dans la Chélidoine (*Chelidonium*), etc.

**Nervation du tégument (2).** — Les faisceaux libéroligneux se ramifient de

(1) Pour ces détails de structure, voir : Bertrand : *Étude sur les téguments séminaux des Gymnospermes* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, VII, 1878). — Godfrin : *Étude histologique des téguments séminaux des Angiospermes*, Nancy, 1880.

(2) Ph. Van Tieghem : *Sur les divers modes de nervation de l'ovule et de la graine* (Ann.

diverses manières dans le tégument de la graine comme il a déjà été dit pour l'ovule (p. 901). Considérons d'abord et surtout les graines anatropes.

Tantôt le faisceau du funicule se prolonge dans le raphé, passe sous la chalaze et remonte du côté opposé jusque vers le micropyle, sans se ramifier en aucun point, enveloppant la graine d'une boucle plus ou moins complète; le tégument est uninerve: Acacier (*Acacia*), Lilas (*Syringa*), Cardère (*Dipsacus*), diverses Cucurbitacées, etc. Tantôt le faisceau, simple dans le raphé, se divise à la chalaze, suivant la mode palmé, en un plus ou moins grand nombre de branches, qui remontent ensuite jusqu'au pourtour du micropyle en demeurant simples ou en se divisant et s'anastomosant: Chêne (*Quercus*), Hêtre (*Fagus*), Châtaignier (*Castanea*), Prunier (*Prunus*), etc.: c'est le mode le plus fréquent; il arrive alors assez souvent que ces branches palmées demeurent courtes et se bornent à former sous la chalaze une griffe ou une cupule vasculaire, comme dans le Citronnier (*Citrus*), le Poirier (*Pirus*), la Pivoine (*Pæonia*), le Géraïne (*Geranium*), le Lin (*Linum*), etc. Tantôt le faisceau produit le long du raphé des branches pennées, et plus tard à la chalaze des rameaux palmés: Laurier (*Laurus*), Caféier (*Coffea*), Cocotier (*Cocos*), etc., ou bien il se prolonge en boucle du côté opposé en donnant des branches pennées dans toute sa longueur, comme dans la Momordique (*Momordica*), la Cyclanthère (*Cyclanthera*), etc. Tantôt enfin, le faisceau se ramifie tout de suite, au hile même, en un certain nombre de branches palmées, dont la médiane descend dans la direction du raphé: Cynoglosse (*Cynoglossum*), Capucine (*Tropæolum*), Balisier (*Canna*), Phytéléphant (*Phytelephas*), etc. Dans les Euphorbiacées, les deux téguments de l'ovule, vasculaires l'un et l'autre, contribuent à former le tégument de la graine; le faisceau du raphé forme quelquefois à la chalaze deux plans superposés de ramifications palmées l'un pour le tégument externe, l'autre pour le tégument interne: Crémophylle (*Cremophyllum*), Aleurite (*Aleurites*), etc.; le plus souvent il ne produit que le plan supérieur, qui s'épanouit dans le tégument interne: Ricin (*Ricinus*), Euphorbe (*Euphorbia*), etc., où il se réduit quelquefois à une petite cupule, comme dans la Mercuriale (*Mercurialis*), etc.

Quand la graine est campylotrope, sa nervation est palmée autour du hile, comme dans le Marronnier (*Æsculus*), le Liseron (*Convolvulus*), l'Érable (*Acer*), etc. Il en est de même, quand elle est orthotrope, avec moins d'inégalité entre les diverses branches, ce qui rappelle la disposition peltée: Noyer (*Juglans*), Caryote (*Caryota*), Gnète (*Gnetum*), Céphalotaxe (*Cephalotaxus*), Torreyer (*Torreya*), Cycadées. Dans les Cycadées, le tégument possède deux systèmes de faisceaux peltés, l'un dans sa zone externe, l'autre dans sa zone interne au voisinage du nucelle. Rappelons que, chez les Conifères, les faisceaux libéroligneux du tégument tournent leur bois en dehors, leur liber en dedans.

Quel qu'en soit le caractère particulier, la ramification des faisceaux libéroligneux dans le tégument s'opère toujours comme il convient à une foliole,

vient d'un ovule anatrope ou campylotrope, à l'opposite du hile quand elle est issue d'un ovule orthotrope. On sait aussi que son axe, droit ou courbe, est toujours compris dans le plan de symétrie de la graine, c'est-à-dire dans le plan qui passe par le micropyle et le faisceau médian du tégument. Enfin, on a vu que le plan médian de l'embryon, tantôt coïncide avec le plan de symétrie, tantôt lui est perpendiculaire: ce qu'on peut exprimer en disant, dans le premier cas, que les cotylédons sont *incombants* à la nervure médiane du tégument, ou au raphé si l'ovule est anatrope, dans le second, qu'ils sont *accombants* à cette nervure ou au raphé. Notons seulement, à titre d'exception à la règle, que dans les Casses (*Cassia*) du sous-genre Cathartocarpe (*Cathartocarpus*), les cotylédons ont une position exactement intermédiaire, le plan médian faisant un angle de 45° avec le plan de symétrie du tégument.

Dans quelques cas, l'embryon subit, pendant la transformation de l'ovule en grainé, un déplacement qui éloigne sa radicule du micropyle, quelquefois jusqu'à le placer transversalement, comme dans le Mouron (*Anagallis*), etc.

**Albumen et endosperme.** — On connaît l'origine de l'albumen de la graine des Angiospermes, et celle de l'endosperme de la graine des Gymnospermes. On sait aussi la diversité de nature des principes nutritifs que ces tissus mettent en réserve (p. 919). Ajoutons seulement que si les parois de la cavité où il se développe offrent des saillies et des enfoncements, la surface de l'albumen présentera des sinuosités correspondantes. Quand il est ainsi entaillé de fissures plus ou moins profondes, l'albumen est dit *ruminé*, comme dans les Anonacées, le Muscadier (*Myristica*), l'Arec (*Areca*), etc.

Quand la graine est albuminée, l'embryon, beaucoup moins volumineux que lorsqu'il est seul, est habituellement plongé dans la masse de l'albumen au voisinage du micropyle. Mais parfois aussi il est situé extérieurement à ce tissu, contre lequel il applique la face externe de son cotylédon, comme dans les Graminées (fig. 605), ou autour duquel il s'enroule pour l'envelopper complètement dans un de ses cotylédons, comme dans le Nyctage (*Mirabilis*), etc.

**Périsperme.** — On a vu plus haut l'origine du périsperme (p. 923). Il est habituellement amylicé. Dans les Cannées, où il est seul, il tient lieu à l'embryon d'un albumen farineux: c'est une substitution physiologique. Dans les Zingibéracées, Pipéracées, Nymphéacées, il ajoute une réserve amylicée à la réserve oléagineuse déjà fournie par l'albumen.

### § 3

#### Développement du pistil en fruit.

Pendant que les ovules se développent en graines, le pistil, qui les porte et le plus souvent les enferme, s'accroît, mûrit en même temps que les graines, et devient le *fruit*. Le fruit est donc le pistil de la fleur, fécondé, accru et mûri. Aussi y retrouve-t-on la conformation et la structure étudiées p. 388 et p. 887, avec des modifications plus ou moins profondes introduites après la fécondation et dont il s'agit d'abord de signaler les principales.

**Différences entre le fruit et le pistil dont il provient.** — Ces modifications

consistent, soit dans la suppression de certaines parties du pistil, soit au contraire dans la formation de parties nouvelles ; dans le premier cas, le fruit est plus simple, dans le second, il est plus compliqué que le pistil dont il provient.

Le stigmate se dessèche toujours, et souvent le style tombe après la fécondation, de sorte que c'est la région ovarienne du pistil qui habituellement forme seule le fruit. Pourtant, le style persiste dans certains cas et s'accroît beaucoup en forme de queue plumeuse, comme dans la Clématite (*Clematis*) et l'Anémone (*Anemone*), ou de bec crochu, comme dans la Benoîte (*Geum*) et le Géraïne (*Geranium*). Quelquefois tous les carpelles du pistil avortent avec les ovules qu'ils renferment, à l'exception d'un seul qui devient le fruit. Cette simplification a lieu notamment dans les Cupulifères et les Palmiers. Ainsi l'Aulne (*Alnus*) et le Bouleau (*Betula*), le Charme (*Carpinus*) et le Coudrier (*Corylus*), ont deux loges à l'ovaire, le Chêne (*Quercus*) et le Hêtre (*Fagus*) en ont trois, le Châtaignier (*Castanea*) en a six, et pourtant le fruit de tous ces arbres est uniloculaire. De même, le pistil du Phénice dattier (*Phoenix dactylifera*) a trois carpelles libres et ne donne qu'une datte, le fruit du Cocotier à noix (*Cocos nucifera*), la noix de coco, n'a qu'une loge quoique provenant d'un ovaire trilobulaire, etc.

Ailleurs, au contraire, le nombre des loges de l'ovaire se trouve augmenté dans le fruit, parce qu'il s'y développe des cloisons surnuméraires après la fécondation. Ces cloisons sont tantôt longitudinales, tantôt transversales. Ainsi, par exemple, l'ovaire uniloculaire à deux placentes pariétaux de la Glaucière (*Glaucium*) relie ses deux placentes par une épaisse cloison longitudinale, et donne un fruit bilobulaire. L'ovaire uniloculaire des Hédysarées et des Mimosées parmi les Légumineuses, du Radis (*Raphanus*) parmi les Crucifères, se subdivise par de nombreuses cloisons transversales en autant de petits compartiments que de graines, et donne un fruit multiloculaire.

Quand le pistil est dialycarpelle à plusieurs carpelles, le fruit se compose d'autant de pièces qu'il y avait de carpelles, comme dans la Renoncule (*Ranunculus*), la Pivoine (*Pæonia*), etc., abstraction faite des avortements dont il a été question plus haut. Quand le pistil est gamocarpelle, ou dialycarpelle à un carpelle (Légumineuses, Prunées, etc.), le fruit est au contraire habituellement d'une seule pièce. Mais dans ce dernier cas, il arrive pourtant quelquefois que le fruit se sépare avant la maturité en plusieurs pièces distinctes. Ainsi, bien que provenant d'un ovaire à deux loges, le fruit des Labiées se compose de quatre parties distinctes ; celui des Ombellifères, celui de l'Érable (*Acer*), se séparent en deux fragments ; de même, le fruit à trois loges de la Capucine (*Tropæolum*), le fruit à cinq loges du Géraïne (*Geranium*), se divisent en autant de coques que de loges, etc.

**Structure du péricarpe (1).** — La paroi de l'ovaire est devenue la paroi du fruit, qu'on nomme le *péricarpe*. Son épiderme externe est tantôt lisse et parfois recouvert de cet enduit cireux qu'on appelle la *pruine* ou la *fleur*, comme dans le Prunier (*Prunus*), la Vigne (*Vitis*), etc., (voir p. 7, fig. 37 et 38),

(1) Kraus : *Ueber den Bau trockner Pericarpium* (Jahrbücher für wiss. Botanik, V, 1867). — Leclerc du Sablon : *Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XVII, p. 5, 1884).

tantôt hérissé de poils, comme dans certains Pavots (*Papaver Argemone*), etc.); quelquefois il revêt des émergences épineuses, comme dans le Marronnier (*Æsculus*), ou des prolongements aplatis en forme d'ailes, comme dans l'Orme (*Ulmus*), le Frêne (*Fraxinus*), l'Érable (*Acer*), etc. Son épiderme interne est souvent garni de poils qui prennent parfois un grand développement et remplissent toute la cavité ovarienne en s'insinuant entre les graines. Tantôt ces poils sont très longs, secs, laineux et enveloppent les graines d'une sorte de bourre de coton (Bombacées, Crassulacées, Rhinanthées, etc.); tantôt ils sont épais, succulents et les graines se trouvent plongées dans une pulpe charnue, comme dans les Citronniers (*Citrus*), etc., diverses Aroïdées, etc.; c'est cette pulpe, production accessoire du péricarpe, qui est la partie comestible des oranges et des citrons.

Le parenchyme du péricarpe demeure souvent homogène dans toute son épaisseur. Il est alors tout entier sec et résistant, ou tout entier charnu et mou. Dans le premier cas, il peut se réduire à une assise de cellules, comme dans la Salicorne (*Salicornia*), ou à deux assises, comme dans l'Ansérine (*Chenopodium*), l'Ortie (*Urtica*), etc.; mais d'ordinaire il en compte un plus grand nombre. Ces cellules sont quelquefois sclérifiées (Plantaginées, Caricées); le plus souvent elles gardent leur membrane mince et c'est l'épiderme externe qui se sclérifie pour protéger le fruit (Joncées, Caryophyllées, Polygonées, Borraginées, etc.).

Ailleurs, le parenchyme se différencie en deux couches: l'externe garde ses membranes minces et renferme les faisceaux libéroligneux; l'interne se sclérifie et forme une zone dure (Labiées, Asclépiadées, Papilionacées, Euphorbiacées, Crucifères, Fumariacées, Alismacées, etc.). La distinction de ces deux couches atteint son plus haut degré quand l'externe est charnue et quand l'interne, ligneuse, enveloppe une seule graine dans un noyau dur (Prunier, etc.). Quelquefois on distingue trois couches dans le parenchyme différencié, soit parce que la couche molle externe s'est divisée en deux par la forme des cellules (certaines Crucifères et Papavéracées), soit parce que la couche dure interne se trouve séparée de l'épiderme intérieur par une zone à parois minces (Composées). En comptant les deux épidermes, le péricarpe comprend alors cinq couches différentes.

**Maturation du fruit.** — Quand il a achevé sa croissance, le péricarpe passe à cet état particulier où l'on dit que le fruit est *mûr*, en un mot il mûrit.

Si le péricarpe est sec, les cellules achèvent simplement de se vider, meurent, se dessèchent et se remplissent d'air. S'il est charnu, ses cellules renferment un certain nombre de composés ternaires, notamment de l'amidon, du tannin, des acides organiques, etc., qui sont l'objet de transformations remarquables pendant la maturation (1). L'amidon et le tannin disparaissent progressivement; les acides diminuent en subissant une combustion lente. En même temps, du sucre de Canne apparaît et va croissant; puis il se fait de l'invertine, qui dédouble ce sucre en un mélange de glucose et de lévulose. Le dédoublement est quelquefois complet et le fruit mûr ne renferme que du sucre

(1) Buignet: *Sur la matière sucrée des fruits acides* (Ann. de Chimie et de Physique, 3<sup>e</sup> série, LXI, 1861).



interverti (raisin, cerise, groseille, figue, etc.); le plus souvent il est incomplet et le fruit contient à la fois du sucre de Canne et du sucre interverti (ananas, pêche, abricot, prune, pomme, poire, fraise, orange, citron, banane, etc.). La banane non mûre renferme surtout de l'amidon et se prête alors aux mêmes usages alimentaires que la pomme de terre ; pendant la maturation, cet amidon est remplacé par du sucre de Canne, dont il se forme jusqu'à 22 pour 100, et c'est seulement au moment de la maturité que celui-ci est transformé en sucre interverti.

Après la maturation, le péricarpe des fruits charnus s'altère, il devient *blet* comme on dit, et enfin se détruit complètement pour mettre les graines en liberté.

**Déhiscence du péricarpe.** — Chez les Gymnospermes, le péricarpe est, comme on sait, ouvert à toute époque. Chez les Angiospermes, il arrive quelquefois qu'il ne s'ouvre pas à la maturité, et que les graines y demeurent incluses ; mais le plus souvent il s'ouvre pour disséminer les graines. Sa déhiscence a lieu par dissociation du tissu le long de certaines lignes qui deviennent des fentes, soit longitudinales, soit transversales, ou dans certaines places arrondies qui deviennent des pores. Les lignes de déhiscence sont marquées de très bonne heure par des bandes d'un tissu spécial traversant le péricarpe de part en part et dont la formation est contemporaine de la différenciation même du carpelle.

Relativement au nombre et à la position des fentes, la déhiscence longitudinale peut s'opérer de quatre manières différentes :

1<sup>o</sup> Le long de la ligne de soudure des bords carpellaires. Si les ovaires sont libres et clos, ils s'ouvrent en dedans en forme de nacelle ou même s'étalent en forme de feuille, comme dans la Pivoine (*Pæonia*), la Spirée (*Spiræa*), la Sterculie (*Sterculia*), etc. S'ils sont soudés et ouverts, ils se séparent simplement, comme dans la Gentiane (*Gentiana*), etc. S'ils sont soudés et clos, ils se séparent d'abord par le dédoublement de la cloison en deux feuillets, puis s'ouvrent en dedans, comme dans le premier cas, et l'on dit que la déhiscence est *septicide*, comme dans le Colchique (*Colchicum*), la Nicotiane (*Nicotiana*), la Scrofulaire (*Scrofularia*), etc.

2<sup>o</sup> Le long de la nervure médiane du carpelle. Si les ovaires sont libres et clos, ils s'ouvrent en dehors, comme dans le Magnolier (*Magnolia*), etc. S'ils sont soudés et ouverts, l'ovaire composé se divise en autant de valves en forme de nacelle, portant au milieu un placente chargé de graines, comme dans la Violette (*Viola*), etc. S'ils sont soudés et clos, l'ovaire composé s'ouvre au dos de chaque loge et l'on dit que la déhiscence est *loculicide* (Liliacées, Amaryllidées, Juncées, Polémoniacées, diverses Scrofulariacées et Éricacées, etc.).

3<sup>o</sup> A la fois des deux manières précédentes. Si les ovaires sont libres et clos, chacun d'eux se sépare en deux valves portant des graines sur un seul des deux bords (Légumineuses). S'ils sont soudés et ouverts, l'ovaire composé se sépare en deux fois autant de valves qu'il a de carpelles. S'ils sont soudés et clos, ils se séparent d'abord par le dédoublement des cloisons et s'ouvrent ensuite chacun en deux valves, comme dans le premier cas, par exemple dans le Hure (*Hura*), etc.

4° Le long de deux lignes latérales situées non loin des bords, séparant chaque carpelle en deux parties, une valve médiane et deux bords séminifères, unis ou séparés. Si les ovaires sont libres et clos, les deux bords de chaque carpelle, chargés de graines, demeurent unis au centre. S'ils sont soudés et ouverts, les bords placentaires des carpelles voisins demeurent également unis entre eux (Crucifères, Papavéracées, Orchidées, etc.). S'ils sont soudés et clos, les fentes se font de chaque côté des cloisons, et les valves en se séparant laissent à nu les bords placentaires unis au centre et les cloisons qui les séparent, comme dans les Balsaminées, les Cédrelacées, le Rosage (*Rhododendron*), l'Hydrolée (*Hydrolea*), etc., ou ces bords placentaires seuls si les cloisons ont disparu, comme chez les Caryophyllées ; on dit alors que la déhiscence est *septifrage*.

La déhiscence longitudinale est quelquefois incomplète et ne porte que sur la partie supérieure du fruit, par exemple dans le Lychnide (*Lychnis*), le Céraiste (*Cerastium*), etc.

La déhiscence transversale a toujours lieu par une seule fente circulaire, intéressant à la fois la paroi externe de tous les carpelles ; l'ovaire composé s'ouvre en deux parties, comme une boîte, par exemple dans le Mouron (*Anagallis*), le Plantain (*Plantago*), la Jusquiame (*Hyoscyamus*), etc.

Dans la déhiscence poricide, les pores se forment soit sous le sommet, comme dans le Pavot (*Papaver*), le Mûllier (*Antirrhinum*), etc., soit vers la base, comme dans la Campanule (*Campanula*), etc.

La déhiscence longitudinale s'opère quelquefois avec élasticité en projetant les graines à une certaine distance, par exemple dans l'Impatiante (*Impatiens*), la Lathrée clandestine (*Lathraea Clandestina*), les Euphorbiacées, les Diosmées, etc.) ; le Hure crépitant (*Hura crepitans*), Euphorbiacée d'Amérique, est ainsi nommé parce que son fruit éclate avec fracas. Cette brusque rupture est due, quand le péricarpe est charnu, à la croissance et à la réplétion prédominantes, et quand il est sec, à la contraction et à la dessiccation prédominantes de l'une de ses couches. Le péricarpe charnu de l'Ecballe (*Ecballium*) est, à vrai dire, indéhiscent, mais à la maturité il se détache brusquement de son pédicelle et, par l'ouverture ainsi formée, il projette ensuite ses graines mélangées à une pulpe liquide.

**Classification et dénomination des principales sortes de fruits.** — Suivant que le péricarpe est tout entier sec, tout entier charnu, ou mi-partie sec et charnu, on distingue trois catégories principales de fruits ; chacune de ces catégories se subdivise ensuite, selon que le péricarpe s'ouvre ou ne s'ouvre pas. Un fruit sec qui ne s'ouvre pas est un *akène* ; s'il s'ouvre, c'est une *capsule*. Un fruit charnu qui ne s'ouvre pas est une *baie* ; s'il s'ouvre, c'est une *capsule charnue*. Un fruit mi-partie sec et charnu, en d'autres termes un fruit charnu à noyau, qui ne s'ouvre pas, est une *drupe* ; s'il s'ouvre, tout au moins dans la couche charnue qui enveloppe le noyau, c'est une *capsule drupacée*.

L'akène peut affecter plusieurs modifications ; la capsule surtout peut s'ouvrir de bien des manières. Il est d'usage, dans le langage descriptif, de désigner les plus fréquentes de ces modifications par des dénominations spéciales. Ainsi un akène qui applique intimement son péricarpe sur la surface externe

de la graine, elle-même dépourvue de tégument propre, de manière à ne pouvoir s'en séparer, est un *caryopse* (Graminées); un akène ailé est une *samare*, comme dans le Frêne (*Fraxinus*), l'Orme (*Ulmus*), l'Ailante (*Ailantus*), etc. L'akène ne renferme qu'une graine. Un fruit sec indéhiscent qui contient plusieurs graines se sépare habituellement en autant de compartiments clos qu'il y a de graines, et chacun de ces compartiments est un akène; le fruit est alors, suivant le nombre de ces compartiments, un *diakène*, comme dans les Ombellifères et les Rubiacées, ou une *disamare*, comme dans l'Érable (*Acer*), un *triakène*, comme dans la Capucine (*Tropæolum*), un *tétrakène*, comme chez les Borriginées et les Labiées, un *pentakène*, comme dans la Quassie (*Quassia*), un *polyakène*, enfin, comme chez les Mimosées, les Hédysarées, le Radis (*Raphanus*), etc.

Quand la capsule s'ouvre par une déhiscence longitudinale, si elle est formée d'un carpelle unique s'ouvrant entre ses bords soudés pour reprendre la forme foliaire, c'est un *follicule*, comme dans la Pivoine (*Pæonia*), l'Ancolie (*Aquilegia*), etc. ; si elle est formée d'un carpelle unique s'ouvrant à la fois le long de la soudure et le long de la nervure dorsale, en deux valves, c'est un *légume*, comme dans la plupart des Légumineuses ; si elle comprend deux carpelles ouverts, et s'ouvre par quatre fentes voisines des deux placentes, en détachant deux valves et laissant en place un cadre portant les graines, c'est une *silique*, comme chez les Crucifères, les Papavéracées, etc. ; c'est encore une silique, s'il y a trois carpelles et six fentes, comme chez les Orchidées. De toute autre façon, c'est une capsule tout court, dont la déhiscence est dite, suivant les cas, loculicide, septicide ou septifrage, comme il a été expliqué plus haut.

Quand la capsule s'ouvre transversalement, on la nomme *pyxide*. Enfin, quand elle s'ouvre par des pores, c'est une *capsule poricide*.

Le tableau suivant résume cette classification et rapproche ces dénominations :

|   |   |  |  |
|---|---|--|--|
| Fruits  | secs                                    | } indéhiscents<br>(Akène).   | } Akène proprement dit (Composées, Châtaignier, Coudrier). |
|   |   |  |  |
|   | } charnus                               | } } Caryopse (Graminées).  |  |
|   |   |  | } mi-partie secs<br>et charnus                             |
| } } déhiscents. Baie (Vigne, Groseillier, Courge, Citronnier, Asperge). | } } Disamare (Érable).                  |  |  |
|   |   | } } déhiscents. Capsule charnue (Balsamine, Marronnier, Nénuphar). | } } Capsule proprement dite.                               |
| } } déhiscents. Capsule drupacée (Noyer).                               | } } Follicule (Pivoine, Aconit).        |  |  |
|   |   | } } déhiscents. Capsule drupacée (Noyer).                          | } } Légume (Légumineuses).                                 |
| } } déhiscents. Capsule drupacée (Noyer).                               | } } Silique (Crucifères, Papavéracées). |  |  |
|   |   | } } déhiscents. Capsule drupacée (Noyer).                          | } } Pyxide (Jusquiame, Plantain).                          |
| } } déhiscents. Capsule drupacée (Noyer).                               | } } Capsule poricide (Muflier, Pavot).  |  |  |

Il va sans dire qu'entre ces diverses formes principales il existe beaucoup

d'intermédiaires, et que nombre de fruits ne rentrent exactement dans aucune de ces catégories.

**Relation entre la structure du péricarpe et celle du tégument de la graine.**

— Entre la structure du péricarpe et celle du tégument de la graine qui s'y trouve enfermée, on observe une certaine relation, un certain rapport inverse. En général, plus le tégument est épais, dur et solide, plus le péricarpe est mince, mou et charnu. Ce balancement est particulièrement évident quand le péricarpe est indéhiscent. S'il est tout entier charnu, le tégument de la graine est dur et ligneux, comme dans la Vigne (*Vitis*), etc. ; si, au contraire, le péricarpe est ligneux, tout entier ou seulement dans sa couche interne, le tégument de la graine est mou, comme dans le Punice grenadier (*Punica Granatum*), ou du moins très mince, comme dans le Coudrier (*Corylus*), le Prunier (*Prunus*), etc. Ces deux enveloppes se suppléent pour ainsi dire l'une l'autre vis-à-vis de l'amande, qu'il s'agit dans tous les cas de protéger. Les akènes et surtout les caryopses revêtent tout à fait le même aspect extérieur que les graines quand elles sont mises en liberté ; aussi, dans le langage vulgaire, ces fruits sont-ils appelés des « graines. » Les aigrettes de poils, qui se dressent sur certaines graines, se retrouvent sur certains akènes, comme on le voit chez beaucoup de Composées ; de même, la saillie du tégument des graines ailées a son analogue dans l'aile des samares. Il n'est pas jusqu'à la faculté qu'ont certaines graines de gélifier l'épiderme de leur tégument qui ne se retrouve dans l'épiderme du péricarpe de certains akènes, comme on le voit dans la Sauge (*Salvia*) et d'autres Labiées.

Le même but, qui est ici la dissémination des graines, se trouve atteint, comme on voit, par des procédés différents, suivant les cas ; c'est une nouvelle preuve, ajoutée à tant d'autres, de cette vérité, que la Physiologie domine la Morphologie.

**Annexes du fruit.** — Le pistil n'est pas toujours la seule partie de la fleur qui se développe après la fécondation. D'autres organes floraux persistent quelquefois et s'accroissent beaucoup, de manière à former plus tard autour du fruit des annexes souvent plus volumineuses que lui.

C'est souvent le calice qui se développe de la sorte. Il persiste quelquefois simplement au-dessous du fruit, comme dans le Fraisier (*Fragaria*), la Benoîte (*Geum*), etc., ou grandit jusqu'à l'entourer d'un sac clos, vivement coloré, comme dans le Coqueret (*Physalis*). Parfois il s'applique intimement à sa surface sans toutefois se souder au péricarpe. Ainsi, dans le Mûrier (*Morus*), le calice des fleurs femelles s'épaissit beaucoup, devient pulpeux, comestible, et forme au fruit une enveloppe épaisse. De même le fruit du Blite (*Blitum*), qui est un akène, se trouve enveloppé par le calice devenu charnu. Dans le Nyctage (*Mirabilis*), la base du calice forme autour de l'akène une tunique sèche et dure.

Ailleurs, c'est la coupe ou la bouteille formée par la condescence basilaire de toutes les parties extérieures au pistil : calice, corolle et androcée, qui se développe autour du fruit. Dans le Rosier (*Rosa*), par exemple, cette bouteille devient épaisse, charnue et comestible. Il en est de même dans les Pirées, comme le Coignassier (*Cydonia*), le Poirier (*Pirus*), le Néflier (*Mespilus*), etc.,

avec cette différence que, l'ovaire étant infère, la substance charnue de la coupe est intimement unie à la substance charnue du fruit, qui est une drupe. La partie comestible des fruits, dans les plantes de cette tribu des Rosacées, est donc due à la fois à la coupe externe et au vrai péricarpe; mais, par la place qu'y occupent les faisceaux dorsaux des carpelles, on peut juger que c'est la coupe qui y prend la plus grande part. Dans d'autres ovaires infères, c'est au contraire le péricarpe qui forme la plus grande partie de l'épaisseur totale, comme dans le Groseillier (*Ribes*), les Cucurbitacées, etc. Mais il n'est ni possible, ni utile de faire la part exacte du péricarpe proprement dit dans la constitution de la paroi des ovaires infères. Il suffit de savoir que, dans tous ces ovaires, cette paroi est composée des bases réunies de toutes les feuilles florales. Aussi les fruits provenant d'ovaires infères se distinguent-ils des fruits analogues issus d'ovaires supères par la présence, à leur sommet, d'une couronne plus ou moins large, marquant le niveau de séparation du calice (Poirier, Néflier, Groseillier, etc.).

Ailleurs, c'est l'extrémité intra-florale du pédicelle, en un mot le réceptacle, qui s'accroît beaucoup, se renfle et porte les fruits à sa surface, comme dans le Fraisier (*Fragaria*), où ce réceptacle renflé, tout couvert de nombreux petits akènes, constitue la partie comestible de la fraise. Quelquefois, c'est la partie du pédicelle située au-dessous de la fleur qui se développe en un gros corps charnu, ayant la forme et la grosseur d'une poire, dont il partage aussi la consistance et la saveur, comme dans l'Anacarde (*Anacardium occidentale*), le Sémecarpe (*Semecarpus Anacardium*), l'Hovénie (*Hovenia dulcis*). Dans le Figuier (*Ficus*), c'est le réceptacle commun du capitule, creusé en forme de bouteille, et tout couvert d'akènes, qui devient charnu, pulpeux et comestible (voir p. 346, fig. 152). De même, dans l'Ananas (*Ananassa*), l'axe de l'épi devient charnu et comestible, en même temps que les bractées mères des fleurs.

**Fruit composé.** — Quand les divers fruits qui proviennent des fleurs d'une inflorescence condensée, d'un épi par exemple ou d'un capitule, se soudent ensemble pendant leur croissance, ils forment une masse unique qu'on peut appeler un *fruit composé*. Mais il faut remarquer que tout fruit composé est nécessairement hétérogène. Il entre, en effet, dans sa constitution, non seulement les fruits simples, mais encore les pédicelles des fleurs, leurs bractées mères et le pédicelle commun de l'inflorescence. Ainsi, par exemple, tous les fruits ouverts provenant de l'épi femelle des Conifères forment ensemble, joints à leurs bractées mères et au pédicelle commun, le fruit composé, ou cône, auquel ces plantes doivent leur nom. La figue est aussi un fruit composé. L'ananas est dans le même cas, et comprend à la fois les fruits, les calices, les bractées mères et le pédicelle commun, le tout confondu en une masse charnue et comestible.

## § 4

**Germination de la graine et développement de l'embryon en plantule.**

**Vie ralentie de la graine.** — Dans la graine mûre, l'embryon demeure stationnaire; pour sortir de son sommeil et reprendre sa croissance, il exige certaines conditions qui seront étudiées bientôt. Jusqu'à ce qu'il les ait rencontrées, il est et se maintient, comme on dit, à l'état de *vie latente*. La vie latente absolue serait caractérisée par l'absence non seulement de toute croissance, mais encore de tout échange entre la plante et le milieu extérieur. La vie de l'embryon est-elle, en effet, latente, au sens absolu du mot, ou ne l'est-elle que relativement, n'est-elle qu'une vie très ralentie? L'expérience montre que la vie de l'embryon dans la graine est seulement très ralentie (1).

On abandonne trois lots renfermant le même nombre de graines parfaitement mûres et exactement pesées, le premier à l'air libre, le second dans l'air confiné, le troisième dans l'acide carbonique pur. Après un temps suffisamment long, deux ans par exemple, on constate que les graines ont augmenté de poids notablement à l'air libre, très peu dans l'air confiné, pas du tout dans l'acide carbonique. En même temps, l'air confiné a changé de composition; avec le Pois (*Pisum*), par exemple, il renferme maintenant 3,8 p. 100 d'acide carbonique, et ne contient plus que 14,4 p. 100 d'oxygène. L'absorption d'oxygène et le dégagement d'acide carbonique, c'est-à-dire la respiration, se poursuit donc pendant la vie latente, mais avec une extrême lenteur. Exposées à l'air libre, les graines de Pois ont germé plus tard dans la proportion de 90 p. 100; maintenues dans l'air confiné, 45 p. 100 seulement ont germé; enfin, dans l'acide carbonique aucune n'a germé. De plus, la conservation en vase clos rend les graines plus attaquables aux Bactériacées, notamment à l'*Amylobacter*.

De tout cela il résulte que la vie de l'embryon n'est pas suspendue, mais sommeille seulement dans la graine mûre.

Pour sortir de cet état de vie ralentie que nous venons de caractériser, pour *germer*, comme on dit, la graine doit remplir certaines conditions et elle doit trouver réunies autour d'elles, dans le milieu extérieur, certaines autres conditions. Les conditions nécessaires et suffisantes à la germination sont donc de deux sortes : les unes intrinsèques ou de graine, les autres extrinsèques ou de milieu.

**Conditions intrinsèques de la germination.** — Il faut d'abord que la graine soit bonne, c'est-à-dire bien conformée dans toutes ses parties. Il y a des graines, en effet, de forme et de grandeur normales, dont le tégument, régulièrement développé, ne renferme qu'une ébauche d'amande; le reste de l'espace intérieur est occupé par de l'air. Il est nécessaire de savoir séparer ces mauvaises graines d'avec les bonnes. On y réussit d'ordinaire par un procédé très simple. Les graines bien conformées étant en général plus denses que

(1) Doyère : *Mémoire sur l'ensilage rationnel*, Paris, 1856. — Ph. Van Tieghem et G. Bonnier : *Recherches sur la vie latente des graines* (Bull. de la Soc. bot., 13 janvier 1882).

l'eau, il suffit de jeter le lot de graines à trier dans un vase plein d'eau en ayant soin d'agiter jusqu'à ce que l'air adhérent au tégument ait entièrement disparu : les bonnes graines vont au fond, les mauvaises surnagent et le triage est fait. Cet *essai par l'eau* n'est pas cependant d'une application générale. Certaines graines, en effet, quoique pleines, flottent sur l'eau, soit parce qu'elles renferment, dans l'albumen ou dans l'embryon, une très grande proportion d'huile, comme dans le Ricin (*Ricinus*), etc., soit parce que le parenchyme des cotylédons est lacuneux, creusé de méats aérifères, comme dans l'Erythrine (*Erythrina*), l'Ape (*Apios*), la Glycine (*Wistaria*), etc., soit parce que le tégument renferme une grande quantité d'air, comme dans l'Iride (*Iris*), le Concombre (*Cucumis*), le Pin (*Pinus*), etc. (1). Il ne faut donc employer ce procédé qu'après s'être assuré qu'il est réellement applicable à l'espèce de graines que l'on considère.

La graine étant bonne, il faut encore qu'elle soit entièrement mûre, c'est-à-dire que ses réserves soient à un état tel qu'elles puissent être assimilées aussitôt que les conditions du milieu extérieur se trouveront remplies (voir p. 108). Cette maturité intérieure coïncide quelquefois avec la maturité extérieure et se confond alors avec la maturité du fruit ; mais chez beaucoup de plantes, elle la précède, tandis que chez d'autres, au contraire, elle la suit.

Le premier cas se présente, par exemple, chez beaucoup de Légumineuses, comme le Haricot (*Phaseolus*), la Fève (*Faba*), le Pois (*Pisum*), la Lentille (*Lens*), le Cytise (*Cytisus*), le Sophore (*Sophora*), etc., chez beaucoup de Graminées, comme le Blé (*Triticum*), le Seigle (*Secale*), l'Orge (*Hordeum*), etc., dans le Frêne (*Fraxinus*), etc. Ces graines germent déjà quand elles n'ont atteint encore que la moitié de leur dimension normale, et les plantes qu'elles produisent sont aussi vigoureuses que les autres. De plus, leur germination se fait dans le moins de temps possible, quand elles ont acquis un certain degré moyen de développement ; avant et après ce moment, qui est celui de leur maturité intérieure, elles sont plus lentes à germer.

Le second cas est offert par les graines de Rosier (*Rosa*), d'Aubépine (*Crataegus*), de Pêcher (*Persica*), etc., qui, placées dans les conditions de milieu les plus favorables, attendent deux années et plus avant d'entrer en germination. Ici, la graine n'est pas encore mûre intérieurement quand la maturation du fruit est achevée. Elle n'acquiert que peu à peu, par les lentes transformations internes qui accompagnent, on l'a vu, sa vie ralentie, cet état de maturité intérieure, avant lequel c'est en vain qu'on réalise autour d'elle les conditions de milieu les plus favorables.

La graine ayant acquis sa maturité interne, il faut encore qu'elle ne l'ait pas perdue. Le même travail intérieur qui donne à la graine sa maturité, en se continuant, la lui enlève (voir p. 109). La durée de la maturité interne, ou, comme on dit souvent en jugeant de la cause par l'effet, la durée du pouvoir germinatif, varie beaucoup suivant la nature des réserves renfermées dans la graine. Certaines graines, et notamment celles qui ont un albumen corné, comme dans le Caféier (*Coffea*), les Ombellifères, etc., perdent leur maturité

(1) Schübler et Renz : Karsten's Archiv für die ges. Naturlehre, X, 1827. — Ph. Van Tieghem : Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, I, 1875.

par le seul fait de la dessiccation. Pour les conserver quelque temps, il faut les maintenir dans un milieu humide, ce qu'on obtient en les *stratifiant*, c'est-à-dire en les disposant dans des pots par couches minces, qu'on fait alterner avec des couches de terre ou de sable légèrement imbibé d'eau.

Les graines oléagineuses, soit par leur albumen, soit par leur embryon, conservent plus longtemps leur faculté germinative; mais on sait qu'à la longue l'huile s'oxyde à l'air et rancit. Pour y être retardée par le tégument, cette oxydation lente ne s'en produit pas moins dans les graines et, après quelques années d'exposition à l'air, elles cessent de pouvoir germer. L'amidon, le sucre, les substances albuminoïdes, au contraire, sont moins altérables à l'air. Aussi les graines amylacées sont-elles celles qui conservent le plus longtemps leur pouvoir germinatif; les Légumineuses et les Malvacées se sont montrées, sous ce rapport, beaucoup plus résistantes que les Graminées. Après 15 ans, par exemple, on a vu germer 15 graines sur 20 de Dolich (*Dolichos*), 6 graines sur 20 de Lavatère (*Lavatera*).

En leur interdisant l'accès facile de l'air, de manière à empêcher les oxydations, en les enfouissant, par exemple, à une grande profondeur dans le sol, on prolonge beaucoup la durée de maturité des graines. C'est ainsi qu'on a vu germer diverses graines extraites des tombeaux gallo-romains et celtiques, par exemple celles de Mercuriale (*Mercurialis annua*), d'Héliotrope (*Heliotropium europæum*), de Centaurée (*Centaurea Cyanus*), de Luzerne (*Medicago lupulina*), de Romarin (*Rosmarinus*), de Camomille (*Camomilla*), de Ronce (*Rubus idæus*).

Une graine peut perdre aussi sa maturité par l'effet du froid ou de la chaleur. Le froid n'agit que si la graine mûre renferme une notable quantité d'eau, ce qui est rare. Les graines d'Erable (*Acer*), par exemple, soumises à — 22°, sont congelées et incapables de germer. Mais en général le froid, même le plus intense que l'on sache produire, — 80°, est sans action sur les graines.

La chaleur les tue à un certain degré, mais il faut distinguer encore ici entre la chaleur sèche et la chaleur humide. Ainsi, dans l'air sec, on peut porter des graines de Blé (*Triticum*), de Maïs (*Zea*), etc., à 100° pendant un quart d'heure, à 65° pendant une heure, sans leur faire perdre leur faculté germinative, tandis que dans l'eau un séjour d'une heure vers 53°-54° suffit à les tuer.

**Conditions extrinsèques de la germination.** — A une graine bien conformede, ayant acquis sa maturité interne et ne l'ayant pas perdue, il faut et il suffit que le milieu extérieur apporte de l'eau, de l'oxygène et de la chaleur, pour qu'aussitôt elle germe.

A l'exception de l'eau et de l'oxygène, elle renferme, en effet, à l'état de réserve directement assimilable, tout l'aliment dont l'embryon a besoin pour reprendre et poursuivre sa croissance; l'apport de ces deux corps complète donc l'aliment. Il y faut ajouter des radiations, et ces radiations peuvent n'être que des radiations obscures et chaudes, appartenant à la partie la moins réfrangible du spectre; en d'autres termes, il suffit de la chaleur, la lumière n'est pas nécessaire. Les conditions nécessaires et suffisantes pour



le passage de l'embryon de vie ralentie à vie active, c'est-à-dire pour la germination de la graine, ne sont donc pas différentes de celles qu'il faudra maintenir à tout instant plus tard pour l'entretien de la vie active de la plante, conditions qui ont été étudiées en général p. 83 et suiv. On se trouve ici simplement dans un cas particulier de cette répartition mixte de l'aliment, qui a été signalée à la p. 105.

Pour ces trois conditions externes, il intervient une question de quantité. Pour chacune d'elles, en effet, il y a une limite inférieure, au-dessous de laquelle la germination n'a pas encore lieu, une limite supérieure, au-dessus de laquelle elle ne se produit plus, et, quelque part entre les deux, un optimum, où elle s'opère le plus rapidement possible et dont il faut toujours se rapprocher dans la pratique. C'est pour la chaleur, que ces trois points critiques ont été déterminés avec le plus de précision ; on a donné, à la p. 93, les valeurs des trois températures critiques pour la germination de la Moutarde (*Sinapis*), du Blé (*Triticum*), du Haricot (*Phaseolus*) et de la Courge (*Cucurbita*). Les voici maintenant pour quelques autres plantes de grande culture (1) :

|   | Limite inférieure. | Optimum.            | Limite supérieure. |
|---|--------------------|---------------------|--------------------|
| Passerage ( <i>Lepidium sativum</i> ) ..... | 10,8               | 21 <sup>o</sup>     | 28 <sup>o</sup>    |
| Lin ( <i>Linum usitatissimum</i> ).....     | 10,8               | 21 <sup>o</sup>     | 28 <sup>o</sup>    |
| Orge ( <i>Hordeum vulgare</i> ).....        | 5 <sup>o</sup>     | 28 <sup>o</sup> ,7  | 37 <sup>o</sup> ,7 |
| Trèfle ( <i>Trifolium repens</i> ).....     | 5 <sup>o</sup> ,7  | 21 <sup>o</sup> ,25 | 28 <sup>o</sup>    |
| Pois ( <i>Pisum sativum</i> ).....          | 6 <sup>o</sup> ,7  | 26 <sup>o</sup> ,6  | »                  |
| Lupin ( <i>Lupinus albus</i> ).....         | 7 <sup>o</sup> ,5  | 28 <sup>o</sup>     | »                  |
| Chou ( <i>Brassica Napus</i> ).....         | »                  | 31 <sup>o</sup> ,5  | 42 <sup>o</sup> ,5 |
| Chanvre ( <i>Cannabis sativa</i> ).....     | »                  | 31 <sup>o</sup> ,5  | 42 <sup>o</sup> ,5 |
| Maïs ( <i>Zea Mays</i> ).....               | 9 <sup>o</sup> ,5  | 33 <sup>o</sup> ,7  | 46 <sup>o</sup> ,2 |
| Concombre ( <i>Cucumis Melo</i> ).....      | »                  | 37 <sup>o</sup> ,5  | »                  |
| Sésame ( <i>Sesamum orientale</i> ).....    | 13 <sup>o</sup>    | 25 <sup>o</sup>     | 45 <sup>o</sup>    |

On voit qu'elles varient beaucoup suivant la nature du végétal et que telles plantes, comme l'Orge et le Blé, et mieux encore le Haricot, le Maïs et la Courge, germent le mieux possible à une température à laquelle telles autres plantes, comme le Passerage, le Lin et le Trèfle, ne germent plus du tout.

L'influence de la pression de l'oxygène sur la germination des graines a été étudiée dans le Ricin, le Concombre, l'Orge et le Passerage, comme il a été dit à la p. 147. Dans l'air comprimé à cinq atmosphères, ou dans l'oxygène pur, la germination est déjà très ralentie ; à six atmosphères, le Ricin et le Concombre ne germent plus ; à sept atmosphères, l'Orge et le Passerage cessent à leur tour de germer. De même, quand on raréfie l'air, la germination se ralentit d'abord, puis cesse de s'opérer ; ainsi l'Orge et le Passerage ne germent plus quand l'air est amené à sept centimètres de pression, bien qu'alors il contienne encore 2,5 pour 100 d'oxygène. Entre ces limites, il y a quelque part un optimum, qui n'a pas encore été déterminé ; on ignore s'il coïncide ou non avec la pression de  $\frac{1}{3}$  que l'oxygène possède dans l'atmosphère.

