à pas le développement de ce canal, on observe qu'il tire son origine d'une file longitudinale de cellules placées bout à bout dans le sens même de l'allongement de la feuille. Dans chacune de ces cellules (*fig.* 265, 1), le noyau subit deux bipartitions successives, suivies de cloisonnement (2), et ainsi se forment quatre cellules disposées à peu près à angle droit et ménageant entre elles un méat de forme quadrangulaire (3). Chacune des cellules subit ensuite un cloisonnement radial qui a pour effet de substituer aux quatre cel-

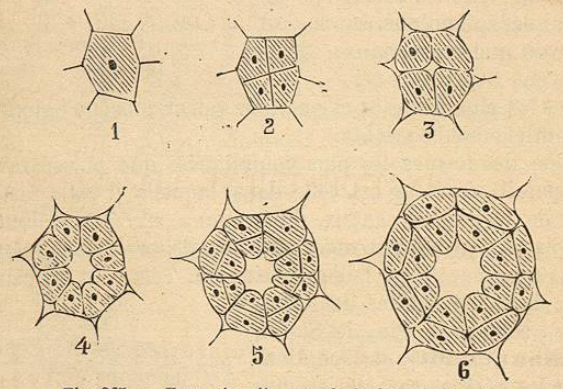

Fig. 265. — Formation d'un canal sécréteur (schéma).

lules primitives huit cellules groupées régulièrement autour du méat sensiblement agrandi (4). Puis chacune des huit cellules ainsi constituées subit un cloisonnement tangentiel qui la décompose en une cellule interne et une cellule externe (5, 6) : la cellule interne reste vivante et devient sécrétrice, la cellule externe épaissit et lignifie sa membrane. Comme les mêmes faits se produisent dans toute une file de cellules alignées bout à bout, un canal se trouve bientôt constitué, avec la structure typique que nous avons décrite tout à l'heure.

De pareils canaux sécréteurs se rencontrent aussi chez un grand nombre de Composées, comme la Marguerite, chez les

Ombellifères, comme la Carotte, chez le Lierre, etc... Mais, dans ces divers exemples, ce sont des essences et non plus des résines que renferme l'appareil sécréteur.

Si les phénomènes que nous venons de décrire, et qui aboutissent à la formation d'un canal sécréteur, se localisent dans une cellule unique ou dans un groupe de cellules initiales très limité en longueur, ils aboutissent à la formation d'un organe court, auquel le nom de canal sécréteur ne convient plus et qu'on appelle une *poche sécrétrice* : c'est dans des poches sécrétrices qu'est localisé le liquide acide qui s'échappe d'une écorce d'orange ou de citron quand on vient à la déchirer.

VINGT-QUATRIÈME LEÇON

Les phénomènes de mouvement chez les plantes.

Mouvements dus à la croissance. — A propos de la racine, de la tige, de la feuille, nous avons eu l'occasion d'étudier, à plusieurs reprises, des phénomènes de croissance, et nous avons pu remarquer qu'ils s'accompagnent parfois de phénomènes de mouvement.

Nutation. — C'est ainsi que la feuille, jeune et imparfaitement développée, est repliée dans le bourgeon, de manière à recouvrir et à protéger le sommet de la tige qui la porte. A mesure qu'elle poursuit son développement, elle tend à s'écarter de cette position initiale : elle se déploie de manière à prendre une position perpendiculaire à celle de la tige ; elle peut même arriver à se recourber en sens inverse du sens primitif. La feuille décrit donc, au cours de son développement, une sorte de trajectoire : elle est le siège d'un phénomène de mouvement, qu'on désigne du nom de *nutation*.

Circumnutation. — Quand on suit de près les positions successives que prend le sommet d'une tige en voie de développement, et qu'on arrive à en fixer les projections sur un plan, on reconnaît que ce sommet décrit dans l'espace une série de courbes fermées comparables à des ellipses. Comme le sommet de la tige s'élève en même temps dans l'air, on peut en conclure qu'il décrit en réalité une courbe dont la forme générale rappelle celle d'une hélice. A ce mouvement du sommet de la tige dans l'air on a donné le nom de *circumnutation*. On en a trouvé la cause dans une inégalité de l'allongement de la tige suivant les diverses génératrices de sa surface : on comprend aisément que, si la tige s'accroît plus faiblement suivant une de ses génératrices que suivant toutes les autres, sa surface doit prendre, le long de cette génératrice, une forme concave; si le minimum d'allongement se déplace régulièrement le long des génératrices successives, on comprend aussi que la déformation de la tige se déplace en même temps que lui et que le sommet de l'organe décrive dans l'espace une courbe assez analogue à une hélice.

Tiges volubiles. — Difficile à observer dans la plupart des tiges et nécessitant des mesures précises, la circumnutation se manifeste beaucoup plus nettement chez certaines espèces qui ne possèdent pas par elles-mêmes la faculté de dresser leurs tiges verticalement dans l'air et qui s'enroulent autour des supports qu'elles rencontrent. On donne à ces tiges le nom de *tiges volubiles* (*fig.* 266). Celle du Liseron, par exemple, s'enroule autour de son support, de telle sorte qu'un observateur qui l'examine de l'extérieur la voit monter de gauche à droite dans ses parties qui passent en avant du support : cette disposition est la plus répandue. La tige du Houblon s'enroule en sens inverse : dans les parties où elle chemine en avant du support, l'observateur la voit monter de droite à gauche. Si on étudie une semblable tige avant qu'elle n'ait rencontré le support auquel elle va se fixer, on observe que son sommet est le siège d'un mouvement très net et très ample de circumnutation; ce mouvement lui permet d'explorer en quelque sorte l'air qui l'entoure pour y chercher un point d'appui; ce n'est qu'après avoir rencontré un support

Fig. 266. — Tiges volubiles : à gauche, Liseron; à droite, Houblon.

que la tige transforme son mouvement de circumnutation en un mouvement d'enroulement.

Géotropisme. — La nutation des feuilles, la circumnutation des tiges, sont des manifestations très nettes du mouvement que peut imprimer la croissance à certaines parties de la plante. Mais, à regarder les choses de près, ne voit-on pas que la croissance s'accompagne de mouvements beaucoup plus généraux, dont l'étude doit nous arrêter maintenant?

Nous savons déjà que la racine principale de toute plante vasculaire prend normalement à l'intérieur du sol une direction verticale et de haut en bas : en même temps la tige principale prend dans l'air une direction opposée : la direction propre à chacun de ces deux organes fournit un des termes de sa

définition. A quelles causes doit-on l'attribuer? On peut être tenté d'admettre que si la racine s'enfonce verticalement en terre, c'est pour y chercher l'humidité et l'obscurité. Peut-être ces deux causes ont-elles effectivement quelque influence sur la direction prise par la racine : c'est ce que nous aurons l'occasion d'examiner tout à l'heure. Mais il est une autre cause qui est certainement beaucoup plus efficace : cette cause est l'action de la pesanteur.

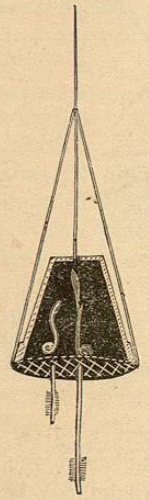

Fig. 267. — Expérience dite « du pot renversé ».

Emplissons de terreau un pot à fleurs; semons à sa surface quelques graines ; renversons ensuite ce vase et suspendons-le après avoir pris la précaution de disposer à sa surface un tamis destiné à retenir le terreau (*fig.* 267). Nous ne tarderons pas à voir les racines issues des graines descendre verticalement dans l'air; en même temps les jeunes tiges s'enfoncent dans le terreau. Bientôt, il est vrai, les plantes, soumises à ces conditions anormales de végétation, se flétrissent et meurent. Il n'en reste pas moins établi que les racines ont fui l'obscurité et l'humidité du terreau pour prendre une direction qui n'est autre que celle de la pesanteur.

A cette expérience, déjà très démonstrative, on peut ajouter celles qui ont été imaginées par Knight, puis reprises et perfectionnées par Sachs (*fig.* 268 et 269).

Une roue est disposée dans un plan vertical. Par son centre passe un axe autour duquel un mécanisme d'horlogerie permet de la faire tourner d'un mouvement uniforme. Sur le pourtour de cette roue on fixe, dans de petits vases renfermant un milieu favorable à leur développement, des graines en voie de germination. Ceci fait, on imprime à la roue un mouvement de rotation lente autour de son axe (*fig.* 268, A). Admettons, pour un instant, l'influence de la pesanteur sur la direction que prend normalement la racine ou la tige. Il est évident

que, par ce procédé, on répartit également l'action de la pesanteur sur chaque racine entre toutes les directions du plan de la roue : cela revient à dire qu'on en annule les effets. Les racines et les tiges doivent conserver, dans ces conditions, les directions quelconques qu'elles avaient au début de l'expérience; c'est ce qu'on observe effectivement, d'où l'on peut conclure, *a posteriori*, que notre hypothèse est légitime.