L'influence de la quantité d'eau est aussi certaine, quoique moins bien précisée encore. Le poids d'eau absorbé par une graine pour arriver à saturation,

(1) D'après les recherches de MM. Sachs, Köppen, de Vries et de Candolle.

rapporté à 100 de graine sèche, est ce qu'on peut appeler son *pouvoir absorbant*. Ce pouvoir absorbant varie beaucoup suivant les graines; en voici la valeur pour quelques exemples: Lupin (*Lupinus*), 125; Fève (*Faba*), 118; Haricot (*Phaseolus*), 110; Blé (*Triticum*), 47; Maïs (*Zea*), 38; Balisier (*Canna*), 8. Toute quantité supérieure à celle-là est nuisible, parce qu'elle détermine l'exosmose d'une partie des réserves solubles de la graine (voir p. 163) et la formation d'une infusion où pullulent les Bactéries et notamment l'Amylobacter. Une quantité d'eau plus faible, pourvu qu'elle ne descende pas au-dessous d'une certaine limite, est tout aussi utile que la saturation. Pour la Fève, le minimum d'eau, rapporté à 100 de graine, est de 74, c'est-à-dire 62 pour 100 du pouvoir absorbant. C'est entre ce minimum et l'état de saturation que se trouve l'optimum d'eau pour la germination.

**Causes extérieures qui empêchent ou favorisent la germination.** — Les conditions nécessaires, tant intrinsèques qu'extrinsèques, étant remplies, la germination peut-être empêchée par diverses causes, accélérée par d'autres. Ainsi les anesthésiques: le chloroforme, l'éther, etc., empêchent la germination; mais ce n'est qu'une suspension momentanée, et les phénomènes reprennent leur marche habituelle quand l'influence de ces substances a été écartée. Les antiseptiques: l'acide phénique, l'acide borique, l'acide salicylique, etc., les acides arsénieux et arsénique, etc., etc., tuent l'embryon et par conséquent rendent la germination impossible à tout jamais.

A température égale, la germination a lieu tout d'abord de la même manière à la lumière et à l'obscurité. Mais dès que les diverses parties de la plantule sont exposées à son action, la lumière agit pour retarder leur croissance, comme il a été dit en général p. 120, pour la racine p. 214, pour la tige p. 270, pour la feuille p. 319. Elle ralentit aussi proportionnellement tous les phénomènes directement liés à la croissance, notamment la respiration (1).

Au contraire, le chlore, le brome et l'iode, employés en dissolution aqueuse très diluée, activent la germination des graines et peuvent même provoquer le développement de l'embryon dans des graines âgées ou ayant subi un commencement d'altération, qui sans l'aide de ces agents seraient restées stériles. On utilise cette propriété dans les jardins botaniques pour tirer parti des vieilles graines. L'action de ces corps s'explique d'ailleurs aisément. On sait, en effet, que le chlore, par exemple, décompose l'eau sous l'influence de la lumière, en formant de l'acide chlorhydrique et mettant l'oxygène en liberté. C'est cet oxygène, dit naissant, qui est la véritable cause de l'accélération du phénomène.

Toutes les conditions intrinsèques et extrinsèques étant remplies, et aucune cause suspensive ou nuisible n'étant en jeu, la graine germe; si, de plus, ces conditions sont réalisées chacune à son optimum, elle germe aussi le plus rapidement possible. Nous avons à étudier maintenant les phénomènes, tant morphologiques que physiologiques, qui caractérisent la germination.

**Phénomènes morphologiques de la germination. Développement de l'em-**

(1) Pauchon : *Recherches sur le rôle de la lumière dans la germination* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, X, 1880). — Bonnier et Mangin : *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XVIII, p. 316, 1884).

**bryon en plantule.** — Considérons donc une graine couchée sur un sol humide et chaud. Gonflée par l'eau, l'amande distend d'abord le tégument et, comme en même temps la radicule cherche à s'allonger, c'est au micropyle que la tension est la plus forte et que se fait la déchirure.

Par la fente, la radicule s'allonge au dehors, en se courbant en bas sous l'influence de son géotropisme positif (fig. 606); elle croît désormais suivant la verticale, en devenant la racine terminale de la plante, avec tous les caractères de forme et de structure qu'on lui connaît (p. 191 et p. 673). Pour faciliter la sortie de la radicule, la tigelle développe quelquefois à sa base une excroissance, soit sur tout son pourtour, comme dans l'Eucalypte (*Eucalyptus*), soit d'un côté seulement en forme de talon, comme chez les Cucurbitacées. Quand la racine a acquis une certaine longueur, la tigelle à son tour s'allonge par croissance intercalaire et, se courbant vers le haut sous l'influence de son géotropisme négatif, forme d'abord une sorte d'anse (fig. 607), puis enfin se place tout entière verticalement dans le prolongement de la racine. Elle continue pendant quelque temps de croître dans cette direction, en soulevant de plus en plus la graine à son sommet et devient enfin le premier entre-nœud de la tige ou, comme on dit, la tige hypocotylée.

Plus tard, les cotylédons à leur tour se développent, se séparent l'un de l'autre en élargissant la déchirure du tégument et en le rejetant sur le sol, et enfin s'épanouissent horizontalement en autant de feuilles vertes au sommet de la tige/hypocotylée (fig. 606). Plus tard encore, le cône végétatif, nu ou déjà développé en une gemmule, s'allonge au-dessus des cotylédons, forme sur ses flancs et épanouit progressivement des feuilles nouvelles, constitue enfin toute la tige épicotylée (fig. 608). Dès lors la plante est complète. Son développement comprend,

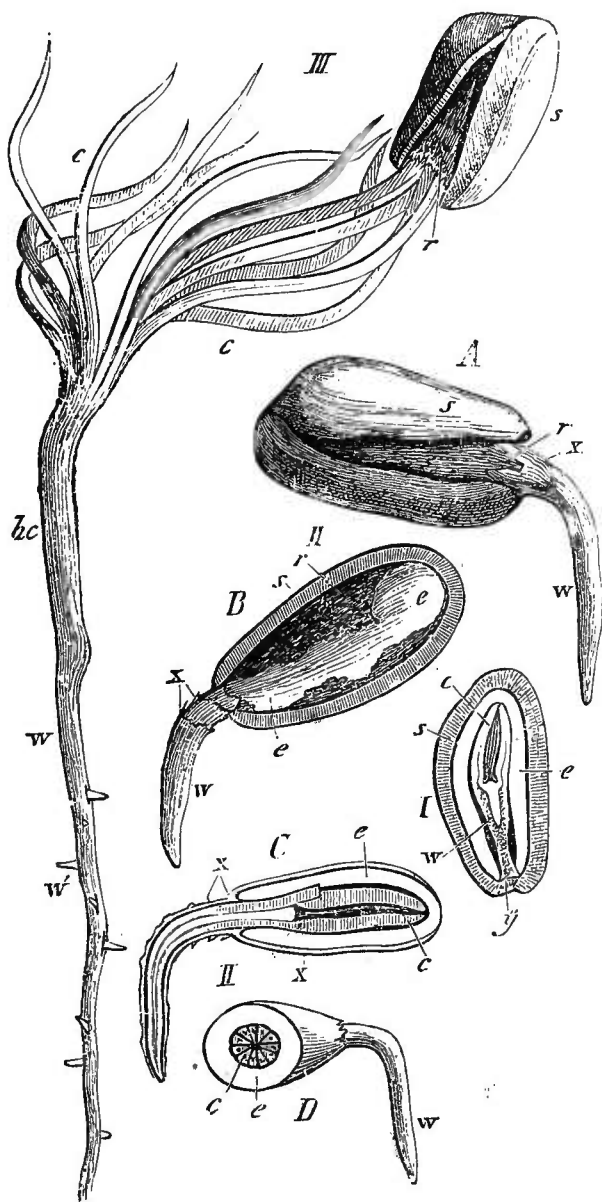


Fig. 606. — Germination du Pin pignon (*Pinus Pinea*). — I, section longitudinale axiale de la graine. — II, première phase de la germination, sortie de la racine. A, montre le tégument déchiré *s*; B, montre l'endosperme *e*, après enlèvement de la moitié du tégument; C est une coupe longitudinale, D une section transversale de la graine à ce même état. — III, fin de la troisième phase, épanouissement des cotylédons, qui achèvent de se retirer du tégument *s*; *c*, cotylédons verticillés, au nombre de 12; *hc*, tigelle; *w*, racine terminale; *w'*, radicelles; *r*, couche interne rouge du tégument, dont *s* est la couche externe scléreuse; *x*, sac embryonnaire; *y*, micropyle (Sachs).

comme on voit, quatre temps : la radicule, la tigelle, les cotylédons et la gemmule entrant successivement en croissance.

Quand la graine est albuminée, c'est pendant les deux premières phases que les cotylédons, enfermés avec l'albumen dans le tégument (fig. 606 et 607), en absorbent peu à peu la substance ; le peu qui en reste est rejeté sous forme d'une mince pellicule avec le tégument pendant la troisième phase.

Telle est, pour ainsi dire, la marche régulière et normale du développement de l'embryon en plantule. Mais cette marche se raccourcit souvent, par

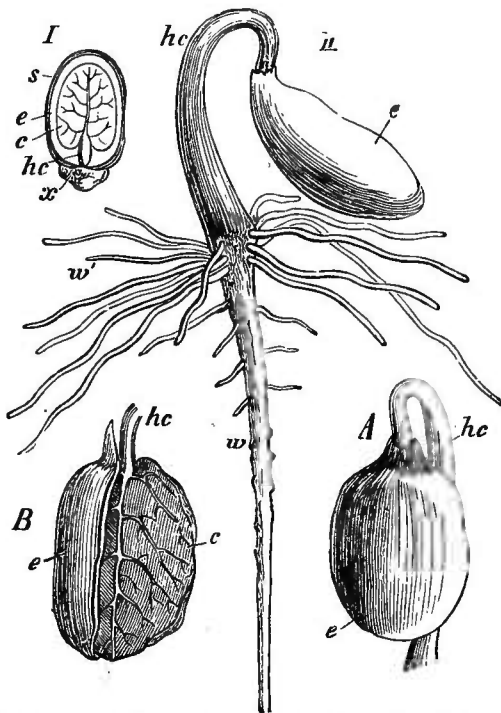


Fig. 607. — Germination du Ricin commun (*Ricinus communis*). — I, graine mûre coupée en long. — II, plantule dans le second temps de la germination, c'est-à-dire pendant l'allongement de la tigelle ; les cotylédons sont encore cachés dans l'albumen et dans le tégument, ce qui se voit mieux dans A et B, où une partie du tégument et de l'albumen a été enlevée ; s, tégument ; e, albumen ; c, cotylédon ; w, racine terminale ; w', radicules ; hc, tigelle ; x, caroncule (Sachs).

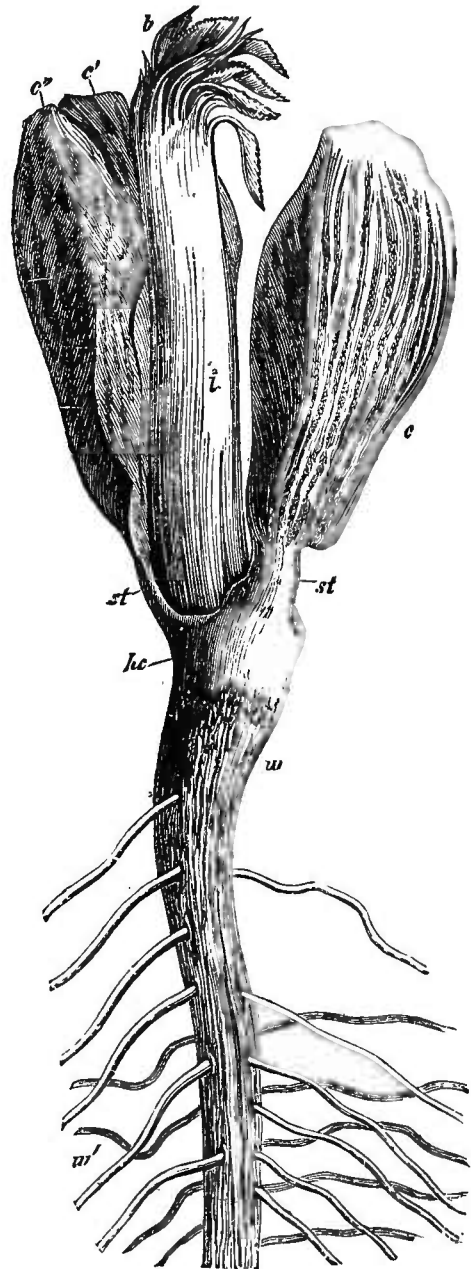


Fig. 608. — Germination de l'Amandier commun (*Amygdalus communis*). La plantule est au début de la quatrième phase ; entre les cotylédons presque épanouis c, la gemmule i s'allonge en développant ses feuilles b (Sachs).

suppression d'une ou de deux des quatre étapes dont elle se compose. Ainsi, dans l'Ail (*Allium Cepa*), la tigelle ne s'allonge pas, le cotylédon se développe, sort du tégument et s'accroît dans l'air en une feuille verte. De même dans l'Anémone (*Anemone coronata*) et d'autres Renonculacées, comme l'Eranthe (*Eranthis hiemalis*), la Dauphinelle (*Delphinium triste*), etc., ainsi que dans le Dodécathée (*Dodecatheon*), le Léontice (*Leontice*), le Cerfeuil (*Chærophyllum*), etc., la tigelle ne s'allonge pas ; les deux cotylédons sortent du

tégument, s'épanouissent dans l'air et, comme ils sont longuement pétiolés et que leurs pétioles sont concrescents en tube, leurs limbes paraissent insérés au sommet d'une assez longue tige. En se développant, la gemmule perce latéralement ce tube à la base. Dans ces divers cas; il y a simplement suppression de la seconde des quatre phases ordinaires.

Mais le plus souvent la seconde et la troisième phases se trouvent supprimées à la fois (fig. 609 à 613). Après le développement de la radicule, la

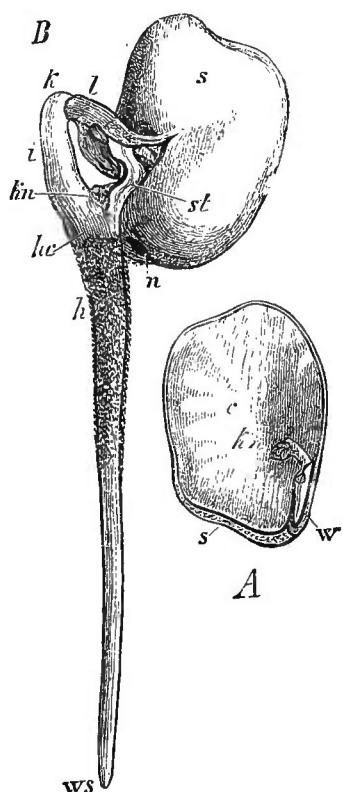


Fig. 609. — Germination de la Fève vulgaire (*Faba vulgaris*). A, graine coupée en long; s, tégument; w, radicule; c, cotylédon; k, gemmule. B, plantule passant de la première phase à la quatrième; après l'allongement de la racine h, la gemmule kn passe entre les pétioles cotylédonairens allongés st, élargit la fente du tégument et se développe au dehors (Sachs).

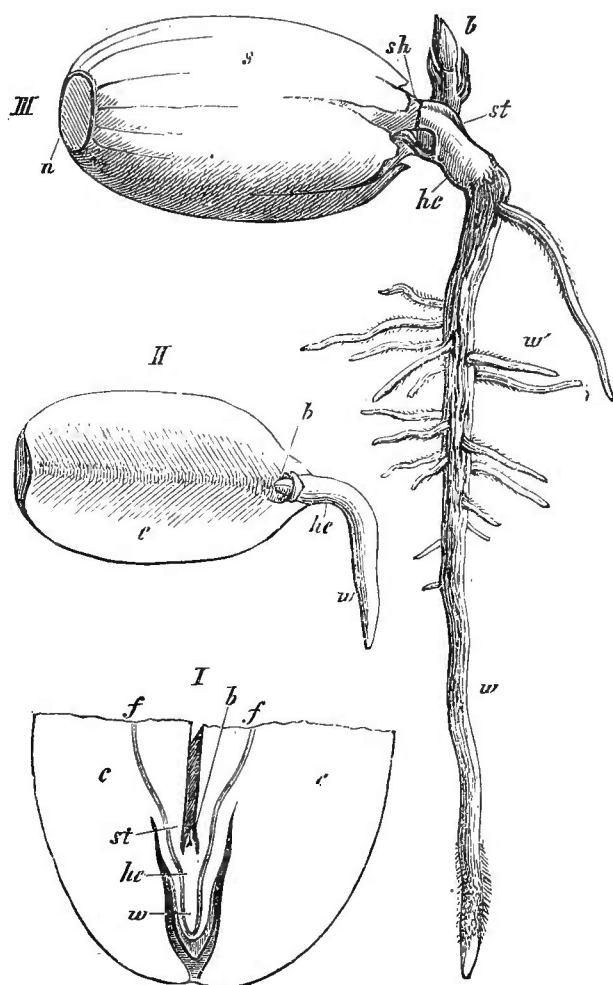


Fig. 610. — Germination du Chêne rouvre (*Quercus Robur*). — I, section longitudinale de l'embryon, après enlèvement de la moitié supérieure des cotylédons c c; la tige hc, la radicule w et les pétioles cotylédonairens st sont enveloppés par un prolongement descendant des limbes cotylédonairens. — II, première phase de la germination; le péricarpe et l'un des cotylédons sont enlevés. — III, germination plus avancée, après la sortie de la gemmule b hors du péricarpe s et du tégument sh, sortie qui a lieu par l'allongement des pétioles cotylédonairens st; w, racine terminale; w', radicelles (Sachs).

tigelle ne s'accroît pas, les cotylédons ne s'épanouissent pas non plus et demeurent enfermés dans le tégument; la gemmule seule s'allonge verticalement, après avoir été poussée dehors à travers l'orifice de sortie de la radicule par un allongement plus ou moins considérable des pétioles cotylédonairens (st, fig. 609 et 610), ou de la gaine du cotylédon (fig. 611 et 612). Au premier temps succède alors immédiatement le quatrième. Jointe à la racine, la tige épico-

tylée, dont le [développement est beaucoup plus précoce que dans le premier cas, forme dans ce cas un axe vertical tangent à la graine.

Pour distinguer l'un de l'autre ces deux modes de germination et les deux formes très différentes qu'ils donnent à des plantules de même âge, on dit que les cotylédons sont *épigés*, portés au-dessus de la terre, dans le premier cas, *hypogés*, demeurant sous la terre, dans le second. La germination est épigée chez un grand nombre de Dicotylédones (Crucifères, Convolvulacées, Euphorbiacées, fig. 607, Cucurbitacées, Érable, Hêtre, Amandier, fig. 608, etc.), et chez la plupart des Conifères (Pin, fig. 606, Thuier, If, etc.). Elle est hypogée chez bon nombre de Dicotylédones (Viciées, fig. 609, Chêne, fig. 610, Noyer, Marronnier, etc.), chez la plupart des Monocotylédones (Graminées, fig. 612, Liliacées, Palmiers,

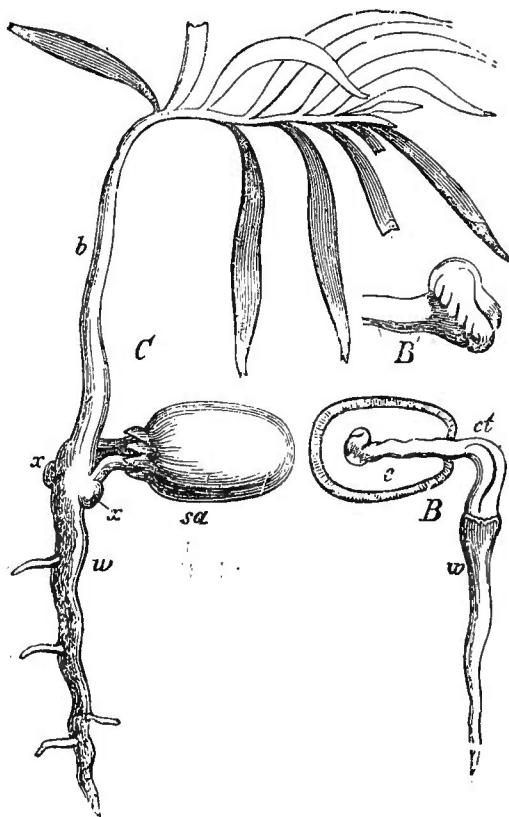


Fig. 611. — Germination du Zamier spirale (*Zamia spiralis*). — B, première phase de la germination; sortie de la racine, poussée dehors par un allongement de la gaine cotylédonaire *ct*; le petit limbe penné qui termine le cotylédon se voit mieux en *B'*; C, plantule âgée de 6 mois; *b*, première feuille pennée de la gemmule; *x* racines latérales; *sa*, tégument; *e*, endosperme (d'après Schacht).

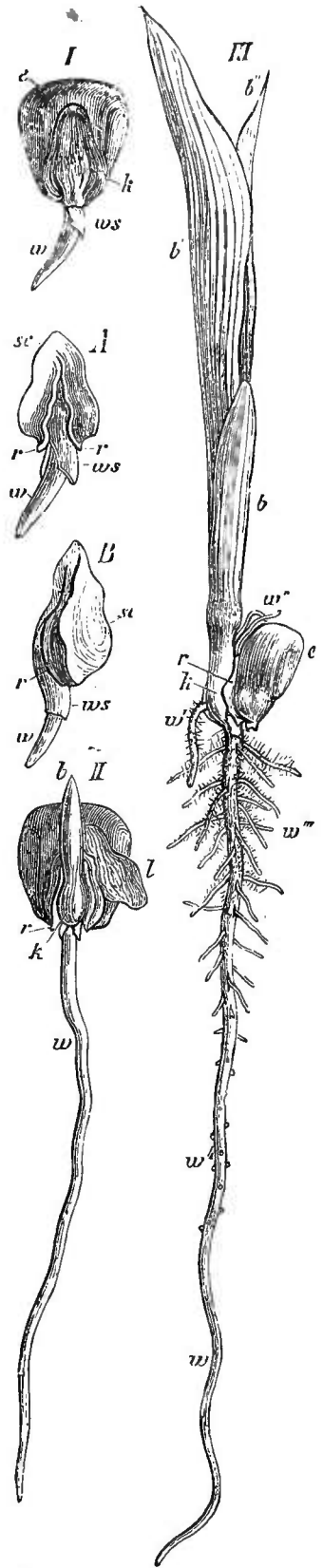


Fig. 612. — Germination du Maïs (*Zea Mays*). — I, II, III, états successifs. A, la plantule de I, séparée de l'albumen *e*, vue de face; B, la même, vue de côté. *w*, racine terminale endogène avec sa collerette *ws*; *w'*, *w''*, radicelles primaires; *w'*, *w''*, racines latérales issues de la base de la tige; *sc*, cotylédon; *b*, *b'*, *b''*, feuilles (d'après Sachs).

fig. 613, Cannées, etc.), dans certaines Conifères, comme le Ginkgo (*Ginkgo*) et dans les Cycadées (fig. 611).

Chez les Monocotylédones et notamment dans les Palmiers (fig. 613), le pétiole et la gaine du cotylédon s'allongent beaucoup vers le bas et enfoncent profondément dans le sol la base commune de la radicule et de la tigelle, c'est-à-dire le collet. La gemmule a donc à remonter une épaisseur considérable de terre avant de poindre au dehors : d'où il résulte que la tige de ces arbres est profondément enterrée. Cet allongement du pétiole cotylédonaire peut atteindre soixante-cinq centimètres dans le Copernicier (*Copernicia*), le Phytéléphant (*Phytelphas*), l'Hyphène (*Hyphæne*), etc.; il se réduit à quelques centimètres dans le Phénice (*Phœnix*) (fig. 613), l'Arenga (*Arenga*), le Chamérope (*Chamærops*), etc.

Il y a des cas intermédiaires, comme on l'a vu pour l'Ail (*Allium*), l'Eranthe (*Eranthis*), etc.; le Haricot (*Phaseolus*) en est un autre exemple. Le Haricot vulgaire (*Phaseolus vulgaris*), en effet, a les cotylédons épigés, tandis que le Haricot multiflore (*Phaseolus multiflorus*) les a presque complètement hypogés.

Ces deux modes de germination sont d'ailleurs indépendants de l'existence ou de l'absence de l'albumen.

De l'une ou de l'autre façon, l'embryon est devenu ainsi une plantule en voie de croissance, que l'allongement et la ramification de sa racine fixe de plus en plus solidement au sol. Nous verrons plus tard comment cette plantule parvient à l'état adulte.

**Germination interrompue.** — Chez certaines plantes, on peut, par la dessiccation, interrompre le développement germinatif à l'une quelconque de ses

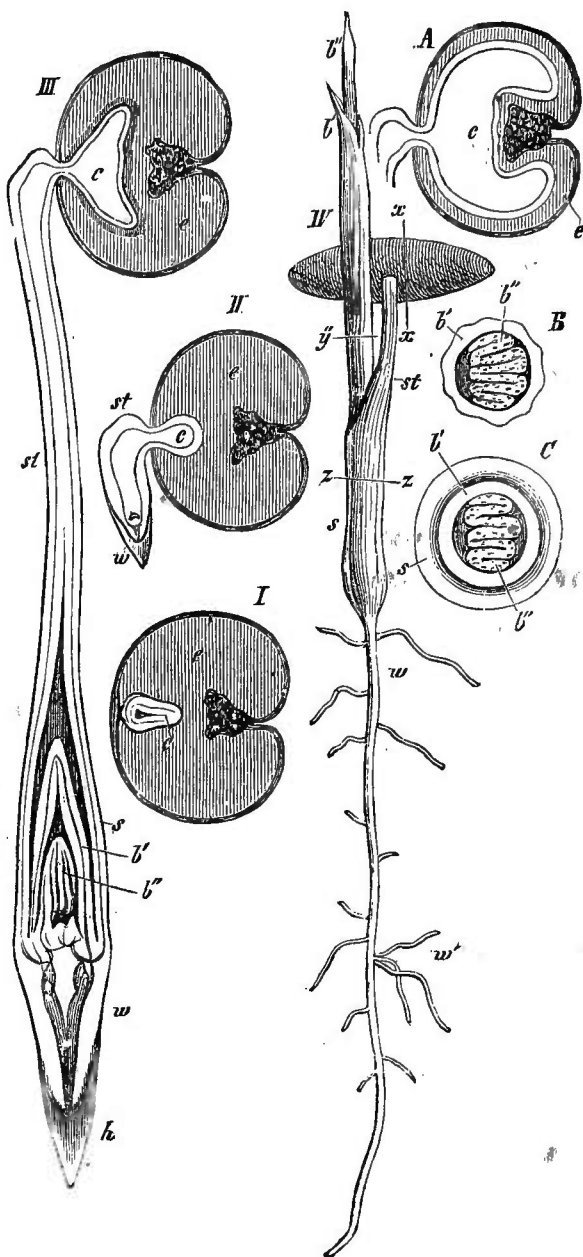


Fig. 613. — Germination du Phénice dattier (*Phoenix dactyfera*). — I, section transversale médiane de la graine. II, III, IV, états successifs de la germination (grand. nat.). A, section transversale de la graine de IV, suivant la ligne *xx*. B, section transversale de la plantule de IV, suivant la ligne *yy*. C, section transversale de IV, suivant *zz*; *e*, albumen corné; *s*, gaine, *st*, pétiole du cotylédon; *t*, limbe cotylédonaire, qui dissout et absorbe peu à peu l'albumen en s'y substituant; *w*, racine terminale; *w'*, radicelles; *b'*, *b''*, les deux premières feuilles de la gemmule; *b'* est réduite à une gaine; *b''* est une feuille verte, que l'on voit plissée dans B et C (Sachs).

phases ; il reprend son cours, après un laps de temps plus ou moins long, au retour de l'eau (Blé, Orge, Seigle, Maïs, Passerage, Chou, Chanvre, Lentille, etc.). Une fois bien desséchées, les plantules peuvent même être soumises à une température de 70°, sans perdre la faculté de reprendre leur croissance quand l'humidité leur sera rendue. La reprise a lieu d'ailleurs avec d'autant plus de lenteur et de difficulté que la phase sur laquelle a porté le dessèchement était plus avancée.

D'autres plantes n'ont pas cette propriété ; la dessiccation y tue les plantules (Fève, Haricot, Pavot, Raiponce, etc.).

On comprend combien, dans la lutte pour l'existence, cette faculté assure d'avantage aux plantes qui la possèdent.

**Germination fractionnée** (1). — La graine étant un corps complexe, on peut se proposer d'analyser sa germination, en isolant ses diverses parties et cherchant comment elles se comportent quand on les soumet aux conditions de milieu les plus favorables.

Dépouillons l'amande de son tégument ; simple ou double, elle germe comme à l'ordinaire. Dans l'amande double, séparons l'embryon de l'albumen. L'embryon isolé, s'il est suffisamment volumineux, pousse sa radicule, allonge sa tigelle, épanouit ses cotylédons, en un mot devient une plantule, mais ne développe pas sa gemmule et plus tard dépérit (Nyctage, etc). En remplaçant l'albumen enlevé par une pâte appliquée sur les cotylédons, pâte formée soit de ce même albumen pulvérisé, soit d'un mélange artificiel qui s'en rapproche par sa composition, on donne à la plantule une vigueur plus grande et on lui permet de développer sa gemmule.

De son côté, l'albumen isolé germe, surtout s'il est oléagineux, comme dans le Ricin (*Ricinus*), etc. ; il s'accroît, consomme les matériaux de réserve qu'il renferme en les transformant en d'autres substances, par exemple en amidon. Il peut même dans certains cas produire des grains de chlorophylle et assimiler du carbone. Bref, il se montre doué pendant un certain temps d'une végétation indépendante.

Dans l'embryon, séparons par une section la radicule, la tigelle et les cotylédons. Chacune de ces parties germe, croît et acquiert sa structure normale. La radicule donne une petite racine grêle, longue de quelques millimètres. La tigelle s'allonge en une petite tige cylindrique. Les cotylédons verdissent et grandissent beaucoup plus que d'habitude ; ce qui se comprend bien, puisqu'ils gardent pour eux toute la réserve, dont la plus grande partie s'écoule ordinairement dans la racine et dans la tige. En un mot, chacun des trois organes de l'embryon a en soi la raison de sa propre évolution ; il peut germer et se développer indépendamment, avec une intensité et une durée proportionnelles à la provision de matière nutritive assimilable qu'il possède au moment de la séparation.

Bien plus, si l'on coupe la radicule, il se forme, sur la section de la tigelle, une ou plusieurs racines adventives qui complètent la plantule ; si l'on coupe

(1) Bonnet : *Usage des feuilles*, 1754. — Ph. Van Tieghem : *Recherches physiologiques sur la germination* (Annales scient. de l'École normale, 2<sup>e</sup> série, II, 1873. — Blosciszewski : *Landwirth. Jahrb.*, 1876.



un cotylédon ou une portion de cotylédon, même une tranche assez mince, ce fragment germe, s'accroît, produit aux sections des nervures des racines adventives qui le nourrissent, et peut enfin plus tard donner naissance à un bourgeon adventif. Une plantule peut naître ainsi d'un fragment de cotylédon, et un embryon fragmenté donner naissance à un grand nombre de plantules.

Que l'on fende l'embryon, suivant sa longueur, en deux moitiés entraînant chacune soit un cotylédon, soit deux moitiés de cotylédons, ou en quatre quarts emportant chacun une moitié de cotylédon, on verra ces fragments germer et s'accroître comme l'embryon tout entier et produire tout autant de plantules. Les sections se cicatrisent, le demi-cercle ou le quart de cercle formé par l'arc générateur libéroligneux de la tige et de la racine se ferme en un anneau complet; en définitive, la structure reprend dans chaque fragment ses caractères normaux.

**Germination des embryons homogènes. Plantules adventives sur l'embryon.** — L'embryon peut être homogène parce que sa différenciation externe s'est arrêtée après la formation de la tigelle, sans produire sur cette tigelle ni radicule, ni cotylédons, comme dans la Berthollétie (*Bertholletia*), la Cuscute (*Cuscuta*), ou parce qu'aucune différenciation n'a eu lieu, comme chez les Orchidées, etc.

Dans le premier cas, la radicule et la gemmule se forment d'abord à leur place habituelle aux deux extrémités de la tigelle et se développent ensuite comme à l'ordinaire; mais il ne se fait pas de cotylédons. On ne peut, en effet, donner ce nom aux deux premières feuilles de la gemmule, qui n'ont ni la forme, ni la fonction dévolues aux cotylédons. S'il n'y a pas d'albumen, c'est la tigelle très volumineuse qui renferme dans sa moelle toute la réserve nutritive, comme dans la Berthollétie (*Bertholletia*). S'il y a un albumen, c'est la tigelle qui le digère et l'absorbe par sa surface, comme dans la Cuscute (*Cuscuta*).

Dans le second cas, les choses se passent de deux manières différentes. Ou bien la sphère homogène grandit et se différencie plus tard en tigelle, radicule et gemmule; il ne se fait pas de cotylédons, car ici non plus on ne peut donner ce nom à la première ou aux deux premières feuilles de la gemmule, comme dans la Ficaire (*Ficaria*), certains Corydalles (*Corydallis* de la section *Bulbocapnos*), etc; c'est d'abord le corpuscule sphérique, et plus tard la tigelle, qui digère et absorbe l'albumen. Ou bien la sphère homogène grandit sans se différencier jamais en un embryon ordinaire, comme dans les Orchidées. Chez ces plantes, en effet, la sphère grossit d'abord et déchire le tégument, puis elle se dilate en forme de toupie à l'extrémité opposée au suspenseur; la face supérieure verdit et porte des stomates, l'inférieure se couvre de poils absorbants qui la fixent au sol et la nourrissent. Plus tard, on voit poindre, sur la surface aplatie, un bourgeon adventif et ensuite, sous la première feuille de ce bourgeon, une racine adventive (Ophrydées). La première racine adventive ne se forme quelquefois que beaucoup plus tard sur la tige adventive, au-dessus de l'insertion des premières feuilles, comme dans la Miltonie (*Miltonia*). Ailleurs, la toupie s'accroît davantage et s'étale en forme de lame verte, qui pro-

duit à sa surface supérieure plusieurs bourgeons adventifs, comme dans l'Angrec (*Angræcum*) (1).

Cette formation adventive de la plantule a lieu aussi quelquefois avec un embryon parfaitement différencié, comme on l'a vu p. 247 pour le Streptocarpe (*Streptocarpus*), dans l'embryon duquel la tigelle, la radicule, la gemmule avortent, ainsi que l'un des cotylédons. Resté seul, l'autre cotylédon se développe en une large feuille, qui produit sur son pétiole d'abord des racines adventives et plus tard des bourgeons adventifs, en un mot, une plantule adventive.

**Phénomènes physiologiques de la germination.** — Pour étudier la physiologie propre de la période germinative, il est nécessaire de fixer la fin de cette période à la première apparition de la chlorophylle dans les cotylédons ou dans les feuilles de la gemmule, de manière à éviter la complication qui résulte du fait de l'assimilation du carbone. On prolonge d'ailleurs autant qu'on veut la période germinative ainsi définie, en maintenant la plantule à l'obscurité. On peut de la sorte faire durer les expériences pendant un laps de temps qui atteint : pour le Haricot, 26 jours, pour le Blé, 50 jours, pour le Pois, 55 jours.

Parmi les phénomènes physiologiques de la germination, les uns s'accomplissent entre la graine et le milieu extérieur, les autres ont leur siège à l'intérieur même de la graine. Étudions-les séparément.

**1° Phénomènes physiologiques externes.** — Dès le début et pendant toute la durée de la période germinative, la plantule absorbe de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique, en un mot, respire activement ; elle émet aussi de la vapeur d'eau, c'est-à-dire transpire ; en même temps, sa substance sèche va diminuant de poids (2). Il est facile de s'assurer de ce triple phénomène en faisant germer un poids connu de graines sous cloche sur le mercure ; on analyse le gaz avant et après l'expérience, on recueille l'eau qui s'est condensée sur les parois de la cloche, et l'on pèse les plantules, après les avoir desséchées au même degré que les graines.

Pour obtenir des résultats quantitatifs plus précis, on fait l'analyse élémentaire d'un poids  $P$  de graines qui, desséché à  $110^{\circ}$ , donne un poids  $p$  de substance sèche ; ce dernier renferme  $c$  de carbone,  $h$  d'hydrogène,  $o$  d'oxygène,  $a$  d'azote,  $m$  de matières minérales (3). Cela connu, on prend un second poids  $P$  de ces mêmes graines, que l'on met à germer dans l'obscurité. Quand les plantules ont acquis tout leur développement, on les réunit, on les dessèche à  $110^{\circ}$  ; elles donnent un poids  $p'$  de substance sèche. On en fait l'analyse élémentaire ; il renferme  $c'$  de carbone,  $h'$  d'hydrogène,  $o'$  d'oxygène,  $a'$  d'azote,  $m'$  de matières minérales. On fait les différences :  $p-p'$  est la perte de poids subie par les graines en passant à l'état de plantules ; elle se compose : de la perte  $c-c'$  de carbone, de la perte  $h-h'$  d'hydrogène et de la perte  $o-o'$  d'oxygène ;  $a'$  et  $a$ ,  $m'$  et  $m$  sont égaux, en d'autres termes, il n'y a eu perte ni d'azote, ni de ma-

(1) Irmisch : *Beiträge zur Biologie der Orchideen*, Leipzig, 1853. — Prillieux : *Sur la germination des Orchidées* (Ann. des sc. nat., 5<sup>e</sup> série, V, 1856, et XIII, 1860).

(2) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*, Paris, 1804.

(3) Boussingault : *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, IV, p. 245, 1868.

tières minérales. Or, si l'on considère l'oxygène perdu, on voit que son poids est exactement égal à huit fois celui de l'hydrogène perdu ; l'hydrogène et l'oxygène ayant été éliminés dans le rapport qui constitue l'eau, on peut dire qu'il y a eu perte d'eau. En résumé, la perte totale peut s'exprimer par du carbone plus de l'eau : C+HO.

Le carbone perdu a été rejeté à l'état d'acide carbonique et tout l'oxygène absorbé doit se retrouver en définitive dans l'acide carbonique dégagé ; en d'autres termes, le volume d'acide carbonique dégagé doit être égal au volume d'oxygène absorbé. C'est, en effet, ce que montre l'analyse des atmosphères confinées où l'on a fait germer des graines. De là un contrôle réciproque des deux méthodes : celle des poids et celle des volumes.

Voici, par exemple, les nombres obtenus par cette méthode, avec le Blé (*Triticum*) après cinquante jours et avec le Haricot (*Phaseolus*) après vingt-six jours de germination à l'obscurité.

|          |                  | POIDS<br>TOTAL | CARBONE | HYDROGÈNE | OXYGÈNE | AZOTE   | MATIÈRES<br>MINÉRALES |
|----------|------------------|----------------|---------|-----------|---------|---------|-----------------------|
| Blé.     | { Graine. . . .  | 1gr,665        | 0gr,758 | 0gr,095   | 0gr,718 | 0gr,057 | 0gr,038               |
|          | { Plantules. .   | 0gr,712        | 0gr,293 | 0gr,043   | 0gr,282 | 0gr,057 | 0gr,038               |
|          | { Différences    | 0gr,953        | 0gr,465 | 0gr,052   | 0gr,436 | 0gr,000 | 0gr,000               |
| Haricot. | { Graines. . . . | 0gr,926        | 0gr,407 | 0gr,056   | 0gr,376 | 0gr,041 | 0gr,045               |
|          | { Plantules . .  | 0gr,566        | 0gr,248 | 0gr,033   | 0gr,198 | 0gr,041 | 0gr,045               |
|          | { Différences    | 0gr,360        | 0gr,159 | 0gr,023   | 0gr,178 | 0gr,000 | 0gr,000               |

Telle est la marche générale et résultante du phénomène, envisagé dans sa totalité. Mais, suivant la période considérée pour la même plante, et suivant les plantes pour une même période, il y a des variations secondaires (1). Ainsi, dans les graines oléagineuses comme celle du Lin (*Linum*), du Chanvre (*Cannabis*), du Ricin (*Ricinus*), etc., pendant les premiers temps de la germination, après la sortie de la radicule, il y a plus d'oxygène absorbé que d'acide carbonique dégagé ; le rapport  $\frac{CO^2}{O}$  s'abaisse à 0,6. En d'autres termes, il y a de l'oxygène fixé définitivement dans les tissus de la plante, sans doute combiné à l'huile qui s'oxyde en produisant des hydrates de carbone.

En même temps que perte de matière, il y a perte de radiations ; toute graine germante, en effet, dégage de la chaleur. Pour s'en convaincre, il suffit de plonger le réservoir d'un thermomètre dans un lot de graines en voie de germination et de comparer ses indications à celles d'un thermomètre témoin,

(1) Voir notamment : Detmer, *Vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses*, 1880. — Godlewski : *Jahrb. für wiss. Botanik*, XIII, 1882. — Bonnier et Mangin : *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, XXIII, p. 316, 1884)

ainsi qu'il a été expliqué à la page 151. Pour mesurer en calories la chaleur dégagée pendant l'unité de temps par un poids donné de graines en voie de germination, à un certain état du développement de la plantule et dans des conditions déterminées, il faut se servir d'un calorimètre (1). On s'assure ainsi, notamment avec le Ricin, le Lupin, le Pois, la Fève et le Blé, à divers âges, depuis le début de la germination jusqu'à l'apparition de la chlorophylle, que le nombre de calories dégagées par minute par un kilogramme de graines, nombre qui varie de 0 à 120 dans ces expériences, va d'abord en augmentant, passe par un maximum différent pour chaque espèce, puis diminue peu à peu. Si l'on fait la somme des quantités de chaleur dégagées pendant la période germinative, on voit, comme on pouvait s'y attendre, qu'elle est loin de correspondre à celle qui résulterait de la formation de l'acide carbonique dégagé pendant cette période.

**2° Phénomènes physiologiques internes. Digestion des réserves.** — On sait peu de choses encore sur les transformations chimiques que les matériaux de réserve accumulés dans la graine éprouvent pendant la germination et qui les rendent assimilables. Il paraît certain que la plupart de ces transformations sont des dédoublements avec hydratation, accomplis sous l'influence de diastases appropriées (voir p. 530), en un mot, des digestions.

**Digestion des réserves à l'intérieur de l'embryon.** — Considérons d'abord le cas le plus simple, celui où toutes les réserves sont renfermées déjà dans le corps de l'embryon (fig. 608, 609 et 610). Si la réserve est amylacée, le suc des cellules devient acide, en même temps qu'une partie des substances albuminoïdes y passe à l'état d'amylase; dans ce milieu acide, l'amylase attaque, comme on sait (p. 516 et p. 530), les grains d'amidon, les corrode, les dissout et les dédouble en définitive en dextrine et maltose; on ignore le mécanisme par lequel cette dextrine et ce maltose sont à leur tour dédoublés en glucose. Si la réserve est du sucre de Canne, comme dans le Lupin (*Lupinus*), etc., ou du synanthrose, comme chez les Composées, il s'y fait de l'invertine qui dédouble ces saccharoses, comme on l'a vu p. 530, en glucose et lévulose. S'il s'agit de glucosides, comme l'amygdaline des Prunées ou l'acide myronique de la Moutarde, il s'y fait de l'émulsine qui dédouble la première en glucose, essence d'amandes amères et acide cyanhydrique, ou de la myrosine qui dédouble la seconde en glucose, essence de moutarde et acide sulfurique (p. 534). Le glucose, produit définitif de ces diverses transformations, est ensuite transporté de cellule en cellule jusqu'au lieu d'emploi et enfin directement assimilé au protoplasme.

Quand la réserve est composée de corps gras, ceux-ci sont saponifiés par une diastase spéciale, la saponase (p. 531), c'est-à-dire hydratés et dédoublés en acide gras et glycérine (2). La glycérine est assimilée directement et disparaît à mesure; les acides gras subissent des transformations ultérieures. Ils s'oxydent et paraissent se convertir en hydrates de carbone, dont une partie se dépose dans les cellules sous forme de grains d'amidon. Plus tard,

(1) Bonnier: *Sur la chaleur dégagée par les végétaux pendant la germination* (Bull. de la soc. bot., 14 mai 1880).

(2) Müntz, *Sur la germination des graines oléagineuses* (Boussingault, *Agronomie*, t. V, p. 50. 1874).

ceux-ci subissent les dédoublements connus et disparaissent à leur tour.

Les corps albuminoïdes mis en réserve sont hydratés et dissous par des pepsines (p. 531), qui les dédoublent en peptones correspondantes (Lupin, Vesce, Lin, Chanvre, etc.). Celles-ci s'hydratent et se dédoublent de nouveau, sous l'influence de diastases encore inconnues, et certains de leurs produits définitifs vont s'accumulant dans les cellules sous forme d'amides diverses : asparagine, glutamine, leucine, tyrosine, dont la plus répandue est l'asparagine (p. 532 et suiv.). L'accumulation d'asparagine est d'autant plus considérable que l'embryon renferme moins d'hydrates de carbone; le Lupin (*Lupinus*), par exemple, qui ne contient pas d'amidon, renferme jusqu'à 30 p. 100 d'asparagine après douze jours de germination. Dès que le chlorophylle apparaît, la synthèse des hydrates de carbone a lieu et l'asparagine disparaît peu à peu en s'y combinant; mais, suivant la définition posée au début, on n'est plus alors dans la période germinative. On a comparé avec raison la formation de l'asparagine dans ces conditions à la production de l'urée chez les animaux.