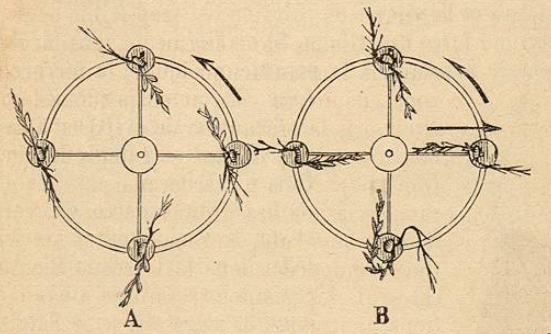

Fig. 268. — Expérience de Knight. — Une roue verticale tourne autour de son axe, lentement en A, rapidement en B.

Modifions l'expérience précédente, en accélérant la vitesse de rotation de la roue (*fig.* 268, B). Le raisonnement que nous venons de faire est encore applicable : l'action de la pesanteur sur la racine ou la tige est encore annulée. Mais en même temps la rotation développe, en chacun des points de la circonférence, une force particulière, la force centrifuge, qui aurait pour effet, si ce point n'était pas invariablement fixé à la roue, de l'éloigner du centre de rotation suivant la direction du rayon. Or, cette force centrifuge est de même nature que la pesanteur, et, si cette dernière exerce une action directrice sur l'axe de la plante, il doit en être de même de la force centrifuge. On doit donc voir les racines se diriger suivant les rayons de la circonférence, en dehors de la roue, et, au contraire, les tiges converger vers le centre de rotation. C'est ce qu'on observe effectivement, et cette obser-

vation vient apporter un argument nouveau à la théorie qui précède.

On peut encore donner une troisième forme à l'expérience de Knight, en disposant la roue dans un plan horizontal : son axe de rotation (XY) est alors vertical (*fig.* 269). Si la vitesse de rotation est faible, on voit toutes les racines se diriger verticalement dans le sens de la pesanteur ; ici, en effet, l'action de la pesanteur s'exerce sur les racines dans une direction constante et la vitesse de rotation est trop faible pour développer une force centrifuge. Si on augmente sensiblement la vitesse de rotation, à la pesanteur s'ajoute la force centrifuge. Chacune des racines en voie de développement (R) est donc soumise à l'action simultanée de deux forces (AB et AC) dont la résultante est représentée, en grandeur et en direction, par la diagonale (AD) du parallélogramme construit sur ces forces. C'est suivant cette diagonale que doit se diriger la racine. Pour la même raison, c'est suivant le prolongement de cette diagonale et en se rapprochant de l'axe que doit s'allonger la tige (T). Ici encore l'observation vient confirmer l'hypothèse : la racine et la tige de chacune des plantes en voie de développement prennent une direction oblique. Si l'expérience se poursuit assez longtemps, elle ne tarde pas à fournir un résultat plus curieux encore et plus démonstratif. A mesure que la racine s'allonge, son sommet s'éloigne de l'axe de rotation. L'action que la pesanteur exerce sur lui reste constante. Mais il n'en est pas de même de la force centrifuge : elle est d'autant plus intense que le sommet de la racine s'éloigne davantage de l'axe et que sa vitesse de rotation est plus considérable. La résultante des deux forces, et, avec elle, la direction prise par la racine, tend donc à se rapprocher de l'horizontale. D'autre part, le sommet de la tige se rapproche

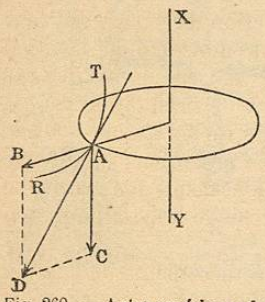

Fig. 269. — Autre expérience de Knight (schéma).

de plus en plus de l'axe de rotation, et, par suite, la valeur de la force centrifuge qui s'exerce sur lui diminue progressivement. Comme l'intensité de la pesanteur demeure constante, la résultante des deux forces et, par suite, la direction de la tige tend à se rapprocher de la verticale. Ainsi l'axe de la plante, dans son ensemble, tend à prendre une forme courbe, tout à fait remarquable.

De ces expériences nous pouvons conclure que la pesanteur, en dehors de l'action commune qu'elle a sur tous les corps pondérables situés à la surface du globe, et qui se traduit précisément par leur poids, exerce encore sur la racine et sur la tige des plantes une action directrice qui leur est spéciale. Pour résumer en quelques mots le mode d'action de la pesanteur sur la racine et sur la tige, on dit que ces organes sont affectés de *géotropisme* (« orientation vers la terre ») : comme le géotropisme de la racine a pour effet de lui imprimer la direction même de la pesanteur, on dit que c'est un *géotropisme positif* ; la tige prenant, sous la même influence, une direction opposée à celle de la pesanteur, son *géotropisme* est *négatif*.

On peut analyser de plus près le mécanisme de l'action directrice exercée par la pesanteur. Portons, pour cela, plus spécialement notre attention sur la racine. Soient deux racines de Fève, arrivées au même état de développement et aussi comparables que possible ; marquons exactement sur chacune d'elles les limites de la région de croissance, située, comme nous le savons, au voisinage de la coiffe, et mesurons aussi rigoureusement que possible sa longueur. Disposons une des deux racines verticalement et dans sa direction normale ; disposons la seconde horizontalement, mais de manière à donner à sa région de croissance toute la liberté nécessaire pour lui permettre de se fléchir (*fig.* 270). Laissons croître les deux racines pendant des temps égaux ; puis me-

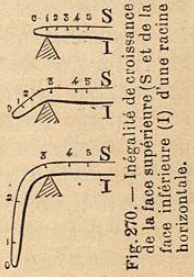

Fig. 270. — Inégalité de croissance de la face supérieure (S) et de la face inférieure (I) d'une racine horizontale.

surons de nouveau, sur chacune d'elles, la distance qui sépare les limites de la région de croissance. Le premier fait qui nous frappera sera la flexion éprouvée par la racine horizontale dans sa région de croissance: elle se sera courbée de manière à donner à son extrémité une direction verticale et de haut en bas. Supposons, — pour prendre un exemple numérique, résultat d'une expérience authentique, — que la région de croissance dans la racine verticale se soit allongée de 24 millimètres; la face supérieure de la racine horizontale se sera allongée de 28 millimètres et sa face inférieure de 15 millimètres seulement. La croissance aura donc été augmentée sur la face supérieure, diminuée sur la face inférieure, et plus diminuée sur celle-ci qu'elle n'aura été augmentée sur celle-là.

En d'autres termes, c'est par une modification apportée à la croissance longitudinale de la racine que la pesanteur imprime à cet organe la direction verticale qui le caractérise généralement. Au terme de *géotropisme*, qui correspond à l'effet produit, il convient d'ajouter celui de *géauxisme* (« accroissement par la terre »), qui exprime le mécanisme employé pour le produire.

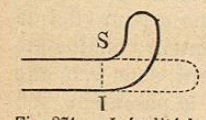

Fig. 271. — Inégalité de croissance de la face supérieure (S) et de la face inférieure (I) d'une tige horizontale.

L'action modificatrice de la pesanteur sur la croissance s'exerce en sens inverse pour la tige (*fig.* 271).

Le phénomène géotropique ne se manifeste pas aussitôt après l'action de la cause susceptible de le produire. Supposons, par exemple, qu'une racine en voie de croissance ait été disposée horizontalement pendant un temps appréciable, mais cependant trop court pour qu'on ait vu se manifester une flexion, et imaginons qu'on replace à ce moment l'organe dans sa position normale. Il semble que, la pesanteur exerçant dès lors également son action sur toutes ses faces, la racine devrait continuer à s'allonger verticalement. Il n'en est rien. On voit bientôt se produire, dans la région de croissance, une flexion qui est la conséquence tardive de l'inégalité des actions que la pesanteur avait exercées sur les deux faces de

la racine horizontale. C'est ce qu'on exprime en disant que le géotropisme est un phénomène d'*induction*.

Le géotropisme est moins marqué dans les ramifications que dans l'axe principal. C'est ainsi que les radicelles de premier ordre, nées sur la racine principale, forment avec la direction de celle-ci, qui est la même que celle de la pesanteur, un angle sensiblement constant dans chaque espèce végétale : détournées de leur direction normale, elles s'incurvent de manière à la reprendre. Quant aux radicelles de second ordre et à leurs ramifications successives, les directions qu'elles prennent à l'intérieur du sol paraissent absolument quelconques et indépendantes de l'action de la pesanteur. Si on vient à couper la racine principale, une radicelle de premier ordre, voisine de la section, s'incurve de manière à prendre une direction verticale: elle usurpe, en quelque sorte, le géotropisme de la racine principale.