**Digestion des réserves à l'intérieur de l'albumen (1).** — En second lieu, considérons le cas où une grande partie de la réserve est demeurée en dehors de l'embryon dans l'albumen et dans le péricarpe (fig. 606, 607, 611, 612 et 613). Quand l'albumen est oléagineux, la transformation des divers matériaux de réserve s'y opère, comme il vient d'être dit de l'embryon, par l'activité propre de ses cellules, qui sont demeurées vivantes; en un mot, l'albumen digère lui-même ses réserves. L'embryon n'a qu'à absorber les produits solubles ainsi formés. Cette absorption se fait par l'épiderme de la face inférieure des cotylédons, intimement appliqué contre l'albumen.

**Digestion de l'albumen par l'embryon.** — Mais l'albumen est parfois incapable de végéter pour son propre compte; c'est ce qui a lieu notamment lorsqu'il est à un très haut degré amylicé ou corné. Séparé de l'embryon et soumis aux conditions de milieu les plus favorables, il ne sort pas de l'état de vie latente; il demeure par conséquent passif pendant la germination. C'est l'embryon qui l'attaque, le dissout et le digère (voir p. 156). Les agents d'hydratation et de dédoublement : amylase, invertine, etc., sont formés dans le cotylédon et épanchés à la surface de son épiderme inférieur, dont les cellules s'allongent parfois perpendiculairement (Graminées, fig. 612, e). De là, ils pénètrent l'albumen et le dissolvent de proche en proche, pendant que la même surface épidermique absorbe à mesure les substances dissoutes.

Tantôt l'action n'a lieu qu'au contact immédiat de l'épiderme; pour qu'elle puisse se continuer jusqu'à la fin, il faut que le cotylédon s'accroisse à mesure, de manière à se substituer au tissu qu'il a détruit et à se maintenir appliqué contre celui qui reste (Palmiers, fig. 613, etc.). Tantôt l'action, commencée au contact, se continue à distance et le cotylédon ne s'accroît pas (Graminées, fig. 605 et 612, etc.). Quand l'action digestive de l'embryon porte sur des substances aussi dures et aussi résistantes que les membranes cellulosiques de l'albumen corné du Phénice dattier (*Phoenix dactylifera*) ou du Phytéléphant (*Phytelephas*), son énergie est telle que les animaux les mieux doués sous ce rapport, les Rongeurs par exemple, ne sauraient lui être comparés.

(1) Ph. Van Tieghem, *Sur la digestion de l'albumen* (Ann. des sc. nat., 5<sup>e</sup> série, XVII, 1878)

## § 5

## Développement de la plantule en plante adulte.

**Développement associé.** — Arrivée au point où nous l'avons laissée au para-

graphe précédent, la plantule n'a très souvent qu'à poursuivre la croissance et la multiplication des diverses parties qui la constituent, pour parvenir avec le temps à l'état adulte, état où elle fleurit en produisant de nouveaux œufs et de nouvelles graines. Pendant leur croissance et leur multiplication, toutes les parties du corps demeurent alors liées, associées en un tout continu, de façon qu'un embryon devient en définitive un individu adulte. En d'autres termes, la plante ne se compose, à tout âge, que d'un seul et même individu. Ce mode de développement peut être dit *associé*. On le rencontre chez toutes les Gymnospermes, et chez un très grand nombre d'Angiospermes, non seulement parmi les arbres et les arbustes, mais encore dans les plantes annuelles et bisannuelles et chez bon nombre de végétaux herbacés vivaces : Polygonate (*Polygonatum*) (fig. 614), Millepertuis (*Hypericum perforatum*), Potentille (*Potentilla argentea*), Luzerne (*Medicago falcata*), Panicaut (*Eryngium campestre*), Centaurée (*Centaurea Scabiosa*), Scorsonère (*Scorzonera hispanica*), Sauge (*Salvia pratensis*), Plantain (*Plantago media*), etc., etc.

On y observe plusieurs modifications. La racine terminale et ses ramifications persistent et s'accroissent indéfiniment dans les Gymnospermes et les Dicotylédones ligneuses ; elles cessent de croître, au contraire, disparaissent de bonne heure et sont remplacées par des racines latérales, chez les Monocotylédones et beaucoup de Dicotylédones herbacées. Aérienne ou souterraine, ramifiée en grappe ou en cyme, la tige et ses branches de divers ordres persistent tout entières dans les végétaux ligneux et certaines herbes vivaces (fig. 614) ; les entre-nœuds inférieurs subsistent seuls dans beaucoup d'autres herbes vivaces, pendant que toutes les parties aériennes se détruisent, Persistante, tantôt elle est dépourvue d'épaississement secondaire ; elle se dilate alors en forme de cône renversé, parce que ses entre-nœuds se superposent

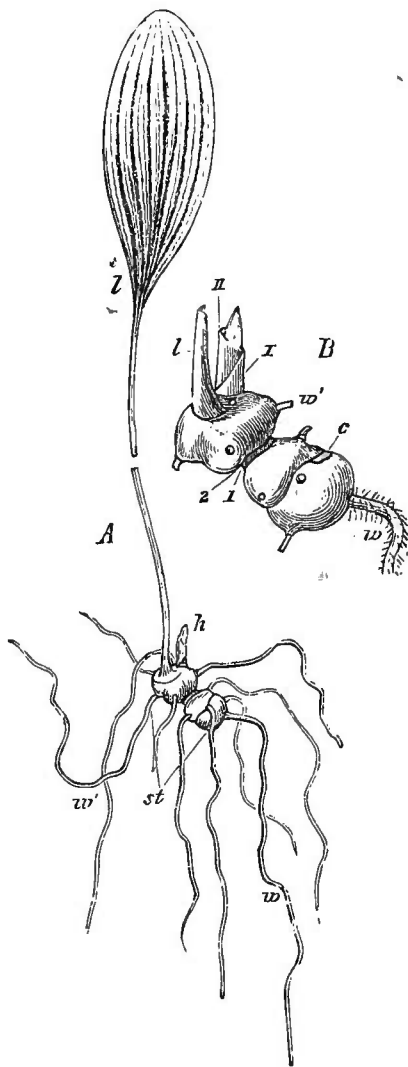


Fig. 614. — Plantule de Polygonate (*Polygonatum multiflorum*) pendant sa seconde année. B, tige de A, plus fortement grossie ; w, racine terminale ; w', racines latérales, issues de la tige renflée st ; l, feuille verte de seconde année ; h, bourgeon ; c, cicatrice du cotylédon ; 1 et 2, insertion des deux gaines foliaires qui précèdent la feuille verte l ; I, et II, les deux gaines foliaires qui suivent cette feuille verte dans le bourgeon (Sachs).

persistent tout entières dans les végétaux ligneux et certaines herbes vivaces (fig. 614) ; les entre-nœuds inférieurs subsistent seuls dans beaucoup d'autres herbes vivaces, pendant que toutes les parties aériennes se détruisent, Persistante, tantôt elle est dépourvue d'épaississement secondaire ; elle se dilate alors en forme de cône renversé, parce que ses entre-nœuds se superposent

de plus en plus larges (Palmiers, Pandanées, etc.). Tantôt au contraire elle s'épaissit après coup, et prend en définitive une forme cylindrique, ou même plus large à la base qu'au sommet (Gymnospermes et Dicotylédones ligneuses).

**Développement dissocié.** — Ailleurs, les choses se passent autrement. La plantule devient un individu de petite taille, incapable de fleurir, qui cesse de croître et périt dès la première année, en ne laissant subsister que certaines petites parties de son corps. Celles-ci croissent la seconde année, se complètent s'il y a lieu par des formations adventives et deviennent autant d'individus nouveaux, plus vigoureux que le premier, mais le plus souvent trop faibles encore pour fleurir, et qui périssent bientôt à leur tour. Les parties subsistantes se développent la troisième année, et les choses continuent ainsi jusqu'à ce que, après un certain nombre de ces étapes annuelles, on arrive enfin à des individus assez vigoureux pour fleurir et porter graines. La plante se compose, dans ce cas, d'une succession d'individus distincts de plus en plus nombreux et de plus en plus forts, issus les uns des autres, et tous de la plantule primitive, par fractionnement du corps végétatif. Un embryon y produit, en définitive, un grand nombre d'individus adultes. Pourtant ce nombre peut se réduire à l'unité, si chaque individu transitoire ne laisse après sa mort partielle qu'un seul fragment pour le continuer. Ce mode de développement peut être nommé *dissocié*. On en trouve des exemples chez un grand nombre d'herbes vivaces, à tige rampante ou souterraine (voir p. 263 et 264).

La dissociation peut se produire de deux manières différentes. Tantôt les rameaux ou bourgeons, avant de se séparer, ont acquis des racines adventives; ils ne se renflent pas alors en réservoirs nutritifs. Au moment de leur dissociation, les individus sont complets: Fraisier (*Fragaria vesca*), Cresson (*Nasturtium officinale*), Epilobe (*Epilobium montanum*), Samole (*Samolus Valerandi*), etc. Tantôt, au contraire, les parties séparées sont dépourvues de racines absorbantes, et doivent d'abord, à la reprise de végétation, en former pour compléter l'individu; avant de s'isoler, elles se renflent alors dans l'une ou l'autre de leurs régions en une réserve alimentaire, qu'on nomme un tubercule. Dans le fragment détaché, c'est tantôt la tige qui se tuberculise (fig. 615) (voir p. 253), tantôt la racine (voir p. 208, fig. 64, 65 et 66), et tantôt les feuilles (voir p. 312,

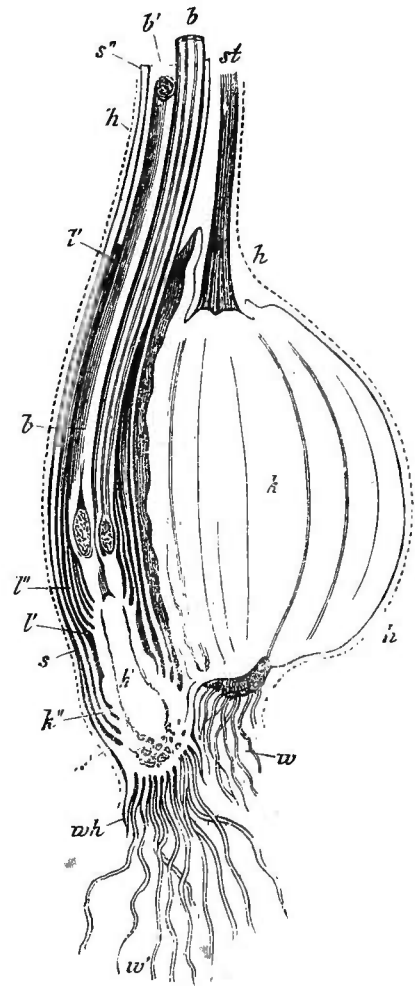


Fig. 615. — Colchique (*Colchicum autumnale*), portion souterraine de la plante au moment où elle va fleurir (section longitudinale). *st*, pousse morte de l'année précédente; *k*, portion inférieure persistante de la tige de cette pousse, renflée en tubercule. La pousse latérale qui va fleurir *h*, porte des gaines *s*, *s'*, *s''*, et des feuilles vertes *l*, *l''*, à l'aiselle desquelles naissent les fleurs *b*, *b'*. En se développant, cette pousse épuise le tubercule *k*: plus tard elle épaissira sa propre base *k'*, pour former le tubercule de l'année suivante avec son bourgeon *k* (Sachs).

fig. 125 et 126). Dans ce dernier cas, l'ensemble des feuilles tuberculisées, avec la portion de tige qui est leur base commune, s'appelle, comme on sait (p. 313),

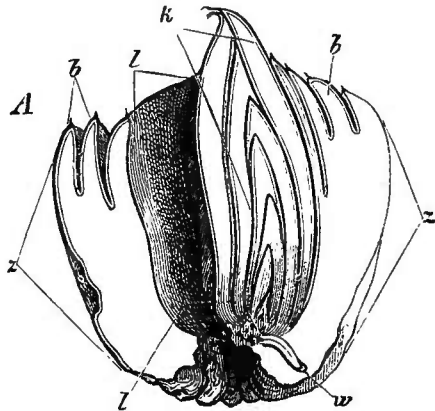


Fig. 616. — Bulbe de Fritillaire impériale (*Fritillaria imperialis*), en novembre (section longitudinale). *l*, espace vide correspondant à la pousse de l'année, maintenant détruite; *z, z*, les écailles inférieures persistantes de cette pousse, formant bulbe; elles sont soudées, excepté au sommet *b, b*. A l'aiselle de la plus interne de ces écailles est né le bourgeon de remplacement *k*. En se développant en pousse, l'année prochaine, ce bourgeon épuisera les écailles *zz* (Sachs).

un bulbe; le bulbe comprend un nombre variable de feuilles: beaucoup dans le Lis (*Lilium*), la Jacinthe (*Hyacinthus*), l'Ail oignon (*Allium Cepa*), etc., quelques-unes dans la Tulipe (*Tulipa*) (fig. 125), la Fritillaire impériale (*Fritillaria imperialis*) (fig. 616), etc., seulement deux dans l'Ail potager (*Allium oleraceum*), la Fritillaire méléagre (*Fritillaria Meleagris*), etc., ou même une seule extrêmement épaisse dans la Gagée (*Gagea*), et divers Ails (*Allium Moly, vineale, Scordoprasum*), etc.; dans ce dernier cas, on dit que le bulbe est *solide*.

Que le tubercule soit caulinaire, radical ou foliaire, il se comporte, suivant les cas, de deux manières différentes vis-à-vis de la pousse ancienne qui se détruit et de la pousse nouvelle qui, à la reprise de végétation, se

développe à ses dépens. Tantôt il appartient à la pousse nouvelle, après laquelle et de laquelle il est né. Tantôt il appartient à la pousse détruite, dont il est la base persistante; il est antérieur à la pousse nouvelle, qui est née de lui. Le premier cas s'observe dans les tiges tuberculeuses de Morelle tubéreuse (*Solanum tuberosum*), d'Hélianthe tubéreux (*Helianthus tuberosus*), d'Épiaire tubéreuse (*Stachys tubrifera*), de Souchet comestible (*Cyperus esculentus*), etc.; dans les racines tuberculeuses de Ficaire (*Ficaria*), d'Orchide (*Orchis*) (voir p. 209, fig. 64 et 65), etc.; dans les bulbes de Tulipe (*Tulipa*) (voir p. 313, fig. 125), d'Ail (*Allium Moly, vineale, rotundum, ursinum*), de Tigrilie (*Tigridia Pavonia*), d'Iride (*Iris Xiphium*), d'Oxalide (*Oxalis tetraphylla*), de Saxifrage (*Saxifraga granulata*), d'Épilobe (*Epilobium palustre*), etc. Le second se rencontre dans les tubercules de tige de Renoncule (*Ranunculus bulbosus*), de Gouet (*Arum*), de Safran (*Crocus*) (voir p. 265, fig. 92), de Glaïeul (*Gladiolus*), de Colchique (*Colchicum*) (fig. 615), de Malaxide (*Malaxis*), etc.; dans les tubercules de racine de Spiranthe (*Spiranthes*), de Néottie (*Neottia*), etc.; dans les bulbes de Galanthe (*Galanthus nivalis*), de Fritillaire (*Fritillaria imperialis* et *Meleagris*) (fig. 616), d'Ornithogale à ombelle (*Ornithogalum umbellatum*), et probablement de Lis blanc (*Lilium candidum*). Dans ces derniers bulbes, la pousse d'une année se trouve nourrie par les écailles basilaires de la pousse de l'année précédente. Mais il arrive aussi que la pousse actuelle tire sa nourriture des écailles basilaires de la pousse de l'avant-dernière année ou même d'une année encore plus reculée: les *Ornithogalum nutans*, *Hyacinthus orientalis*, *Muscari racemosum*, *Scilla amæna*, *Lilium Martagon* et *bulbiferum*, *Narcissus pseudo-Narcissus*, *Amaryllis formosissima*, etc., en sont des exemples (1).

(1) Irmisch: *Zur Morphologie der Knollen-und Zwiebelgewächse*, Berlin, 1850, et les nombreux mémoires subséquents du même auteur. — Royer: *Flore de la Côte-d'Or*, 1881. —



**Durée du développement.** — Que le développement soit associé ou dissocié, sa durée varie beaucoup suivant les végétaux. Tantôt la plante fleurit dès la première année, quelques semaines ou quelques mois après sa germination. Mais même alors, il est rare que la tige primaire issue de la gemmule de l'embryon se termine par une fleur, de manière que les étamines et les carpelles soient des feuilles de même degré que les cotylédons, comme dans le Pavot (*Papaver*), etc. Le plus souvent, ce sont des branches d'ordre plus ou moins élevé qui forment les fleurs à leur sommet.

Tantôt la plante ne fleurit que la seconde année, comme dans la Bette commune (*Beta vulgaris*), la Dauce carotte (*Daucus Carota*), etc. Tantôt enfin elle croît pendant plusieurs années avant de fleurir, comme on le voit dans les arbres et en général dans les végétaux ligneux. Le Pin (*Pinus*) et le Mélèze (*Larix*), par exemple, mettent quinze ans à fleurir, l'Épicéa (*Picea*) quarante ans, le Hêtre (*Fagus*) et le Sapin (*Abies*) cinquante ans.

**Diverses phases du développement des plantes annuelles (1).** — Une plante annuelle, depuis le début de sa germination jusqu'à la maturation de ses graines, traverse cinq périodes assez nettement délimitées par les particularités que présentent pour chacune d'elles les variations du poids sec des différents membres.

La première période correspond à la germination. Commencant avec l'allongement de la radicule, elle s'arrête au moment où, soit par la chute du tégument de la graine (plantes à cotylédons épigés), soit par l'apparition de la gemmule hors de terre (plantes à cotylédons hypogés), les premiers phénomènes d'assimilation du carbone se manifestent. Cette première période peut être caractérisée par l'augmentation régulière du poids sec des membres en voie de développement. Pendant des temps égaux, la tige hypocotylée, et surtout les racines, gagnent, en effet, en substance sèche des quantités sensiblement égales. D'autre part, sous l'influence de la respiration et des transformations chimiques qui se produisent dans les cotylédons, la plante, prise dans son ensemble, éprouve une diminution continue de poids sec, et il est à remarquer que la valeur de cette perte est la même pour les plantes germant à la lumière, et pour celles qui croissent à l'obscurité. La seule différence réside dans la proportion d'eau qui, dès le début de la germination, est beaucoup plus grande à l'obscurité qu'à la lumière.

Jusqu'alors l'absorption des substances minérales a été excessivement faible. Si la plante, après l'apparition de la gemmule, continue à se développer à l'obscurité, cette absorption s'arrête complètement. Le végétal placé dans de telles conditions n'en poursuit pas moins sa croissance jusqu'à l'épuisement complet des matières de réserve. Le gain par jour, en poids sec, des racines, reste alors quelque temps encore régulier, puis va en diminuant; une autre partie de la substance des cotylédons passe dans les parties aériennes qui se développent. Il arrive enfin un moment où toute la réserve des cotylédons est

Seignette : *Recherches anatomiques et physiologiques sur les tubercules* (Revue générale de botanique, I, 1889).

(1) Jumelle : *Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles* (Revue générale de Botanique, I, 1889).

épuisée ; la plante reste pourtant fraîche quelques jours encore, pendant lesquels la quantité d'eau qu'elle renferme n'augmente plus, mais reste presque invariable. Pendant ces derniers jours, on observe une diminution de poids, non plus seulement des cotylédons, mais de toutes les parties végétatives. C'est la fin de la végétation à l'obscurité.

A la lumière, après l'apparition de la gemmule qui marque le début de l'assimilation, les phénomènes sont tout différents. Au bout d'un certain temps, dont la durée varie avec les conditions extérieures, la perte en poids sec de la plante due aux transformations chimiques est d'abord compensée, puis surpassée par le gain en carbone dû à l'assimilation. Le développement des feuilles provoquant en outre une forte absorption de substances minérales, le poids sec de la plante s'élève de plus en plus. Ce gain n'est toutefois plus ici régulier comme dans la période précédente ; il suit, dans la racine, la tige et les feuilles, une progression sans cesse croissante jusqu'à la chute des cotylédons.

Cette chute des cotylédons marque la fin de la seconde période. Jusqu'alors, le transport des substances dans la plante a eu lieu surtout des parties assimilatrices et des cotylédons vers les parties inférieures. A la chute des cotylédons, le sens prédominant de la migration change momentanément. La tige hypocotylée s'est, en effet, comportée depuis le début de la germination comme un organe de réserve, dépendant physiologiquement des cotylédons, mais, avec la chute de ces organes, sa fonction cesse. Les substances de réserve qu'elle renfermait se répartissent alors dans la tige et les feuilles et de là résulte ce transport prédominant de matière, du bas de la plante vers le haut.

Pendant la troisième période de végétation, comprise entre la chute des cotylédons et l'apparition des fleurs, le sens du courant de la substance sèche dans la plante reprend, comme précédemment, des parties supérieures vers les parties inférieures du végétal. Le poids sec de la plante augmente rapidement, l'absorption des substances minérales atteint un maximum un peu avant la floraison.

Quand les fleurs apparaissent et entrent en voie de respiration active, l'acide carbonique rejeté par la plante augmente, et la perte de carbone tend à annuler le gain. L'augmentation de poids de la plante passe par un minimum. En même temps, sous l'influence de cette forte dépense par les parties aériennes, il y a de nouveau, mais, comme on voit, pour une raison autre que précédemment, migration prédominante de la racine vers les feuilles.

Après l'épanouissement floral, le gain de la plante reprend sa marche ascendante et tous les organes s'accroissent rapidement en poids sec, par assimilation de carbone et de sels, jusqu'au début de la maturation du fruit.

**Discontinuité du développement. Périodes de repos.** — Toutes les fois que la durée du développement dépasse une année, la marche en est discontinuée et procède par une alternance de périodes d'activité et de périodes de repos. Pendant les premières, les réserves antérieures sont digérées et consommées, la croissance s'opère, et de nouvelles réserves sont produites. Pendant les

secondes, la croissance s'arrête; les réserves nouvellement formées passent et se maintiennent à l'état insoluble, ou du moins à un état non directement assimilable; la vie devient ralentie.

Comme, pour une plante donnée, le passage d'un état à l'autre s'opère à une époque déterminée de l'année, comme aussi, le plus souvent, le repos végétatif coïncide avec l'hiver, on attribue généralement la discontinuité du développement à la simple alternance des saisons, c'est-à-dire à la seule influence des conditions extérieures. On y attache dès lors fort peu d'importance, et l'on néglige d'un coup toutes les questions intéressantes que cette périodicité soulève quand on l'envisage sous son véritable aspect.

Il s'agit ici, en réalité, d'une alternance due à des causes internes et réglée par elles; les conditions extérieures peuvent exercer sur le phénomène une influence secondaire, elles ne le provoquent pas. Les périodes de repos se produisent, en effet, tout aussi bien quand la plante est affranchie de l'alternance des saisons, quand les conditions extérieures sont maintenues invariables autour d'elle et toujours aussi favorables que possible à l'activité de sa végétation. On en a mille preuves dans les plantes cultivées en serre, ou dans la végétation de certaines îles dont le climat demeure le même toute l'année. Dans l'île de Madère, par exemple, la Vigne (*Vitis*) se repose cent cinquante-sept jours, le Hêtre (*Fagus*) cent quarante-neuf jours, le Chêne (*Quercus*) cent jours, le Liriodendre tulipier (*Liriodendron tulipiferum*) quatre-vingt-sept jours.

D'un autre côté, la période d'activité correspond parfois à l'hiver et la période de repos à l'été, comme dans la plupart des plantes bulbeuses ou tuberculeuses. On voit bien alors que la périodicité de la plante est indépendante de celle des saisons, en même temps qu'on aperçoit l'influence secondaire des conditions extérieures. C'est en automne, par exemple, que la Gagée des champs (*Gagea arvensis*) sort de la vie ralentie; elle pousse ses feuilles hors de terre et bientôt se dispose à fleurir. Dans les conditions ordinaires, les froids de l'hiver retardent, il est vrai, sa croissance et c'est seulement au printemps qu'elle épanouit ses fleurs et mûrit ses graines. Mais si on la maintient artificiellement à une température favorable, elle fleurit dès le mois de janvier. Elle repasse ensuite à l'état de vie ralentie et y demeure jusqu'à l'automne suivant. Tout l'été, il est impossible par aucun moyen artificiel de la réveiller de sa torpeur.

Quelle est la cause interne dont la disparition provoque le dépôt des réserves et l'entrée en vie ralentie, dont le retour amène la digestion des réserves et le passage à l'activité? Il est à croire que c'est la production même des diastases, dont nous connaissons le mode d'action sur les divers matériaux de réserve. Quand les diastases cessent de se former, ces matériaux s'accumulent et se déposent; quand elles reparaissent, ils se transforment et s'assimilent. C'est sans doute aussi la formation des diastases qui provoque cette maturité interne des réserves dont il a été question en général à la p. 408 et à propos de la graine à la p. 950. S'il en est réellement ainsi, pour expliquer la périodicité du développement, il suffira de trouver la cause de la périodicité dans la formation des diastases, sujet qui n'a pas été encore abordé jusqu'ici.

**Vie ralentie des tubercules et des bulbes (1). Reprise de végétation.** — Pendant les périodes de repos, ce qu'on appelle la vie latente de la plante, et notamment celle des tubercules et des bulbes, n'est qu'une vie ralentie. Il y a, en effet, transpiration continue, plus forte si l'air est sec, plus faible s'il est saturé; un bulbe de Tulipe (*Tulipa*), par exemple, perd de la sorte en deux mois  $\frac{1}{6}$  de son poids dans l'air sec,  $\frac{1}{45}$  dans l'air saturé. Il y a aussi absorption continue d'oxygène et dégagement continu d'acide carbonique, c'est-à-dire respiration continue. L'intensité de cette respiration varie beaucoup avec la nature des plantes; elle est plus faible dans la Dahlie (*Dahlia*) que dans l'Ulluque (*Ullucus*), plus faible dans la Morelle tubéreuse que dans la Dahlie. En vase clos, une fois tout l'oxygène absorbé, le dégagement d'acide carbonique continue et, si l'organe renferme du glucose, ce sucre est décomposé en alcool et acide carbonique, par exemple dans la Tulipe (*Tulipa*), l'Oxalide (*Oxalis*), etc., comme toujours lorsqu'un tissu vivant est asphyxié (voir p. 145). Au bout d'un certain temps, cette asphyxie amène la mort du tubercule. En résumé, les choses se passent ici, comme on l'a vu plus haut pour les graines (p. 938), mais avec un ralentissement moindre.

Le retour de la plante à l'activité, notamment la reprise de végétation des bulbes et des tubercules, exige les mêmes conditions que pour les graines; la digestion des divers matériaux de réserve et la croissance qui en résulte s'opèrent aussi comme dans l'embryon. En un mot, chaque interruption dans le développement finit par une nouvelle germination.

**Causes qui influent sur la durée du développement.** — Diverses causes internes ou externes agissent sur le développement total, pour l'accélérer ou pour le retarder, et l'on peut aussi en abrégé ou en augmenter la durée par des moyens artificiels.

Parmi les causes internes, on a remarqué que la faiblesse ou la vigueur de la plante influent sur l'époque de sa floraison: Faible, elle fleurit plus tôt, vigoureuse, elle fleurit plus tard qu'une plante de force moyenne. Il faut ajouter que certaines espèces ligneuses ont une prédisposition particulière à fleurir plus tôt que leurs congénères; ainsi le Rosier de Bengale (*Rosa indica*) porte, dès la première année, une petite fleur au sommet de sa tige primaire. Dans une espèce donnée, certaines plantes se montrent aussi plus précoces ou plus tardives que les autres.

Parmi les causes extérieures, on a observé que la sécheresse accélère, que l'humidité, au contraire, retarde la floraison; mais c'est la chaleur qui exerce sur ce phénomène la plus grande influence, et cela de deux manières différentes. Une plante exige, en effet, pour accomplir tout son développement depuis la graine jusqu'à l'état adulte, une certaine somme de chaleur, variable suivant sa nature. Si les conditions extérieures sont telles que cette somme de chaleur lui soit dispensée plus tôt ou plus tard, sa floraison s'en trouvera d'autant accélérée ou retardée. Dans un même lieu, la floraison des diverses espèces de plantes annuelles s'échelonne donc dans le cours de l'année, en proportion de la chaleur totale que chacune d'elles exige. Le *calendrier de*

(1) Ph. Van Tieghem et G. Bonnier: *Recherches sur la vie ralentie et sur la vie latente* (Bulletin de la Soc. bot., 12 mars et 23 avril 1880).

*Flore*, comme on dit, change d'un lieu à l'autre, retardant à mesure qu'augmente la latitude ou l'altitude. On a estimé que chaque degré de latitude amène un retard d'environ quatre jours dans la floraison d'une espèce.

**Évaluation de la somme de chaleur nécessaire au développement.** — La seule manière exacte de mesurer la somme de chaleur nécessaire au développement d'une plante serait de déterminer par l'expérience le nombre total de calories absorbées par son corps, dans des conditions de milieu constantes et les plus favorables à sa croissance, depuis le moment où sa graine entre en germination, jusqu'au moment où elle met en liberté ses graines nouvelles. Faut d'une pareille détermination, qui n'a pas même encore été tentée jusqu'ici dans le cas le plus simple, celui des plantes annuelles, dont le développement est rapide et continu, on a cherché à évaluer approximativement cette somme de chaleur à l'aide des températures moyennes consignées dans les tableaux météorologiques.

On a pensé d'abord à faire la somme des températures moyennes, jour par jour, pendant toute la durée de la végétation de la plante considérée, en d'autres termes, le produit  $tj$  de la température moyenne  $t$  de la période par le nombre des jours  $j$ . Mais on sait que la température n'est utile à la végétation qu'autant qu'elle se maintient au-dessus d'une certaine limite inférieure et au-dessous d'une certaine limite supérieure; c'est donc la moyenne des températures *utiles* qu'il faut considérer ici, et non la moyenne météorologique de toutes les températures. Pour éliminer les températures trop basses, les seules dont il soit possible de tenir compte, on retranche de la température moyenne de chaque jour la température moyenne  $i$  du jour où la végétation a commencé; la somme des températures utiles s'exprime alors par  $(t-i)j$ .

Appliquée sans cette correction, la méthode des sommes de températures a donné, par exemple : pour l'Orge, 1700°; pour le Blé, 2200°; pour le Maïs, 2500°, chacun de ces nombres étant la moyenne d'observations faites en huit lieux très différents. Avec la correction indiquée, ces nombres s'élèvent; pour le Blé, par exemple, on obtient alors 2400°.

**Application des observations précédentes.** — Les notions qui précèdent sont l'objet de nombreuses applications dans la pratique horticole. On combat l'excès de vigueur qui retarde la floraison des arbres fruitiers par les pincements, l'arcure, la taille en vert, etc. On arrose peu les plantes chez lesquelles on veut hâter la production des fleurs. En exposant les végétaux, dans des serres ou dans des coffres munis de châssis, à une température plus élevée et plus constante que celle du milieu extérieur, on active leur développement et l'on avance le moment où ils produiront leurs fleurs et mûriront leurs fruits. Au contraire, on a quelquefois intérêt à retarder la floraison et la fructification, ce qu'on fait en disposant les plantes dans un lieu frais ou froid.

Quand la plante ne développe chaque année qu'une génération de branches, et que les fleurs n'apparaissent que sur les branches d'un certain ordre, on peut hâter la floraison en forçant la plante à produire deux générations de branches la même année. On y arrive en effeuillant les branches, ou mieux en les coupant à une petite distance de leur base; les bourgeons de la portion qui reste, au lieu de ne se développer que l'année suivante, s'épanouissent

aussitôt. On parvient de la sorte à faire fleurir un Pommier dès sa seconde année.

**Application des procédés naturels du développement dissocié à la multiplication artificielle des plantes.** — L'étude du développement dissocié nous a montré la plante se multipliant d'ordinaire en même temps qu'elle se développe, et cela de plusieurs manières différentes : soit par affranchissement de portions du corps déjà complètes et se suffisant à elles-mêmes avant leur séparation (Fraisier, etc), soit par mise en liberté de parties qui ont à se compléter plus tard pour régénérer un individu entier (Ficaire, Morelle tubéreuse, etc). L'homme applique ces procédés de la nature à la multiplication des végétaux qu'il juge utiles, et il en généralise même l'emploi en les étendant aux plantes à développement associé.

**Marcottage.** — Une portion du corps végétal, complète en soi, c'est-à-dire ayant tige, racines et feuilles, séparée artificiellement de l'ensemble et autonomisée, est ce qu'on appelle une *marcotte* et son affranchissement un *marcottage*. La multiplication du Fraisier pendant son développement n'est donc en somme qu'un marcottage naturel.

Quand la plante possède, à tous les nœuds de sa tige et de ses branches, des racines en même temps que des feuilles et des bourgeons, comme il arrive dans la plupart des tiges rampantes ou souterraines, une simple section au milieu d'un entre-nœud quelconque suffit à faire une marcotte. Mais le plus souvent la branche à détacher est dépourvue de racines, et il est nécessaire de la placer d'abord dans des conditions où elle puisse en prendre ; ces racines une fois formées, on rentre dans le cas précédent et une section de la tige au-dessous d'elles détache une marcotte. Si la branche est flexible et située assez bas sur la tige, on la couche dans une rigole creusée dans le sol, en en laissant sortir de terre l'extrémité, qu'on fixe verticalement ; la portion enterrée a été dépouillée au préalable de ses feuilles et de ses rameaux. Si la branche n'est pas située assez bas, ou n'est pas assez flexible et assez longue pour être abaissée ainsi vers la terre, c'est la terre qu'on élève vers la branche ; à cet effet, on introduit une portion de la branche dans un petit cornet de plomb ou dans un petit pot fendu d'un côté, qu'on remplit ensuite de terre humide. Les racines se développent et, en coupant la branche au-dessous du cornet ou du pot, on obtient une marcotte tout enracinée.

Au lieu de faire d'un coup la section de la branche, on préfère souvent la séparer peu à peu, en faisant d'abord une entaille qu'on approfondit de plus en plus après quelques jours. On appelle cela *sevrer* la marcotte ; ce *sevrage* habitue peu à peu l'individu nouveau à se nourrir par lui-même.

Le marcottage peut s'opérer sur des branches lignifiées, âgées de deux ans au plus ; mais pour la Vigne (*Vitis*) et les arbres fruitiers, on préfère se servir de rameaux de l'année, non encore lignifiés. Dans la Vigne, ces marcottes sont appelées *provins* et le marcottage *provignage*.

La tige n'entre pas nécessairement dans la composition d'une marcotte. Une feuille de Bryophylle (*Bryophyllum*), de Malaxide (*Malaxis*), ou de Fougère (voir p. 247, fig. 87), par exemple, encore attenante à la tige, qui produit en certains points de sa surface des racines adventives et des bourgeons adventifs,

donnera une marcotte, si on la coupe au-dessous d'un de ces points. Il en sera de même d'une racine dans des conditions analogues, comme on le voit dans la Céphalanthère (*Cephalanthera*), dans l'Ophioglosse (*Ophioglossum*), etc.

**Bouturage.** — Une portion du corps végétal, incomplète à divers degrés, et qui doit, après sa séparation, se compléter par conséquent à divers degrés pour donner un individu nouveau, est une *bouture*, et l'opération qui la transforme en un individu complet un *bouturage*. Le développement dissocié de la Morelle tubéreuse, de la Ficaire et de bien d'autres plantes n'est qu'un bouturage naturel.

Il y a des boutures formées de deux des trois membres nécessaires au corps, et qui n'ont qu'à régénérer le troisième pour se compléter. Une branche feuillée, par exemple, détachée de la tige, n'aura qu'à produire des racines adventives à sa base pour devenir un individu complet. Une pareille bouture, nommée souvent *plançon*, ne diffère d'une marcotte que parce que les racines, au lieu de se former avant la séparation, ne se développent qu'après. D'autres sont constituées par un seul des trois membres fondamentaux : tige, feuille ou racine, et doivent sur celui-là régénérer les deux autres pour reproduire un individu complet. Enfin d'autres encore sont de simples fragments de l'un des trois membres, et sur ces fragments, qui peuvent être très petits, les membres doivent se régénérer tous les trois pour reformer un individu. Suivant la nature du membre ou du fragment de membre employé, on a des boutures de tiges, des boutures de feuilles, des boutures de racines.

La première sorte de boutures est la plus généralement employée. Dans les deux autres, il faut remarquer que la régénération peut être incomplète, et ne pas atteindre, par conséquent, le but qu'on se propose. Ainsi, par exemple, une feuille de Figuier élastique (*Ficus elastica*), de Hoyer charnu (*Hoya carnosus*), etc., détachée de la tige et dont le pétiole plonge dans l'eau, donne bien naissance à des racines adventives, mais comme elle ne produit pas de bourgeon adventif, et par conséquent pas de tige, elle se borne à entretenir sa vie pendant un temps plus ou moins long, sans parvenir à restaurer un individu complet.

Dans tous les cas, il est parfois nécessaire de prendre des précautions pour assurer la *reprise* des boutures. En premier lieu, il faut que la partie détachée soit conservée en bon état jusqu'à l'apparition, parfois assez lente, des racines adventives qui lui permettront de puiser elle-même sa nourriture dans le sol. On en empêche la dessiccation en maintenant la terre suffisamment humide, et en diminuant la déperdition d'eau par la transpiration et la chlorovaporisation. A cet effet, on supprime les feuilles le plus possible ; s'il s'agit d'un rameau feuillé, on couvre d'une cloche ou on maintient à l'obscurité. En second lieu, comme la chaleur hâte le développement des racines adventives, on fait les boutures en serre ou sur couche avec châssis. Pour les boutures de tiges, on coupe la branche en bas au-dessous d'un nœud, en haut au-dessus d'un bourgeon. En les plantant, on laisse ordinairement un ou deux bourgeons hors du sol, ou bien on les enterre complètement.

Quelle que soit la bouture, le premier phénomène qu'on y observe, avant la formation des racines adventives, est la cicatrisation de la plaie de section

Cette cicatrisation s'opère en même temps et de la même manière sur le corps du végétal au point où la bouture en a été séparée. Nous sommes donc amenés à étudier, d'une façon générale, le mécanisme de la cicatrisation des blessures.

**Mécanisme général de la cicatrisation des blessures (1).** — Parmi les tissus que la plaie a tranchés, il en est de vivants : épiderme, parenchymes, méristèmes secondaires, cellules génératrices, etc., et de morts : sclérenchyme, vaisseaux, tubes criblés, etc. Les premiers seuls peuvent participer à la cicatrisation, et le plus souvent, à l'exception de l'épiderme qui n'entre que rarement en jeu, ils y concourent tous.

Les cellules directement atteintes par la section meurent, et souvent avec elles plusieurs des assises sous-jacentes. L'abri qu'elles constituent en se desséchant suffit quelquefois à protéger l'organe, sans que les tissus vivants situés au-dessous aient besoin de se transformer. C'est le mode de cicatrisation le plus simple, tel qu'on l'observe par exemple dans les feuilles de Camélier (*Camellia*), d'Eranthème (*Eranthemum*), de Nivéole (*Leucoium*), d'Encéphalarte (*Encephalartos*), etc. On y voit parfois les cellules vivantes les plus externes contribuer à la cicatrisation en épaississant leurs membranes. Ainsi, dans les feuilles d'Orchidées, comme le Cymbide (*Cymbidium*), l'Épidendre (*Epidendron*), la Maxillaire (*Maxillaria*), etc., les cellules du parenchyme vert situées sous la plaie se décolorent et se couvrent de bandes réticulées.

Mais le plus souvent il y a régénération de tissus. Les cellules vivantes, situées à quelques rangées au-dessous de la blessure, se remplissent de protoplasme, redeviennent génératrices, se cloisonnent parallèlement à la surface de la plaie et produisent une lame de méristème, qui s'étend sur toute la section, interrompue çà et là par les éléments morts. Suivant la manière dont cette lame de méristème se comporte ensuite, on peut distinguer deux types de cicatrisation, reliés il est vrai par un grand nombre d'intermédiaires.

Souvent le cloisonnement tangentiel est peu abondant, exclusivement centripète, et les cellules formées se différencient aussitôt de l'extérieur à l'intérieur en une mince couche de liège (fig. 617, *A* et *B*), qui ferme la plaie et se relie latéralement au liège périphérique, s'il s'agit d'une tige ou d'une racine, à l'épiderme, s'il est question d'une feuille. Parmi les éléments morts qui percent cette couche, les fibres ainsi que les tubes criblés âgés et écrasés n'y apportent pas de perforations. Il en est autrement des tubes criblés jeunes et des vaisseaux, dont les calibres demeureraient béants, si les cellules parenchymateuses voisines ne s'y développaient à travers les punctuations et ne les bouchaient en définitive par des thylls subérisées (p. 641), qui complètent le liège de cicatrisation. Dans ce cas, la surface de la plaie se ferme en conservant son niveau et sa forme. Il en est ainsi dans beaucoup de tiges

(1) Trécul : *Reproduction du bois et de l'écorce* (Ann. des sc. nat., 3<sup>e</sup> série, XIX, 1853). — Crüger : *Botanische Zeitung*, 1860. — Prantl : *Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes* (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, I, 1874). — Stoll : *Ueber die Bildung des Kallus bei Stecklingen* (Bot. Zeitung, 1874). — Arloing : *Recherches anatomiques sur le bouturage des Cactées* (Ann. des sc. nat., 6<sup>e</sup> série, IV, 1876). — Kny : *Verdoppelung des Jahresrings* (Sitzungsber. der Gesell. naturf. Freund., Berlin, 1877). — Beinling : *Cohn's Beiträge*, III, 1879. — Bretfeld : *Ueber Vernarbung und Blattfall* (Jahrbücher für wiss. Botanik, XII, 1880). — Fränk : *Die Krankheiten der Pflanzen*, p. 96, Breslau, 1880.



herbacées : Bégonie (*Begonia*), Pogostème (*Pogostemon*), Cactées, etc., dans beaucoup de feuilles : Bégonie, Pépéromie (*Peperomia*), etc., et de tubercules : Morelle tubéreuse, Hélianthe tubéreuse, etc.

Ailleurs, au contraire, le cloisonnement des cellules génératrices est très abondant et produit un massif de méristème qui s'élève de plus en plus au-dessus de la surface de la plaie, et même la déborde tout autour en forme de bourrelet (fig. 617, *C* et *D*). Certaines de ses cellules externes font saillie en forme de papilles ou de poils, ce qui donne au bourrelet un aspect rugueux. D'abord homogène, cette masse de tissu nouveau se différencie plus tard. Ses assises externes meurent (*d*), et au-dessous d'elles il se forme une assise génératrice à jeu centripète (*s*) qui produit une couche de liège de plus en plus épaisse, raccordée tout autour avec le liège normal (fig. 617, *E*). En dedans, partout où le bourrelet de méristème recouvre des éléments morts : vaisseaux, fibres, etc., il produit aussi une couche de liège (fig. 617, *C*). Dans son épaisseur, il se différencie, soit tout entier en parenchyme, soit le plus souvent en un mélange de parenchyme et de faisceaux libéroligneux ramifiés et anastomosés, qui se rattachent sur les bords aux faisceaux libéroligneux du membre (fig. 617, *F*). Ce mode de cicatrisation, beaucoup plus compliqué que le précédent, peut en être distingué par la formation du bourrelet.

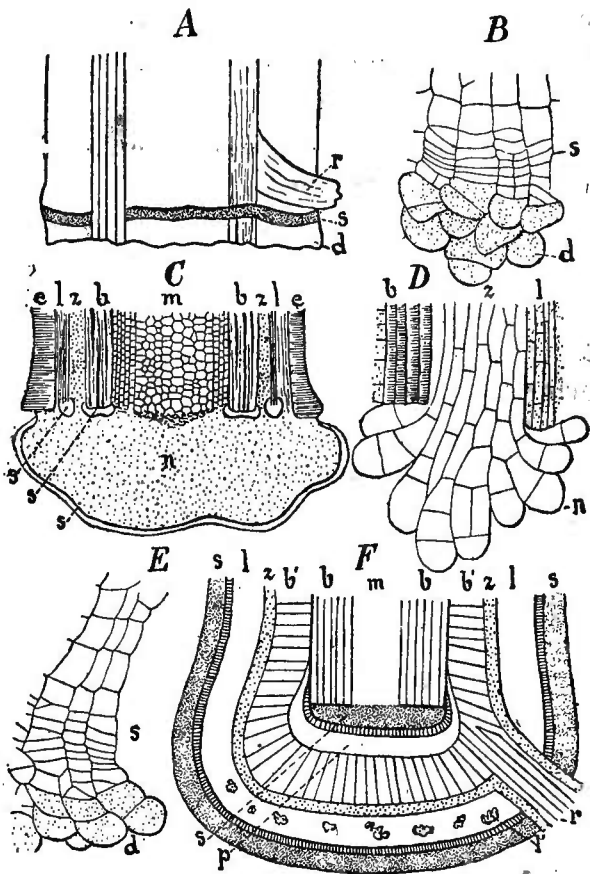


Fig. 617. — A, section longitudinale d'une bouture de tige de Bégonie (*Begonia fagifolia*), après 6 semaines. *d*, couche en voie de destruction ; *s*, liège de cicatrisation, traversant à droite la zone génératrice intercalée aux faisceaux, traversée à gauche par les faisceaux ; *r*, racine adventive. B, portion grossie de cette coupe, montrant les cellules en voie de destruction *d* et la couche génératrice du liège *s*. — C, section longitudinale d'une bouture de Kétnie (*Hibiscus reginæ*), après 32 jours ; *n*, bourrelet, recouvert en dehors, et en dedans contre le bois *b* et les fibres libériennes *l*, d'une couche de liège *s*. D, formation du bourrelet dans une bouture de 3 jours, aux dépens de la zone génératrice libéroligneuse *z*. E, formation du liège à la périphérie du bourrelet de 32 jours. F, section longitudinale d'une bouture d'un an de la même plante, montrant le plancher libéroligneux secondaire intercalé entre les deux couches de liège *s* (d'après Stoll).