On peut observer de même sur bien des tiges, et en particulier sur celles de certaines Conifères, comme les Epicéas, que les branches de premier ordre font avec la tige principale un angle à peu près constant, qui leur imprime une direction oblique et donne à toute la partie aérienne de la plante une architecture très régulière. Qu'un accident vienne briser le sommet ou *flèche* de la tige principale, ou bien qu'on le sectionne artificiellement : bientôt une branche de premier ordre, encore en voie de croissance, s'infléchit et se substitue à la flèche en usurpant sa direction verticale.

Les feuilles ont généralement une direction à peu près horizontale, ce qui pourrait porter à croire qu'elles échappent à l'action de la pesanteur. Il est facile de s'assurer, au contraire, qu'elles lui sont soumises. Quand une branche de Ronce s'infléchit vers la terre pour s'y enraciner par son extrémité, les pétioles des feuilles que porte cette branche éprouvent, vers leur base, une flexion qui les redresse; en même temps, le pétiole secondaire qui supporte chaque foliole d'une feuille éprouve autour de sa base une torsion qui a pour effet de rendre à la foliole son orientation naturelle : la face morphologiquement inférieure, terne et char-

gée de stomates, se trouve ainsi tournée vers le sol. Le même phénomène s'observe aussi dans d'autres plantes dont les feuilles sont simples ; c'est alors le pétiole principal qui, par sa seule torsion, restitue à la feuille son orientation normale. On pourrait être tenté, il est vrai, d'attribuer à d'autres influences que celle de la pesanteur, par exemple à l'influence de l'éclairement, le redressement des feuilles dans ces divers cas ; mais il suffit de répéter dans l'obscurité l'expérience que suggèrent ces observations pour s'assurer que le redressement des feuilles s'y produit aussi bien qu'à la lumière. D'autre part, le phénomène ne se produit pas quand la plante en expérience est soustraite à l'action de la pesanteur par l'artifice de Knight. Il faut donc bien admettre que la pesanteur exerce une action propre sur la direction que prend normalement la feuille ; en d'autres termes, celle-ci, comme la racine et la tige, possède un géotropisme particulier ; mais l'influence de la pesanteur, au lieu de lui imprimer une direction verticale, tend plutôt à placer son limbe dans une position voisine de l'horizontale.

Quelle peut être l'utilité du géotropisme pour la plante? On le comprend aisément en ce qui concerne la racine : elle force cet organe à pénétrer dans le sol et contribue ainsi à assurer, en même temps que la fixation de la plante, l'absorption des substances nutritives nécessaires à son alimentation. Le géotropisme négatif de la tige a pour effet de porter dans l'air les organes les plus essentiels aux échanges gazeux, les feuilles, en même temps que leur géotropisme propre donne à chacune d'elles la direction qui convient le mieux à l'utilisation des radiations qu'elle reçoit et qui sont nécessaires à certains de ces échanges.

Phototropisme. — La pesanteur n'est pas la seule force qui exerce son influence sur les phénomènes de croissance. Parmi les facteurs nombreux qui contribuent encore à modifier celle-ci, il faut placer au premier rang la radiation. Pour simplifier l'étude de cette influence nouvelle, nous ne considérerons que les radiations qui agissent sur notre rétine, les radiations visibles ou lumineuses.

Chacun a pu observer qu'une plante qui expose à la lumière une seule de ses faces, par exemple une plante placée dans une pièce éclairée latéralement par une étroite ouverture, ne tarde pas à courber ses tiges jeunes de manière à les porter vers la lumière (*fig.* 272).

Fig. 272. — Quelques pieds de Pois se courbant vers la lumière.

On peut donner à cette simple observation une forme plus démonstrative en disposant des plantes jeunes, par exemple quelques pieds de Fève en pot, sous une caisse en bois noircie intérieurement et ouverte seulement sur une de ses faces : les tiges ne tardent pas à se fléchir dans leurs régions de croissance, à quelque distance du sommet, et se portent toutes vers l'ouverture, qu'elles finissent par franchir. Ainsi un éclairement unilatéral par la lumière diffuse a pour effet ordinaire de fléchir la tige en voie de croissance : elle se porte vers la lumière. C'est ce qu'on exprime en disant que la tige possède un *phototropisme positif*.

Il est, au contraire, d'autres organes qui, soumis à la même condition, s'infléchissent de manière à fuir la lumière. Ils manifestent un *phototropisme négatif*. Contrairement à ce qu'on pourrait croire, les racines souterraines, développées artificiellement dans l'air et soumises à un éclairement unilatéral, ne manifestent aucune flexion ; elles paraissent insensibles à la radiation. On voit par là que l'obscurité n'exerce pas d'action appréciable sur la direction que prendraient normalement ces racines. Au contraire, les racines normalement aériennes, comme les racines adventives des Lianes, des Orchidées épiphytes, etc., paraissent très sensibles à la radiation : elles fuient la lumière ; elles ont un phototropisme négatif.

Comme, dans les conditions naturelles, c'est la lumière

solaire qui agit sur les plantes et contribue à infléchir leurs organes, on substitue fréquemment au terme de phototropisme celui d'*héliotropisme*.

Comment s'expliquer la flexion qu'un éclairement unilatéral produit chez un organe en voie de croissance ? Il faut savoir, avant tout, si la lumière est favorable ou contraire à la croissance de l'organe. Cette question a été surtout approfondie par Wiesner, qui l'a résolue à peu près complètement. Il est nécessaire, pour cela, de comparer la croissance de deux plantes aussi égales que possible, exposées l'une à la lumière, l'autre à l'obscurité pendant un temps suffisamment court pour que l'exposition à l'obscurité n'entraîne pas l'étiolement. Il faut, de plus, que la plante éclairée le soit également sur toutes ses faces, pour éviter les phénomènes de flexion que provoque un éclairement unilatéral. Pour arriver à ce résultat (*fig.* 273), on dispose la plante en expérience, dans son vase de culture (V), au centre (ω) d'un disque horizontal (D) susceptible de tourner autour de son axe d'un mouvement lent et uniforme ; la source lumineuse (S), d'intensité constante (ce sera, par exemple, un bec de gaz équivalent à six bougies), est placée à une distance fixe du disque. Si on met en mouvement le mécanisme d'horlogerie qui détermine la rotation du disque, il est évident que tous les points de la surface de la plante reçoivent, dans des temps égaux, des quantités égales de lumière. Wiesner a ainsi constaté que, toutes choses égales d'ailleurs, la lumière retarde la croissance. Cette simple constatation permet de comprendre le mécanisme de la flexion que produit sur la tige un éclairement unilatéral : la face exposée à la lumière s'allonge moins que celle qui s'y trouve soustraite ; la première devient concave, la seconde convexe. Ainsi le phototropisme se trouve, comme

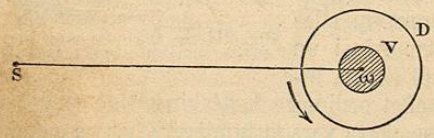

Fig. 273. — Eclairement équilatéral d'une plante en voie de croissance (schéma).

le géotropisme, expliqué par une modification que subit la croissance de la plante : le phototropisme positif de la tige tire sa raison de son *photauxisme retardateur*. Si on analyse d'un peu plus près ce phénomène de photauxisme, on observe que ce n'est pas sur le cloisonnement des méristèmes que la lumière exerce son action : ce cloisonnement ne perd rien de son ntensité ; c'est la croissance ultérieure des cellules provenant de ce cloisonnement qui se trouve notablement ralentie.

Le photauxisme varie avec l'intensité de la source lumineuse qui éclaire la plante. Pour apprécier ces variations (*fig.* 274), on place en un point fixe une source lumineuse (S) d'intensité constante et connue ; puis, à des distances variables de cette source, on dispose des plantes de même espèce, aussi comparables que possible, portées par autant de disques horizontaux (D_1, D_2, D_3) susceptibles de tourner autour de leurs axes respectifs avec des vitesses égales et uniformes. Il est évident que, dans ces conditions, chaque plante recevra, dès l'instant où les disques seront mis en rotation, une quantité de lumière d'autant plus faible qu'elle sera plus éloignée de la source lumineuse : les lois de l'optique permettent de calculer rigoureusement la quantité relative de lumière que reçoit chacune d'elles. Après que l'expérience a duré un temps suffisant, on observe que le retard apporté par la lumière à la croissance augmente depuis la source lumineuse jusqu'à une certaine distance ; puis, quand la distance s'accroît davantage, le retard diminue pour devenir nul quand la dis-