Il y a donc, en résumé, trois modes de cicatrisation : 1° par simple dessiccation, avec ou sans modification préalable des cellules desséchées ; 2° par production de liège sans bourrelet ; 3° par formation d'un bourrelet.

Les blessures des feuilles se cicatrisent quelquefois par le premier mode, comme on l'a vu plus haut, quelquefois aussi par le troisième, comme dans la Gloxinie (*Gloxinia*), la Crassule (*Crassula*), la Joubarde (*Sempervivum*), la Jacinthe (*Hyacinthus*), etc. ; mais le plus souvent c'est par le second, bien que

le liège normal soit rare, comme on sait, dans les feuilles: Bégonie (*Begonia*), Bryophylle (*Bryophyllum*), Pépéromie (*Peperomia*), Clusie (*Clusia*), Clivie (*Clivia*), Aloès (*Aloe*), Agave (*Agave*), etc. Il est assez rare de voir l'épiderme contribuer à la formation du liège, comme dans la Clivie (*Clivia*), la Jacinthe (*Hyacinthus*), etc. Les plaies des tiges et des racines se cicatrisent ordinairement par le second mode quand elles sont herbacées, le plus souvent par le troisième quand elles sont ligneuses. C'est ce troisième mode qu'il y a lieu d'étudier de plus près.

**Cicatrisation avec bourrelet.** — Le bourrelet peut être produit à la fois par l'écorce, la moelle, les rayons médullaires, le parenchyme ligneux et libérien; l'épiderme lui-même contribue quelquefois à sa formation. Mais s'il s'agit d'une tige, ou d'une racine, pourvue de la propriété de former des tissus secondaires à l'aide d'une ou de deux assises génératrices, et que la section intéresse ces assises, c'est naturellement en elles que se trouvent les foyers principaux de la croissance et du cloisonnement cellulaire qui produit le bourrelet. Aussi les plaies qui, dans une tige de Dicotylédone ligneuse, mettent simplement à nu l'assise génératrice péridermique, ou l'assise génératrice libéroligneuse, sont-elles, de toutes, celles qui se cicatrisent le plus promptement.

Arrache-t-on le liège, par exemple, les cellules génératrices demeurées adhérentes à la tige se cloisonnent beaucoup plus rapidement qu'elles ne l'eussent fait sans cela et reforment bientôt en dehors un liège nouveau. C'est ce procédé de cicatrisation qu'on utilise, en définitive, dans l'exploitation du Chêne liège (voir p. 808).

Arrache-t-on sur une certaine étendue tout l'ensemble des tissus extérieurs à l'assise génératrice libéroligneuse, les cellules de cette assise demeurées adhérentes à la surface du bois se cloisonnent vers l'extérieur beaucoup plus vite que d'ordinaire, surtout en face des rayons médullaires qui contiennent des matériaux de réserve, et forment un épais manteau de méristème; celui-ci se différencie plus tard, dans sa région externe en liège qui se raccorde sur les bords de la plaie au liège normal, dans sa région interne en liber secondaire qui se raccorde au liber secondaire normal. Si, après la dénudation du bois, on pratique une entaille plus ou moins profonde dans ses couches externes, la formation du méristème sur les bords de l'entaille la surplombe de chaque côté et, si elle n'est pas trop large, se rejoint au-dessus d'elle en forme de pont. De plus, en même temps que le pont de méristème se différencie en liber vers l'extérieur, il produit du bois vers l'intérieur, bois qui se continue de chaque côté avec le bois secondaire normal. L'entaille est donc désormais enfermée dans le bois, et, par le nombre des couches annuelles qui la recouvrent, on peut en retrouver la date. Si dans l'entaille on enferme un objet quelconque, cet objet sera de même recouvert par le manteau de méristème et enfermé dans le bois.

Sur une tige ligneuse, si l'on détache tous les tissus extérieurs au bois, le long d'un cadre rectangulaire ou d'un anneau continu, on observe que la formation du méristème de cicatrisation n'est pas simultanée. Elle est plus précoce et beaucoup plus abondante en haut, où elle constitue un épais bour-

relet ; puis, elle s'avance peu à peu vers le bas en produisant souvent des traînées en forme de stalactites, qui rejoignent enfin le bord inférieur. Ce phénomène s'explique par la marche descendante de la sève élaborée, aux dépens de laquelle en définitive se constitue le bourrelet de méristème.

Si l'on racle la surface du bois pour enlever complètement les cellules génératrices et celles du méristème ligneux en voie de différenciation, la plaie ne se cicatrise pas. Dans les arbres et les arbustes, le parenchyme ligneux et notamment celui des rayons paraît donc incapable de repasser à l'état de méristème.

Il est souvent nécessaire, pour obtenir la cicatrisation de blessures un peu larges, d'empêcher la dessiccation de tuer le jeune méristème à ses débuts, ce qu'on fait en recouvrant la plaie d'une lame de métal bien assujettie.

Quand c'est une section transversale qui coupe à la fois sur leur tranche les deux zones génératrices, on voit se former sur ces tranches deux bourrelets qui se répandent peu à peu sur la section et se confondent en une masse qui la recouvre tout entière. A travers cette masse de méristème, la zone génératrice péridermique et la zone génératrice libéroligneuse se continuent l'une et l'autre horizontalement sans interruption ; en même temps qu'il se fait, à la surface du bourrelet, du liège qui se rattache tout autour au liège normal, il se fait donc aussi dans son épaisseur un plancher libéroligneux secondaire qui se raccorde latéralement avec le cylindre libéroligneux normal (fig. 617, F). S'il s'agit d'une section longitudinale axile, qui partage en deux une tige ou une racine, chaque moitié de zone génératrice se complète à travers le méristème de cicatrisation et désormais il se forme deux cylindres libéroligneux au lieu d'un.

Les marcottes et les boutures cicatrisent leur section comme il vient d'être dit. Dans les boutures, la cicatrisation précède toujours la formation des racines adventives et celles-ci sont toujours indépendantes du tissu cicatriciel. Elles se forment au sein des tissus normaux, comme il a été dit en son lieu (p. 783 et p. 863), et percent soit l'épiderme au-dessus de la cicatrice, soit le tissu cicatriciel lui-même. Il résulte de là que la formation des racines adventives est plus rapide quand la cicatrisation est simple, sans bourrelet, plus lente au contraire quand la cicatrisation est compliquée, avec bourrelet. Ainsi, par exemple, il suffit de trois jours à une bouture de *Pogostème* (*Pogostemon Patchouli*) pour produire des racines, tandis qu'il faut quinze jours à une *Passiflore* (*Passiflora*), davantage à une *Ketmie* (*Hibiscus*), plusieurs mois à des Conifères.

Les plaies laissées sur la tige par la chute des feuilles se cicatrisent quelquefois par simple dessiccation (Fougères, Orchidées, etc.), le plus souvent par une formation de liège sans bourrelet. On a vu plus haut que cette cicatrisation se trouve souvent opérée plusieurs mois d'avance, à l'exception toutefois des ouvertures ménagées dans le liège pour le passage des divers faisceaux libéroligneux (voir p. 866).

**Greffe.** — A l'étude de la cicatrisation se rattache directement celle de la greffe. La greffe n'est pas autre chose, en effet, qu'une cicatrisation en commun de deux plaies rapprochées au contact. On coupe une branche en

son milieu : écartées, les deux sections se cicatrisent séparément, comme il vient d'être dit ; rapprochées de nouveau et maintenues en contact intime, elles se cicatrisent ensemble, et rétablissent à travers le tissu cicatriciel les communications des deux parties. Dès lors, la moitié supérieure de la branche se trouve, comme on dit, greffée sur sa moitié inférieure. La partie enlevée, puis rapprochée, est le *greffon* ; la partie fixe est le *sujet*. On voit de suite que c'est dans les plantes qui cicatrisent leurs plaies avec bourrelet que la greffe réussira le mieux : les deux méristèmes surabondants se presseront, se pénétreront l'un l'autre et se confondront en un méristème commun. Celui-ci, n'étant pas exposé au contact de l'air, ne produira pas de couche de liège, si ce n'est sur ses bords, mais se différenciera totalement en parenchyme et en faisceaux libéroligneux qui, se reliant de chaque côté au système normal, rétabliront les communications entre les deux parties. Si la branche possède une assise génératrice libéroligneuse, cette assise se rejoint à travers le méristème cicatriciel et désormais le liber et le bois secondaires se forment de la même manière au-dessus et au-dessous de la jonction, tout comme avant la séparation.

La greffe étant une association par juxtaposition (voir p. 77), il n'y a en aucun point mélange de propriétés entre les parties soudées, et il est toujours possible de tracer, entre les cellules du tissu cicatriciel, la ligne de séparation du greffon et du sujet.

La greffe peut avoir lieu, non seulement entre parties de la même plante, mais entre plantes différentes de la même espèce. Elle réussit aussi en général entre espèces du même genre, comme on le voit pour les Rosiers (*Rosa*), et assez souvent entre genres d'une même famille, entre le Poirier (*Pirus*) et le Coignassier (*Cydonia*), par exemple, entre le Prunier (*Prunus*) et l'Amandier (*Amygdalus*), etc. Il arrive même quelquefois qu'elle réussit mieux entre végétaux plus éloignés qu'entre plantes plus voisines. Ainsi la greffe du Poirier (*Pirus*) sur le Pommier (*Malus*) reprend mal et périt après un ou deux ans, tandis qu'elle réussit très bien sur le Néflier (*Mespilus*) et même sur l'Aubépine (*Crataegus*). Il est nécessaire aussi qu'il y ait analogie dans le mode de végétation des deux plantes qu'on se propose d'unir.

Pour greffer, la condition générale est d'établir entre le greffon et le sujet le contact le plus intime et le plus étendu, et surtout de disposer les choses de manière que la juxtaposition ait lieu par les tissus les plus vivants, notamment par les assises génératrices qui sont, comme on l'a dit plus haut, les foyers les plus actifs de production du bourrelet cicatriciel. Suivant les cas, cette condition peut être satisfaite de bien des manières différentes ; on en trouvera le détail dans les traités d'horticulture. Bornons-nous ici à caractériser les types autour desquels se groupent tous les procédés particuliers. Il y en a trois : la *greffe par approche*, la *greffe de rameaux*, la *greffe de bourgeons*.

La *greffe par approche* se fait entre tiges de plantes voisines, ou entre branches encore attachées à la tige. On les juxtapose, après avoir pratiqué aux points de contact des incisions ou des entailles de diverse forme, et on les maintient accolées par une ligature. Une fois la cicatrisation commune ache-

vée, les deux plantes se trouvent unies par leur système libéroligneux et, au point de vue du transport des liquides et des substances plastiques, n'en font plus qu'une. Cette greffe par approche est fréquente dans la nature ; on l'observe souvent dans les forêts, soit entre branches du même arbre, soit entre arbres différents de même espèce, plus rarement entre arbres d'espèces et même de genres différents. Amenés par le fait de leur croissance à se presser l'une contre l'autre, deux branches se sont usées, blessées au point de contact, puis la cicatrisation s'est faite en commun et la greffe a eu lieu. Ce contact, cette blessure et cette greffe consécutive peuvent s'opérer aussi dans le sol entre les racines enchevêtrées de plantes voisines ; la chose est plus fréquente qu'on ne croit. Une fois la greffe réalisée, on peut couper l'une des branches au-dessous du point d'union, elle demeurera nourrie par l'autre ; elle sera devenue par là un greffon et l'autre un sujet. Dans ce dernier cas, la greffe ressemble au marcottage.

La *greffe de rameaux* consiste à détacher d'une plante un rameau encore herbacé ou déjà ligneux et à le porter sur un sujet avec les précautions nécessaires pour qu'il reste vivant pendant le temps exigé pour la formation du tissu cicatriciel commun et l'établissement des communications libéroligneuses. La greffe de rameaux ressemble, comme on voit, au bouturage de branches. Pour établir les contacts, on taille en biseau la partie inférieure du greffon et on l'introduit dans une fente pratiquée dans l'écorce du sujet et pénétrant jusqu'au bois, ou dans une fente obtenue en écartant du bois toute la couche de tissus extérieure à l'assise génératrice ; dans l'un et l'autre cas, les assises génératrices du greffon et du sujet sont mises en contact intime : c'est la *greffe en fente*. Si l'on fait une section transversale de la tige du sujet et qu'on fixe de la sorte tout autour du bois un certain nombre de greffons, la *greffe en fente* devient une *greffe en couronne*. La greffe de rameaux peut se faire aussi bien sur racine que sur tige. La base du greffon, se trouvant alors près de la terre ou même enterrée, produit quelquefois des racines adventives, qui nourrissent en partie le greffon par lui-même ; si la racine du sujet s'atrophie, le greffon, désormais nourri uniquement par ses propres racines, *affranchi*, comme on dit, devient une marcotte.

La *greffe de bourgeons* se fait en transportant sur le sujet un simple bourgeon, détaché avec une plaque plus ou moins large comprenant tous les tissus extérieurs à l'assise génératrice de la branche qui le porte. On applique cette plaque contre la surface externe du bois du sujet, préalablement mise à nu. Les deux assises génératrices, accolées ainsi l'une à l'autre par toute la surface, se soudent facilement et, quand le bourgeon s'épanouit, il tire sa nourriture directement du sujet. Si la plaque est détachée en forme d'anneau sur toute la périphérie de la branche, on dénude également, sur toute la périphérie et sur la même longueur, le bois du sujet, et l'on applique le cylindre creux du greffon sur le cylindre plein du sujet : c'est la *greffe en flûte*. Si la plaque détachée est rectangulaire ou en forme d'écusson, on pratique sur le sujet deux incisions en T, on décolle les deux lèvres d'avec le bois, on insinue l'écusson dans l'entaille en l'appliquant contre le bois, on referme les lèvres au-dessus de lui, et on les maintient par une ligature : c'est la *greffe en écus-*

son, celle de toutes qui est le plus fréquemment appliquée. Au printemps, le bourgeon s'épanouit aussitôt ; à l'automne, il demeure inactif tout l'hiver et ne s'ouvre qu'au printemps suivant.

Comme on peut appliquer sur le même sujet et nourrir par la même racine autant de greffons différents qu'on voudra, comme ensuite on peut, sur chaque branche de ces greffons, appliquer de nouveaux greffons, qui à leur tour peuvent en porter d'autres, on arrive à réaliser de la sorte les associations les plus complexes et les plus singulières.

**Caractère général de la multiplication par marcottage, bouturage et greffe.**

— Le marcottage, le bouturage et la greffe ne font en somme que séparer une partie du corps vivant d'une plante, pour la nourrir soit indépendamment (marcottage, bouturage), soit en parasite sur une autre plante (greffe). Par là, cette partie n'acquiert ni ne perd aucun caractère ; elle garde toutes les propriétés qu'elle possédait quand elle faisait partie de l'ensemble d'où on l'a séparée, c'est-à-dire tous les caractères de la plante que cet ensemble représente. En multipliant ainsi la plante, on la conserve donc simplement avec toutes ses propriétés, même les plus délicates, telle en un mot qu'elle a été formée dans l'œuf. On fait des individus nouveaux et on les multiplie à l'infini, mais c'est toujours la même plante. Ce sont des moyens précieux de fixer et de conserver toutes les variations introduites une fois dans l'œuf, précisément parce qu'ils sont hors d'état d'introduire la moindre variation nouvelle.

## § 6

### Développement de la plante à partir de l'état adulte.

#### Maintien, dépérissement, mort.

**Plantes monocarpiques.** — Parvenue à l'état adulte, la plante a, suivant les cas, un sort très différent. Tantôt les réserves accumulées dans son corps pendant son développement émigrent en totalité dans ses graines ; en même temps qu'elle mûrit ses fruits, elle meurt d'épuisement. Les plantes qui ne fleurissent et ne fructifient ainsi qu'une seule fois sont dites *monocarpiques* (p. 28). Suivant que leur développement exige une, deux, ou un plus grand nombre d'années, on les dit *annuelles*, *bisannuelles*, *pluriannuelles*.

**Plantes polycarpiques.** — Tantôt une partie seulement des réserves émigrent dans les graines ; le reste demeure dans le corps de la plante, qui persiste après la dissémination des graines, pour fleurir de nouveau plus tard et se conserver de même après chaque floraison. La plante est dite *polycarpique* ou *vivace* (p. 28). La persistance est totale, si les réserves demeurent distribuées dans toute l'étendue du corps, comme dans les végétaux ligneux ; les pédicelles floraux périssent seuls après la maturation des graines. Elle n'est que partielle, si les réserves s'accumulent dans certaines parties du corps, tout le reste disparaissant après chaque floraison.

Suivant la nature et la disposition des parties qui meurent et de celles qui persistent, la plante ne fait que se conserver, sans se multiplier, ou bien au contraire se multiplie, en même temps qu'elle se conserve. Dans la Tulipe

(*Tulipa*), par exemple, il ne subsiste de la plante, après la première floraison, comme après toutes les floraisons suivantes, qu'un bourgeon situé à l'aisselle de l'écaille supérieure du bulbe. L'année suivante, ce bourgeon, qui est une bouture, devenu bulbe à son tour, fleurit au sommet et périt en ne laissant de même qu'un bourgeon. Il n'y a jamais de la plante vivace qu'un individu à la fois (voir p. 313, fig. 125 et p. 955). Dans la Morelle tubéreuse (*Solanum tuberosum*) ou Pomme de terre, au contraire, il subsiste de la plante, après chaque floraison, un plus ou moins grand nombre de bourgeons terminaux isolés, boutures qui se développent au printemps prochain en autant d'individus nouveaux. La plante vivace est représentée par un nombre d'individus d'autant plus considérable qu'elle est plus âgée. Dans tous les cas, la plante vivace se maintient à l'état adulte exactement par le même procédé qu'elle a employé pour y parvenir, comme il a été dit p. 954.

Si la plante vivace végète horizontalement à la surface ou à l'intérieur du sol, ou si ses parties dressées dans l'air meurent à chaque saison, en un mot si elle conserve à toute époque ses mêmes relations avec le sol où elle puise sa nourriture, elle ne meurt jamais (Fraisier, Morelle tubéreuse, etc). Si au contraire, comme dans les arbres, elle élève de plus en plus ses branches dans l'air, et plonge de plus en plus ses racines dans le sol, la distance entre les poils radicaux et les feuilles croît indéfiniment, le trajet des sucs nourriciers dans les deux sens devient de plus en plus long et difficile. De là, d'abord un ralentissement progressif de l'énergie végétative et finalement la mort. A moins que, naturellement ou par l'action de l'homme, quelque branche, ramenée à la surface du sol, n'y prenne racine et ne devienne ainsi l'origine d'une nouvelle série de développements ascensionnels.

Cette mort naturelle des arbres est quelquefois devancée dans la nature par une mort accidentelle due à des causes mécaniques. A partir d'un certain âge, il arrive souvent que le cœur du bois (p. 819) se détruit progressivement du centre à la périphérie ; la tige, de plus en plus évidée, devient de moins en moins capable de résister au poids toujours croissant de son branchage. Elle se rompt enfin, et l'édifice tombe en ruines. S'il n'arrive pas alors que quelque branche prenne racine sur le sol, ou que le tronc brisé produise des bourgeons adventifs, la plante meurt. Mais souvent quelqu'un de ces débris se complète, la plante continue de vivre et même se multiplie. On voit, en somme, que la mort d'une plante polycarpique est un accident assez rare dans la nature.

## CHAPITRE II

### DÉVELOPPEMENT DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

Sachant, par le Ch. V, § 12, du Liv. I et par le Ch. V, § 4, du Liv. II, comment l'œuf se forme chez les Phanérogames, sachant aussi, par le Ch. I du Livre III, comme il s'y développe d'abord en un embryon dans la graine, puis en une plante adulte à la suite de la germination de cette graine, nous devons maintenant refaire cette double étude pour les Cryptogames vasculaires. A cet effet, nous prendrons pour type la division la plus nombreuse et la plus répandue de ce groupe, celle des Fougères. Il suffira de quelques mots ensuite pour indiquer comment les choses se passent dans les autres divisions et en même temps pour comparer et rattacher les Cryptogames vasculaires aux Phanérogames (1).

#### SECTION I

##### FORMATION DE L'OEUF CHEZ LES FOUGÈRES.

La formation de l'œuf des Fougères comprend deux phases successives, séparées souvent par un long temps de repos. La plante adulte produit d'abord et met en liberté des cellules spéciales que, pour nous conformer à l'usage, nous nommerons des *spores*. Puis ces spores germent, et donnent naissance chacune à un petit corps lamelliforme ou *prothalle*. C'est sur ce prothalle, enfin, que l'œuf se forme et qu'il se développe en embryon (2).

#### § 1

##### Formation des spores.

**Sores, sporanges et spores.** — Les spores des Fougères sont renfermées

(1) Pour l'indication des sources relatives aux chapitres II, III et IV, je renvoie le lecteur aux livres I, II et III de la *Botanique spéciale*.

(2) C'est très improprement que les cellules profondément différenciées qui engendrent les prothalles sont désignées sous le nom de *spores*. En germant, elles produisent, en effet, non pas un individu pareil à celui qui les a formées, comme les vraies spores (p. 26), mais seulement un corps rudimentaire très différent du premier, dont il est le complément indispensable, puisqu'il est destiné à produire les œufs et à alimenter leurs premiers développements. Dans sa totalité, la plante est donc coupée ici en deux tronçons, un grand tronçon végétatif et un petit tronçon reproducteur; les cellules en question établissent simplement le passage entre les deux tronçons: ce sont, si l'on veut, des spores de passage. Mais il vaudrait mieux leur donner un nom spécial; il y a quatre ans que, dans mon Cours du Museum, j'ai proposé de les nommer *diodes* (de  $\delta\iota\omicron\delta\omicron\varsigma$ , passage). La cavité qui les renferme serait alors un *diodange*.



en grand nombre dans des sacs pédicellés, ou *sporangies*, ordinairement groupés à la face inférieure des feuilles et sur les nervures. Chaque groupe de sporangies est un *sore*. Quelquefois nu, comme dans le Polypode (*Polypodium*), l'Osmonde (*Osmunda*), etc., le sore est le plus souvent protégé par une excroissance membraneuse de l'épiderme, sorte de poil écailleux, qu'on nomme *indusie* (fig. 618).

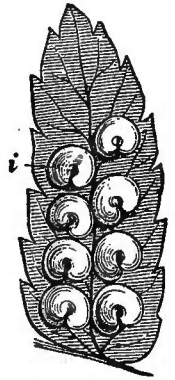


Fig. 618. — Face inférieure d'un segment du limbe foliaire de l'Aspide (*Aspidium Filix-mas*), avec huit sores indusiés *i*.

La paroi du sporange mûr (fig. 619) ne comprend qu'une seule assise de cellules, dont une rangée, ordinairement située dans le plan méridien du sporange, où elle s'étend sur la plus grande partie de la circonférence, se développe autrement que les autres. Elles sont plus grandes et proéminent au dehors; leur membrane s'épaissit, se cutinise et se colore fortement en fer à cheval sur la face interne et sur les faces latérales en contact, en demeurant minces sur la face extérieure convexe; elles constituent ce qu'on appelle l'*anneau*. En se desséchant, ces cellules se contractent davantage sur la face externe; l'*anneau* cherche par conséquent à se redresser et par là déchire la paroi du sporange perpendiculairement à sa propre direction, c'est-à-dire le plus souvent suivant l'équateur. Les spores se trouvent de la sorte projetées

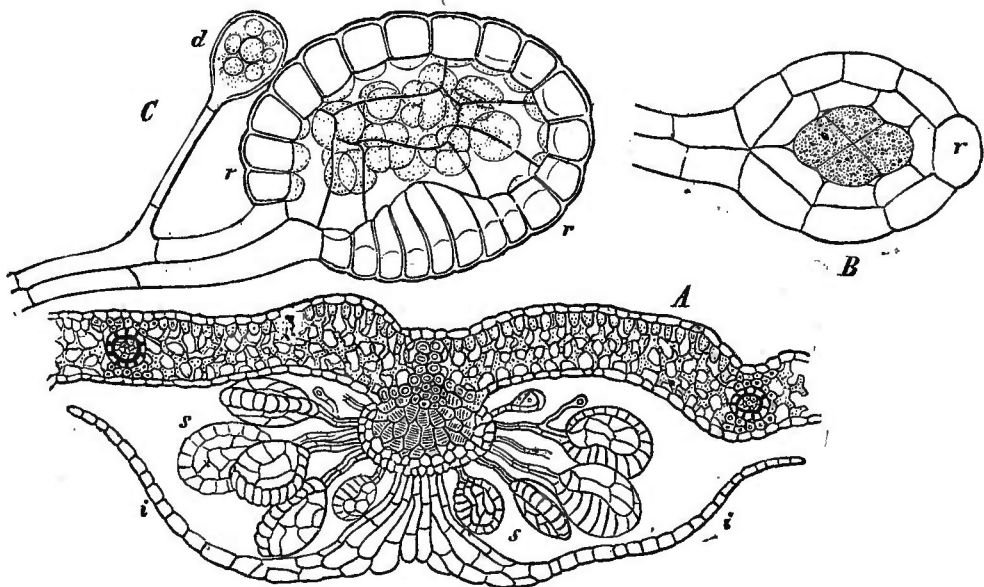


Fig. 619. — Aspide fougère-mâle (*Aspidium Filix-mas*). *A*, section transversale de la feuille, passant par un sore avec ses sporanges *s* et son indusie *i*. *B*, jeune sporange dont l'anneau *r* est perpendiculaire au plan de la figure; à l'intérieur, quatre cellules nées de la division de la cellule centrale. *C*, sporange presque mûr, vu de côté; *r*, anneau; à l'intérieur, les spores qui viennent de se former; *d*, poil sécréteur.

vers le bas et tombent à la surface du sol. Ce sont de simples cellules. Leur membrane, tout entière cutinisée, est partagée en deux couches, dont l'externe, diversement colorée, est souvent munie d'épaississements variés. Leur protoplasme contient diverses matières de réserve et quelquefois de la chlorophylle (Osmondacées, Hyménophyllées).

**Développement du sporange et des spores.** — Le sporange naît du développement particulier d'une cellule de l'épiderme; il a donc la valeur morpho-

logique d'un poil. Des cellules voisines se développent d'ailleurs souvent en poils ordinaires, qui entrent avec les sporanges dans la composition du sore et qu'on appelle des *paraphyses*. Pour produire un sporange (fig. 620), la

cellule épidermique se prolonge d'abord au dehors en formant une papille, dont la partie saillante se sépare de la base par une cloison transversale. La cellule ainsi séparée se divise de nouveau par une cloison transversale (a): la cellule inférieure, prenant de nouvelles cloisons transversales et longitudinales, donne naissance au pédicelle, formé le plus souvent de trois rangées de cellules; la cellule supérieure est la cellule mère du sporange.

Par quatre cloisons obliques successives (a, c, d, e), elle produit quatre cellules externes aplaties et une cellule centrale tétraédrique. Les premières s'accroissent suivant le rayon et se divisent de nouveau une ou deux fois par une cloison tangentielle; elles forment ainsi la paroi du sporange, composée de deux ou trois assises (f). Certaines des cellules de l'assise externe continuent de se diviser par des cloisons parallèles entre elles et perpendiculaires à la surface, dépassent le niveau des autres et forment l'anneau, qui n'acquiert que plus tard ses caractères définitifs (i). La cellule tétraédrique centrale se divise en deux à plusieurs reprises (g, h) et produit ainsi les cellules mères des spores,

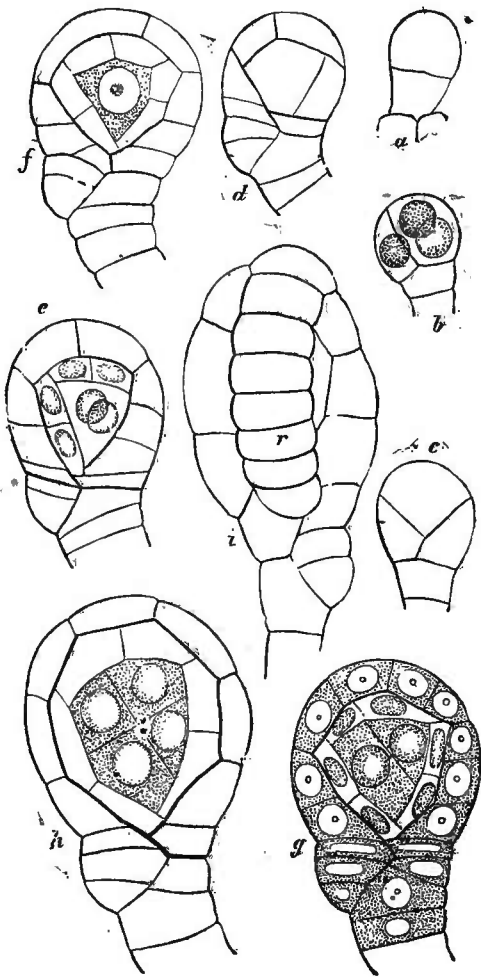


Fig. 620. — Formation du sporange de la Doradille (*Asplenium Trichomanes*). a-h, états successifs; en i, on voit l'anneau r; ailleurs, il est contenu dans le plan des figures (Sachs).

le plus souvent au nombre de seize. A ce moment, l'assise interne de la paroi, ou les deux assises internes s'il y en a trois, se détruisent; leurs membranes dissoutes et leurs contenus se confondent en un liquide granuleux qui isole les cellules mères d'avec la paroi et dans lequel les spores vont puiser les éléments de leur formation et de leur croissance.

Chaque cellule mère divise deux fois de suite son noyau, puis se cloisonne simultanément en quatre, comme il a été dit à la p. 580, fig. 392. Les cloisons s'épaississent, puis leur lame moyenne se gélifie et se dissout, isolant ainsi les spores, enveloppées chacune par la couche interne qui leur forme une membrane propre. Celle-ci s'épaissit ensuite, à mesure que les spores s'accroissent aux dépens du liquide où elles nagent; plus tard, elle se dédouble en deux couches différenciées, comme on l'a vu plus haut. Arrivées ainsi à maturité, les spores sont disséminées par la rupture de la paroi du sporange, comme il a été expliqué.

Remarquons, en terminant, la profonde analogie qui existe entre la forma-

tion des spores des Fougères et celles des grains de pollen des Phanérogames. La différence principale est que le sac pollinique a la valeur d'une émergence, tandis que le sporange des Fougères n'est qu'un poil. Mais cette différence est sans importance ; elle s'efface d'ailleurs chez d'autres Cryptogames vasculaires, comme le Lycopode (*Lycopodium*), l'Isoète (*Isoetes*), la Sélaginelle (*Selaginella*), où le sporange a également la valeur d'une émergence.

## § 2.

### Formation de l'œuf.

**Germination des spores et développement du prothalle.** — Sur le sol, la spore germe après un temps de repos plus ou moins long. Tout d'abord la membrane albuminoïde produit une nouvelle couche de cellulose qui tapisse la couche ancienne complètement cutinisée. Puis celle-ci se déchire et, à travers la fente, la nouvelle membrane cellulosique se développe en un tube court, bientôt pourvu de chloroleucites, et cloisonné transversalement. A mesure qu'elle s'allonge, l'extrémité de ce tube s'élargit de plus en plus, se divise par des cloisons longitudinales et obliques, et forme enfin une lame verte d'abord triangulaire, plus tard échancrée en avant en forme de cœur ou de rein : c'est le *prothalle*. Il est étroitement appliqué contre la terre humide, dans laquelle les cellules de sa face inférieure se prolongent en un grand nombre de poils absorbants. En arrière de l'échancre, se voit un coussinet formé de plusieurs épaisseurs de cellules ; partout ailleurs, le prothalle n'a qu'un seul plan de cellules. Le coussinet se prolonge quelquefois d'un bout à l'autre du prothalle en formant une sorte de nervure médiane, comme dans l'Osmonde (*Osmunda*).

C'est aussi sur cette face inférieure qu'on voit naître des proéminences de deux sortes, dont le concours est nécessaire à la formation de l'œuf : les unes, plus précoces, situées en grand nombre dans toute la région postérieure et latérale, jouent le rôle mâle et sont appelées *anthéridies* ; les autres, plus tardives, disposées en petit nombre sur le coussinet voisin de l'échancre antérieure, jouent le rôle femelle et sont nommées *archégones*. Quand le prothalle est insuffisamment nourri, il demeure plus petit, ne prend ni échancre, ni bourrelet et ne forme que des anthéridies (fig. 621, A).

**Formation et déhiscence de l'anthéridie : anthérozoïdes.** — L'anthéridie naît, comme un poil, de la proéminence d'une cellule du prothalle sur sa face inférieure (fig. 621). La partie saillante se sépare par une cloison transversale et s'arrondit en hémisphère. Puis il s'y fait une cloison en forme de dôme, qui la divise en une cellule interne hémisphérique et une cellule externe en forme de cloche ; cette dernière se partage ensuite, par une cloison transversale annulaire, en une cellule supérieure en forme de couvercle et une cellule inférieure en forme de tore : Ptéride (*Pteris*), Cératoptéride (*Ceratopteris*), Aneimie (*Aneimia*), etc. Ce couvercle et ce tore, pourvus tous deux de chloroleucites appliqués contre leur face interne, constituent ensemble la paroi de l'anthéridie (fig. 621, B). Ailleurs, cette paroi, toujours formée d'une seule assise,

procède d'un cloisonnement un peu différent, mais ce n'est pas ici le lieu d'insister sur ces différences. La cellule centrale se divise, par des cloisons transversales et longitudinales, en petites cellules munies d'un volumineux noyau et dont chacune produit un *anthérozoïde*. A cet effet, le noyau se courbe d'abord en arc, puis s'allonge en hélice et en même temps s'amincit en une bandelette spiralée. Le protoplasme central,

entouré par cette bandelette, s'épuise et se réduit à quelques granules amylicés; le protoplasme pariétal qui enveloppe le noyau se divise en un certain nombre de minces filaments attachés par un bout à cette bandelette.

Arrivée à maturité, l'anthéridie absorbe de l'eau, qui la gonfle et détache le couvercle. Les cellules mères des anthérozoïdes, déjà isolées par la dissolution des lamelles moyennes des cloisons et arrondies, s'échappent par l'ouverture (fig. 621, *B*); leur membrane se dissout aussitôt dans l'eau, et chacune d'elles met en liberté son anthérozoïde, qui se déploie dans le liquide ambiant, y prend sa forme définitive et s'y meut rapidement (*a*).

C'est un ruban spiralé, enroulé

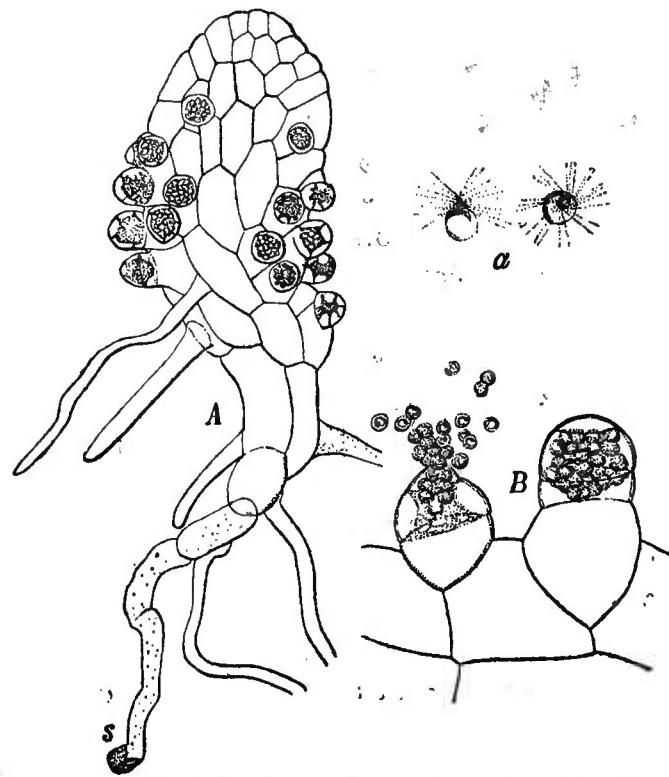


Fig. 621. — Formation des anthéridies sur le prothalle de la Pteride (*Pteris aquilina*). A, prothalle dépourvu de coussinet; s, spore. B, anthéridie, fermée à droite, ouverte à gauche; a, anthérozoïdes libres (d'après Thuret).

deux ou trois fois en tire-bouchon; son extrémité antérieure amincie porte de nombreux cils vibratiles; son extrémité postérieure, plus épaisse, traîne d'abord après elle une vésicule contenant des granules amylicés; mais cette vésicule ne tarde pas à se détacher et le filament spiralé continue seul sa course. Sa translation est accompagnée d'une rotation autour de l'axe et l'anthérozoïde se visse pour ainsi dire dans le liquide. La vésicule n'est autre chose que le protoplasme central de la cellule mère, dont le noyau est devenu le ruban spiralé et le protoplasme pariétal les cils vibratiles. La formation de l'anthérozoïde des Fougères offre donc, comme il a été dit à la page 574, un exemple de rénovation partielle (voir aussi la fig. 385, *e*).

**Formation et débiscence de l'archégone : oosphère.** — Comme l'anthéridie, l'archégone procède d'une cellule de la face inférieure du prothalle, mais sa formation est toujours localisée à la surface du coussinet. Cette cellule proémine au dehors et se divise en trois par deux cloisons transversales. La cellule inférieure demeure stérile et correspond à la cellule basilaire de l'anthéridie; la moyenne est la cellule centrale de l'archégone; la supérieure se divise par deux cloisons longitudinales en croix, puis par des cloisons trans-

versales, et produit enfin le col de l'archégone, qui consiste en quatre séries de cellules se touchant suivant l'axe (fig. 622).

La cellule centrale se divise ensuite par une cloison transversale en deux portions inégales : l'inférieure, plus grande, d'abord discoïde, s'arrondit plus tard et constitue l'oosphère ; la supérieure, plus petite, s'accroît vers le haut entre les quatre rangées de cellules du col, qu'elle dissocie, et en même temps son noyau se divise une ou deux fois, de manière à produire deux à quatre noyaux superposés. Finalement, cette cellule de canal se détruit en gélifiant sa membrane ; la substance mucilagineuse ainsi formée se gonfle, écarte les cellules terminales du col, s'échappe brusquement au dehors et s'arrondit en une gouttelette, qui demeure en face de l'ouverture, prolongée à travers le col et jusqu'à l'oosphère par un filet gélatineux. Du même coup, le corps protoplasmique de l'oosphère se trouve dénudé par en haut, où il présente une tache claire, et devient en ce point accessible du dehors.

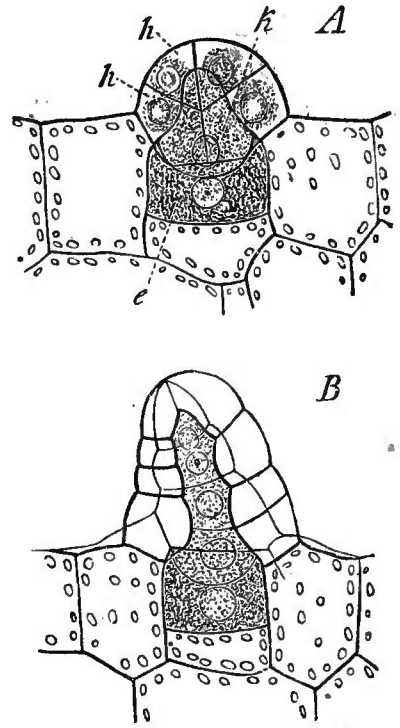


Fig. 622. — Formation de l'archégone sur le prothalle de la Ptéride (*Pteris serrulata*). e, oosphère ; k, cellule de canal ; h, h, col (d'après Strasburger).

**Fécondation et formation de l'œuf.** — Dans l'eau qui baigne la surface du sol, sous le prothalle, nagent déjà en tous sens de nombreux anthérozoïdes, au moment où les cols des archégonies viennent s'y ouvrir et y suspendre comme des bouées leurs gouttes de mucilage. Retenus en foule par ces gouttelettes, pris au piège en quelque sorte en face du col, ils suivent le chemin tracé par le cordon gélatineux, traversent le col et arrivent à l'oosphère ; l'un d'eux au moins y pénètre à l'endroit de la tache claire, et s'y perd en confondant sa substance, noyau et protoplasme, avec la substance, noyau et protoplasme, de l'oosphère. Le noyau s'unit au noyau, le protoplasme au protoplasme, et l'œuf ainsi formé s'enveloppe aussitôt d'une membrane de cellulose, pendant que s'oblitére le col de l'archégone.

**Formation de l'œuf chez les autres Cryptogames vasculaires.** — Chez beaucoup d'autres Cryptogames vasculaires, l'œuf se forme, à de très légères différences près, comme chez les Fougères, c'est-à-dire sur un prothalle qui produit à la fois les anthéridies et les archégonies, qui est *monoïque* : Marattia (*Marattia*), Ophioglosse (*Ophioglossum*), Prêle (*Equisetum*), Lycopode (*Lycopodium*), etc. Pourtant, quelques-unes de ces plantes ont deux sortes de prothalles : les uns, plus petits, ne portant que des anthéridies, sont mâles ; les autres, plus grands, ne portant que des archégonies, sont femelles. En un mot, il y a *diœcie*, sans que les spores qui produisent les prothalles mâles et les prothalles femelles cessent pourtant d'être de tout point semblables (la plupart des Prêles, etc.). Toutes ensemble, ces Cryptogames vasculaires peuvent donc être nommées *isosporeés*.

Chez d'autres, non seulement cette différenciation des prothalles s'accuse davantage, mais encore elle retentit jusque sur les spores dont ils dérivent. La plante adulte produit alors deux sortes de spores : les unes plus petites, ou *microspores*, forment les prothalles mâles ; les autres plus grandes, ou *macrospores*, engendrent les prothalles femelles : Pilulaire (*Pilularia*), Marsilie (*Marsilia*), Salvinie (*Salvinia*), Azolle (*Azolla*), Sélaginelle (*Selaginella*), Isoète (*Isoetes*). Toutes ces Cryptogames vasculaires peuvent être dites *hétérosporées*. En même temps, les prothalles des deux ordres se réduisent beaucoup, demeurent rudimentaires et sortent à peine ou même ne sortent pas du tout de la spore qui les a formés. Dans les Isoètes (*Isoetes*), par exemple, la microspore en germant se partage par une cloison en deux cellules très inégales ; la petite reste stérile et représente à elle seule la portion végétative du prothalle mâle ; la grande se cloisonne et produit l'anthéridie, avec les anthérozoïdes, qui s'échappent par une déchirure de la membrane. De même, la macrospore en germant se cloisonne dans les trois sens et produit un tissu incolore qui la remplit complètement : c'est le prothalle femelle, qui se gonfle et fait éclater la membrane en un point ; sur cette place, mise à nu, se forme bientôt un archégone aux dépens d'une cellule périphérique, comme il a été expliqué pour les Fougères.

**Comparaison de la formation de l'œuf chez les Cryptogames vasculaires et chez les Phanérogames.** — Ces Cryptogames vasculaires hétérosporées nous mènent directement aux Phanérogames.

Considérons d'abord les Gymnospermes. Leurs grains de pollen sont en réalité des microspores. Ils naissent, en effet, dans le sac pollinique, qui est une émergence foliaire, comme les microspores dans le microsporange d'un Isoète ou d'une Sélaginelle, qui est également une émergence foliaire. En germant, ils se comportent aussi, tout d'abord, comme les microspores d'Isoète, découpant une petite cellule stérile, qui représente la portion végétative du prothalle mâle, et développant la grande ; la seule différence est que cette grande cellule, au lieu de produire des anthérozoïdes et de les mettre en liberté, s'allonge en un tube dont l'extrémité se met directement en rapport avec l'oosphère. Les anthérozoïdes sont donc supprimés : d'où un raccourcissement tardif dans la marche du phénomène. Du même coup, la formation de l'œuf, qui exigeait l'intervention de l'eau, qui était aquatique chez les Cryptogames vasculaires, devient aérienne chez les Phanérogames.

D'autre part, dans le nucelle des Gymnospermes, qui est une émergence foliaire, tout se passe comme dans le macrosporange d'un Isoète ou d'une Sélaginelle, qui est aussi une émergence foliaire. Les cellules mères des sacs embryonnaires y prennent naissance, en effet, comme les cellules mères des macrospores ; et, si l'une d'elles étouffe les autres et parvient seule à maturité, c'est là un fait qui se présente aussi dans les macrosporges (Isoète, Sélaginelle, etc.). Le sac embryonnaire se comporte comme une macrospore d'Isoète, se remplissant d'un prothalle femelle, nommé provisoirement endosperme (p. 410), lequel produit des archégonies, nommés provisoirement corpuscules (p. 410). La rosette du corpuscule est le col de l'archégone ; la petite cellule, qui se détruit en dissociant la rosette et ouvrant l'accès à l'oo-

sphère, est la cellule de canal : l'analogie est complète. Il y a seulement cette différence, que la cellule mère du sac embryonnaire, au lieu de se diviser en quatre cellules filles, dont une seule parfois se développe, il est vrai, en une macrospore (Pilulaire, Salvinie, etc.), ne se cloisonne pas et devient directement le sac embryonnaire. C'est un raccourcissement précoce, qui a pour effet, en supprimant les macrospores, de maintenir le prothalle femelle en place dans le tissu de la plante mère.