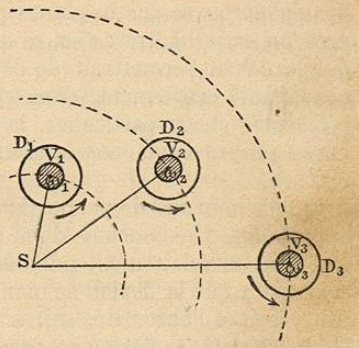

Fig. 274. — Plusieurs plantes en voie de croissance reçoivent des éclairements équilatéraux, mais d'intensités inégales (schéma).

tance est suffisamment grande. Il faut donc admettre que l'effet retardateur de la radiation lumineuse passe par un maximum pour une certaine valeur moyenne de son intensité; cette valeur paraît se rapprocher en général de celle qui correspond à la lumière solaire diffuse. Au-dessous et au-dessus de cette valeur optima, l'action retardatrice de la lumière est moins énergique : une lumière intense, comme la lumière solaire directe concentrée à l'aide de lentilles, peut produire les mêmes effets que l'obscurité. De là, en revenant au cas de l'éclairement unilatéral, on peut conclure que suivant l'intensité de la source lumineuse employée, la flexion éprouvée par la plante peut se manifester dans un sens ou dans l'autre : c'est ce que l'expérience vérifie et ce que le calcul permettrait de déterminer à l'avance, si on connaissait exactement, dans chaque cas, les données du problème, et, en particulier, la valeur de l'intensité lumineuse qui provoque dans la croissance un maximum de retard.

Les phénomènes de photauxisme et de phototropisme sont encore des phénomènes d'induction; si on soumet une plante à un éclairement unilatéral pendant un temps trop court pour que la flexion se manifeste et qu'on l'expose ensuite, soit à l'obscurité, soit à un éclairement équilatéral, on voit bientôt la flexion se produire, bien que la cause qui l'a provoquée ait cessé d'agir : l'effet n'a pas suivi immédiatement la cause.

On peut se demander quelle est l'utilité du retard que la lumière apporte à la croissance. On le comprendra, dans une certaine mesure, si on se rappelle les caractères que présente une plante développée à l'obscurité complète, une plante étiolée en un mot : les entre-nœuds de sa tige s'allongent outre mesure, ses feuilles se réduisent et ses éléments de soutien diminuent en nombre et en épaisseur. On peut donc admettre que, lorsque la plante est éclairée normalement, l'énergie que le retard imprimé à sa croissance lui permet de ne pas employer à agrandir ses éléments anatomiques, est utilisée pour donner à certains d'entre eux,

dont elle épaissit et lignifie les membranes, plus de résistance et de rigidité. D'ailleurs, l'éclairement, étant généralement plus intense sur une face de la plante que sur toutes les autres, a pour effet, comme nous l'avons vu, d'infléchir l'axe de la plante suivant la direction même des rayons incidents, de manière à limiter, dès qu'il a commencé à se produire, l'effet retardateur de la lumière : on assiste, dans ce cas, à une sorte de régulation naturelle de la radiation par la radiation. De plus, cette orientation du corps de la plante sous l'influence de la lumière a pour effet de placer les limbes des feuilles perpendiculairement aux rayons incidents, et cette disposition favorise l'absorption par la chlorophylle des radiations nécessaires à l'assimilation du carbone.

Thermotropisme. — Les variations de la température ne sont pas sans action sur la croissance de la plante. Les limites de température entre lesquelles s'exerce cette action, varient pour chaque espèce. A partir de la température minima, toute augmentation de température accélère la croissance et cette accélération augmente progressivement jusqu'à la température optima; puis elle diminue depuis celle-ci jusqu'à la température maxima.

Si les diverses faces d'un membre en voie de croissance, d'un rameau par exemple, sont exposées à des températures différentes, les inégalités d'allongement qui en résultent peuvent amener une flexion du membre, qui se porte vers la source de chaleur ou s'en éloigne : ce sont des phénomènes de *thermotropisme*.