Deux raccourcissements dans la formation de l'œuf, le premier dans l'appareil mâle, très tardif, n'intervenant qu'après la germination de la microspore, pour supprimer les anthérozoïdes ; le second dans l'appareil femelle, très précoce, frappant la cellule mère des macrospores en supprimant celles-ci et en empêchant du même coup la mise en liberté du prothalle correspondant : c'est à quoi se réduit, en définitive, la différence entre les Gymnospermes et les Cryptogames vasculaires. On peut la résumer en disant que les Gymnospermes sont des Cryptogames vasculaires hétérosporées à prothalle femelle inclus dans la plante adulte ; c'est cette inclusion qui exige la suppression des anthérozoïdes et par suite l'abouchement direct du prothalle mâle avec l'oosphère.

Le passage des Cryptogames vasculaires aux Gymnospermes une fois bien compris, il suffit de se rappeler que les Angiospermes diffèrent des Gymnospermes par deux nouveaux raccourcissements, l'un dans le prothalle mâle (p. 882), l'autre dans le prothalle femelle (p. 900), pour comprendre comment à leur tour elles se rattachent aux Cryptogames vasculaires. C'est ainsi que, par une suite ininterrompue de transitions, on passe des Fougères aux Cryptogames vasculaires hétérosporées, de celles-ci aux Gymnospermes, enfin des Gymnospermes aux Angiospermes.

L'étude des Cryptogames vasculaires jette donc une lumière nouvelle sur les caractères des Phanérogames ; elle permet, malgré la différence des termes employés pour les désigner, de restituer aux diverses parties de la fleur et aux diverses phases de la formation de l'œuf leur véritable signification. Elle fait comprendre aussi comment les Phanérogames ont pu dériver des Cryptogames vasculaires. En un mot, la connaissance des Cryptogames vasculaires est nécessaire à la pleine intelligence des Phanérogames.

## SECTION II

### DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF CHEZ LES FOUGÈRES.

Formé comme il vient d'être dit, l'œuf des Fougères se développe tout de suite sur le prothalle et aux dépens des matériaux nutritifs qu'il contient. Les Cryptogames vasculaires sont donc vivipares, comme les Phanérogames.

**Développement de l'œuf en embryon.** — L'œuf se divise d'abord par une cloison transversale par rapport à la ligne médiane du prothalle, et inclinée obliquement sur cet axe dans la direction du col de l'archégone. Chacune des deux cellules ainsi formées se divise à son tour par une cloison, transversale encore par rapport à la ligne médiane du prothalle, mais perpendiculaire à la première. L'embryon se trouve alors composé de quatre cellules, disposées

comme les quartiers d'une pomme, et qu'une nouvelle cloison, dirigée cette fois suivant l'axe du prothalle, ne tarde pas à partager en deux toutes à la fois. Ces quatre cellules ont un sort très différent. La supérieure d'arrière forme par ses cloisonnements une masse conique qui s'enfonce dans le tissu du prothalle et qui a pour fonction de servir de suçoir pour nourrir les trois autres : c'est ce qu'on appelle le  *pied* . La supérieure d'avant produit la tige, l'inférieure d'avant la première feuille, enfin l'inférieure d'arrière la racicule (fig. 623).

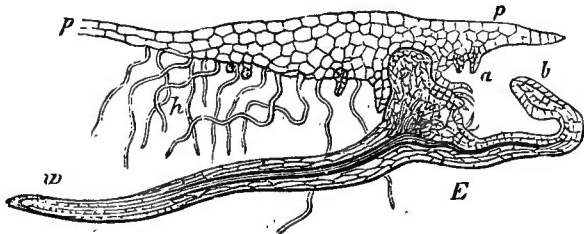


Fig. 623. — Section longitudinale médiane d'un prothalle de Capillaire (*Adiantum Capillus-Veneris*), avec sa plantule *E*. *p*, prothalle; *h*, poils absorbants; *a*, archégonies non fécondés; *b*, première feuille; *w*, première racine (Sachs).

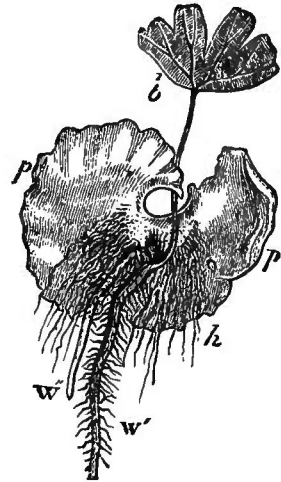


Fig. 624. — Etat plus avancé de la plantule de Capillaire (*Adiantum Capillus-Veneris*), avec sa première feuille épanouie *b* et ses deux premières racines *w'*, *w''*; le prothalle *p* est vu d'en dessous avec ses poils absorbants *h* (Sachs).

**Développement de l'embryon en plante adulte.** — A mesure que ces trois dernières cellules continuent de se cloisonner pour accroître les trois membres correspondants, le corps différencié pousse hors de l'archégone, d'abord sa racicule, qui s'allonge et s'enfonce verticalement dans le sol en devenant la racine terminale de la plante, puis sa première feuille, qui s'allonge en se dressant vers le ciel (fig. 623 et 624). Après quoi, la tige donne naissance à une seconde feuille, puis à une troisième, et ainsi de suite. En même temps, elle produit vers le bas de nouvelles racines (fig. 624). Plus tard, le prothalle et le pied se dessèchent et la plantule est affranchie.

D'abord très petites et très simples, les feuilles se succèdent de plus en plus grandes et de plus en plus compliquées. Les entre-nœuds qui les séparent se superposent de plus en plus gros et de plus en plus complexes dans leur structure. Les racines latérales que ces entre-nœuds produisent sont aussi de plus en plus vigoureuses. Ainsi la Fougère s'accroît et se fortifie peu à peu, jusqu'à ce que toutes ses parties aient acquis leur dimension, leur forme et leur structure définitives; après quoi, les nouveaux organes formés sont sensiblement égaux aux précédents et l'état adulte est atteint.

Chez toutes les autres Cryptogames vasculaires, le développement de l'œuf en plante adulte se retrouve tel qu'on vient de l'exposer chez les Fougères.

On n'observe donc pas chez les Cryptogames vasculaires, entre le développement de l'œuf en embryon et le développement de l'embryon en plantule, cette interruption, ce passage à l'état de vie latente et cette dissémination qui donnent naissance à la graine chez les Phanérogames. Le développement de l'œuf en plante adulte y est continu : en d'autres termes, il n'y a pas de



graine. Cette continuité compense, en quelque sorte, l'interruption de leur développement par les spores, un peu avant la formation des œufs, interruption qui est supprimée chez les Phanérogames pour l'appareil femelle et ne subsiste que pour l'appareil mâle, comme on l'a vu plus haut.

**Multiplication des Fougères par la plante adulte et par le prothalle.** — Par les œufs, la Fougère produit des plantes nouvelles, mais elle peut aussi se multiplier simplement en conservant tous ses caractères. Cette multiplication a lieu, soit par la plante adulte, soit par le prothalle.

On sait déjà (p. 247, fig. 87) que le limbe de la plante adulte forme parfois à sa surface des bourgeons adventifs munis de racines adventives, bourgeons qui se développent dans l'air en autant de tiges feuillées. Quand la feuille vient à toucher le sol humide ou à y être posée, ces plantules s'enracinent et se développent bientôt en autant d'individus vigoureux ; c'est un marcottage naturel : diverses Doradilles (*Asplenium furcatum*, *decussatum*, etc.), Céraloptérides (*Ceratopteris thalictroides*), Chrysodes (*Chrysodium flagelliferum*, Woodwardies (*Woodwardia*), etc.

Le prothalle peut aussi, et de plusieurs manières, multiplier la plante.

Dans quelques Ptérides (*Pteris cretica*, etc.) et Aspides (*Aspidium falcatum*, *A. Filix-mas* var. *cristatum*), le prothalle ne forme pas d'archégones. Au lieu où l'archégone se produit d'ordinaire, c'est-à-dire sur le coussinet de la face inférieure, au voisinage de l'échancrure, on voit alors un groupe de trois à quatre cellules proéminer en dehors, se cloisonner dans toutes les directions et former un mamelon. Celui-ci produit bientôt une première feuille, puis une seconde, en un mot devient un bourgeon adventif ; puis, au-dessous de la première feuille, ou même sur son pétiole, apparaît la première racine. Il se constitue ainsi sur le prothalle une plantule adventive, tout à fait analogue à celle qui provient normalement du développement de l'œuf ; mais cette plantule diffère de celle qui a un œuf pour point de départ en ce qu'elle donne naissance à un individu identique au premier et non à une plante nouvelle. Il n'y a lieu de voir dans ce phénomène qu'un mode de multiplication, pareil à celui que nous venons de signaler sur les feuilles.

Plus souvent le prothalle, d'ailleurs normalement sexué, se ramifie en divers points, sur la face supérieure, sur la face inférieure ou sur le bord ; les branches en forme de spatule se détachent plus tard à leur étroite insertion et deviennent autant de prothalles secondaires indépendants, qui acquièrent des organes sexués et se comportent comme le prothalle primaire. Cette multiplication du prothalle par un marcottage naturel se rencontre dans les genres les plus différents de l'ordre des Fougères : Acrostic (*Acrostichum crinitum*), Aspide (*Aspidium trifoliatum*), Ptéride (*Pteris serrulata*), Cibote (*Cibotium Schiedeii*), Osmonde (*Osmunda regalis*), Aneimie (*Aneimia*), Hyménophylle (*Hymenophyllum*), etc.

Quelquefois enfin il se forme, sur le prothalle, des filaments verts articulés, terminés chacun par une cellule qui s'allonge transversalement en forme de fléau de balance, puis se partage par des cloisons perpendiculaires à sa longueur en six ou huit cellules. Ces corps pluricellulaires, qui sont atténués aux deux bouts en forme de fuseau, se détachent, se disséminent et plus tard se

développent en autant de nouveaux prothalles. Ce sont des *propagules*, analogues à ceux que nous rencontrerons tout à l'heure chez les Mousses.

## CHAPITRE III

### DÉVELOPPEMENT DES MUSCINÉES.

Pour étudier comment l'œuf se forme chez les Muscinées, et comment il se développe en plante adulte, il convient de prendre pour type la division la plus nombreuse et la plus répandue de ce groupe, celle des Mousses.

#### SECTION I

##### FORMATION DE L'ŒUF CHEZ LES MOUSSES.

Contrairement à ce qui a lieu chez les Cryptogames vasculaires, l'œuf des Mousses se forme directement sur la plante adulte.

#### § 1

##### Formation de l'œuf.

Ici, comme chez les Cryptogames vasculaires, les deux organes qui concourent à la formation de l'œuf sont des anthéridies et des archégonies, ayant la valeur morphologique de poils. Ils sont portés au sommet soit de la tige principale, soit d'un rameau de second ou de troisième ordre, entremêlés de poils unisériés, nommés aussi *paraphyses* ; le tout est entouré d'un involucre constitué par plusieurs tours de feuilles spiralées, semblables aux feuilles végétatives et qui diminuent progressivement de grandeur vers l'intérieur. Quelquefois l'involucre renferme à la fois des anthéridies et des archégonies : il est *hermaphrodite*, comme chez diverses Bryes (*Bryum*), etc. ; le plus souvent il ne renferme que l'un ou l'autre de ces organes : il est *mâle* ou *féminelle*, comme dans la Funaire (*Funaria*), le Polytric (*Polytrichum*), etc.

**Formation et déhiscence de l'anthéridie : anthérozoïdes.** — L'anthéridie est un sac ovoïde pédicellé, dont la paroi est formée d'une seule assise de cellules, contenant des chloroleucites qui se colorent en jaune ou en rouge à la maturité. L'intérieur est rempli de petites cellules cubiques contenant chacune un anthérozoïde (fig. 625).

L'anthéridie naît, comme un poil, d'une cellule périphérique de la tige. Cette cellule proémine en forme de papille, dont la partie saillante se sépare par une cloison transversale (fig. 625). Elle se divise ensuite par une nouvelle cloison transversale : la cellule inférieure donne le pédicelle, la supérieure l'anthéridie. A cet effet, celle-ci se divise d'abord par deux séries de cloisons obliques alternes, puis par des cloisons tangentielles (*a*) ; l'assise externe se

segmente suivant le rayon et se différencie pour former la paroi, pendant que les cellules internes se cloisonnent dans les trois directions pour donner un très grand nombre de petites cellules mères d'anthérozoïdes (*b*). A l'intérieur de chacune de celles-ci, l'anthérozoïde naît comme il a été dit plus haut pour les Fougères ; le noyau s'étire et se courbe en spirale pour former le corps, tandis que la couche protoplasmique pariétale se découpe en hélice pour constituer les deux cils.

A la maturité, sous l'influence de l'eau qui remplit l'involucre, la paroi de

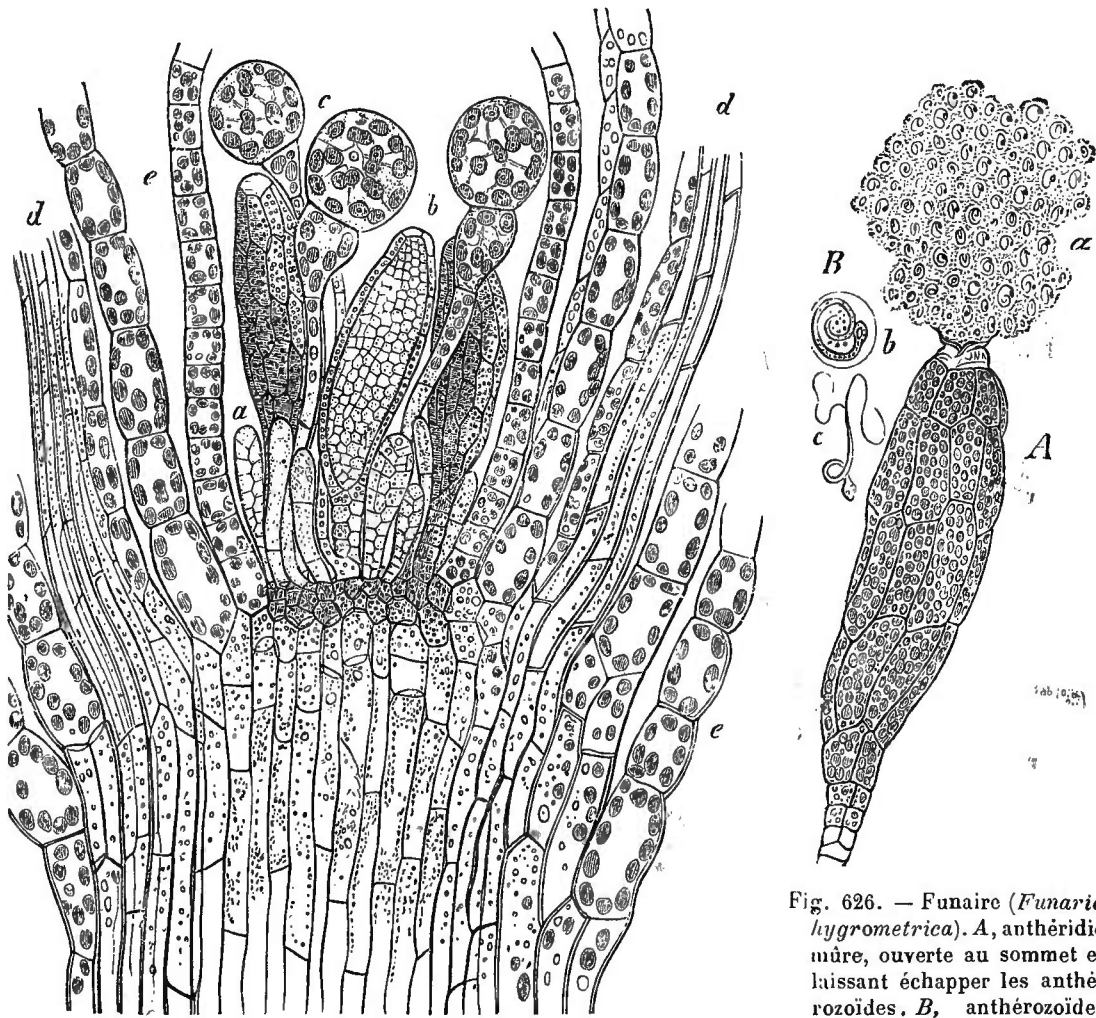


Fig. 625. — Section longitudinale axile d'un jeune involucre mâle de Funaire (*Funaria hygrometrica*). *d*, *e*, feuilles de l'involucre, coupées suivant la nervure médiane et suivant le limbe ; *a*, jeune anthéridie ; *b*, anthéridie presque mûre, coupée en long ; *c*, paraphyses (Sachs).

Fig. 626. — Funaire (*Funaria hygrometrica*). *A*, anthéridie mûre, ouverte au sommet et laissant échapper les anthérozoïdes. *B*, anthérozoïdes plus fortement grossis ; *b*, encore dans la cellule mère ; *c*, anthérozoïde libre de Polytrich (*Polytrichum*) (Sachs).

l'anthéridie se fend au sommet (fig. 626, *A*), et, par l'ouverture, les anthérozoïdes s'échappent, encore renfermés dans leurs cellules mères, comme une épaisse bouillie mucilagineuse. Les membranes des cellules mères se dissolvent dans l'eau (fig. 626, *B*) et mettent en liberté les anthérozoïdes, qui prennent leur forme définitive et nagent dans le liquide. Ce sont de minces filaments enroulés en spirale ; leur extrémité postérieure est renflée ; leur extrémité antérieure, au contraire, est effilée et porte deux longs cils grêles, dont les battements provoquent la translation de la spirale et en même temps sa rotation autour de l'axe (voir aussi p. 464, fig. 315, *C*, et p. 574, fig. 385, *c*).

**Formation et débiscence de l'archégone : oosphère.** — L'archégone a la forme d'une bouteille pédicellée, dont le col est mince, allongé et ordinairement tordu autour de son axe (fig. 627). La paroi du ventre comprend deux épaisseurs de cellules; celle du col ne contient qu'une assise, formée de quatre à six rangs. Ventre et col renferment une rangée axile de cellules dont l'inférieure devient l'oosphère arrondie, tandis que toutes les autres se détruisent et se transforment en mucilage. Ce mucilage disjoint les quatre cellules terminales, ouvre le canal du col, et se répand en partie au dehors en une gouttelette, qui demeure en face de l'orifice, retenue par un filet gélatineux.

Comme l'anthéridie, l'archégone procède d'une cellule superficielle de la tige et a la valeur d'un poil (fig. 628). Cette cellule proémine au dehors et sa partie saillante se sépare par une cloison transversale (*m*). Puis elle se divise par une nouvelle cloison transversale (*a*): la cellule inférieure donne le pédicelle, la supérieure l'archégone. Pendant que la cellule mère

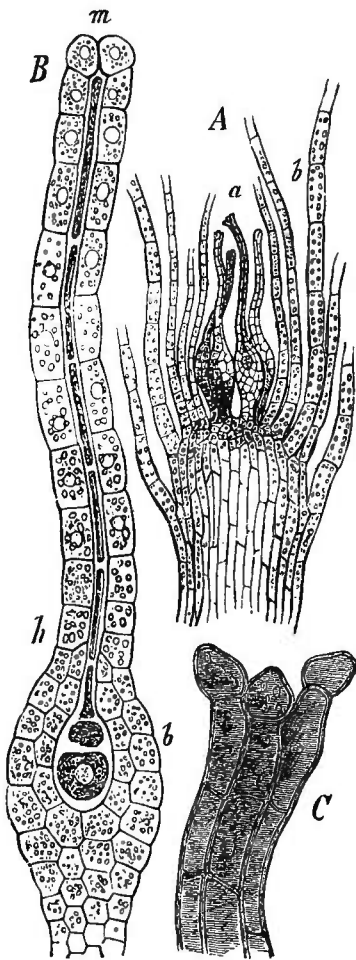


Fig. 627. — Funaire (*Funaria hygrometrica*). A, section longitudinale axiale d'un involucre femelle; b, feuilles; a, archégonies. B, un archégone grossi; b, ventre avec l'oosphère et la première cellule de canal; h, col encore fermé au sommet m, avec les autres cellules de canal commençant à se transformer en mucilage. C, portion supérieure du col ouvert d'un archégone fécondé, avec ses membranes colorées en rouge (Sachs).

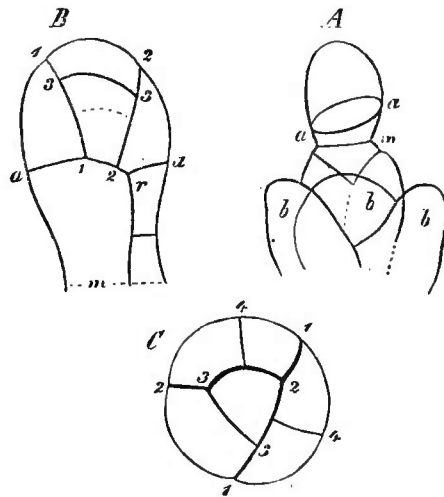


Fig. 628. — Premiers états de la formation de l'archégone de l'Andrée (*Andræea*). A, après la séparation de la cellule mère du pédicelle. B, après la formation des trois cellules pariétales et de la cellule operculaire; indication de la cloison qui sépare l'oosphère et la cellule de canal. C, section de la région ventrale du jeune archégone.

de l'archégone s'accroît, il s'y fait successivement quatre cloisons tangentielles, trois sur les côtés, une en haut; il en résulte une cellule centrale entourée de quatre cellules périphériques. De ces dernières, les trois latérales, en se cloisonnant ultérieurement, donnent la paroi du ventre et du col, tandis que la supérieure, en se partageant par deux cloisons en croix, produit les quatre cellules terminales du col. La cellule centrale se divise par une cloison transversale en

deux moitiés inégales : l'inférieure, plus grande, est l'oosphère : la supérieure, plus petite, est la cellule de canal. Celle-ci s'accroît dans le col et se divise en plusieurs cellules superposées, qui se détruisent plus tard, en ouvrant le col et en mettant à nu l'oosphère, comme il a été dit plus haut.

**Fécondation et formation de l'œuf.** — Quand la pluie ou la rosée ont rempli d'eau l'involucre, les anthéridies s'ouvrent et les anthérozoïdes nagent en grand nombre dans le liquide. Ceux qui viennent à rencontrer une boulette gélatineuse retenue en face du col d'un archégone s'y trouvent pris ; suivant alors le filet de mucilage qui les conduit à travers le col, ils pénètrent dans l'oosphère, où ils disparaissent comme tels. La substance de l'anthérozoïde se combine à celle de l'oosphère noyau à noyau, protoplasme à protoplasme, et des deux se forme un œuf, qui s'entoure aussitôt d'une membrane de cellulose.

## SECTION II

### DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF CHEZ LES MOUSSES.

L'œuf des Mousses se développe immédiatement sur la plante mère et à ses dépens ; comme les Phanérogames et les Cryptogames vasculaires, les Muscinées sont donc vivipares. Mais ce développement comprend deux phases très inégales, séparées par une formation de cellules spéciales qui se disséminent. Comme chez les Cryptogames vasculaires, et tout aussi improprement, ces cellules spéciales sont nommées des *spores* (1). L'œuf devient d'abord un corps rudimentaire, qui produit les spores dans un sporange et que dans son ensemble on nomme *sporogone*. Ces spores germent ensuite et donnent naissance à la plante adulte.

#### § 2

#### Développement de l'œuf en sporogone.

**Formation du sporange.** — L'œuf se divise d'abord par une cloison horizontale, c'est-à-dire perpendiculaire à l'axe de l'archégone au fond duquel il est situé. La cellule supérieure produit ensuite, par des cloisons obliques alternes, deux séries de segments, bientôt partagés à leur tour par une cloison médiane. Chacune des quatre cellules de la section transversale se découpe ensuite par une cloison tangentielle ; les quatre cellules externes donneront la paroi du sporange, les quatre internes formeront les cellules mères des spores et le parenchyme central (fig. 629, *A*).

Le corps multicellulaire et fusiforme ainsi constitué continue à croître par son sommet, tandis que son extrémité inférieure s'enfonce à travers la base de l'archégone dans le tissu de la tige et s'y greffe en quelque sorte pour y puiser sa nourriture (fig. 629, *B* et *C*). Le ventre de l'archégone suit d'abord, en se

(1) Ce sont, ici aussi, des diodes (voir p. 972, en note). Le sporange est un diodange et le sporogone un diodogone.

dilatant, la croissance longitudinale du corps fusiforme ; mais plus tard il se déchire circulairement à sa base et se trouve soulevé par l'allongement de ce corps, au sommet duquel il forme une sorte de capuchon, qu'on appelle la *coiffe*. En même temps, le tissu de la tige proémine tout autour de la base du corps fusiforme, en formant une petite gaine qu'on nomme la *vaginule*.

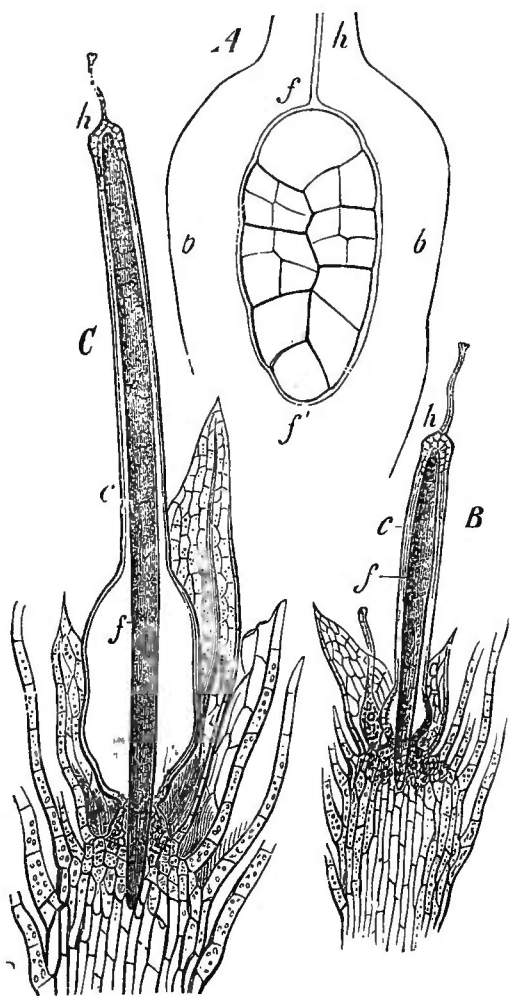


Fig. 629. — Funaire (*Funaria hygrometrica*). A, premiers cloisonnements de l'embryon *ff'* à l'intérieur du ventre *b b* de l'archégone. B, C, divers états du développement ultérieur de l'embryon *f*, et de l'archégone *c*; *h*, col oblitéré (Sachs).

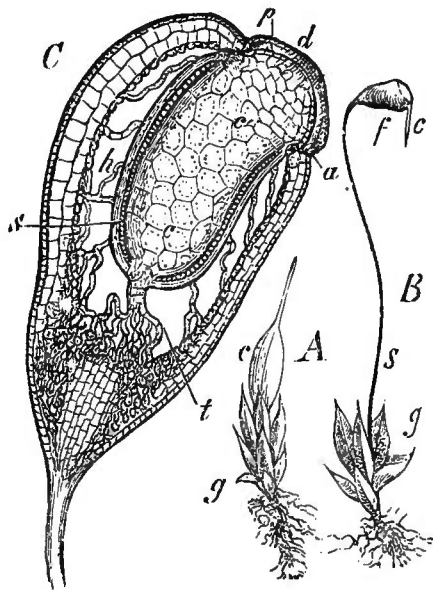


Fig. 630. — Funaire (*Funaria hygrometrica*). A, une jeune tige feuillée *g*, avec la coiffe *c*. B, une tige *g* portant un sporogone presque mûr, avec son pédicelle *s*, son sporange *f*, sa coiffe *c*. C, section longitudinale du sporange, suivant son plan de symétrie : *d*, opercule ; *a*, anneau ; *p*, péristome ; *c c'*, columelle ; *h*, lacune aëriifère ; *s*, cellules mères des spores.

Plus tard, le jeune sporogone cesse de croître au sommet ; sa partie supérieure s'élargit en un renflement sphérique ou ovoïde (fig. 630), souvent dissymétrique, qui est le futur sporange ou, comme on dit communément, la *capsule* (fig. 630, B) ; tout le reste forme un long pédicelle cylindrique, ou *soie*, parfois renflé au-dessous du sporange en une sorte de nœud qu'on nomme l'*apophyse*, comme dans le Polytric (*Polytrichum*), le Splachne (*Splachnum*), etc. Les deux parties constitutives du sporogone une fois séparées, tout le travail ultérieur porte sur le sporange.

**Formation des spores.** — D'abord homogène, le tissu du sporange ne tarde pas à se différencier (fig. 630, C). L'assise externe devient un épiderme nettement caractérisé, muni de stomates et fortement cutinisé en dehors. Au-dessous de cet épiderme et séparée de lui ordinairement par trois assises cellulaires, se trouve une lacune annulaire pleine d'air, traversée par des séries de cellules à chlorophylle tendues entre la couche externe et le tissu intérieur.

C'est la troisième ou quatrième assise à partir de cette lacune qui produit les spores (fig. 631). A cet effet, ses cellules, qui renferment un protoplasme plus dense et un noyau plus grand que les autres, se divisent deux ou trois fois. Ainsi formées, les cellules mères des spores ne tardent pas à s'isoler par la gélification des lames moyennes de leurs membranes et à nager librement dans l'espace circulaire qu'elles occupent. Puis, comme il a été dit pour les Fougères à la p. 974, chacune d'elles se segmente en quatre cellules filles, bientôt séparées, qui sont les spores. Tout le tissu interne, dont les larges cellules sont pauvres en chlorophylle, constitue dans l'axe de la capsule une colonne pleine, qu'on appelle la *columelle*. Les assises externes de la columelle, jointes à celles qui séparent les cellules mères des spores de la lacune annulaire, forment la paroi souvent plissée d'un sac circulaire qui renferme les spores et qu'on nomme *sac sporifère*.

**Déhiscence du sporange.** — Ni la lacune annulaire, ni le sac sporifère ne se prolongent jusqu'au sommet du sporange, dont la partie supérieure demeure pleine (fig. 630, C). A la maturité, la coiffe tombe, et la partie pleine se détache circulairement en formant une sorte de couvercle, nommé *opercule*. Une fois l'opercule tombé, la partie inférieure du sporange, appelée désormais l'*urne*, n'est pas encore ouverte. On y voit en effet, fixées au bord et rabattues vers le centre, au-dessus du sac sporifère et de la columelle, un ou deux cercles de dents dont le nombre, toujours multiple de 4, est ordinairement de 16 à 32; l'ensemble de ces dents constitue le *péristome*, simple ou double. Par la dessiccation, ces dents se relèvent, en se rejetant en dehors ou même en se tortillant en spirale (fig. 632). C'est seulement alors que le sac sporifère est ouvert et que les spores mères s'en échappent pour se disséminer. Elles sont arrondies ou tétraédriques, munies d'une mince couche cutinisée, jaune ou brune, et pourvues de chloroleucites.

**Origine et structure du péristome.** — En général le péristome, simple ou double, doit son origine à une assise transversale de cellules différenciées, séparée de l'épiderme par quelques assises de cellules délicates qui se détruisent à la maturité; l'opercule n'est donc constitué que par l'épiderme caduc. Pour faire bien comprendre la manière dont se

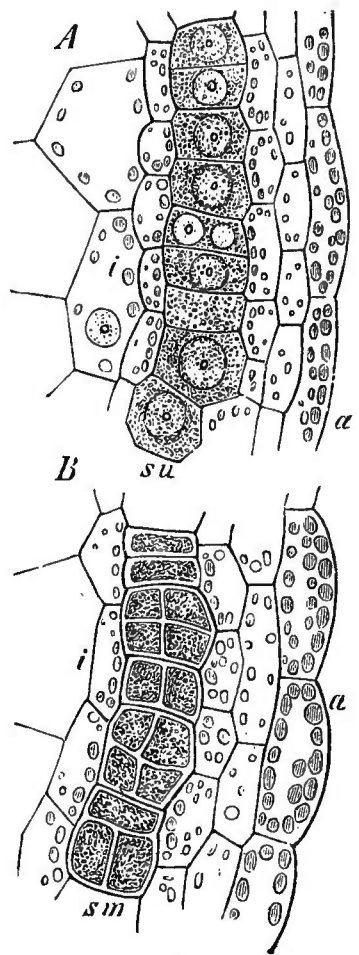


Fig. 631. — Funaire (*Funaria hygrometrica*). Sections transversales du sporange à travers la région intérieure à la lacune aërifère a. A, cellules mères primordiales des spores. B, cellules mères définitives (Sachs).

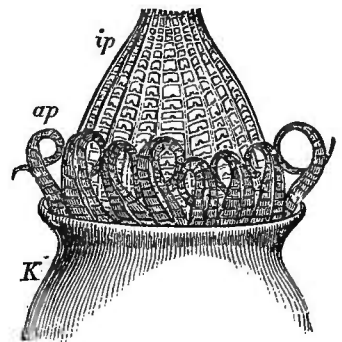


Fig. 632. — Ouverture de l'urne de la Fontinale (*Fontinalis antipyretica*). ap, péristome externe; ip, péristome interne (d'après Schimper).

comporte l'assise péristomique, prenons pour exemple la Funaire hygrométrique (*Funaria hygrometrica*).

Dans une portion de coupe longitudinale médiane à travers la région supérieure du sporange (fig. 633), on voit,

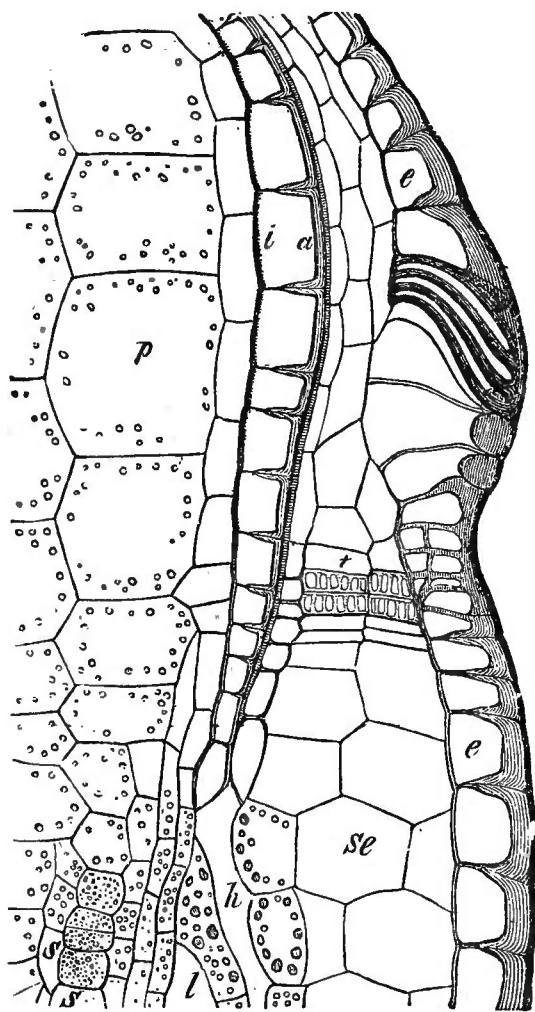


Fig. 633. — Funaire (*Funaria hygrometrica*). Portion de la section longitudinale de la capsule non mûre.

au-dessus de la lacune aérifère *h*, s'élever l'assise péristomique *ia*, recouvrant le prolongement de la columelle à l'intérieur de l'opercule. Les parois externes *a* sont fortement épaissies, colorées en beau rouge, et l'épaississement se prolonge jusque vers le milieu des cloisons transverses; les parois internes *i* sont également colorées, mais moins épaissies. D'un autre côté, sur une portion de section transversale à travers la région basilaire de l'opercule

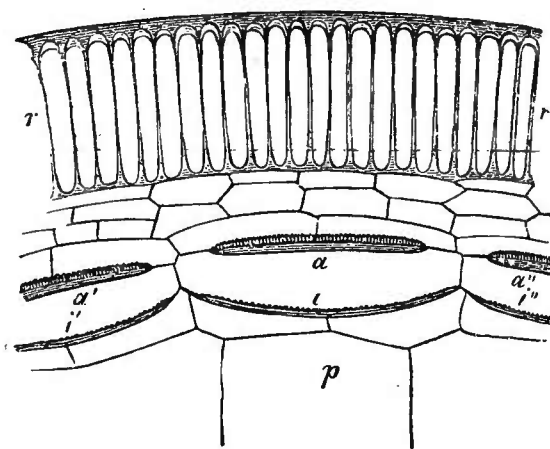


Fig. 634. — Portion de la section transversale de l'opercule de la même plante (Sachs).

(fig. 634), on voit, en *a* et en *i*, l'épaississement des parois externes et internes de l'assise péristomique, qui compte 16 cellules. A la maturité, les cellules *p* et les cellules situées entre *a* et *e* se détruisent jusqu'à la rangée de cellules épaissies *t*; le dôme supérieur de l'épiderme *e* tombe et forme l'opercule; les portions de membrane situées dans l'assise péristomique, entre les épaississements *a* et *i*, se résorbent. Il ne reste donc, en définitive, que les portions de membranes épaissies et rouges, formant 16 paires de lobes pointus en haut, qui couronnent le bord de l'urne en deux cercles concentriques; les lobes externes sont les dents, les internes sont les cils du péristome double. Les cellules épaissies *t* rattachent la base des dents à l'épiderme du bord de l'urne.

Suivant que l'assise péristomique comptera plus ou moins de cellules sur sa section transversale, suivant que chacune de ces cellules prendra une ou deux bandes d'épaississement, le nombre des dents et des cils du péristome sera différent, comme il a été dit plus haut. Si la face interne *i* ne s'épaissit pas, le péristome est simple.



## § 3

## Germination des spores et formation de la plante adulte.

**Formation du protonème.** — Après un temps de repos plus ou moins long, la spore germe sur la terre humide (fig. 635, *A*). La couche cutinisée de sa membrane se déchire, et la couche interne s'allonge au dehors en un tube, qui

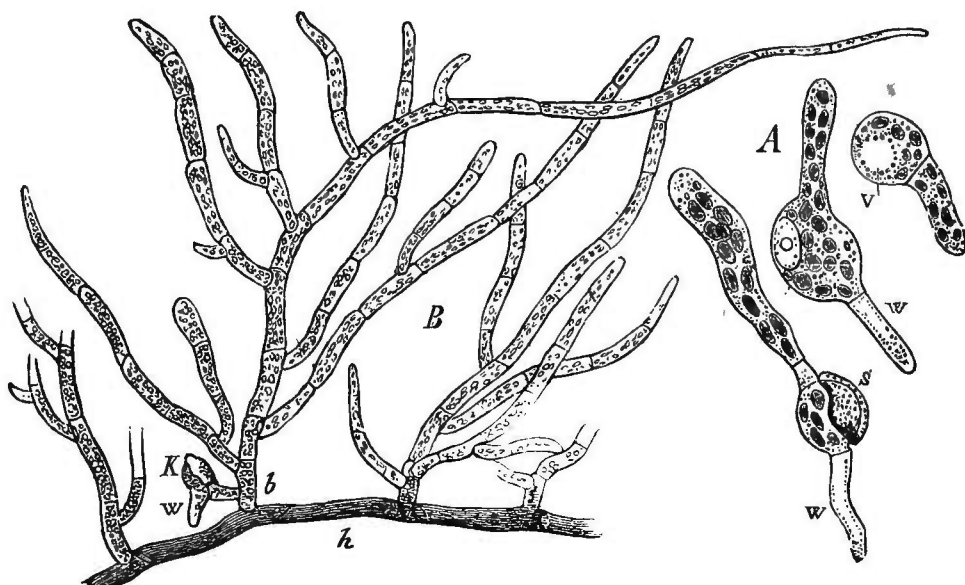


Fig. 635. — Funaire (*Funaria hygrometrica*). *A*, spores germant : *s*, couche cutinisée de la membrane ; *w*, poil absorbant. *B*, portion du protonème, après trois semaines de germination ; *h*, une branche rampante, à paroi brune, d'où partent des branches dressées vertes ; *k*, début d'un bourgeon adventif, avec un poil absorbant *w* (Sachs).

croît indéfiniment à son sommet en se divisant à mesure par des cloisons transversales. Au-dessous de ces cloisons, les cellules forment des branches également cloisonnées, qui à leur tour portent des rameaux. Il en résulte bientôt un lacs de filaments verts, qui se nourrissent directement et acquièrent souvent une assez grande dimension, recouvrant plusieurs pouces carrés de leurs rameaux enchevêtrés et gazonnants ; à ce lacs on donne le nom de *protonème* (fig. 635, *B*). La membrane des filaments qui rampent sur le sol ou qui s'enfoncent dans la terre prend plus tard une coloration brune, pendant que les cloisons transversales y deviennent obliques dans diverses directions.

**Origine de la tige feuillée.** — Une fois le protonème bien développé, on voit se former çà et là, sur la cellule inférieure de ses branches, un tube court, qui se sépare par une cloison basilaire et prend encore une ou deux cloisons transversales (fig. 635, *B*, *k*). Après quoi, sa cellule terminale se divise rapidement par un grand nombre de cloisons obliques et produit un petit tubercule, qui continue de croître verticalement par son sommet (voir p. 246, fig. 86). Vers sa base, ce tubercule produit des poils, qui se dirigent aussitôt vers le bas et s'enfoncent dans le sol pour le nourrir directement. Vers son sommet, il forme des feuilles, d'abord réunies en bourgeon, et qui s'épanouissent à mesure qu'il s'allonge. En un mot, chacun de ces petits tubercules se développe en une tige feuillée d'origine adventive. Toutes les tiges issues [du

même protonème forment, serrées les unes contre les autres, une petite forêt qui dérive en définitive d'une seule spore. Plus tard, le protonème qui relie leurs bases à la surface du sol disparaît et toutes ces tiges se trouvent affranchies par une sorte de marcottage naturel. En continuant de croître et de se ramifier, chacune d'elles parvient enfin à l'état d'individu adulte, qui nous a servi de point de départ.

On voit que, grâce aux deux modes de multiplication interposés successivement pendant le cours du développement entre l'œuf et la plante adulte, multiplication par les spores, multiplication par le protonème, un seul œuf de Mousse donne naissance à un très grand nombre d'individus adultes.

**Multiplication de la plante chez les Mousses.** — Aux divers états du développement qu'on vient de tracer, les Mousses peuvent se multiplier, et elles le font avec plus de variété et de profusion que toute autre classe du règne végétal.

Des bourgeons normaux ou même des branches peuvent se détacher de la tige, et s'accroître directement en autant de nouvelles tiges feuillées : Brye (*Bryum*), Conomitre (*Conomitrium*), etc. A part cette exception, c'est toujours par la formation d'un protonème que le nouvel individu commence, et sur ce protonème naissent à la fois un plus ou moins grand nombre de tiges qui s'affranchissent plus tard. Ce protonème de multiplication peut provenir du protonème primitif issu de la spore, dont certaines branches ou seulement certaines cellules se détachent du feutrage général. Il provient très souvent des poils absorbants, qui fixent et nourrissent la tige, comme dans la Brye (*Bryum*), la Mnje (*Mnium*) (p. 246, fig. 86), la Barbule (*Barbula*), etc. ; ces poils peuvent d'ailleurs aussi produire directement des bourgeons adventifs et se comporter sous ce rapport comme le protonème lui-même : Barbule (*Barbula*), Funaire (*Funaria*), Grimmie (*Grimmia*), etc. Ailleurs, il prend naissance sur les feuilles, soit détachées de la tige et maintenues humides : Funaire (*Funaria*), etc., soit encore attachées à la tige : Buxbaumie (*Buxbaumia*), Orthotric (*Orthotrichum*), Grimmie (*Grimmia*), etc. On peut aussi le produire en coupant le pédicelle pendant le développement du sporogone, et en le maintenant humide ; les cellules de la section s'allongent en filaments protonémiques, comme dans le Cératode (*Ceratodon purpureus*), etc.

Enfin il se forme quelquefois sur la tige des corps pluricellulaires pédicellés, fusiformes ou lenticulaires, qu'on appelle des *propagules* (fig. 636). Dans l'Aulacomne (*Aulacomnium*), ils naissent au sommet d'un prolongement aphyllé de la tige feuillée. Dans le Tétraphide (*Tetraphis*), ils sont enveloppés par une sorte de calice ou d'involucre formé de plusieurs feuilles délicates (fig. 636, C, b). Une fois tombés sur le sol, ils émettent des filaments protonémiques.

**Développement des autres Muscinées.** — Chez les Hépatiques, qui, avec les Mousses, composent le groupe des Muscinées, la formation de l'œuf s'opère exactement comme dans les Mousses. Quant au développement de l'œuf en plante adulte, il n'offre avec celui des Mousses que trois différences : 1° Le protonème y est rudimentaire ou nul ; 2° le sporogone demeure jusqu'à la maturité inclus dans l'archégone : il n'y a donc pas de coiffe ; 3° le sporange

s'ouvre ordinairement par deux fentes longitudinales en quatre valves.

**Comparaison du développement des Muscinées avec celui des Cryptogames vasculaires.** — L'œuf se forme, chez les Muscinées et chez les Cryptogames vasculaires, par un mécanisme analogue. Dans l'un et l'autre groupe aussi, le développement de la plante, depuis l'œuf primitif jusqu'aux œufs nouveaux, est discontinu, coupé en deux tronçons, séparés par des spores de passage, qui se disséminent et entrent en vie latente. Mais la rupture a lieu en des points très différents, et pour ainsi dire complémentaires, de la série totale, dans les Cryptogames vasculaires avant l'œuf, dans les Muscinées après l'œuf.

En d'autres termes, si l'on part de l'œuf, on rencontre : chez les Muscinées, d'abord le petit tronçon, puis les spores de passage, enfin le grand tronçon ou individu adulte ; chez les Cryptogames vasculaires, d'abord le grand tronçon ou individu adulte, puis les spores de passage, enfin le petit tronçon. On voit par là que la différence est beaucoup plus profonde entre le développement des Muscinées et celui des Cryptogames vasculaires qu'entre le développement des Cryptogames vasculaires et celui des Phanérogames.

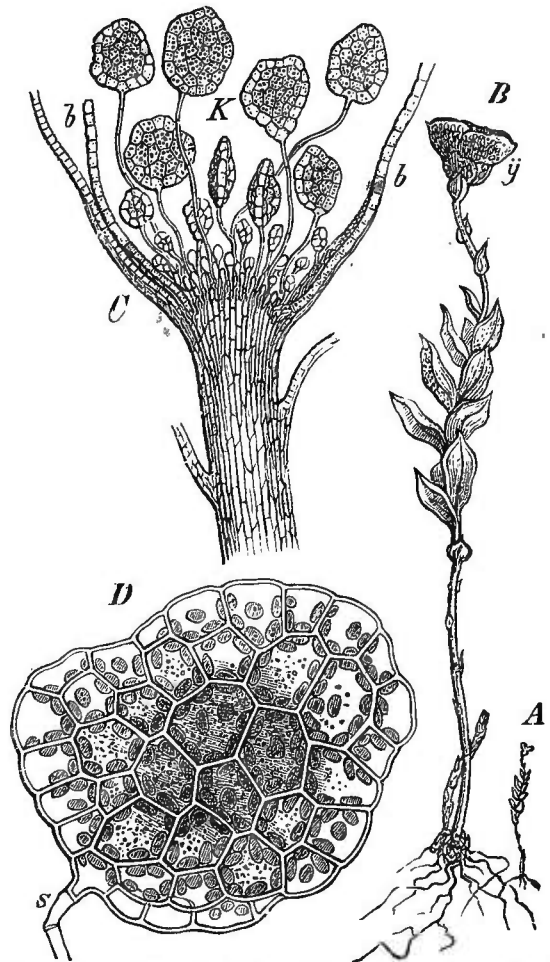


Fig. 636. — Tige de Tétraphide (*Tetrarhiza pellucida*), portant des propagules au sommet. A, de grandeur naturelle. B, grossie ; y, involucre entourant les propagules. C, section longitudinale de l'extrémité ; b, les larges feuilles de l'involucre ; k, poils renflés au sommet en propagules, à divers états de développement. D, un propagule mûr, fortement grossi (Sachs).

## CHAPITRE IV

### DÉVELOPPEMENT DES THALLOPHYTES.

La structure du thalle des Thallophytes est quelquefois continue, comme dans les Algues Siphonées et les Champignons Oomycètes; le plus souvent elle est cloisonnée, rarement en articles, comme dans les Cladophores (*Cladophora*), etc., presque toujours en cellules. Dans ce dernier cas, le cloisonnement peut s'opérer dans une seule direction et le thalle est filamenteux, comme chez la plupart des Champignons, chez les Spirogyres (*Spirogyra*), etc., dans deux directions et le thalle est membraneux, comme chez les Ulves (*Ulva*), etc., ou dans trois directions et le thalle est massif, comme chez les Varecs (*Fucus*), les Laminaires (*Laminaria*), etc.

Que l'on ait affaire à l'une ou à l'autre de ces structures, qu'il s'agisse des Algues, qui sont pourvues de chlorophylle, ou des Champignons, qui n'en possèdent pas, la formation et le développement de l'œuf chez les Thallophytes sont loin de présenter l'uniformité qu'on y a observée dans chacun des trois autres groupes. Il est donc nécessaire ici de distinguer plusieurs types pour la formation de l'œuf, et plusieurs types aussi pour son développement.

#### SECTION I

##### FORMATION DE L'OEUF CHEZ LES THALLOPHYTES.

Pour former leur œuf, les Thallophytes emploient trois procédés différents:

1° Il y a combinaison d'un anthérozoïde avec une oosphère, comme chez les Cryptogames vasculaires et les Muscinées.

2° Il y a pénétration dans l'oosphère d'une portion du protoplasme immobile renfermé dans un tube, comme chez les Phanérogames.

3° Il y a combinaison de deux corps protoplasmiques semblables, sans différenciation sexuelle appréciable à l'extérieur, procédé qui se trouve exclusivement localisé dans ce groupe.

Il faut maintenant, sur quelques exemples particuliers, étudier de plus près chacun de ces trois modes, les deux premiers hétérogames, le dernier isogame, qui se trouvent d'ailleurs reliés par un grand nombre d'intermédiaires.

## § 1

## Formation de l'œuf par anthérozoïde et oosphère.

Pour le premier mode, il y a cinq cas à distinguer. Si l'anthérozoïde est mobile, l'oosphère demeure en place dans sa cellule mère, ou bien s'échappe au dehors sans être douée de mouvement, ou bien est mobile comme l'anthérozoïde. Si l'anthérozoïde est immobile, l'oosphère, toujours immobile, s'échappe au dehors comme lui, ou bien reste enfermée dans sa cellule mère. Prenons un exemple pour chacun de ces cas.

**L'anthérozoïde est mobile; l'oosphère reste en place.** — Considérons d'abord ces petites Algues vertes qui vivent dans les eaux douces stagnantes et qu'on appelle des OEdogones (*OEdogonium*). Formé d'un filament simple, transversalement cloisonné en cellules, fixé à sa base par un crampon rameux et souvent terminé au sommet par un poil hyalin, leur thalle s'allonge par la croissance intercalaire et le cloisonnement de ses diverses cellules, comme il a été expliqué p. 555, fig. 370. Quand il est parvenu à l'état adulte, il produit un ou plusieurs œufs, de la manière suivante (fig. 637).

Certaines cellules du filament, plus courtes et moins riches en chlorophylle que les autres, tantôt isolées, tantôt superposées jusqu'à dix et douze, deviennent ordinairement autant d'anthéridies (fig. 637, A, *a*). A cet effet, chacune d'elles se partage, par une cloison longitudinale, en deux cellules mères, qui, par rénovation totale, produisent chacune un anthérozoïde. Ces deux anthérozoïdes sont ensuite mis en liberté par un déboîtement circulaire de la membrane de la cellule mère (fig. 637, A, *an*), comme on l'a vu p. 572, fig. 382, pour les zoospores de cette même plante. Emportant avec eux tout le protoplasme de la cellule condensé autour de son noyau, ils ont une forme ovoïde et se meuvent dans l'eau en agitant la couronne de cils qui borde leur extrémité antérieure. Le noyau y est refoulé en arrière et la région centrale y est occupée par un hydroleucite (fig. 637, B). Dans leurs cellules mères, ils sont disposés transversalement, l'extrémité ciliée en dehors, l'extrémité opposée, occupée par le noyau, en dedans contre la cloison (fig. 637, A).

Pour former l'oosphère, la moitié supérieure d'une cellule ordinaire, qui vient de se diviser, se renfle, devient sphérique ou ovoïde, et se remplit d'un contenu plus abondant que les autres cellules. Puis, le protoplasme se con-

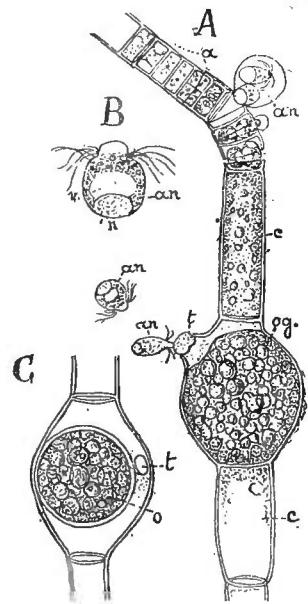


Fig. 637. — Formation de l'œuf par anthérozoïde libre et oosphère dans un OEdogone (*OEdogonium tumidulum*). A, formation et sortie deux par deux des anthérozoïdes *an*, des cellules de l'anthéridie *a*; pénétration d'un anthérozoïde *an* dans le bouchon mucilagineux sorti par l'orifice *t* de l'oogone *og*; *c*, cellules végétatives. B, un anthérozoïde plus fortement grossi; *n*, noyau; *v*, hydroleucite avec sa vacuole. C, œuf contracté *o*, avec sa membrane de cellulose, à l'intérieur de l'oogone troué en *t* (d'après Pringsheim).

dense vers la région inférieure autour du noyau, et devient l'oosphère, à l'intérieur de laquelle les chloroleucites sont étroitement serrés. La cellule mère de l'oosphère est appelée un *oogone*. Le plus souvent la membrane de l'oogone se perce latéralement d'un trou ovale; la partie du contenu de l'oogone tournée vers cet orifice est constituée par une substance hyaline, qui fait hernie au dehors dans le liquide extérieur (fig. 637, A, t).

A ce moment, quelqu'un des anthérozoïdes verts qui nagent dans le liquide vient à rencontrer cette hernie mucilagineuse (fig. 637, A, an), qui le retient et, en se rétractant, l'entraîne dans l'oosphère. Une fois entré dans l'oosphère, l'anthérozoïde s'y combine protoplasme à protoplasme et noyau à noyau; des deux corps confondus et fortement contractés résulte l'œuf. Celui-ci s'entoure aussitôt d'une membrane de cellulose, qui plus tard se cutinise et se colore; à cause de la forte contraction qu'il a subie pendant sa formation et qui est le signe extérieur de la combinaison, son volume est beaucoup moindre que celui de l'oosphère (fig. 637, C). Il demeure enfermé dans la membrane perforée de l'oogone, qui se sépare des cellules voisines du filament et tombe au fond de l'eau, où l'œuf traverse une assez longue période de vie latente.

**L'anthérozoïde est mobile; l'oosphère est libre, mais immobile.** — Comme second exemple, prenons ces grandes Algues marines de couleur brune qu'on

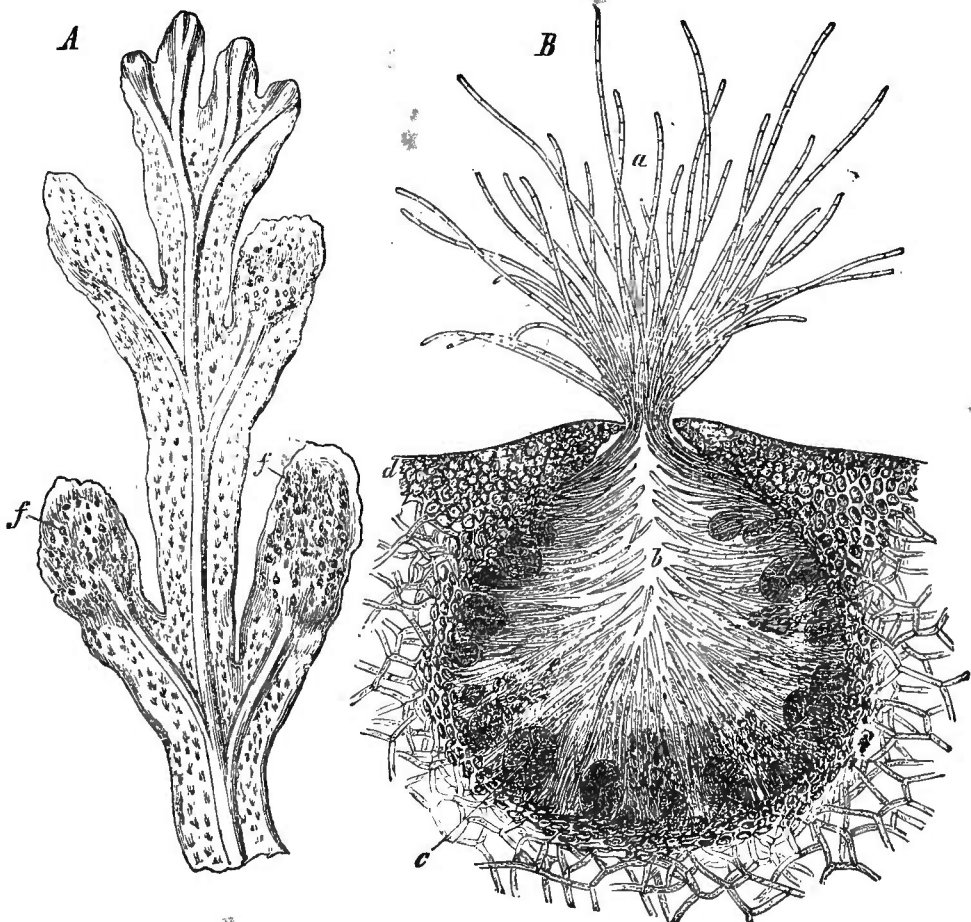


Fig. 638. — Varec platycarpe (*Fucus platycarpus*). A, extrémité d'une branche du thalle, creusée dans toute son étendue de cryptes pilifères à pinces saillants; aux extrémités renflées *ff* des rameaux, ces cryptes sont des conceptacles. B, section d'un conceptacle; *a*, pinceau de poils; *b*, poils stériles internes ou paraphyses; *c*, poils femelles; *e*, poils mâles; *d*, tissu du thalle (d'après Thuret).

nomme des Varecs (*Fucus*). Attaché aux rochers par un crampon rameux,

leur thalle, cloisonné en cellules dans les trois directions, massif et de consistance cartilagineuse, se ramifie par dichotomie dans un seul et même plan et atteint plusieurs pieds de longueur (fig. 638, A). Il est creusé dans toute son étendue de cryptes pilifères (voir p. 70), par l'ostiole desquelles les poils supérieurs s'échappent quelquefois en forme de pinceau, comme dans le Varec platycarpe (*Fucus platycarpus*) (fig. 638, A). C'est dans certaines de ces cryptes, rapprochées en grand nombre à l'extrémité renflée des branches, que se forment, par différenciation de certains poils, ici les anthéridies, là les oogones; on appelle *conceptacles* les cryptes ainsi modifiées. Quelquefois le même conceptacle renferme, à côté de poils stériles, nommés ici aussi paraphyses, des anthéridies et des oogones, et la plante est monoïque: Varec platycarpe (*Fucus platycarpus*) (fig. 638, B); mais le plus souvent certains thalles ne portent que des conceptacles à anthéridies, d'autres que des conceptacles à oogones, et la plante est dioïque: Varec vésiculeux (*Fucus vesiculosus*), V. denté (*F. serratus*), etc.

Les anthéridies naissent sur des poils rameux, dont elles ne sont que des branches transformées (fig. 639, A). Chacune d'elles est une cellule ovale à

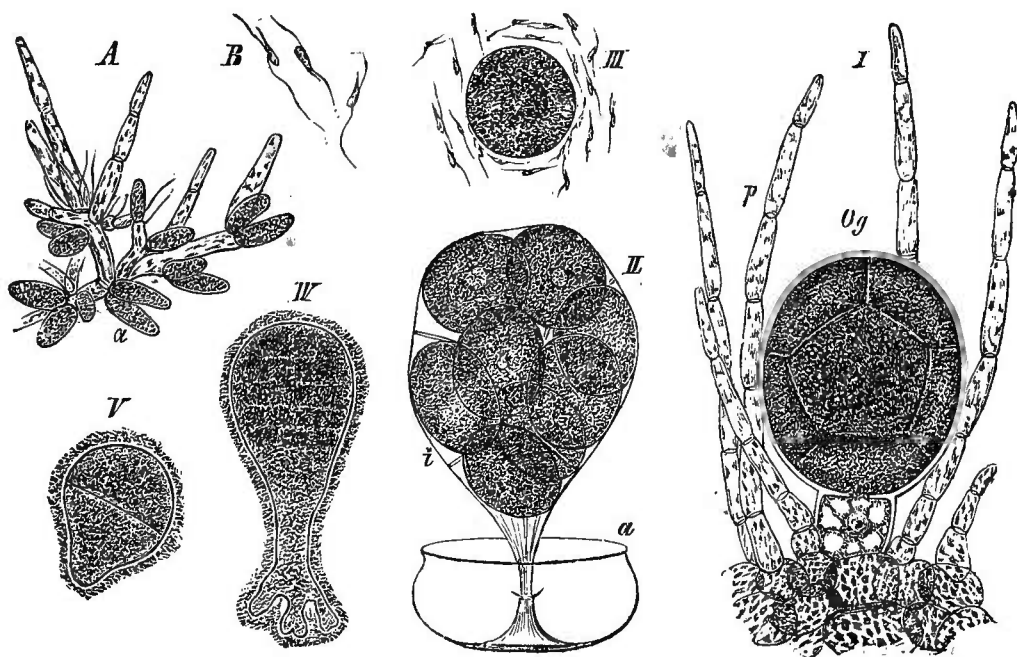


Fig. 639. — Varec vésiculeux (*Fucus vesiculosus*). A, un poil rameux couvert d'anthéridies *a*. B, anthérozoïde libres. — I, un oogone, après la division du protoplasme en 8 portions polyédriques; *p*, paraphyses. II, après la mise en liberté des 8 oosphères arrondies, la couche interne de la membrane de l'oogone, qui les enveloppe, se sépare en deux couches dont l'externe *a* se rompt d'abord en forme de cupule, l'interne *i* se déchirant plus tard à son tour. III, oosphère libre entourée d'anthérozoïdes qui la font tourner. V et IV, germination de l'œuf (d'après Thuret).

paroi mince qui produit, d'abord, par bipartition six fois répétée de son noyau, 64 nouveaux noyaux, puis par division totale simultanée de son protoplasme entre ces noyaux (voir p. 588), 64 petits anthérozoïdes (B). Ceux-ci sont pointus à une extrémité, renflés à l'autre qui renferme le noyau, incolores, mais munis latéralement d'un chromoleucite orangé au voisinage duquel sont attachés deux cils dirigés, l'un, plus court, en avant, l'autre, plus long, en arrière; le premier fait fonction de rame, le second de gouver-

nail. Les anthéridies mûres se détachent et se rassemblent en une masse orangée autour de l'ouverture du conceptacle, quand le thalle est exposé à l'air humide à marée basse; dès que l'eau de mer revient les toucher, elles s'ouvrent et laissent échapper les anthérozoïdes, qui se meuvent aussitôt dans le liquide en tournant autour de leur axe.

Pour former un oogone, une cellule de la paroi du conceptacle se développe en forme de papille, qui se sépare par une cloison basilaire et se divise ensuite en une cellule inférieure, qui est le pédicelle, et une cellule supérieure, qui se renfle en forme de sphère ou d'ellipsoïde, se remplit d'un protoplasme brun sombre et constitue finalement l'oogone (voir p. 471, fig. 320). Celui-ci divise trois fois de suite son noyau, se cloisonne simultanément entre les huit noyaux ainsi formés (fig. 639, I), puis dédouble les cloisons albuminoïdes et isole les huit cellules filles, qui s'arrondissent et constituent autant de grosses oosphères; elles ne tardent pas à s'échapper de l'oogone par une ouverture au sommet, en demeurant toutefois enveloppées par la couche interne de la membrane. Elles viennent ainsi, par groupes de huit, se rassembler à marée basse autour de l'orifice du conceptacle en une masse olivâtre; au retour de l'eau, elles brisent en deux fois leur mince enveloppe (fig. 639, II) et se dispersent dans le liquide où nagent les anthérozoïdes (fig. 639, III, et fig. 320, C, p. 471).

Ceux-ci se rassemblent en grand nombre autour des oosphères (fig. 639, III), s'attachent solidement à leur surface et, s'ils sont assez nombreux et assez vifs, leur communiquent un mouvement de rotation qui dure environ une demi-heure. Nul doute que, pendant ce contact, un ou plusieurs anthérozoïdes ne pénètrent dans la masse de l'oosphère et ne s'y combinent protoplasme à protoplasme et noyau à noyau; le fait n'a pourtant pas encore pu être observé directement, à cause de l'opacité de la substance brune. Devenue ainsi un œuf, la sphère s'entoure d'une membrane de cellulose et tombe au fond de l'eau à la surface de quelque corps solide.

En lavant dans un bocal plein d'eau de mer des thalles mâles d'un *Varec dioïque*, après qu'ils ont séjourné quelque temps à l'air humide, on obtient un liquide orangé dont chaque goutte contient un grand nombre d'anthérozoïdes. En lavant de même des thalles femelles dans un autre bocal, on prépare un liquide olivâtre dont chaque goutte renferme quelques oosphères. On peut alors procéder à des expériences et, mélangeant sur le porte-objet une goutte d'eau mâle avec une goutte d'eau femelle, assister à toutes les phases de la formation des œufs.

On voit que la formation de l'œuf des *Varecs* diffère surtout de celle des *OEdogones* parce que l'oosphère y est mise en liberté et parce que sa rencontre avec l'anthérozoïde a lieu quelque part dans le liquide ambiant.

**L'anthérozoïde est mobile; l'oosphère est mobile comme lui.** — Notre troisième exemple sera une autre Algue marine brune, une *Zanardinie* (*Zanardinia collaris*), dont le thalle est une lame irrégulière, étroitement appliquée sur les rochers par des crampons filamenteux.

A la face supérieure de cette lame, on voit, en de certaines places, se dresser des poils serrés qui sont de deux sortes (fig. 640). Les plus courts sont des anthéridies; leur cellule terminale s'est partagée par de nombreuses cloisons en



petites cellules qui produisent chacune deux anthérozoïdes incolores (fig. 641), avec un chromoleucite jaune et deux cils dirigés comme dans les Varecs (*Fucus*). Les plus longs sont des oogones (fig. 640, *a*); leur cellule terminale s'est divisée en cellules plus grandes, dont chacune produit et met en liberté un corps protoplasmique brun avec deux cils, qui est une oosphère mobile. La formation de l'œuf à l'aide de cette oosphère et d'un anthérozoïde ayant été expliquée à la p. 578, fig. 390, je me borne à y renvoyer le lecteur.

**L'anthérozoïde est immobile ; l'oosphère est libre.** — Le cas où l'anthérozoïde et l'oosphère sont tous les deux immobiles et libres se rencontre notamment dans la Padine (*Padina Pavonia*), Algue marine brune, dont le thalle massif, fixé par un crampon, se compose de parties allongées rampantes et de parties aplaties dressées (fig. 642). Ces dernières portent des oogones et des anthéridies, qui sont des prolongements en forme de papilles des cellules périphériques et qui sont disposés en zones concentriques.

Par rénovation totale, les oogones forment et mettent en liberté chacun une oosphère immobile (voir p. 573, fig. 384, *B*). Par division totale, les anthéridies produisent et émettent au dehors un grand nombre de petites sphères incolores et nues, qui sont des anthérozoïdes immobiles. Après la pénétration de ces anthérozoïdes dans les oosphères, les œufs s'entourent d'une membrane de cellulose (fig. 384, *A*).

**L'anthérozoïde est immobile ; l'oosphère reste en place.** — Ce mode est offert par le vaste groupe des Algues rouges, connues sous le nom de Floridées (fig. 643, *A*). Les anthéridies, cellules terminales d'un système de ramifications très serrées, sont très petites et rapprochées en grand nombre (*an*); chacune d'elles condense son protoplasme autour de son noyau et forme un anthérozoïde arrondi, qui s'échappe par une ouverture de la membrane au sommet. Mais avant de sortir, l'anthérozoïde consolide sa membrane propre et la revêt d'une couche de cellulose; aussi manque-t-il de cils vibratiles et est-il immobile (*a*). D'autre part, l'oogone, qui est aussi la cellule terminale d'un filament, développe son sommet en un long appendice grêle, nommé *trichogyne*, et en

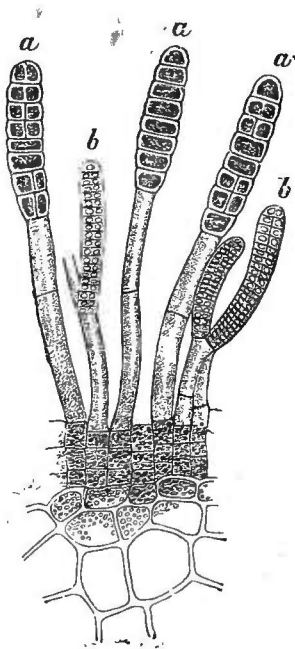


Fig. 640. — Zanardinie (*Zanardinia collaris*). *a*, oogones; *b*, anthéridies (Reinke). Pour l'oosphère, l'anthérozoïde et la formation de l'œuf, voir la figure 390 de la page 578.



Fig. 641. — Anthéridie plus fortement grossie; les anthérozoïdes naissent deux par deux dans chaque cellule.

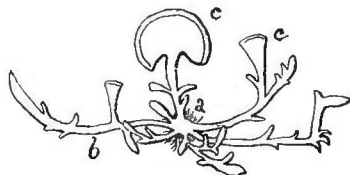


Fig. 642. — Thalle de Padine (*Padina Pavonia*). *a*, crampons; *b*, parties allongées rampantes; *c*, parties élargies, dressées, dont la plus grande porte a première zone d'oogones et d'anthéridies.

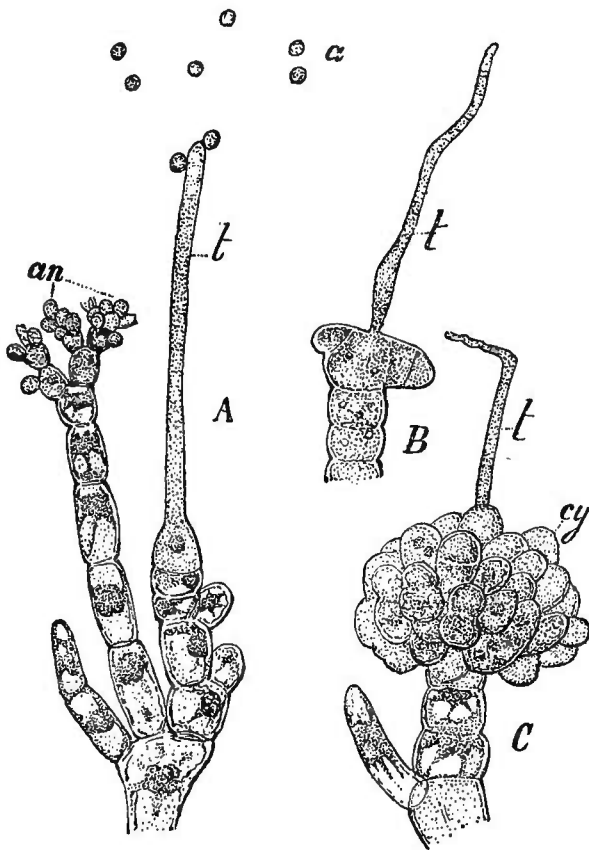


Fig. 643. — Némale (*Nematium multifidum*). A, formation de l'œuf; an, anthéridies; a, anthérozoïdes immobiles; t, trichogyne, au sommet duquel adhèrent deux anthérozoïdes. B, premiers cloisonnements de l'œuf. C, ramification condensée issue de l'œuf, et dont chaque cellule est une spore cy (après Thuret et Bornet)

même temps condense à la base son protoplasme autour de son noyau pour former l'oosphère. Ceux des anthérozoïdes qui, portés par les courants de l'eau, viennent à heurter le trichogyne, y adhèrent fortement. Au point de contact, l'un d'eux résorbe sa membrane de cellulose, ainsi que celle du trichogyne, et par l'ouverture déverse son protoplasme et son noyau d'abord dans le trichogyne, puis dans l'oosphère. Dès lors, celle-ci devient un œuf, et s'entoure d'une membrane de cellulose qui tapisse la paroi interne de l'oogone, excepté en haut, où elle isole le trichogyne.

La formation de l'œuf des Floridiées diffère donc de celle des OEdogoniées, des Fucacées, etc., d'abord parce que l'anthérozoïde est muni d'une membrane de cellulose et immobile, ensuite parce que l'oogone, prolongé en trichogyne, ne s'ouvre pas spontanément; l'anthérozoïde est obligé de le percer au point de rencontre.

## § 2

### Formation de l'œuf par oosphère sans anthérozoïde.

La formation de l'œuf par déversement dans une oosphère d'une portion de protoplasme pourvue d'un noyau, mais sans forme déterminée, c'est-à-dire avec les caractères qu'elle présente chez les Phanérogames, est réalisée chez les Thallophytes par les Péronosporacées et les Saprologéniacées, deux familles de Champignons Oomycètes, dont le thalle, doué d'une structure continue, est formé de filaments rameux enchevêtrés.

Considérons en particulier un Pythe (*Pythium*) ou un Péronospore (*Peronospora*) (fig. 644).

Une branche du thalle se renfle en sphère à son extrémité, qui se sépare par une cloison basilaire du reste du filament et devient un oogone. A l'intérieur de celui-ci, la masse centrale du protoplasme se condense en une oosphère, pendant que sa couche périphérique se transforme en une substance nutritive; en un mot, l'oosphère se forme par rénovation partielle (voir p. 574).

En même temps, un rameau émané soit de la même branche au-dessous de l'oogone, soit d'une branche voisine, se renfle en massue à son extrémité,

qui se sépare par une cloison et forme l'anthéridie. Ce rameau se recourbe vers l'oogone et vient y appliquer étroitement l'anthéridie. Celle-ci pousse alors vers l'intérieur un fin ramuscule, qui perce la membrane de l'oogone, traverse

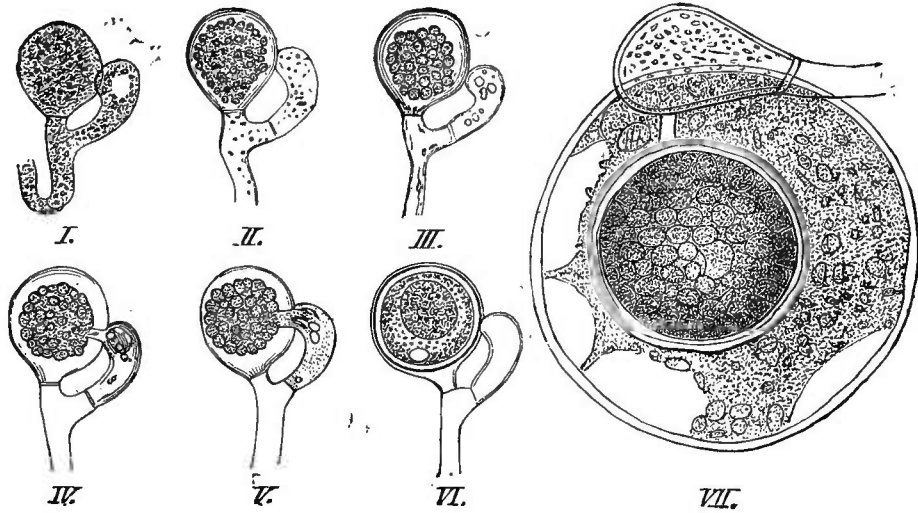


Fig. 644.— Formation de l'œuf des Saprolegniées et des Péronosporées. I-VI, états successifs de l'appareil sexuel du Pythe (*Pythium gracile*). I, l'oogone est séparé par une cloison, l'anthéridie ne l'est pas encore ; II, l'anthéridie est séparée par une cloison ; III, l'oosphère se forme dans l'oogone ; IV, l'anthéridie a perforé la membrane de l'oogone et poussé un tube jusque dans l'oosphère ; V, déversement du protoplasme de l'anthéridie dans l'oosphère ; VI, l'anthéridie est vidée, l'œuf est entouré d'une membrane. VII, oogone du Péronospore (*Peronospora arborescens*), avec son œuf, dont la membrane s'épaissit vers l'extérieur aux dépens du protoplasme non employé (d'après de Bary).

la couche de substance nutritive, rencontre l'oosphère et s'y soude ; aussitôt le ramuscule s'ouvre au sommet et, par l'orifice, l'anthéridie déverse dans l'oosphère une partie du protoplasme qu'elle renferme. Cette partie, sans affecter pourtant de forme déterminée, est quelquefois nettement séparée du reste, qui demeure adhérent à la membrane de l'anthéridie, comme dans le Pythe (*Pythium*) ; il se fait alors dans l'anthéridie une différenciation de protoplasme, analogue à celle qui s'opère dans l'oogone.

De la fusion de ces deux protoplasmes et de leurs noyaux résulte l'œuf, qui s'entoure aussitôt d'une membrane de cellulose. Celle-ci s'épaissit progressivement et se montre bientôt formée de plusieurs couches (fig. 644, VII). Les œufs ainsi constitués passent l'hiver sans changement et ne germent qu'au printemps suivant.

On voit qu'ici l'anthéridie ne produit pas d'anthérozoïdes, mais vient elle-même s'établir directement en contact avec l'oosphère. Les choses s'y passent donc à peu près comme chez les Phanérogames, où le tube pollinique doit aussi, comme on l'a vu (p. 978), être regardé comme une anthéridie sans anthérozoïdes.

### § 3

#### Formation de l'œuf par conjugaison égale ou isogamie.

La formation de l'œuf par conjugaison égale ou isogamie, c'est-à-dire par combinaison de deux gamètes semblables de forme et de dimension (p. 127), se manifeste chez les Thallophytes de deux manières différentes, suivant que

les gamètes sont captifs et immobiles, ou libres et mobiles. Le premier mode s'observe notamment dans les Champignons de la famille des Mucorinées et dans les Algues vertes de la famille des Conjuguées, qui lui doit son nom. Le second se rencontre chez un grand nombre d'Algues vertes ou brunes appartenant aux familles les plus diverses. L'un et l'autre ont été traités à la p. 575 et suiv., fig. 387, 388 et 389, avec assez de détails, pour qu'il suffise d'y renvoyer l'élève sans y revenir de nouveau.

## SECTION II

### DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF CHEZ LES THALLOPHYTES.

#### § 4

#### Divers modes de développement de l'œuf.

Aussitôt formé suivant l'un ou l'autre des trois modes que l'on vient d'étudier, l'œuf des Thallophytes tantôt se développe immédiatement sur la plante mère et à ses dépens, tantôt est mis en liberté et ne se développe que plus tard dans le milieu extérieur, sans aucun lien avec la plante mère. Les Thallophytes de la première catégorie sont vivipares, comme les Phanérogames, les Cryptogames vasculaires et les Muscinées ; celles de la seconde catégorie, qui sont aussi de beaucoup les plus nombreuses, sont au contraire ovipares. L'oviparité est donc un phénomène localisé dans le groupe des Thallophytes, mais qui est loin d'appartenir à tous ses représentants.

**Développement de l'œuf sur la plante mère.** — Le développement de l'œuf sur la plante mère se rencontre à la fois parmi les Algues, chez les Floridées, et parmi les Champignons, chez les Mucorinées.

Chez les Floridées, l'œuf pousse aussitôt, en divers points de sa surface, des proéminences en forme de papilles, qui se séparent par des cloisons (fig. 643, *B*). Ces papilles produisent latéralement des branches qui se cloisonnent, se ramifient à leur tour, et ainsi de suite ; le tout forme bientôt un buisson plus ou moins serré, qui cesse de croître au bout d'un certain temps. Les cellules terminales des rameaux se renflent alors, se remplissent d'un protoplasme plus dense, se séparent du buisson et les unes des autres, et passent à l'état de vie ralentie (fig. 643, *C*). Plus tard, chacune de ces cellules se développe et donne soit directement un thalle adulte, soit d'abord un corps rudimentaire, filamenteux ou lamelliforme, sur lequel le thalle adulte prend naissance par voie de bourgeonnement adventif.

Le développement de l'œuf en plante adulte suit donc, chez les Floridées, la même marche que chez les Muscinées. Il s'y fait d'abord un corps rudimentaire, produisant des cellules spéciales, en un mot un sporogone avec des spores de passage (1). Puis ces spores germent et développent soit directement

(1) Ici aussi, ces spores de passage peuvent recevoir le nom de diodes (voir p. 972, en note).

le thalle adulte, comme chez les Hépatiques, soit d'abord un protonème sur lequel le thalle adulte bourgeonne plus tard, comme chez les Mousses. La seule différence est que les spores de passage naissent ici à l'extérieur du sporogone, et non à l'intérieur d'un sporange comme chez les Muscinées, sont exogènes et non endogènes. C'est donc, sous ce rapport, par les Floridées que le groupe des Thallophytes se relie à celui des Muscinées.

Chez les Mucorinées, l'œuf naît par isogamie avec gamètes captifs (fig. 645).

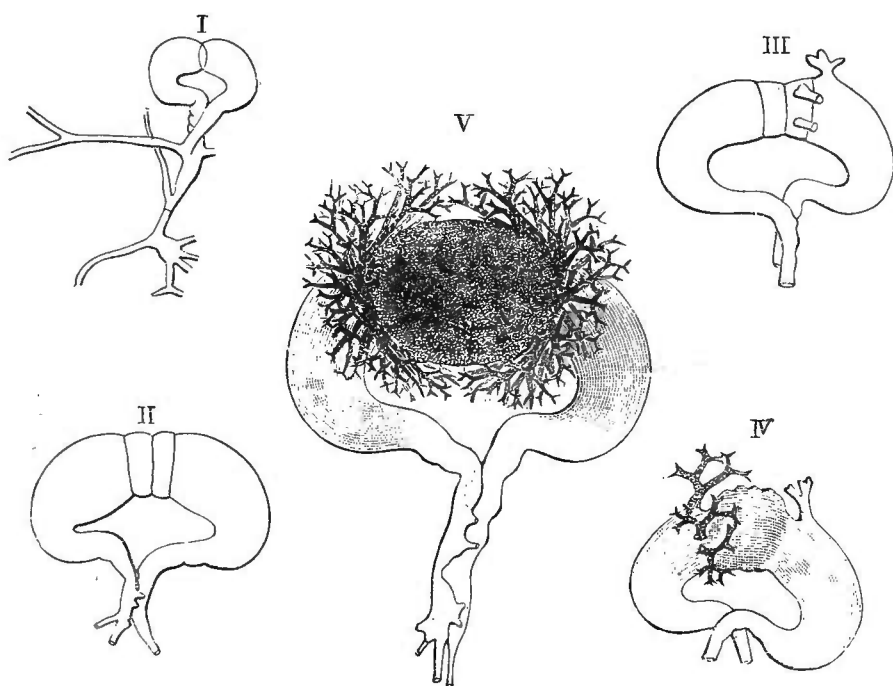


Fig. 645. — Formation et développement de l'œuf du *Phycomyces* (*Phycomyces nitens*). I, rapprochement au contact des deux rameaux renflés, courbés en tenaille ; II, chacun d'eux découpe une cellule discoïde ; III, ces deux cellules se fusionnent et l'œuf est constitué ; IV, aussitôt il grossit et parvient enfin à l'état V. L'œuf formé, des poils dichotomes apparaissent d'abord d'un côté III, puis de l'autre IV. La figure V les montre trop petits et trop écartés au milieu ; en réalité, ils s'enchevêtrent autour de l'embryon et l'enveloppent complètement à la maturité.

Deux courts rameaux du thalle filamenteux, doué, comme on sait (p. 470, fig. 318), d'une structure continue, se renflent au sommet, croissent l'un vers l'autre en demeurant droits, comme dans le *Mucor* (*Mucor*), le *Rhizope* (*Rhizopus*), etc., ou en se courbant en forme de tenaille, comme dans le *Phycomyces* (*Phycomyces*) (fig. 645), le *Piptocéphale* (*Piptocephalis*), etc., jusqu'à venir se toucher et se presser en aplatissant leurs extrémités l'une contre l'autre. En même temps, le bout de chaque rameau se sépare du reste par une cloison transversale et forme une cellule discoïde ; puis la double membrane en contact se résorbe et les deux cellules discoïdes se fusionnent protoplasme à protoplasme et noyau à noyau, de manière à se combiner en une seule, qui dès ce moment est l'œuf.

Aussitôt, celui-ci s'accroît rapidement, absorbant à cet effet, à travers les cloisons latérales, le contenu des rameaux renflés et des branches du thalle qui les supportent. Il devient ainsi un corps volumineux, mesurant parfois jusqu'à un quart de millimètre de diamètre, qui s'enveloppe d'une épaisse membrane cartilagineuse, souvent hérissée de verrues et passe à l'état de vie ralentie

(fig. 645, V), recouvert par la membrane des deux cellules fusionnées, qui a suivi le développement de l'œuf et forme à sa surface une mince pellicule, ordinairement brun foncé ou noir. Ce corps est un embryon à structure continue, pourvu de nombreux noyaux issus de la bipartition répétée du noyau de l'œuf et muni de substances de réserve où dominent les matières grasses. Souvent nu (*Mucor*, *Rhizope*, *Piptocéphale*, etc.), il est quelquefois recouvert par des poils colorés et cutinisés, produits en verticille par les deux rameaux au-dessous des cloisons qui en ont séparé les gamètes. Ces poils sont tantôt simples et arqués, comme dans l'*Absidie* (*Absidia*), tantôt dichotomes et droits, en forme d'épines, comme dans le *Phycomyce* (fig. 645, V), tantôt ramifiés et enchevêtrés en une épaisse capsule qui enveloppe complètement l'embryon, comme dans la *Mortierelle* (*Mortierella*). Toujours ils constituent un appareil de protection et de dissémination, rappelant les aigrettes et le duvet des graines chez les Phanérogames. Placé dans des conditions favorables de nutrition, l'embryon des Mucorinées germe et produit directement le thalle rameux et continu qui caractérise ces plantes (p. 470, fig. 318). Il n'y a donc pas ici de spores de passage.

**Développement de l'œuf en dehors de la plante mère.** — Quand l'œuf est mis en liberté, son développement s'opère quelquefois tout de suite, sans avoir à traverser une période de repos. C'est ainsi que chez les Varecs (*Fucus*), aussitôt formé, comme il a été dit plus haut (p. 994), il grandit, se cloisonne dans les trois directions et peu à peu produit le thalle (fig. 639, IV et V). Mais le plus souvent l'œuf passe d'abord à l'état de vie ralentie et ne germe qu'après un temps plus ou moins long. Quand les circonstances sont favorables, il déchire la couche cutinisée de sa membrane et, par l'ouverture, s'accroît au dehors en devenant peu à peu le thalle adulte de la plante (*Spirogyre*, *Vauchérie*, etc.).

**Multiplication des Thallophytes. Spores et zoospores.** — Parvenues à l'état adulte, les Thallophytes se multiplient par fractionnement du thalle, c'est-à-dire par boutures et marcottes, comme les plantes des trois autres groupes. Il en est même qui n'ont pas d'autre mode de multiplication et qui, sous ce rapport, ressemblent aux Phanérogames, aux Cryptogames vasculaires et aux Muscinées, si l'on fait abstraction des propagules de ces dernières plantes : telles sont, par exemple, les Conjuguées et les Characées parmi les Algues vertes, les Diatomées et les Fucacées parmi les Algues brunes, etc. Mais le plus souvent le thalle produit des cellules spéciales, qui se disséminent et plus tard germent en produisant autant de thalles nouveaux, pareils de tout point au premier, en un mot de vraies *spores* (p. 26). La multiplication par spores est donc localisée dans le groupe des Thallophytes, mais elle est loin d'appartenir à tous ses représentants.

Les spores se forment, suivant les plantes, par deux procédés différents. Ce sont quelquefois des cellules externes, qui se différencient et se détachent tout entières avec leur membrane de cellulose ; les spores sont alors exogènes et immobiles, comme on le voit, parmi les Champignons, chez les Basidiomycètes (fig. 646), les Urédinées, les Ustilaginées, etc. Bien plus fréquemment les spores naissent dans une cellule mère, qui divise d'abord à plusieurs reprises

son noyau. Tantôt la cellule mère se cloisonne ensuite en totalité entre ses

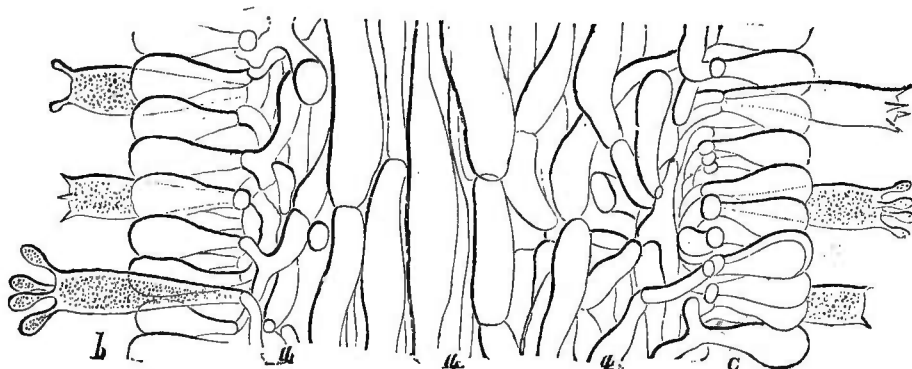


Fig. 646. — Formation des spores exogènes dans un Agaric (*Agaricus comatus*). Coupe transversale d'une lamelle ; a, filaments internes ; b, basides portant les spores à divers états de développement ; c, paraphyses.

noyaux, dédouble ses cloisons et isole les cellules filles (fig. 647). Tantôt elle condense autour de chaque noyau une portion seulement de son protoplasme, qui se revêt d'une membrane propre et se sépare du protoplasme non employé (fig. 648). Les spores sont alors endogènes et la cellule mère porte le nom de *sporangie* dans le premier cas (fig. 647), d'*asque* dans le second (fig. 648).