Hydrotropisme. — L'action exercée par l'humidité sur la croissance n'est pas moins nette. Certains organes cherchent l'humidité : ils ont un *hydrotropisme positif*. D'autres la fuient : leur *hydrotropisme* est *négatif*. Si on suspend au plafond d'une salle, de manière à en disposer le fond obliquement, un tamis supportant des graines couvertes de mousse humide (*fig.* 275), on ne tarde pas à voir les jeunes racines, issues de la germination, descendre verticalement dans l'air par l'effet de leur géotropisme. Bientôt, grâce à

l'obliquité du tamis, chaque racine se trouve inégalement exposée à l'humidité : la face voisine de la mousse humide y est fortement exposée, la face opposée est en contact avec un air relativement sec. Dans ces conditions, la racine se porte vers la région la plus humide; elle infléchit sa pointe et la fait pénétrer dans la mousse. Puis, la racine étant également exposée sur toutes ses faces à l'humidité, le géotropisme reprend ses droits : la racine suit, de nouveau, une direction verticale et sort du tamis. Elle y rentre plus tard, puis en ressort de nouveau et ainsi chaque racine finit par décrire, à travers les mailles du tamis, une sorte de courbe sinueuse. Cette expérience met en évidence l'hydrotropisme positif de la racine. On peut se l'expliquer en admettant que l'humidité exerce une action retardatrice sur la croissance de cet organe. Dans les conditions naturelles, l'hydrotropisme vient ajouter son action à celle du géotropisme pour imprimer à la racine sa direction caractéristique. — La tige paraît posséder en général un hydrotropisme négatif : l'humidité exerce sur sa croissance un effet d'accélération.

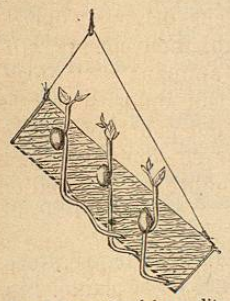

Fig. 275. — Expérience dite « du tamis incliné ».

Autres exemples. — Diverses expériences mettent aussi en évidence l'effet retardateur qu'exerce la pression sur la croissance de quelques organes. Si on oppose (*fig.* 276) à la région de croissance d'une racine (R) un obstacle rigide (A), la surface de la racine devient concave sur la face en contact avec cet obstacle. Si le corps est cylindrique, la racine l'entoure et s'enroule autour de lui en décrivant une hélice; s'il est aplati, si c'est par exemple une lame de verre, la racine s'applique étroitement contre lui et rampe à sa surface.

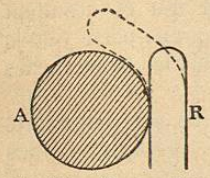

Fig. 276. — Flexion d'une racine (R) au contact d'un obstacle (A) (schéma).

Mouvements d'organes ayant achevé leur croissance. — Les divers mouvements que nous venons de passer en revue (nutation, déplacements dus au géauxisme ou au photauxisme, etc.) sont la conséquence directe des phénomènes de croissance. Outre qu'ils se produisent généralement avec une extrême lenteur, leur origine s'oppose donc à ce qu'on puisse les comparer aux mouvements, provoqués ou spontanés, dont le corps des animaux est le siège. Mais parmi les facteurs qui exercent leur influence sur les phénomènes de croissance, il en est qui poursuivent leur action après que la croissance est achevée, quand l'organe est complètement développé. De ce nombre est la radiation lumineuse.

Phototactisme. — Les mouvements que provoque la lumière dans le corps des plantes peuvent se présenter sous deux formes différentes, suivant que le protoplasme est nu ou enveloppé d'une membrane de cellulose.

Les corps protoplasmiques nus éprouvent, sous l'action de la lumière, des déplacements d'ensemble. Si on dirige une lumière diffuse, d'une intensité moyenne, sur un récipient en verre contenant des cellules de Diatomées, des filaments d'Oscillaires, des zoospores d'Algues, on voit en général ces corpuscules microscopiques se déplacer dans l'eau, en suivant une marche compliquée, de manière à se rapprocher de la source lumineuse. Si on augmente artificiellement l'intensité de celle-ci, on voit s'arrêter les mouvements des corps protoplasmiques; puis le mouvement se manifeste en sens inverse : les corps protoplasmiques fuient la lumière. Il faut conclure de là que les corps protoplasmiques libres réagissent par des déplacements contre la lumière qu'ils reçoivent : suivant l'intensité de la source lumineuse, ils sont attirés ou repoussés par elle; il existe une valeur optima de cette intensité pour laquelle l'attraction passe par une valeur maxima. On désigne du nom de *phototactisme* cette propriété du protoplasme.

Quand le corps protoplasmique fait partie d'un organisme