Si les cellules filles, avant de sortir du sporangie ou de l'asque se sont revêtues d'une couche cellulosique, les spores sont immobiles (Mucorinées et Ascomycètes parmi les Champignons, Floridées parmi les Algues) (fig. 647,

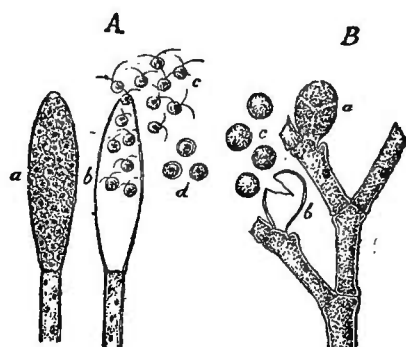


Fig. 647. — Formation endogène des spores dans un sporangie. A, chez un Saprolegne (*Saprolegnia*) ; les spores sont mobiles. B, chez un Callithamne (*Callithamnion*) ; les spores sont immobiles.

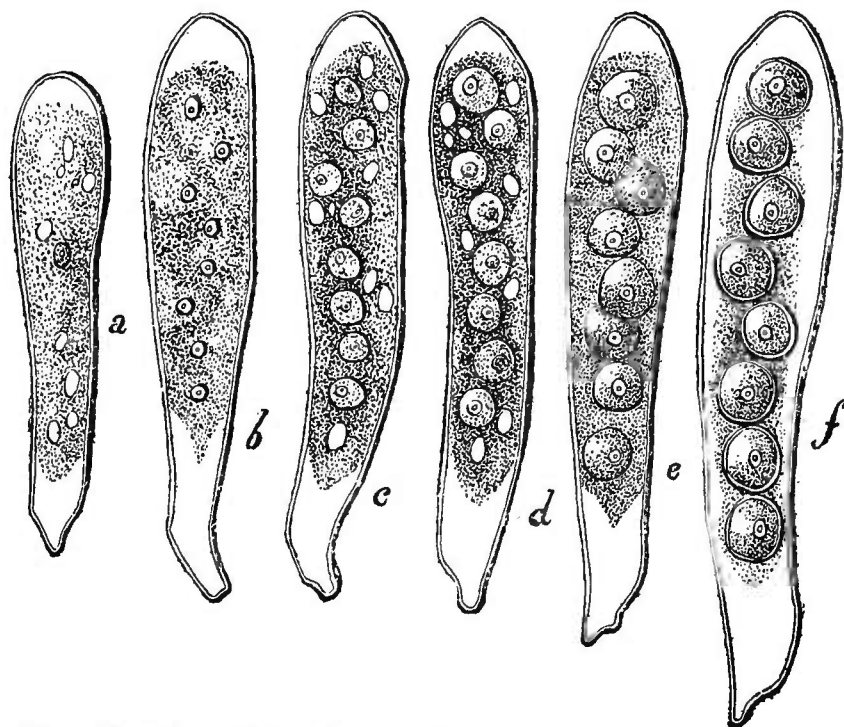


Fig. 648. — Formation endogène des spores dans un asque, chez une Pézize (*Peziza*).

*B* et 648). Mais si elles ne possèdent que leur mince membrane albuminoïde, prolongée çà et là en cils vibratiles, elles nagent dans l'eau : ce sont des *zoospores* (Saprolégniacées et Chytridiacées parmi les Champignons, Siphonées, Confervacées, Phéosporées parmi les Algues) (fig. 647, *A*). Suivant les plantes, les zoospores ont un seul cil, postérieur comme chez les Chytridiacées, ou antérieur comme dans le Botryde (*Botrydium*), deux cils, un en avant et l'autre en arrière, comme chez les Phéosporées, ou tous les deux en avant (fig. 647, *A*), comme dans le Protocoque (*Protooccus*), le Coléochète (*Coleochæte*), etc., ou quatre cils en avant comme dans la Cladophore (*Cladophora*), l'Ulotriche (*Ulothrix*), l'Ulve (*Ulva*), etc. Quelquefois la cellule mère, sans diviser son noyau, emploie tout son protoplasme à la formation d'une seule grosse zoospore, qui porte alors une couronne de cils en avant ; il en est ainsi dans les OEdogones (*OEdogonium*) où, comme on sait (p. 572, fig. 382), la zoospore naît par rénovation totale. Ailleurs c'est un article pourvu de nombreux noyaux qui consacre tout son protoplasme et tous ses noyaux à former une seule zoospore très grande et toute couverte de cils, qui est elle-même un article et non une cellule, comme on l'a vu dans la Vauchérie (*Vaucheria*) (p. 573, fig. 383). Dans tous les cas, la zoospore, après avoir nagé quelque temps, perd ses cils, s'entoure d'une membrane de cellulose et passe ainsi à l'état de spore immobile.

Ces deux modes de formation exogène et endogène peuvent d'ailleurs se rencontrer dans des plantes assez voisines ; ainsi, par exemple, les Péronosporacées ont leurs spores exogènes, tandis que les Saprolégniacées les ont endogènes (fig. 647, *A*).

Il faut remarquer encore que les spores ne sont pas liées nécessairement à l'état adulte du thalle. Quand les conditions de nutrition sont défavorables, elles peuvent prendre naissance aux divers degrés où s'arrête le développement du thalle, aux dépens des réserves antérieurement constituées. Ainsi l'embryon des Mucorinées (fig. 645, *V*), quand il germe non dans un milieu nutritif, mais simplement dans l'air humide, développe non un thalle, mais seulement un sporange pédicellé. Les spores peuvent même, si elles sont endogènes, se former directement dans l'œuf, quand celui-ci vient à germer dans des conditions de nutrition insuffisantes à la formation d'un thalle. L'œuf d'un OEdogone (*OEdogonium*) ou d'un Cystope (*Cystopus*), par exemple ; germe de la sorte en un zoosporange. La multiplication de la plante s'opère alors au sortir de l'embryon, et même au sortir de l'œuf. De pareilles spores précoces ressemblent assez aux spores de passage des Muscinées et des Floridées.

**Polymorphisme de l'appareil sporifère. Conidies.** — Beaucoup de Thallobytes n'ont qu'une seule sorte de spores ; il en est ainsi, par exemple, de toutes les Algues, car il faut bien se garder de confondre les spores de passage des Floridées (p. 998, fig. 643, *C*) avec leurs vraies spores (fig. 647, *B*) ; il en est de même, parmi les Champignons, dans la division des Myxomycètes. Mais dans les autres divisions de ce vaste groupe, on voit fréquemment le thalle adulte produire, suivant les conditions de nutrition où il se trouve placé, plusieurs sortes de spores, souvent très différentes les unes des autres, appropriées respectivement à la multiplication de la plante dans ces conditions ; il



y a alors différenciation ou, comme on dit aussi, *polymorphisme* dans l'appareil sporifère.

Parmi ces diverses sortes de spores, il en est une qui ne manque jamais et qui conserve ses caractères dans toute l'étendue de chaque division considérée; c'est à elle seule que l'on réserve le nom de spores. Aux autres, qui manquent souvent, et dont les caractères varient beaucoup dans des plantes très voisines, on donne collectivement le nom de *conidies*. C'est ainsi que, outre les spores endogènes qui appartiennent à toute la famille, plusieurs Mucorinées ont des conidies exogènes plus grosses que les premières, portées au sommet de petits rameaux du thalle : Mortière ( *Mortierella* ), Syncéphale ( *Syncephalis* ), etc. C'est ainsi encore qu'à côté des spores nées par huit à l'intérieur d'un asque,

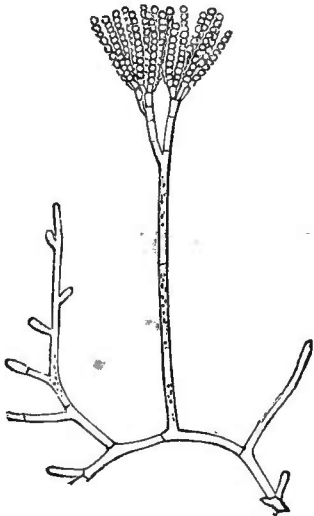


Fig. 649. — Appareil conidien d'un Pénicille (*Penicillium crustaceum*); les conidies forment un pinceau de chapelets.

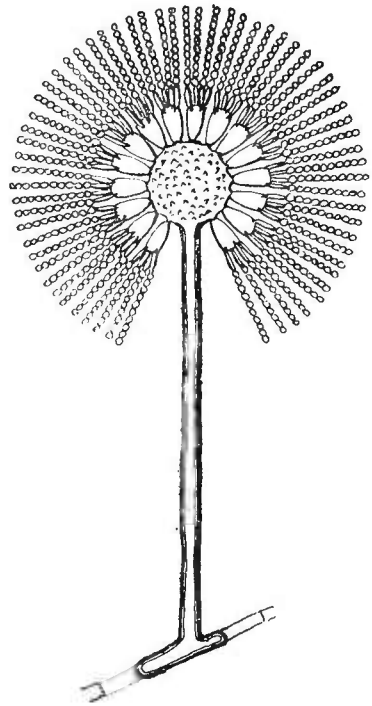


Fig. 650. — Appareil conidien d'un Stérigmatocyste (*Sterigmatocystis nigra*), en section longitudinale optique.

qui caractérisent la grande division des Ascomycètes (fig. 648), le Pénicille (*Penicillium*), l'Aspergille (*Aspergillus*), le Stérigmatocyste (*Sterigmatocystis*), l'Erysiphe (*Erysiphe*), etc., forment, bien plus fréquemment que les premières, des conidies exogènes disposées en chapelet (fig. 649 et 650). De même, outre les spores nées par quatre au sommet d'une cellule mère nommée *baside* (fig. 646), qui caractérisent la grande division des Basidiomycètes, plusieurs Agarics (*Agaricus*), Coprins (*Coprinus*), etc., produisent sur leur thalle des conidies en bâtonnets, beaucoup plus petites et plus délicates que les premières.

Souvent même le thalle produit plusieurs sortes de conidies, appropriées à tout autant de conditions différentes. Ainsi la Puccinie du gramin (*Puccinia graminis*), parasite qui envahit au printemps le Berbéride vulgaire (*Berberis vulgaris*) ou Epine-vinette, en été le Blé cultivé (*Triticum sativum*), outre ses

spores, qui naissent à la fin de l'été sur le Blé, produit quatre sortes de conidies. Les premières en date, issues de la germination des spores sur la terre humide au premier printemps, tombent sur le Berbéride et y établissent la plante. Celle-ci ne tarde pas à produire sur le Berbéride deux sortes de conidies : les unes qui propagent la plante sur le Berbéride, les autres qui tombent sur le Blé et y inoculent le parasite. Sur ce nouvel hôte, celui-ci forme ensuite une quatrième sorte de conidies qui le multiplie sur le Blé pendant tout l'été, avant de produire enfin les spores, qui le conservent pendant l'hiver.

Pour bien comprendre maintenant le caractère accessoire et tout adaptatif des conidies, il suffit de comparer à la Puccinie du graminé, qui en est si richement dotée parce qu'elle habite deux hôtes différents, la Puccinie des Malvacées (*Puccinia Malvacearum*), qui passe toute l'année sur la même plante. Celle-ci ne possède, outre ses spores, que les conidies nées sur le sol au premier printemps et qui lui sont nécessaires pour monter à la plante hospitalière et s'y établir.

---

## II

### DEVELOPPEMENT DE LA RACE

On a défini la race (p. 29), et l'on sait que, dans la race pure, comme dans la race mélangée, à chaque passage de plante à plante, il y a variation.

Il faut maintenant rechercher comment, dans la race pure, la variation est influencée par le mode même de formation de l'œuf, par le temps, c'est-à-dire par l'âge de la race ou par le numéro d'ordre de la plante considérée, et par le lieu, c'est-à-dire par l'ensemble des conditions du milieu auquel cette plante est soumise.

Il faut ensuite considérer la race mélangée et rechercher comment la variation y est modifiée par la manière dont s'opère la formation croisée de l'œuf et par le degré du croisement.

En un mot, il faut étudier le développement de la race. C'est ce qui fera l'objet des deux derniers Chapitres de la Botanique générale.

## CHAPITRE V

### DÉVELOPPEMENT DE LA RACE PURE.

Toutes les fois que l'œuf résulte de la combinaison des gamètes de la même plante, condition que nous avons toujours supposée remplie dans les quatre chapitres précédents, en un mot toutes les fois que sa formation est autonome, qu'il y a autofécondation, la descendance est directe et la race est pure (p. 29).

#### § 1

#### Sexualité en général.

**Différence relative et différence absolue des gamètes.** — Dans la race pure, les deux corps protoplasmiques nus et pourvus de noyau qui se combinent pour former l'œuf sont différenciés à la fois par rapport au protoplasme des cellules ordinaires de la plante, ce qui est leur différence *absolue*, et l'un par rapport à l'autre, ce qui est leur différence *relative*. Pour exprimer la différence absolue, on applique aux deux composants de l'œuf la dénomination collective de *gamètes*, qui indique leur rôle spécial (p. 26); pour traduire la différence relative, on dit que l'œuf est le résultat d'une *sexualité* (p. 26). L'une et l'autre différence ont d'ailleurs, suivant les plantes, des valeurs très diverses. Considérons d'abord la différence relative ou sexuelle.

**Valeur diverse de la différence relative ou sexuelle des gamètes.** — Les deux gamètes ont quelquefois même origine, même forme, même dimension et, pour s'unir, font chacun la moitié du chemin. Nulle à l'extérieur, leur différence ne réside alors que dans la composition interne. Il y a *isogamie*, et l'on nomme *isogames* les plantes qui forment leur œuf de cette façon, comme les Desmidiées, la Pandorine (*Pandorina*), l'Acétabulaire (*Acetabularia*), l'Ulotriche (*Ulothrix*), l'Ectocarpe (*Ectocarpus*), etc., parmi les Algues, comme les Mucorinées, etc., parmi les Champignons. Chez certaines Isogames, la différence interne commence cependant à se manifester au dehors. Dans le Phycomyze (*Phycomyces*), par exemple, les ramuscules dichotomes qui enveloppent l'œuf naissent plus tôt et sont plus vigoureux d'un côté que de l'autre (fig. 645, p. 1001); dans la Spirogyre (*Spirogyra*), l'un des gamètes se déplace seul vers l'autre, qui demeure immobile (fig. 387, p. 575).

Mais le plus souvent les deux gamètes diffèrent à la fois par l'origine, la forme, la dimension, la mobilité et la structure; la sexualité est alors évidente :

il y a *hétérogamie*, et l'on nomme *hétérogames* les plantes qui se comportent de cette manière. Celui des deux gamètes qui fait tout le chemin pour s'unir à l'autre est mâle ; l'autre, qui demeure en place, est *femelle*. Rien de plus varié, on l'a vu, que le gamète mâle, dans son origine, dans sa forme, dans sa dimension, dans la manière dont il arrive au contact du gamète femelle. Le gamète femelle, au contraire, bien qu'il procède d'origines fort diverses, est beaucoup plus uniforme. La différence sexuelle atteint son maximum, quand le gamète mâle est un petit anthérozoïde mobile dont le protoplasme est aussi réduit que possible par rapport au noyau, et le gamète femelle une grande oosphère immobile pourvue d'un abondant protoplasme (Muscinées, Cryptogames vasculaires, etc.). Elle n'est nullement en rapport avec la différenciation externe ou interne du corps ; aussi son maximum peut-il déjà se trouver atteint chez des Thallophytes à structure continue, comme les Vauchéries (*Vaucheria*), par exemple, où la différenciation sexuelle est aussi profonde que nulle part ailleurs dans le règne végétal, plus grande assurément que chez les Phanérogames.

Entre l'isogamie la plus complète et l'hétérogamie la plus tranchée, il y a et l'on découvre chaque jour, une foule d'intermédiaires, en sorte que toute limite qu'on essaierait de tracer serait contraire à la nature. Dans tous les cas, l'union des gamètes a lieu de la même manière ; ils se fusionnent et se combinent, noyau à noyau et protoplasme à protoplasme. De cette combinaison, où la différence sexuelle s'annule quelle que soit sa valeur, résulte un produit nouveau qui est l'œuf, origine d'une plante nouvelle (voir p. 27).

**Y a-t-il des plantes agames ?** — D'autre part, entre la sexualité faiblement accusée et l'absence complète de sexualité, entre l'isogamie et l'*agamie*, il n'y a qu'un pas. Ce pas est-il franchi dans la nature ? en d'autres termes, existe-t-il des plantes tout à fait dépourvues de gamètes, incapables par conséquent de former des œufs, véritablement *agames* ?

On ne saurait apporter une trop grande réserve dans la réponse à cette question. Le fait est que, chez un grand nombre de Thallophytes, les unes très simples (Oscillariées, Bactériacées, etc.), les autres beaucoup plus complexes (Ascomycètes, Basidiomycètes, etc.), on n'a pu observer jusqu'ici aucune trace de sexualité, aucune formation d'œuf, mais seulement une multiplication par spores, souvent de plusieurs sortes, analogue à celle que l'on voit chez les Mucorinées, par exemple, coexister avec la formation des œufs. Pour expliquer ce résultat négatif, on peut faire trois hypothèses. Ou bien ces plantes sont douées de sexualité, mais ne forment leurs œufs qu'à de rares intervalles, dans des conditions de milieu toutes spéciales : il en résulte que ces œufs ont échappé jusqu'ici aux observateurs ; leur découverte est réservée aux efforts de l'avenir. Ou bien, douées autrefois de sexualité, elles ont, par une cause inconnue, perdu sans retour la faculté de produire des œufs ; elles sont devenues agames, fait dont on citera plus loin des exemples certains. Ou bien elles ont toujours été incapables de produire des œufs, elles sont agames de nature.

C'est seulement après une longue attente et beaucoup d'efforts inutiles, qu'il sera permis de renoncer à la première hypothèse. Si cette nécessité s'im-

pose, il faudra se rallier à la seconde. La troisième, en effet, semble incompatible avec l'existence même de ces plantes. L'œuf étant le principe de toute variation, une plante agame ne peut varier, et par là se trouve incapable d'en produire d'autres différentes d'elle-même.

**Valeur diverse de la différence absolue des gamètes. Parthénogénèse.** — Chez les Isogames, la différence absolue des gamètes, du même ordre de grandeur pour tous les deux, affecte suivant les plantes deux valeurs inégales. Quelquefois elle est assez faible pour que chaque gamète isolé, empêché de se combiner à l'autre, demeure capable de se développer ultérieurement en un individu nouveau, en un mot se comporte comme une spore. Au lieu d'une plante nouvelle qu'ils auraient engendrée en se combinant, les deux gamètes séparés produisent deux individus de la plante ancienne. Il en est ainsi normalement dans l'Ectocarpe (*Ectocarpus*), par exemple, dont les corps protoplasmiques ciliés, s'ils sont isolés, multiplient simplement la plante et fonctionnent comme zoospores, s'ils peuvent s'unir deux par deux, produisent des œufs et agissent comme gamètes. Il en est de même accidentellement chez certaines Mucorinées, comme la Sporodinie (*Sporodinia*), l'Absidie (*Absidia*), divers Mucors (*Mucor*), etc. ; quand les deux rameaux renflés, qui d'ordinaire forment l'œuf de ces plantes, n'arrivent pas à se toucher, chaque cellule terminale grossit cependant, revêt son corps protoplasmique d'une membrane cartilagineuse recouverte par la membrane primitive brunie, passe à l'état de vie latente et plus tard germe, en apparence comme l'œuf lui-même, mais en réalité, en ne produisant, comme une spore, qu'un ou plusieurs individus nouveaux de la plante ancienne, non une plante nouvelle.

Mais presque toujours la différence absolue des gamètes des Isogames est assez grande pour que chacun d'eux isolément soit désormais incapable de tout développement, ait irrévocablement perdu la qualité de spore. Cette stérilité est un fait assurément très remarquable et qui a de quoi surprendre, surtout quand les gamètes ont un volume considérable, comme chez les Conjuguées.

Chez les Hétérogames, le gamète mâle possède une différence absolue beaucoup plus accusée que le gamète femelle, et qui le rend toujours stérile quand il est isolé. La différence absolue du gamète femelle est, au contraire, beaucoup plus faible. Aussi n'est-il pas étonnant de voir, dans certains cas, ce gamète se suffire à lui-même quand il est isolé, prendre les propriétés d'une spore et produire un individu nouveau. Ce qui a lieu de surprendre, c'est le très petit nombre de ces cas, actuellement connus. Parmi les Champignons, le Saprologne (*Saprolegnia*) et l'Achlye (*Achlya*) en offrent des exemples. Pour une cause inconnue, les branches anthéridiennes (p. 999) de certaines de ces plantes ou ne se forment pas du tout, ou bien, après s'être appliquées sur l'oogone, ne s'y ouvrent pas pour déverser leur protoplasme dans les oosphères. Celles-ci cependant s'entourent d'une membrane de cellulose, mûrissent, passent à l'état de vie ralentie et plus tard germent, en apparence comme des œufs, mais en réalité en formant, comme des spores, des individus pareils au précédent. Parmi les Algues vertes, le Charagne chevelu (*Chara crinita*) en est un autre exemple. La plante est femelle; néanmoins l'oosphère, en dehors de toute pénétration possible par un anthérozoïde, s'entoure d'une membrane,

mûrit, passe à l'état de vie ralentie et plus tard germe, en apparence comme un œuf, en réalité comme une spore, puisque tous les individus qui en proviennent sont indéfiniment femelles comme le premier. Ni les Muscinées, ni les Cryptogames vasculaires, ni les Phanérogames n'ont offert jusqu'ici d'exemple de ce fait, qui demeure, on le voit, très rare, quand il semblerait *a priori* devoir être fort commun. Sauf ces quelques exceptions, le gamète femelle des Hétérogames est tout aussi stérile que le gamète mâle.

C'est ce retour possible à l'état de spores, soit des deux gamètes à la fois chez les Isogames, soit du gamète femelle chez les Hétérogames, que l'on désigne sous le nom fort impropre de *parthénogenèse*. Quoique très rarement réalisé, ce phénomène suffit cependant pour qu'il ne soit pas permis de regarder la sexualité comme entraînant nécessairement la stérilité des gamètes isolés, ni par conséquent d'introduire, comme on le fait d'ordinaire, cette condition de stérilité dans la définition même de la sexualité.

**Ce qu'on entend par apogamie** (1). — La parthénogenèse a, en définitive, pour résultat de remplacer une sexualité empêchée ou perdue par une multiplication. A ce point de vue général, ce phénomène n'est pas sans précédents. Quand la Célébogyne (*Cælebogyne ilicifolia*), par exemple, substitue un embryon adventif à l'embryon normal, qui ne peut pas s'y produire, faute de pollen pour féconder l'oosphère (p. 915), quand la Ptéride de Crète (*Pteris cretica*) développe sur son prothalle un embryon adventif à la place de l'archégone absent (p. 981), le même résultat général est atteint, mais d'une autre manière. Il est obtenu d'une façon encore plus différente, lorsque dans l'ombelle de l'Ail cultivé (*Allium sativum*), etc., il se forme des bulbilles au lieu de fleurs, lorsque dans la Ficaire (*Ficaria*) le pollen ne se forme pas dans les étamines, ni les graines dans le pistil, par suite du développement des racines tuberculeuses sous les bourgeons axillaires caducs des feuilles caulinaires (p. 208), lorsque dans plusieurs Dioscorées (*Dioscorea*) la plante cesse même de fleurir parce qu'elle porte de nombreux bulbilles à l'aisselle de ses feuilles, stérilité qui a son pendant chez certaines Mousses (*Barbula papillosa*, *Ulota phyllantha*), où la formation de bulbilles caducs empêche le développement des archégones et des anthéridies.

Dans tous ces exemples, le même résultat se trouvant atteint par des voies différentes, la sexualité empêchée ou perdue se trouvant remplacée, en des points de plus en plus éloignés de celui où elle s'exerce d'ordinaire, par divers procédés de multiplication qui conservent simplement la plante, il est utile d'avoir une expression commune pour désigner cette substitution. On dit qu'il y a *apogamie*; les plantes qui ne font ainsi que se conserver, sans pouvoir désormais en produire d'autres, sont dites *apogames*.

Si les deux gamètes se développent normalement, mais demeurent, par une cause quelconque, sans action l'un sur l'autre: Sporodinie (*Sporodinia*), Funkie (*Funkia*), Nothoscorde (*Nothoscordum*), Citronnier (*Citrus*), etc., il y a *apogamie*, au sens étroit du mot. Si le gamète mâle seul fait défaut: Charagne chevelu (*Chara crinita*), Saprologne (*Saprolegnia*), Célébogyne (*Cælebo-*

(1) De Bary: *Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen* (Bot. Zeitung, 1878).

*gyne*), Ficaire (*Ficaria*), etc., il y a *apandrie*. Si c'est le gamète femelle seul qui avorte : Ptéride de Crète (*Pteris cretica*), etc., il y a *apogynie*. Enfin, si les deux gamètes manquent à la fois, l'apogamie est complète : Ptéride (*Pteris cretica*), Ail (*Allium*), Dioscorée (*Dioscorea*), etc.

C'est peut-être à cette apogamie complète et définitive, à cette agamie actuelle, que se rattachent les plantes chez lesquelles, comme il a été dit plus haut, on n'a pas réussi jusqu'ici à constater une sexualité. L'existence de ces plantes serait ainsi expliquée par leur sexualité antérieure ; elles ne feraient plus aujourd'hui que se conserver et se multiplier. Mais, répétons-le, c'est là une hypothèse stérile qu'il sera toujours temps d'adopter en désespoir de cause. Il est plus sage et plus utile d'espérer que les progrès à venir feront découvrir une sexualité chez ces plantes, et de susciter des efforts dans ce sens.

**Parenté diverse des gamètes de la même plante.** — Quand leur différence relative est faible, les gamètes peuvent être deux cellules sœurs qui s'unissent peu de temps après s'être séparées au sein de la cellule mère, ces quelques instants ayant suffi à y établir la différence interne qui les rend stériles séparément et qui rend possible leur combinaison dans l'œuf, comme dans la Cladophore (*Cladophora*), l'Ulotriche (*Ulothrix*), etc. Ils peuvent provenir de deux cellules sœurs, par rénovation, ce qui les éloigne déjà un peu plus, comme on le voit dans les Conjuguées quand l'isogamie s'exerce entre deux cellules contigües du même filament.

Quand la différence relative est grande, la parenté des gamètes peut aussi être très étroite ; on le voit dans les Vauchéries (*Vaucheria*) et dans les Péronospores (*Peronospora*), où ils procèdent de deux rameaux issus du même tube en des points très voisins, dans les OEdogones (*OEdogonium*), où ils sont produits par des cellules voisines du même filament, etc. Mais le plus souvent, les cellules mères des gamètes sont alors séparées par un grand nombre de divisions cellulaires, et même appartiennent à des membres différents, quoique rapprochés, comme on le voit pour l'étamine et le carpelle chez les Phanérogames à fleurs hermaphrodites. Chez ces plantes, il arrive même souvent, comme on sait, par suite de diverses dispositions : dichogamie (p. 439), pollinisation par les insectes (p. 440), etc., que les gamètes qui s'unissent pour former l'œuf proviennent non de la même fleur, mais de fleurs différentes, fort espacées sur le corps de la plante ou sur des individus différents de la même plante, ce qui éloigne d'autant leur parenté. Cette pollinisation indirecte devient même nécessaire quand les fleurs sont unisexuées et la plante monoïque.

**Cette parenté diverse est sans influence sur la variation.** — Ces différences de parenté des gamètes ont-elles de l'influence sur le produit de leur combinaison dans l'œuf, c'est-à-dire sur la variation de la plante nouvelle ? A voir les diverses dispositions naturelles qui, dans un grand nombre de Phanérogames, empêchent de s'unir des gamètes trop proches parents, et favorisent au contraire l'union de gamètes plus éloignés (voir p. 439), on est porté à croire, et plusieurs admettent en effet, qu'en général l'union de gamètes d'une parenté trop rapprochée est préjudiciable à la constitution de la plante nouvelle et par conséquent à l'avenir de la race.

Déjà cependant il existe assez de Cryptogames où l'union sexuelle a constamment lieu entre gamètes très rapprochés, assez de Phanérogames hermaphrodites où la réunion des gamètes de la même fleur se trouve assurée, sans que par là la race dépérisse, pour qu'il ne soit pas permis de généraliser cette hypothèse. Mais, de plus, les expériences comparatives qui ont été faites précisément sur les plantes hermaphrodites qui l'ont suggérée, c'est-à-dire où des dispositions spéciales favorisent ou même assurent la pollinisation indirecte, sont bien loin de la confirmer (1).

Dans cinq plantes phanérogames à fleurs hermaphrodites appartenant à autant de genres pris dans quatre familles différentes, on a comparé, toutes choses égales d'ailleurs, un certain nombre de plantes issues de pollinisation directe au même nombre de plantes produites par pollinisation indirecte entre fleurs distinctes du même individu ou d'individus différents de la même plante. Pour trois de ces espèces : Mimule jaune (*Mimulus luteus*), Pélargone zoné (*Pelargonium zonale*), Origan vulgaire (*Origanum vulgare*), les deux lots se sont montrés équivalents à tous les points de vue. Dans la quatrième, l'Ipomée pourpre (*Ipomæa purpurea*), vulgairement Volubilis, le lot direct a été légèrement supérieur au lot indirect, pour la dimension et le poids des tiges, comme pour la précocité de la floraison et la pesanteur des graines. Dans la cinquième, la Digitale pourpre (*Digitalis purpurea*), c'est, au contraire, le lot indirect qui a pris une légère supériorité sur le lot direct. En somme, la pollinisation indirecte s'est montrée sans avantage, comme sans inconvénient.

Tant qu'on ne sort pas de la plante, la différence de parenté des gamètes paraît donc sans influence sur la constitution de l'œuf nouveau et par conséquent sur la variation de la plante qui en procède, sans doute parce que leur différence sexuelle, ne dépendant que de l'œuf ancien, conserve la même valeur dans toute l'étendue du corps.

## § 2

### Influence du temps et du milieu sur la variation.

**Influence de l'âge de la race sur la variation.** — Au moment où la plante nouvelle forme à son tour des œufs, la variation particulière qui la caractérise est soumise, au même titre que toutes ses autres propriétés, d'une part à l'hérédité (p. 24), d'autre part à la variation. Le plus souvent elle est atteinte par la variation et disparaît sans laisser de traces ; quelquefois elle est prise par l'hérédité et se conserve à tous les degrés dans la descendance. Dans le premier cas, la propriété acquise se trouve localisée dans un seul des anneaux de la chaîne ; pour la maintenir ou la répandre, on est réduit à user des divers moyens qu'on a de conserver et de multiplier la plante. Il en est ainsi, par exemple, dans les Tulipes (*Tulipa*), les Calcéolaires (*Calceolaria*), les Pélargones (*Pelargonium*), les Poiriers (*Pirus*), les Pommiers (*Malus*), les Pruniers (*Prunus*), les Pêchers (*Persica*), etc., dont aucune des nombreuses variations ne se pro-

(1) Darwin ; *Des effets de la fécondation croisée*, p. 42 et p. 300. Paris, 1877.



page par le semis des graines. Dans le second cas, la propriété nouvelle est fixée et se retrouve désormais dans toutes les générations successives, caractérisant ainsi dans la race générale un rameau différencié, une race particulière, qu'on nomme une *variété*.

Ordinairement le caractère nouveau ne se fixe pas complètement dès le début, mais progressivement. A la première génération, il se perd chez certaines plantes, et il en est de même dans plusieurs générations suivantes; mais comme le nombre des plantes où il se perd va chaque fois diminuant, sa transmissibilité augmente de plus en plus et il finit enfin par avoir la même fixité que les autres caractères de la plante primitive. Un Pavot somnifère (*Papaver somniferum*), par exemple, qui avait pour caractère particulier d'avoir les étamines du rang interne transformées en carpelles, a donné : à la première génération, 6 pour 100 seulement de plantes semblables; à la seconde, 17 pour 100; à la troisième, 27 pour 100; à la quatrième, 69 pour 100; à la cinquième, 97 pour 100; à la sixième, enfin, l'hérédité était complète et la variété définitivement fixée. Cette perte du caractère acquis, que l'on observe chez certains descendants pendant les premières générations et par laquelle ils redeviennent semblables à la plante primitive, ce retour à la forme ancestrale, est désigné d'une façon générale sous le nom d'*atavisme*.

La même plante peut produire, en même temps ou successivement, un nombre plus ou moins grand, parfois même des centaines de variétés; on en voit de nombreux exemples chez les végétaux cultivés. La Dahlie variable (*Dahlia variabilis*), à fleurs simples et jaunes, importée de Mexico à Madrid à la fin du siècle dernier, a donné dans les jardins d'Europe un nombre immense de variétés différant à la fois par la couleur, la forme, la dimension des fleurs, et par l'appareil végétatif. Pratiquée depuis deux siècles, la culture de la Violette tricolore (*Viola tricolor*) de nos champs, vulgairement Pensée, a fait sortir de la plante primitive les nombreuses variétés qui ornent nos jardins et qui se distinguent surtout par la coloration des fleurs. Les variétés de Courge pépon (*Cucurbita Pepo*) sont plus diverses encore, non seulement par la forme des fruits, mais par beaucoup d'autres caractères; il en est de même du Chou potager (*Brassica oleracea*) et d'un grand nombre d'autres plantes cultivées (1).

Parmi les plantes sauvages, il en est aussi dont les variations sont héréditaires et qui produisent de plus ou moins nombreuses variétés; les Ronces (*Rubus*), Rosiers (*Rosa*), Epervières (*Hieracium*), etc., en sont des exemples remarquables.

En résumé, on voit que, sous le rapport de la variation, les plantes, sauvages ou cultivées, se rangent en deux catégories; chez les unes, les variations ne sont pas héréditaires, ne produisent pas de variétés; chez les autres, elles sont héréditaires et produisent des variétés. A ce point de vue, on constate souvent de grandes différences entre plantes de la même famille. Ainsi le Seigle (*Secale cereale*), malgré une longue culture, n'a encore fourni aucune variété, tandis que les céréales voisines, notamment le Blé cultivé (*Triticum sativum*), le Blé renflé (*Tr. turgidum*) et le Blé épeautre (*Tr. Spelta*), ainsi

(1) Darwin, *De la variation des animaux et des plantes*, I, p. 324. Paris, 1868.

que le Maïs cultivé (*Zea Mays*), ont produit un grand nombre de variétés déjà anciennes et ne cessent pas d'en former de nouvelles.

**Divergence progressive des variétés issues de la même plante.** — A l'origine, la différence qui existe entre deux variétés issues de la même plante est le plus souvent assez faible et n'intéresse que quelques caractères. Mais ces variations varient à leur tour, et leurs variations, héréditaires comme les premières, donnent lieu à des variétés de second ordre, qui se comportent, par rapport aux variétés de premier ordre, comme celles-ci vis-à-vis de la plante d'origine. Ces variétés de second ordre, variant de même, donnent des variétés de troisième ordre, et ainsi de suite. Les effets s'ajoutant chaque fois, la différence va s'accusant de plus en plus et les variétés divergent de plus en plus dans le cours des générations. En un mot, la variation croît avec le temps, non pas d'une manière continue, mais par saccades. Aussi, après un certain nombre de ces variations successives, les variétés finales se trouvent-elles si éloignées l'une de l'autre, que leur communauté d'origine ne peut être démontrée qu'en remontant dans l'histoire, ou en étudiant les formes de transition qu'elles peuvent présenter. Si les documents historiques font défaut, si en même temps les transitions manquent, par suite de causes que nous chercherons tout à l'heure, les variétés paraîtront désormais isolées et sans lien.

**Exemples de variétés éloignées dans les plantes cultivées (1).** — Avant d'aller plus loin, citons ici quelques exemples pour montrer jusqu'où peut aller la divergence des variétés issues d'une même plante.

Les nombreuses variétés du Groseillier épineux (*Ribes Grossularia*) diffèrent beaucoup par le port, mais surtout par la forme, la saveur et la dimension du fruit. Elles proviennent toutes néanmoins de la plante qui croît à l'état sauvage dans le centre et le nord de l'Europe.

Les diverses variétés du Chou potager (*Brassica oleracea*) sont plus éloignées encore. Pour s'en faire une idée, que l'on compare entre eux le Chou cavalier à tige arborescente, ligneuse et ramifiée, mesurant 3, 4 et même 5 mètres de hauteur; le Chou pommé, vulgairement Chou cabus, pourvu d'une tige courte, à tête sphérique, pointue ou élargie, formée de feuilles emboîtées; le Chou rave, avec sa tige renflée en sphère à la base; le Chou cauliflore, vulgairement Chou-fleur, avec ses fleurs monstrueuses étroitement serrées, etc. Ils proviennent tous cependant soit d'une forme unique, soit de deux ou trois formes très voisines, qui vivent encore actuellement dans les contrées méditerranéennes. Dans ce dernier cas, l'hybridité aurait joué un rôle dans leur formation.

Pour d'autres variétés cultivées, on ne connaît pas la forme sauvage originelle. Il se peut que celle-ci ait disparu; mais il est probable aussi que les variétés cultivées ont acquis et accumulé progressivement un si grand nombre de propriétés nouvelles, qu'il nous est devenu impossible aujourd'hui de reconnaître leur ressemblance avec la souche sauvage. Il en est vraisemblable-

(1) Metzger: *Landwirthsch. Pflanzenkunde*, Francfort, 1847. — A. de Candolle: *Géographie botanique*. Paris, 1855. — Darwin: *De la variation des animaux et des plantes*, I, p. 324. Paris, 1868. — A. de Candolle: *Origine des plantes cultivées*. Paris, 1882.

ment ainsi pour les Cucurbitacées cultivées : Courges (*Cucurbita*), Concombres (*Cucumis*), Calebasses (*Lagenaria*), etc.

Les Courges, dont les variétés se comptent par centaines, ont été rapportées à trois formes originelles, savoir : la Courge pépon (*Cucurbita Pepo*), la C. maxime (*C. maxima*), et la C. musquée (*C. moschata*) (1). Mais ces trois formes ne se rencontrent pas à l'état sauvage dans la nature. Construites, en quelque sorte, au moyen des ressemblances et des différences de leurs variétés respectives, elles n'ont qu'une existence idéale. Dès lors, on peut se demander si aucune d'elles a jamais existé réellement, ou si elles ne correspondraient pas plutôt à trois variétés principales émanées d'un seul type peut-être encore existant aujourd'hui. Quoi qu'il en soit, tous les organes y présentent les différences les plus profondes. Toutes les variétés qui se rattachent à la Courge pépon (*Cucurbita Pepo*), par exemple, se répartissent entre sept sections. La dimension du fruit varie dans la proportion de 1 à 2000 ; la forme est le plus souvent ovoïde, mais tantôt elle s'allonge en cylindre, et tantôt se raccourcit en disque. L'enveloppe du fruit est dure ou molle, et sa couleur varie presque indéfiniment ; la pulpe du fruit est douce et sucrée, ou féculente, ou amère. Les graines varient entre 6 et 25 millimètres de longueur. Tantôt les vrilles sont monstrueusement développées, tantôt elles manquent complètement ; il ya telle variété qui transforme ses vrilles en branches portant des feuilles, des fleurs et des fruits. Des caractères qui d'ordinaire se maintiennent constants dans de grandes familles naturelles sont eux-mêmes extrêmement variables chez les Courges : ainsi, il existe une variété chinoise de la Courge maxime qui possède un ovaire complètement libre et supère, tandis que partout ailleurs, dans les Cucurbitacées et dans les familles voisines, l'ovaire est infère.

Les variétés de Concombre melon (*Cucumis Melo*) ne sont ni moins nombreuses, ni moins divergentes ; elles se répartissent en dix sections distinctes. Elles diffèrent, non seulement par les fruits, mais encore par les feuilles et par l'ensemble du port et de la croissance. Certains fruits de Concombre melon ne sont pas plus gros qu'une prune, d'autres pèsent jusqu'à 33 kilogrammes. Une variété porte un fruit écarlate ; dans une autre, le fruit n'a que 3 centimètres de diamètre, mais il a un mètre de long, se tord comme un serpent et ressemble par là au fruit du Trichosanthe (*Trichosanthes anguina*) ; dans cette même variété, les tiges, les pédicelles floraux, les pétioles ont d'ailleurs aussi une forte tendance à l'allongement. Les fruits de certaines variétés ressemblent beaucoup à ceux du Concombre cultivé (*Cucumis sativus*). Enfin une variété d'Alger annonce sa maturation par une dislocation subite et spontanée du fruit, qui tombe en morceaux.

Les nombreuses variétés du Maïs cultivé (*Zea Mays*) procèdent probablement d'une seule forme sauvage, très anciennement cultivée en Amérique. Mais il n'est pas certain que la plante sauvage du Brésil, à glumes longues et enveloppant les grains, qui est la seule connue, soit bien le type originel. Ici aussi, dans le cours des générations, les variétés se sont multipliées en divergeant de plus en plus. La hauteur de tige varie de 0<sup>m</sup>,50 à 5 et 6 mètres.

(1) Naudin : Ann. des scienc. nat., 4<sup>e</sup> série, VI, 1856.

Les grains peuvent être disposés sur l'épi en rangées variant de 6 à 20, ou être placés irrégulièrement ; leur forme est très diverse. Ils sont blancs, jaune pâle, orangés, rouges, violets, ou élégamment bigarrés de noir ; on rencontre quelquefois des grains de deux couleurs sur le même épi. En poids, un seul grain d'une variété peut être égal à sept d'une autre. Les grains de quelques variétés contiennent du glucose au lieu d'amidon.

Ces quelques exemples, qu'il serait facile de multiplier, suffisent à montrer en même temps la divergence progressive des variétés dans les plantes cultivées et la difficulté qu'on éprouve, après un long espace de temps, à y retrouver, soit par voie historique, soit par l'étude des formes de transition, le type originel d'où elles émanent.

**Les plantes sauvages qui se ressemblent autant que les variétés des plantes cultivées et qui sont reliées par les mêmes intermédiaires doivent être regardées comme dérivant aussi d'un type primitif.** — La difficulté est plus grande encore pour les plantes sauvages, puisque les preuves historiques font défaut, ou ne peuvent être acquises que par de longs détours et à l'aide d'hypothèses plus ou moins plausibles. Mais comme les lois de la variation demeurent évidemment les mêmes, que la plante soit sauvage ou cultivée, il sera permis de raisonner par analogie.

Or, l'étude de la variation des plantes cultivées démontre que la seule et unique cause de la ressemblance, tant extérieure qu'intérieure, des variétés différentes est leur descendance d'un même type originel. Si donc, nous rencontrons une pareille similitude entre des plantes sauvages, si nous trouvons que les formes diverses y sont reliées par des formes intermédiaires, comme celles qui unissent entre elles les variétés les plus éloignées des plantes cultivées, nous devons reconnaître que chez ces plantes sauvages les ressemblances sont dues aussi à une communauté d'origine. Les formes extraordinairement nombreuses d'Epervière (*Hieracium*), par exemple, se comportent sous beaucoup de rapports comme les Courges et les Choux. A côté de nombreux types, décrits comme autant d'espèces distinctes, on y trouve encore un grand nombre de formes intermédiaires, dont une partie seulement sont des hybrides, les autres des variétés fixées. Si l'on réunit en un même groupe tous les types qui sont reliés par des formes de transition douées d'une fécondité complète, on n'obtient, pour toutes les Epervièrès indigènes, que trois groupes, comme pour les Courges cultivées ; entre ces trois groupes, les transitions manquent complètement, au moins en Europe. On est donc conduit, comme pour les Courges, à regarder toutes les Epervièrès comme issues de trois formes primitives, éteintes ou encore existantes, et à admettre qu'il subsiste encore une grande partie des variétés intermédiaires qui ont accompagné naturellement la formation des variétés les plus éloignées (1).

**Influence des conditions extérieures sur la variation. Adaptation et lutte pour l'existence. Sélection naturelle.** — La cause de la variation en général, de la variation héréditaire en particulier, étant tout entière dans le mode même de formation de l'œuf, les conditions extérieures n'ont aucune influence

(1) Nägeli : Sitzungsberichte der Akad. der Wissensch., München, 1866.

sur la production des variations. On en trouve une preuve directe dans ce fait que les graines formées dans le même fruit produisent souvent plusieurs variétés différentes, en même temps que la forme primitive. Le milieu extérieur agit, il est vrai, sur le corps de la plante pour en modifier les diverses parties, comme on l'a constaté bien souvent au cours de ce Traité ; mais ces modifications ne sont pas héréditaires ; replacés dans les conditions premières, les descendants reprennent bientôt les caractères primitifs.

Une variation étant produite, ce sont, au contraire, les conditions de milieu qui décident si la plante qui la présente vivra et sera fertile, si elle périra ou demeurera stérile, en d'autres termes, à supposer qu'il s'agisse d'une variation héréditaire, s'il y aura ou non variété. Quand donc une variété ne se rencontre que dans une station déterminée, ce n'est pas parce que sa variation originelle a été provoquée ou favorisée par cette station, mais bien parce que, cette station lui offrant seule les conditions de milieu qui lui sont nécessaires, elle s'y conserve et périt partout ailleurs. Quand une variété vient à varier à son tour, ce sont encore les conditions de milieu qui décident, parmi les nouvelles variations, lesquelles vont se conserver en s'ajoutant à la variation ancienne pour caractériser une variété de second ordre plus éloignée du type primitif, lesquelles vont, au contraire, disparaître, en entraînant dans leur chute la variété ancienne.

Dans cette action des conditions de milieu sur la conservation et le développement des variétés, il faut distinguer deux parts : celle du milieu non vivant, c'est-à-dire de l'aliment, de la chaleur, de la lumière, etc., et celle du milieu vivant, c'est-à-dire de la totalité des animaux, y compris l'homme, et de l'ensemble des végétaux autres que la plante considérée. Pour qu'une variété se conserve et se développe, il faut d'abord qu'elle résiste aux conditions du milieu non vivant, c'est-à-dire au climat et au sol, qu'elle soit adaptée à ces conditions : c'est l'*adaptation*. Il faut ensuite qu'elle résiste aux autres êtres vivants ; ces derniers ayant besoin, comme elle, des diverses conditions du milieu non vivant auxquelles ils sont comme elle adaptés, entrent en lutte avec elle pour ces conditions et dans cette *lutte pour l'existence*, comme on l'appelle, c'est le mieux adapté, le plus apte, qui survit. Or, comme c'est la conformité des besoins qui la provoque, la lutte pour l'existence est d'autant plus âpre que la conformité des besoins est plus complète. C'est donc entre plantes de la même variété que la concurrence est le plus active ; elle l'est déjà un peu moins entre variétés voisines, moins encore entre variétés plus éloignées, etc. Il en résulte que deux plantes pourront prospérer côte à côte, si elles sont de variétés très éloignées, tandis que l'une étouffera l'autre si elles appartiennent à des variétés très voisines.

De là une conséquence très importante au point de vue de la divergence et de l'isolement progressif des variétés, dont il a été question plus haut (p. 1014). De toutes les variétés produites par une même plante, ce sont celles qui diffèrent le plus qui doivent se conserver le mieux, tandis que les formes intermédiaires, qui se ressemblent davantage, doivent disparaître peu à peu. C'est ce qui explique l'absence si fréquente de transitions entre des variétés éloignées, qui paraissent complètement isolées, bien qu'elles dérivent

d'une même origine et ne soient que des rameaux différenciés d'une même race.

Finalement, par suite de cette *sélection naturelle*, dont l'adaptation et la lutte pour l'existence sont les agents, les variétés qui subsistent dans des conditions locales déterminées sont précisément celles qui offrent les dispositions les plus utiles que l'on puisse concevoir pour la conservation de la race dans ces conditions. Et à son tour cette exacte correspondance fait sur l'esprit de l'homme la même impression que si elle était le résultat du calcul le plus perspicace et de la plus prudente réflexion.

**Sélection par l'homme (1).** — A l'égard de certaines plantes, l'homme intervient dans la lutte pour l'existence pour en changer le cours naturel et le diriger à son profit. Aussi les caractères et les propriétés des diverses variétés cultivées, issues d'une plante primitive, présentent-ils toujours une frappante corrélation avec le but particulier que l'homme s'est proposé d'atteindre en cultivant la plante considérée.

Les variétés du Blé cultivé (*Triticum sativum*), par exemple, diffèrent peu par la forme de la tige et des feuilles, organes qui sont en général assez indifférents à l'homme, mais elles se distinguent à un haut degré par la forme et la grandeur des grains, par leur richesse en amidon et en gluten, c'est-à-dire par les propriétés de l'organe en vue duquel le Blé est cultivé, et précisément par le genre de propriétés de cet organe qui ont pour l'homme, suivant les diverses conditions où il se trouve, la plus grande valeur. Les variétés du Chou potager (*Brassica oleracea*), au contraire, laissent à peine apercevoir une différence dans leurs graines, ni même dans leurs fruits et dans leurs fleurs, organes dont les caractères extérieurs sont indifférents à l'homme et dont les propriétés internes ne l'intéressent qu'en tant que la graine a à reproduire la variété. Mais elles diffèrent beaucoup par le développement des organes qu'on utilise comme légumes et qui sont l'objet même de la culture. Il s'agit ici, tout en conservant une saveur analogue et une action analogue dans l'alimentation de l'homme, tantôt d'augmenter la tendreté du tissu, tantôt d'en obtenir une masse aussi grande que possible, tantôt de modifier l'époque où le légume peut être consommé, etc. Or c'est précisément à ces conditions et à d'autres semblables que les diversés variétés répondent à souhait.

Les variétés de la Bette vulgaire (*Beta vulgaris*) diffèrent très peu dans les fleurs, mais déjà un peu plus dans les feuilles, suivant qu'on les cultive dans les jardins comme plantes à feuillage ornemental, ou dans les champs comme produits agricoles. Dans ce dernier cas, elles s'éloignent l'une de l'autre par la grosseur, la forme et la richesse saccharine de leurs tubercules, propriétés qui les rendent préférables tantôt comme fourrage, tantôt comme matière première pour l'extraction du sucre. Les racines, tiges, feuilles et fleurs des diverses variétés du Houblon (*Humulus Lupulus*) ne diffèrent que très peu, mais la grandeur, la forme, la couleur, le parfum, le goût, l'époque de maturité et la durée des fruits sont diversifiés, selon le but spécial et le mode d'emploi de ces fruits.

(1) Darwin, *loc. cit.*

Enfin, dans les plantes de jardin, ce sont en général les fleurs, et surtout les corolles et les inflorescences, qui diffèrent dans les diverses variétés d'une espèce, parce que la plupart des plantes de jardin ne sont cultivées par l'homme qu'en vue de la forme, de la grandeur, de la coloration et du parfum de leurs fleurs.

Cette corrélation entre les propriétés des variétés cultivées et les besoins de l'homme s'explique très simplement. Inconsciemment au début, et plus tard à dessein, l'homme, parmi les diverses variétés produites spontanément par les végétaux cultivés, n'a pris, pour les soumettre à une culture ultérieure, que celles qui se sont trouvées posséder à un plus haut degré que les autres quelque propriété utile. Dans chacune d'elles, il a choisi les plantes qui répondaient le mieux à un certain besoin et les a seules cultivées par la suite. La propriété en question s'étant manifestée plus fortement dans quelques-uns de leurs descendants, ce sont encore ceux-là seuls que l'on a choisis pour reproduire la variété. De la sorte, la propriété utile à l'homme s'y est accrue toujours davantage. Cependant d'autres propriétés de la plante variaient en même temps, donnant naissance à d'autres variétés, mais on n'y faisait pas attention; ces variétés nouvelles n'étaient pas reproduites et disparaissaient, ou du moins ne pouvaient accuser davantage leurs caractères particuliers dans la suite des générations. La correspondance en question est donc produite par une *sélection artificielle* dont l'homme est l'auteur et dont le résultat est très différent de celui de la sélection naturelle.

## CHAPITRE VI

### DÉVELOPPEMENT DE LA RACE MÉLANGÉE

Quand les gamètes qui se combinent pour former l'œuf appartiennent à des plantes différentes, c'est-à-dire proviennent en définitive d'œufs différents, la race est mélangée (p. 29). La parenté diverse des gamètes influe alors beaucoup sur la variation, de sorte que la plante nouvelle diffère beaucoup de la postérité directe de ses générateurs.

#### § 1

##### Métissage.

Quand il a lieu entre plantes différentes de même espèce, le croisement sexuel est un *métissage*, et la plante qui en provient est un *métis*.

**Fréquence des métis.** — Déjà toutes les plantes dioïques ne produisent que des métis et ne sont elles-mêmes que des métis; seulement, comme elles n'ont pas de postérité directe qui puisse servir de terme de comparaison, l'influence propre du croisement ne saurait y être appréciée. Mais le métissage se manifeste aussi très fréquemment dans la nature entre plantes monoïques et hermaphrodites, c'est-à-dire dans des conditions où la comparaison avec la pos-

térité directe permet de mettre en relief les caractères particuliers des métis.

Chez les Phanérogames, par exemple, diverses dispositions étudiées plus haut : dichogamie (p. 439), hétérostylie (p. 421), pollinisation par les insectes (p. 441), tendent à amener ce résultat ; aussi beaucoup de ces plantes fonctionnent-elles habituellement comme dioïques, en ne produisant que des métis. Il en est même qui se montrent tout à fait incapables de former des œufs à l'aide de leurs propres gamètes, qui sont stériles par elles-mêmes, et, hermaphrodites au point de vue morphologique, sont nécessairement dioïques au point de vue physiologique : Corydalle creux (*Corydallis cava*), Hypécon grandiflore (*Hypecoum grandiflorum*), Pavot somnifère (*Papaver somniferum*) et *P. alpinum*, Molène de Phénicie (*Verbascum phœniceum*) et *M. noire* (*V. nigrum*), Passiflore ailée (*Passiflora alata*), etc.

L'homme s'applique aussi à en produire par voie de pollinisation artificielle, en vue de certaines qualités avantageuses que les métis possèdent, comme on le verra tout à l'heure, et dont la postérité directe des générateurs est dépourvue. Quelle que soit l'espèce que l'on considère, les essais dans ce sens sont presque toujours couronnés de succès, même quand les deux plantes croisées présentent le maximum des différences que comporte leur espèce, en d'autres termes, quand elles appartiennent aux variétés les plus éloignées. Pourtant, il y a des variétés qui refusent de se croiser. Ainsi, dans le Silène enflé (*Silene inflata*), la variété alpine (*alpina*) ne se métisse pas avec la variété angustifoliée (*angustifolia*), ni la variété latifoliée (*latifolia*) avec la variété littorale (*littoralis*).

Il semble aussi que le métissage est toujours réciproque, c'est-à-dire qu'entre deux plantes monoïques ou hermaphrodites A et B, il s'opère tout aussi bien si A donne le gamète mâle et B le gamète femelle pour former le métis AB, que si A fonctionne comme femelle et B comme mâle pour produire le métis BA.

La première chose qui frappe quand on pratique un métissage, c'est la promptitude avec laquelle le pollen étranger se développe sur le stigmate et féconde les ovules. Par là, ce pollen se montre déjà supérieur au pollen propre de la plante. Aussi est-il inutile d'écarter ce dernier, en coupant les étamines ; car, à supposer que les deux pollens soient apportés en même temps sur le stigmate, le pollen étranger devancera l'autre et agira seul sur les ovules. La seconde chose qui attire l'attention, c'est la plus grande fécondité du croisement, attestée par un nombre de graines plus grand que celui qui provient de la fécondation de la plante par elle-même. Mais ces deux avantages ne sont que le présage de ceux qui se révèlent quand on étudie les caractères propres des métis.

**Caractères propres des métis.** — La différence entre les métis et la postérité directe des générateurs s'accuse à la fois dans la dimension, le poids et la force de résistance du corps végétatif, dans l'époque et l'abondance de la floraison, enfin dans la fécondité, appréciée par le nombre des fruits et des graines. Des expériences comparatives, prolongées pendant onze années et qui ont porté sur 54 espèces appartenant aux familles les plus diverses des Angiospermés, ont prouvé que, sous tous ces rapports, les métis ont une



supériorité marquée sur les descendants directs des deux générateurs (1).

Pour fixer les idées, prenons pour exemple l'Ipomée pourpre (*Ipomœa purpurea*), vulgairement Volubilis. Toutes choses égales d'ailleurs, les métis y sont supérieurs aux descendants directs dans les rapports suivants : pour la hauteur des tiges, 100 à 76 ; pour le poids du corps végétatif aérien, 100 à 44 ; pour la productivité, appréciée par le nombre des capsules produites et le nombre moyen des graines par capsule, 100 à 35 ; enfin pour le poids du même nombre de graines, 100 à 83. Ils fleurissent plus tôt et plus abondamment. Ils sont plus robustes, car ils supportent bien mieux les effets préjudiciables de l'exposition soudaine au grand air, après un séjour prolongé dans la serre, et résistent beaucoup mieux à un hiver froid et rigoureux ; en dehors de toute cause appréciable, ils sont aussi moins exposés à une mort prématurée.

La supériorité des métis est quelquefois plus accusée encore que dans l'Ipomée pourpre. Ainsi, par exemple, on obtient pour le rapport des poids des tiges feuillées : dans le Chou potager (*Brassica oleracea*), 100 à 37 ; dans la Pétunie violette (*Petunia violacea*), 100 à 22. Parfois aussi elle l'est moins. Dans le Résède odorant (*Reseda odorata*), par exemple, le rapport du poids est de 100 à 67 et dans une Vandellie (*Vandellia nummulariæfolia*), de 100 à 97. En somme, dans les 54 espèces mises en expérience, la moyenne des moyennes, pour la hauteur des tiges, donne le rapport : 100 à 87 ; à ce point de vue, qui n'est cependant pas le plus fortement accusé, la supériorité moyenne des métis est donc de 13 p. 100.

Brusquement apparus à la suite du croisement, tous ces avantages si marqués se conservent ensuite dans la descendance directe des métis pendant plusieurs générations : Violette tricolore (*Viola tricolor*), Gesse odorante (*Lathyrus odoratus*), etc. C'est ainsi, par exemple, que diverses variétés de Pois cultivé (*Pisum sativum*) obtenues par métissage ont maintenu leur étonnante vigueur sans faiblir pendant douze générations.

Si maintenant l'on croise les métis de première génération entre eux, puis ceux de seconde génération entre eux, et ainsi de suite, et si l'on compare chaque fois, toutes choses égales d'ailleurs, les métis entrecroisés aux descendants directs de génération correspondante, on s'assure qu'à tous les points de vue leur supériorité se maintient encore, en oscillant un peu, mais sans croître, ni diminuer régulièrement. A la dixième génération, par exemple, les métis entrecroisés d'Ipomée pourpre (*Ipomœa purpurea*) dépassent en hauteur de tige les descendants directs de même ordre dans le rapport de 100 à 54 ; à cet égard, la supériorité moyenne des dix générations ensemble se mesure par le rapport de 100 à 77, c'est-à-dire par les mêmes nombres qu'à la première génération. Cette conservation pure et simple des caractères acquis du premier coup, malgré les entrecroisements répétés, tend à prouver que la différence sexuelle relative des métis de même génération est de même ordre que la différence sexuelle propre à chacun d'eux ; dès lors, les entrecroisements sont sans effet.

(1) Darwin, *loc. cit.* Paris, 1877.

Un autre caractère propre des métis est leur grande variabilité, attestée, chez l'Ipomée pourpre, par exemple, par les couleurs différentes de la corolle. Cette variabilité se maintient aussi à travers les générations directes ou entrecroisées et ne s'accuse pas moins fortement à la dixième génération qu'à la première. Elle contraste avec l'uniformité des descendants directs des générateurs, qui augmente à chaque génération et devient complète à partir de la septième, à mesure que s'efface peu à peu et s'annule l'influence des métisages naturels antérieurs au point de départ.

Quand le métissage a lieu entre deux plantes qui présentent quelque différence bien marquée, qui appartiennent, comme on dit, à deux variétés de la même espèce, outre les caractères généraux qu'on vient de signaler, et qui s'accusent encore davantage, on remarque que les métis possèdent des propriétés intermédiaires à ceux de leurs générateurs. Si, par exemple, l'une des variétés a les fleurs rouges et l'autre les fleurs bleues, les métis auront les fleurs panachées à divers degrés de rouge et de bleu et se rapprocheront ainsi plus ou moins de l'une ou de l'autre des formes primitives.

**Métis dérivés.** — Si l'on croise un métis avec une plante de même espèce, mais différente de ses deux générateurs, on obtient un *métis dérivé*. Comme on devait s'y attendre, l'effet de ce nouveau croisement est semblable à celui du premier et s'y ajoute, en le doublant ; en d'autres termes, le métis dérivé a sur les descendants directs de premier ordre du métis primitif la même supériorité que celui-ci sur les descendants directs de second ordre de ses deux générateurs. Prenons encore pour exemple l'Ipomée pourpre (*Ipomœa purpurea*). Un métis de la neuvième génération entrecroisée, pollinisé par une plante nouvelle, donne des métis dérivés. Ceux-ci, comparés, toutes choses égales d'ailleurs, aux métis de la dixième génération entrecroisée, se montrent supérieurs comme hauteur de tige dans le rapport de 100 à 78, et comme fécondité dans la proportion de 100 à 51, c'est-à-dire précisément dans le rapport qui marque, comme on l'a vu plus haut, la prééminence des métis entrecroisés de dixième génération sur les descendants directs de même ordre.

En somme, la moyenne des moyennes, dans toutes les espèces étudiées, donne, pour le rapport de la hauteur des tiges des métis dérivés à celle des descendants directs : 100 à 74. La supériorité moyenne des métis dérivés sur la descendance directe est donc de 26 p. 100, c'est-à-dire exactement le double de la supériorité des métis simples sur la descendance directe, laquelle est, comme on sait, de 13 p. 100.

Ainsi, l'effet du croisement avec une plante différente de même espèce s'exerce sur un métis tout aussi bien que sur une plante non croisée ; en un mot, il est indépendant des croisements antérieurs. Il serait intéressant de savoir, en croisant le métis dérivé avec une nouvelle plante, puis le métis dérivé de second ordre ainsi obtenu avec une nouvelle plante, et ainsi de suite, jusqu'à quel point la superposition des effets se continue et jusqu'à quel degré de grandeur, de puissance et de fécondité il est possible d'amener ainsi les métis. Mais jusqu'ici les expériences comparatives n'ont pas dépassé la première dérivation.

**Métis combinés.** — En croisant un métis provenant de deux plantes A et B, avec un autre métis issu de deux plantes C et D de la même espèce, on obtient un métis de métis, ou un *métis combiné*. Si les générateurs appartiennent à autant de variétés distinctes, ce métis combiné réunira en lui en les mélangant, en les fusionnant plus ou moins, les caractères propres de ces quatre variétés, et se montrera intermédiaire entre elles. Quel est l'effet propre de ce croisement entre métis issus de génération différente? Jusqu'à quel point les métis combinés se montrent-ils supérieurs aux descendants directs ou entre-croisés des métis générateurs? Comment diffèrent-ils des métis dérivés? Les expériences comparatives nécessaires pour résoudre ces questions n'ont pas encore été faites.

**Métissage dans les plantes à fleurs hétérostylées, dimorphes ou trimorphes** (1). — Dans les Angiospermes hétérostylées, l'espèce comprend deux ou trois sortes de plantes qui, sans différer aucunement par le corps végétatif, se distinguent, comme on sait (p. 421), par la forme des fleurs. Aussi le métissage s'y présente-t-il avec des caractères particuliers, qui méritent de fixer l'attention.

Quand l'espèce est dimorphe, composée de plantes à style long, *dolichostylées*, et de plantes à style court, *brachystylées*, le métissage peut avoir lieu de quatre manières différentes. 1° Entre plantes de même forme : des longues étamines aux carpelles courts (flèche *d*, fig. 298, p. 442); des courtes étamines aux carpelles longs (flèche *c*): deux métissages qu'on peut appeler *inégaux*. 2° Entre plantes de formes différentes : des longues étamines aux carpelles longs (flèche *a*); des courtes étamines aux carpelles courts (flèche *b*): deux métissages qu'on peut dire *égaux*.

Quand le croisement a lieu dans la même forme, on obtient plus de graines, et par conséquent un plus grand nombre de métis, dans la forme dolichostylée que dans la brachystylée. Dans la Primevère officinale (*Primula officinalis*), par exemple, le rapport est de 100 à 71; dans l'Auricule farineuse (*Auricula farinosa*), de 100 à 63. Au contraire, si le métissage est opéré entre formes différentes, comme cela a lieu dans la nature sous l'influence des insectes, c'est la forme brachystylée qui se montre plus féconde que la dolichostylée; pour la Primevère officinale, par exemple, le rapport est de 100 à 73.

Il en résulte que pour comparer, au point de vue du résultat, le métissage entre formes différentes au métissage dans la même forme, il faudra mettre en regard non pas les nombres qui correspondent isolément de chaque côté soit à la forme dolichostylée, soit à la forme brachystylée, puisque ces nombres ne sont pas comparables, mais seulement les sommes des nombres obtenus de chaque côté pour les deux formes prises ensemble. En opérant de la sorte, on voit que le croisement entre formes différentes, ou métissage égal, donne plus de graines et par conséquent un plus grand nombre de métis que le croisement dans la même forme, ou métissage inégal. Les expériences faites sur neuf espèces de Primevère (*Primula*) ont donné pour moyenne le rapport

(1) Darwin, *Des différentes formes de fleurs dans les plantes de la même espèce*. Paris, 1878,

100 à 62; pour l'Hottonie (*Hottonia palustris*), 100 à 61; pour la Mitchelle (*Mitchella repens*), 100 à 47; pour le Sarrasin (*Fagopyrum esculentum*), 100 à 46; pour la Pulmonaire (*Pulmonaria angustifolia*), 100 à 35; pour le Lin (*Linum perenne*), 100 à 20.

Quand l'espèce est trimorphe, composée de plantes dolichostylées, mésostylées et brachystylées, chaque forme peut être croisée de six manières différentes : deux fois par elle-même et deux fois par chacune des deux autres formes, ce qui porte à dix-huit le nombre des métissages dont il y a lieu de comparer les résultats. De ces dix-huit métissages, six sont dans la même forme, douze entre formes différentes. Les premiers et six des seconds, s'opérant entre pistil et étamines de longueur inégale, peuvent être dits *inégaux*; les six derniers, marqués par les flèches dans la fig. 286, p. 423, ont lieu entre pistil et étamines de même longueur, et peuvent être dits *égaux*. Ceci posé, les expériences comparatives montrent que les six métissages égaux, pris ensemble, sont notablement supérieurs en fécondité, c'est-à-dire par le nombre des fruits et des graines, aux douze métissages inégaux, pris ensemble. Dans le Lythre salicaire (*Lythrum Salicaria*), par exemple, la supériorité des premiers sur les seconds s'exprime par le rapport 100 à 33 d'après le nombre des fruits, et par le rapport 100 à 46 d'après le nombre moyen des graines dans chaque fruit. Dans l'Oxalide remarquable (*Oxalis speciosa*), le rapport est de 100 à 15 pour les fruits, de 100 à 49 pour les graines; dans l'O. de Valdivie (*O. valdiviana*), il atteint 100 à 2 pour les fruits, 100 à 34 pour les graines. Parmi les douze métissages inégaux, on remarque aussi que les six obtenus de la même forme sont notablement moins féconds que les six issus de formes différentes.

**Caractères des métis dans les plantes hétérostylées.** — On s'est borné jusqu'ici à étudier le métissage des plantes hétérostylées au seul point de vue de la fécondité immédiate, c'est-à-dire du nombre des métis produits; il faut aussi dire quelques mots des caractères propres de ces métis et notamment de leur fécondité ultérieure.

Considérons d'abord les plantes trimorphes et en particulier le Lythre salicaire (*Lythrum Salicaria*). Les métis provenant des six croisements égaux sont de tous les plus vigoureux et les plus féconds; il varient beaucoup et, quelle que soit la forme mère, on y trouve toujours les trois formes en égale proportion. On prendra ces métis comme termes de comparaison.

Les métis issus de croisements inégaux sont de deux sortes, puisqu'ils proviennent les uns de plantes de formes différentes, les autres de plantes de même forme; il faut les considérer séparément. Les derniers varient peu et conservent presque toujours la forme mère. Ils sont rabougris, plusieurs d'entre eux n'atteignent pas la moitié de la hauteur ordinaire. Ils fleurissent plus tard dans la saison et à un âge plus avancé. Les anthères y sont souvent mal conformées, indéhiscents ou bien pourvues de grains de pollen petits et racornis. Leur fécondité est très amoindrie et aussi très variable, le nombre moyen des graines étant, suivant les cas, de 82, 61, 44, 33, 5 p. 100 du nombre normal et se réduisant même parfois à zéro.

Les premiers, issus d'un croisement inégal entre formes différentes, sont

plus vigoureux, mais sans atteindre cependant la taille normale. Ils varient plus que les précédents, mais moins que les métis de comparaison; à côté de la forme mère, on y rencontre, en effet, l'une des deux autres formes, mais non toutes les trois. On y trouve aussi des étamines mal conformées, mais en bien moindre nombre. La moitié seulement ont une fécondité amoindrie, dans le rapport d'environ 75 p. 100; l'autre moitié forment autant de graines que les métis normaux. A tous égards, ces métis se montrent donc intermédiaires entre les deux autres catégories, comme ils le sont aussi par leur origine et par leur nombre.

Dans les plantes hétérostylées dimorphes, et notamment dans les Primevères (*Primula*), l'expérience conduit aux mêmes résultats, avec cette différence que la catégorie intermédiaire de métis se trouve supprimée; le contraste entre les deux autres est d'autant plus frappant. Les métis issus de croisements égaux et de formes distinctes sont de beaucoup supérieurs, en vigueur, en fécondité et en variabilité, aux métis provenant de croisements inégaux et de la même forme. Ces derniers sont tellement peu variables qu'ils reproduisent presque toujours la forme mère à l'exclusion de l'autre, tandis que dans les premiers les deux formes se rencontrent en égale quantité, quelle que soit la forme mère.

En résumé, que l'on considère la fécondité immédiate du croisement ou les caractères des métis obtenus, un grand avantage est assuré au métissage égal, c'est-à-dire à celui qui se trouve précisément, comme il a été dit p. 442, réalisé dans la nature sous l'influence des insectes, ce qui est une condition des plus favorables à la conservation de la race. Le métissage inégal, surtout quand il a lieu dans la même forme, conduit au contraire à l'affaiblissement et à la stérilité, se montrant par là, comme on verra tout à l'heure, analogue à l'hybridation.

Par tout ce qui précède, il est démontré que le métissage, et mieux encore le métissage dérivé, est le moyen le plus efficace d'assurer la vigueur et la perpétuité de la race. D'où il résulte que les espèces où la constitution florale est disposée de manière à faciliter ou même à exiger ce croisement sont beaucoup mieux armées que les autres dans la lutte pour l'existence.

## § 2

### Hybridation (1).

Quand le croisement sexuel s'opère entre plantes d'espèces différentes, c'est une *hybridation*, et la plante qui en procède est un *hybride*.

**Inégale facilité de l'hybridation.** — L'hybridation est beaucoup moins facile que le métissage. On n'en connaît que quelques exemples chez les Cryp-

(1) Les nombreux résultats obtenus par Kœlreuter (1761-1766), Knight, Wiegmann (1828), Herbert (1837), Klotzsch, Gärtner (1849), Wichura (1865), ont été rassemblés et comparés par M. Nægeli (Sitzungsberichte der Akad. der Wiss., Munich, 1865 et 1866). Voir en outre, Naudin : Annales des sc. nat., 4<sup>e</sup> série, IX, 1858, et XIX, 1863; 5<sup>e</sup> série, III, 1865. — Godron : *ibid.*, 4<sup>e</sup> série, XIX, 1863. — Darwin : *Des différentes formes de fleurs*, p. 58. Paris. 1878

togames. Chez les Algues, on a obtenu des hybrides en mêlant dans le même liquide les oosphères du Varec vésiculeux (*Fucus vesiculosus*) et les anthérozoïdes du V. denté (*F. serratus*). Chez les Fougères, on connaît des hybrides du *Gymnogramme chrysophylla* avec le *G. calomelana* et avec le *G. distans*, ainsi que de l'*Aspidium Filix-mas* avec l'*A. spinulosum*. Chez les Phanérogames, au contraire, on a obtenu un grand nombre d'hybrides par voie de pollinisation artificielle, et c'est surtout chez ces plantes, notamment chez les Angiospermes, qu'on a pu étudier les conditions de l'hybridation et les caractères des hybrides.

Tout d'abord, la faculté qu'ont les espèces de former des hybrides se manifeste à des degrés très différents dans les diverses familles d'Angiospermes. D'une façon générale, on peut regarder comme se prêtant aisément à l'hybridation les Liliacées, Iridées, Nyctaginées, Lobéliées, Solanées, Scrofulariacées, Gesnéracées, Primulacées, Éricacées, Renonculacées, Passiflorées, Cactées, Caryophyllées, Malvacées, Géraniacées, OÉnothéracées, Rosacées et Salicinées. Au contraire, le croisement d'espèces ne réussit pas ou n'aboutit qu'exceptionnellement chez les Graminées, Urticées, Labiées, Convolvulacées, Polémoniacées, Ribésiées, Papavéracées, Crucifères, Hypéricacées et Papilionacées.

Les divers genres d'une même famille se comportent même à cet égard d'une façon différente. Parmi les Caryophyllées, les OËillets (*Dianthus*) s'hybrident aisément, les Silènes (*Silene*) difficilement; chez les Solanées, les Nicotianes (*Nicotiana*) et les Pétunies (*Petunia*) sont très enclines au croisement d'espèces, mais il n'en est pas de même des Morelles (*Solanum*), Coquerets (*Physalis*), Nycandies (*Nycandia*), etc. Parmi les Scrofulariacées, les Molènes (*Verbascum*) et les Digitales (*Digitalis*) s'hybrident facilement, mais non les Pentstémones (*Pentstemon*), les Linaires (*Linaria*) et les Mufliers (*Antirrhinum*); chez les Rosacées, les Benoites (*Geum*) produisent des hybrides, mais non les Potentilles (*Potentilla*).

Des espèces très voisines refusent quelquefois de s'hybrider, tandis que des formes spécifiques très différentes se croisent facilement. Ainsi on n'a pas encore réussi à obtenir d'hybrides entre le Mouron des champs (*Anagallis arvensis*) et le M. bleu (*A. cærulea*), entre la Primevère officinale (*Primula officinalis*) et la P. élevée (*P. elatior*), entre la Nigelle de Damas (*Nigella damascena*) et la N. cultivée (*N. sativa*), etc., tandis qu'on en connaît entre le Lychnide dioïque (*Lychnis dioica*) et le L. fleur-de-coucou (*L. flos-cuculi*), entre l'Amandier commun (*Amygdalus communis*) et l'A. pêcher (*A. persica*), etc.

Il intervient donc ici une certaine prédisposition naturelle des espèces, qui n'est pas toujours en rapport avec leur similitude; on ne peut la mettre en évidence et en exprimer le degré que par le résultat même des essais d'hybridation. Cette prédisposition plus ou moins grande au croisement a été appelée l'*affinité sexuelle* des espèces. On a vu, par l'étude du métissage, que l'affinité sexuelle peut être beaucoup moins grande entre plantes de même espèce qu'entre espèces distinctes.

**Concurrence des trois pollens sur le même stigmate.** — Le métissage, et

même ordinairement l'autofécondation, étant plus facile que l'hybridation, si l'on place en même temps sur un stigmate le pollen de la même plante, celui d'une autre plante de même espèce, et celui d'une plante d'espèce voisine reconnue capable de s'hybrider avec la première, c'est le premier pollen et surtout le second, comme on l'a vu, qui prendra l'avance et fécondera les ovules; il se fera des métis, non des hybrides. C'est ce qui explique que, dans la nature, malgré les dispositions qui amènent fréquemment le transport sur le stigmate du pollen d'une espèce différente, en même temps et tout aussi bien que du pollen d'une plante différente de la même espèce, il se fasse tant de métis et si peu d'hybrides. Aussi, quand on procède à des expériences d'hybridation, est-il nécessaire d'empêcher l'arrivée sur le stigmate du pollen de la plante ou d'une plante de même espèce, en général de tout pollen autre que celui qu'on y dépose et dont on veut éprouver l'effet. A cette fin, si la fleur est hermaphrodite, on en coupe les étamines avant leur déhiscence et, après avoir déposé le pollen sur le stigmate, on couvre la fleur d'une gaze fine ou d'une cloche de verre. Cette précaution n'est d'ailleurs nécessaire que dans les premiers moments qui suivent la pollinisation, car, après quelques heures, le pollen étranger ayant pris les devants, l'arrivée sur le stigmate du pollen de la plante ou d'une autre plante de même espèce serait impuissante à empêcher l'hybridation. Déjà, après deux heures dans la Nicotiane (*Nicotiana*), après trois heures dans la Ketmie (*Hibiscus*) et la Mauve (*Malva*), après cinq à six heures dans l'OEillet (*Dianthus*), l'hybridation ne peut plus être empêchée par l'apport sur le stigmate du pollen de la même plante.

**Hybridation réciproque et non réciproque.** — L'hybridation est ordinairement réciproque, c'est-à-dire qu'entre deux espèces A et B, si B fécondé par A donne des hybrides AB, A fécondé par B donne également bien des hybrides BA. Pourtant, il y a des plantes où cette réciprocité cesse d'avoir lieu. Ainsi, tandis que les oosphères du Varec vésiculeux (*Fucus vesiculosus*) sont fécondées par les anthérozoïdes du V. denté (*F. serratus*) et donnent des hybrides qu'on appellera V. denté-vésiculeux (*F. serrato-vesiculosus*) (1), quand on mélange les oosphères du Varec denté (*Fucus serratus*) aux anthérozoïdes du V. vésiculeux (*F. vesiculosus*), aucun œuf n'est formé; l'hybride réciproque V. vésiculeux-denté (*F. vesiculosus-serratus*) ne se produit pas. De même la Nicotiane paniculée (*Nicotiana paniculata*), pollinisée par la N. de Langsdorf (*N. Langsdorfi*), donne des graines fécondes, tandis que la N. de Langsdorf, pollinisée par la N. paniculée, demeure stérile; on obtient des hybrides en pollinisant le Nyctage jalap (*Mirabilis Jalapa*) avec le N. longiflore (*M. longiflora*), pendant que la pollinisation du N. longiflore par le N. jalap demeure sans résultat.

**Caractères propres des hybrides.** — Par l'ensemement de ses caractères, l'hybride se montre intermédiaire aux deux formes spécifiques qui l'ont produit; le plus souvent, il réalise même assez bien une moyenne entre les deux, en sorte que les hybrides réciproques AB et BA des espèces A et B

(1) Pour dénommer les hybrides, on convient de joindre les deux noms spécifiques, en plaçant celui du père avant celui de la mère.

se montrent identiques. Ordinairement les divers caractères des deux parents se transportent dans l'hybride en se pénétrant et se fusionnant individuellement; mais il n'en est pas toujours ainsi. Certains caractères des générateurs se retrouvent quelquefois tels quels, séparés côte à côte, *disjoints*, comme on dit, dans l'hybride. L'hybride du Cytise aubour (*Cytisus Laburnum*) et du C. pourpre (*C. purpureus*), par exemple, connu sous le nom de Cytise d'Adam (*Cytisus Adami*), offre souvent des branches qui ressemblent plus ou moins complètement, les unes à la première espèce, les autres à la seconde, et l'on y voit parfois sur le même rameau les fleurs jaunes de la première à côté des fleurs pourpres de la seconde.

Outre les propriétés qu'il a héritées ainsi de ses générateurs, l'hybride possède ordinairement aussi des caractères nouveaux, par où il se distingue à la fois des deux formes originelles. Ceux qui proviennent d'espèces voisines ont souvent une croissance plus vigoureuse que leurs parents; ils participent en cela des caractères des métis. Ce surcroît de vigueur se traduit en général par la formation de feuilles plus nombreuses et plus grandes, de tiges plus grosses et plus hautes, de branches plus touffues et de racines plus abondamment ramifiées. Ils ont une tendance à vivre plus longtemps; de plantes annuelles, par exemple, naissent des hybrides bisannuels, ou de plantes bisannuelles des hybrides vivaces. Leur floraison est plus précoce, plus longue et plus abondante; parfois même ils fournissent une quantité extraordinaire de fleurs et ces fleurs sont, en outre, plus grandes, plus vivement colorées, plus odorantes et de plus longue durée; elles ont aussi une tendance marquée à doubler, c'est-à-dire à multiplier leurs étamines en les pétalisant (p. 425). On comprend par là tout l'intérêt que l'horticulteur attache à la production de nouveaux hybrides, qu'il sait ensuite conserver indéfiniment par marcottage, bouturage ou greffe.

Contrastant avec cette croissance luxuriante, la sexualité et par conséquent la fécondité des hybrides est en général affaiblie, mais à des degrés très différents. Il en est qui se montrent presque aussi féconds que leurs générateurs, comme ceux des Datures (*Datura*), de diverses Nicotianes (*Nicotiana*), Pétunies (*Petunia*), Linaires (*Linaria*), etc.; d'autres sont, au contraire, entièrement stériles, comme ceux des Molènes (*Verbascum*), de quelques Nicotianes (*Nicotiana*), des Digitales (*Digitalis*), de quelques Linaires (*Linaria*) et Primevères (*Primula*), etc.; entre ces deux extrêmes, on trouve tous les intermédiaires. Dans la proportion où elle a lieu, la stérilité paraît due beaucoup plus à l'affaiblissement des organes mâles qu'à celui des organes femelles. Les étamines, en effet, tantôt atteignent leur dimension ordinaire, mais sans que les grains de pollen se forment dans l'anthere, ou du moins sans qu'ils y acquièrent leur conformation normale; tantôt elles sont atrophiées, réduites à quelques petits vestiges. Le plus souvent, le pistil semble bien conformé au dehors, mais ses ovules sont fréquemment incapables de se transformer en graines, soit parce qu'il ne s'y fait pas d'oosphères, soit parce que l'embryon issu des premiers développements de l'œuf cesse de croître et meurt un peu plus tôt ou un peu plus tard.

Les hybrides d'espèces très éloignées et qui se croisent très difficilement,



non seulement sont complètement stériles, mais encore se montrent affaiblis dans leur croissance et plus ou moins rabougris.

D'autant plus marquée que les espèces génératrices se ressemblent moins et que leur affinité sexuelle est plus faible, cette diminution de fécondité établit une différence entre les hybrides, même issus d'espèces voisines, et les métis, qui sont, au contraire, comme on sait, plus féconds que leurs générateurs.

Pourtant, il faut se rappeler que, dans les plantes hétérostylées, les métis provenant d'un croisement inégal dans la même forme se comportent sous ce rapport comme de vrais hybrides. Aussi n'y a-t-il pas de limite tranchée entre le métissage et l'hybridation, tandis qu'il y a une séparation absolue entre l'autofécondation et le métissage.

**Postérité directe des hybrides.** — Les hybrides de même origine se ressemblent tous, naturellement, à de très légères différences près, et forment, quel qu'en soit le nombre, une collection tout aussi homogène que peut l'être la descendance directe de leurs générateurs. Quand ils sont féconds, cette uniformité de caractères se maintient-elle dans leurs générations directes successives? L'expérience a montré qu'il n'en est rien et que les hybrides se montrent bien plus variables encore que les métis.

La première génération issue d'un hybride se partage ordinairement en trois lots : le premier, homogène, est composé de plantes que rien ne distingue de l'un des générateurs; le second, non moins uniforme, est constitué par des plantes qui ressemblent en tout point à l'autre générateur; le troisième, plus large que les deux autres, offre, au contraire, une excessive variabilité en tous sens, tellement irrégulière qu'on l'a qualifiée de *désordonnée*; on n'y rencontre pas deux plantes qui se ressemblent exactement : Dature (*Datura*), Pétunie (*Petunia*), Linaire (*Linaria*), etc. Quelquefois cette première génération ne contient que deux lots : quelques plantes faisant retour à l'un seulement des générateurs, le reste variant à l'aventure. Parfois aucun retour n'a lieu et tout varie. Ailleurs, au contraire, le retour est complet, sans lot variable, soit à la fois aux deux générateurs, soit seulement à l'un d'eux, comme on le voit pour les deux hybrides du Dature tatule (*Datura Tatula*) et du D. stramoine (*D. Stramonium*), dont la première génération fait intégralement retour au D. tatule.

En semant les graines obtenues de l'un des hybrides du lot variable, on obtient une seconde génération d'hybrides, qui se comporte absolument comme la première, se décomposant ordinairement en trois lots : deux qui font retour aux parents, le troisième livré à la variation désordonnée. Il en est de même dans les générations suivantes, comme on s'en est assuré, par exemple, pour la Linaire pourpre-vulgaire (*Linaria purpureo-vulgaris*) jusqu'à la sixième génération.

Il résulte de là que la race de l'hybride semble impuissante à fixer ses caractères, à moins de faire retour à ses générateurs. Par contre, on trouve en elle une source inépuisable de variations.

Dans la descendance directe de deux hybrides réciproques, entièrement semblables en apparence, on voit souvent apparaître une différence marquée.

L'un d'eux, par exemple, est plus fécond que l'autre; ainsi la *Nicotiana paniculée-rustique* (*Nicotiana paniculato-rustica*) produit plus de graines que sa réciproque la *N. rustique-paniculée* (*N. rustico-paniculata*). Ou bien la descendance de l'un est beaucoup plus variable que celle de l'autre; ainsi la postérité de la Digitale pourpre-jaune (*Digitalis purpureo-lutea*) est plus variable que celle de la *D. jaune-pourpre* (*D. luteo-purpurea*), celle de l'OEillet pulchelle-arénaire (*Dianthus pulchello-arenarius*) varie plus que celle de l'OE. arénaire-pulchelle (*D. arenario-pulchellus*).

**Hybrides dérivés.** — Si l'on croise un hybride, ou l'un quelconque de ses descendants directs, avec l'un de ses générateurs, on obtient un *hybride dérivé*, que l'on peut unir à son tour avec le même générateur, et ainsi de suite. On voit alors les hybrides successifs devenir de plus en plus féconds et reprendre de plus en plus les caractères de la forme qui a servi à la dérivation; finalement, l'hybride dérivé revient complètement à ce type primitif et à la fécondité normale. Suivant que l'on aura choisi, pour opérer la dérivation, l'un ou l'autre des deux générateurs, il faudra un plus ou moins grand nombre de générations pour que l'hybride dérivé lui redevienne semblable. Ainsi l'hybride de l'OEillet de Chine (*Dianthus chinensis*) et de l'OE. girofle (*D. Caryophyllus*), par un croisement répété avec cette dernière espèce, lui fait retour au bout de trois à quatre générations, tandis que si on le féconde avec la première, le retour n'a lieu qu'après cinq à six générations. On peut conclure de là que l'influence de l'OEillet girofle, au point de vue de la transmission héréditaire de ses propriétés dans le croisement, a été plus forte que celle de l'OE. de Chine, dans le rapport de cinq à trois. De là un procédé général pour mesurer et exprimer en nombres la puissance d'hérédité d'une espèce.

**Hybrides combinés.** — Si l'on croise un hybride fécond AB avec une troisième espèce C, ou avec un autre hybride fécond CD, on pourra obtenir un hybride d'hybrides ou un *hybride combiné*, qui réunira, combinera en lui les caractères de trois ou quatre espèces différentes. En croisant un de ces hybrides combinés avec un hybride simple, issu de deux espèces différentes des quatre premières, ou en entrecroisant deux de ces hybrides combinés, on réunira dans un hybride combiné de second ordre les caractères de six ou huit espèces différentes, ce qui a été fait avec succès pour les Saules (*Salix*). Ces hybrides combinés de divers ordres suivent, en général, dans leur forme et leur manière d'être, les règles données plus haut pour les hybrides simples. Ils deviennent d'autant plus stériles qu'il entre en eux un plus grand nombre de formes spécifiques différentes; d'ordinaire ils sont aussi très variables.

**Hybrides de genres.** — En croisant deux espèces appartenant à des genres différents, on obtient un hybride de genres. Ces hybrides sont beaucoup plus rares que les hybrides d'espèces. On en connaît chez les Mousses, entre le Physcomitre piriforme (*Physcomitrium piriforme*) et la Funaire hygrométrique (*Funaria hygrometrica*); mais c'est surtout chez les Phanérogames qu'ils ont été observés: entre Lychnide (*Lychnis*) et Silène (*Silene*), entre Rosage (*Rhododendron*), Azalée (*Azalea*) et Rhodore (*Rhodora*), entre Ro-

sage (*Rhododendron*) et Kalmie (*Kalmia*), entre Echinocacte (*Echinocactus*), Cierge (*Cereus*) et Phyllanthe (*Phyllanthus*), entre Blé (*Triticum*) et Egylope (*Ægylops*).

Ces hybrides sont plus souvent et plus complètement stériles que les hybrides d'espèces. Mais on en peut extraire des hybrides dérivés, parfaitement et indéfiniment féconds. Considérons, par exemple, l'hybride du Blé cultivé (*Triticum sativum*) et de l'Egylope ovale (*Ægylops ovata*), hybride connu sous le nom d'Egylope triticoïde (*Ægylops triticoïdes*). Il est stérile par lui-même. Mais, fécondé par le pollen du Blé cultivé, il donne un hybride dérivé, désigné sous le nom d'Egylope épautriforme (*Ægylops speltæformis*); celui-ci est fécond par lui-même et, chose remarquable, ses générations successives offrent dans leurs caractères un degré de constance et de fixité, comparable à celui d'une espèce ordinaire.

**Conclusions.** — Les expériences comparatives, dont on vient de résumer les résultats dans les deux derniers chapitres, sur l'autofécondation, directe ou indirecte, sur le métissage et sur l'hybridation, sont de la plus haute importance pour la connaissance de la sexualité. Elles établissent, en effet, qu'il n'y a aucune différence essentielle entre la formation de l'œuf par les gamètes d'une même plante et sa production par les gamètes de deux plantes différentes de même espèce, d'espèces différentes, ou de genres différents. Mais elles montrent en même temps qu'en général, une fois qu'on est sorti de la plante, plus la parenté des gamètes s'éloigne, plus leur union est avantageuse, jusqu'à une certaine limite, où l'avantage obtenu est maximum. Au delà de cette limite, la parenté des gamètes continuant à s'éloigner, le produit de leur union s'affaiblit de plus en plus, jusqu'à devenir nul.

Cette valeur moyenne de la différence d'origine des gamètes, qui correspond à l'optimum de leur différence sexuelle et à la meilleure qualité de leur produit, est atteinte dans le métissage, c'est-à-dire quand les gamètes proviennent de plantes différentes de la même espèce. En deçà, dans l'autofécondation, au delà, dans l'hybridation, le produit s'affaiblit également, et des deux côtés il arrive à s'annuler, comme on le voit par les plantes qui sont impuissantes à se féconder elles-mêmes et par celles qui refusent de s'hybrider. Aussi, dans la nature, l'union entre gamètes de la même fleur se trouve-t-elle le plus souvent évitée avec autant de soin que l'union entre gamètes d'espèces ou de genres différents.













## 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](mailto:dtsibi@usp.br)).