qu'on supprime l'anesthésique, si l'intensité et la durée de son action ont été modérées, les phénomènes de la germination reprennent aussitôt. Les antiseptiques paraissent avoir, au contraire, une influence définitive sur la germination : ces substances tuent la graine et en arrêtent, par suite, la germination.

La lumière semble n'avoir aucune influence sur la germination : toutes conditions égales d'ailleurs, celle-ci se produit aussi vite et aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité. Mais, aussitôt que la plante nouvelle issue de la graine s'est fait jour au dehors, on voit se manifester sur sa respiration et sur sa croissance l'action retardatrice de la lumière. Ainsi s'explique l'erreur de certains observateurs qui ont cru reconnaître à la lumière une influence retardatrice sur la germination elle-même.

Il est des substances chimiques qui favorisent la germination; de ce nombre sont le chlore, le brome, l'iode, employés en solutions aqueuses très diluées : il est probable que c'est l'oxygène provenant de l'action de ces corps simples sur l'eau, en présence de la lumière, qui fournit un appoint nouveau à la graine en voie de germination.

Les conditions nécessaires à la germination sont maintenant déterminées avec assez de précision pour que nous puissions aborder l'étude de cette période capitale dans la vie de la plante : c'est ce que nous ferons dans la prochaine leçon.

TRENTIÈME LEÇON

La germination de la graine. — Le développement total de la plante.

Phénomènes de la germination. — Parmi les phénomènes de la germination, il en est qui consistent en changements dans la forme extérieure et la structure des parties constituantes de la graine : ce sont les *phénomènes morphologiques*. Les autres sont des modifications chimiques qui se passent à l'intérieur des tissus de la graine; certaines de ces modifications aboutissent à des échanges de substance entre la graine et le milieu extérieur: ce sont les *phénomènes physiologiques*.

Phénomènes morphologiques. — Pour donner plus de clarté à l'étude morphologique de la germination, prenons un type, aussi complet que possible : il nous sera fourni par la germination du Ricin.

La graine, volumineuse, de couleur brun rougeâtre, présente dans son ensemble la forme d'un œuf qui aurait été aplati parallèlement à son grand axe; le petit bout porte une sorte de renflement, de consistance cornée, de couleur plus claire que le reste de la graine : c'est ce qu'on appelle la *caroncule*.

Pour étudier la structure de cette graine (*fig.* 382), il est commode de la ramollir par une immersion prolongée dans un verre d'eau. On pourra dès lors en détacher facilement le tégument; on s'assurera ainsi que c'est au tégument seul qu'il faut attribuer la couleur foncée de la graine; la caroncule, qui se détachera en même temps, se manifestera comme le résultat d'une hypertrophie du tégument dans sa région voisine du micropyle. Le contenu de la graine est

formé par une masse ovoïde et de couleur blanche : ce n'est pas autre chose que l'albumen, dont les cellules sont gorgées d'huile et d'aleurone. Si on fend l'albumen à l'aide d'un scalpel, suivant la direction de la plus large section longitudinale de la graine, on observe qu'il enferme dans ce plan un embryon normalement constitué : la radicule tourne sa pointe vers la caroncule, c'est-à-dire vers le micropyle; la tigelle, courte et cylindrique, se termine par un petit mamelon conique inséré entre deux lames foliacées et blanches qui l'emprisonnent et s'appliquent l'une contre l'autre; le mamelon n'est autre que la gemmule et les deux lames foliacées sont les cotylédons. Une coupe longitudinale, faite suivant l'axe d'une autre graine de Ricin par un plan perpendiculaire au précédent, permettrait de compléter les notions fournies par la dissection précédente.

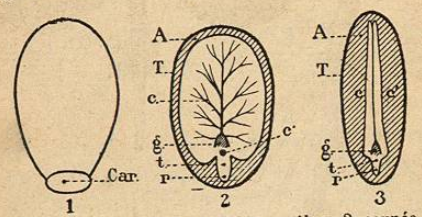

Fig. 382. — Graine de Ricin (1, entière; 2, coupée suivant son axe par le plan de plus grande largeur; 3, coupée suivant son axe par le plan de moindre largeur). — Car., caroncule; T, tégument; A, albumen; r, radicule; t, tigelle; g, gemmule; c, c', cotylédons (dans le croquis n° 2, c' a été détaché et n'est plus représenté que par la cicatrice résultant de cette ablation).

Semons quelques graines de Ricin sur de la mousse ou du sable humides, à l'intérieur d'une chambre aérée et suffisamment chaude, c'est-à-dire dans les conditions que nous savons être nécessaires et suffisantes à la germination, et suivons jour par jour les phases successives de leur germination (*fig.* 383).

Après un temps parfois assez long, le tégument de chaque graine se soulève, puis se déchire, au niveau du micropyle.

Par l'ouverture ainsi produite sort un organe allongé et blanchâtre, couvert d'un fin duvet de poils et qui s'enfonce verticalement dans la mousse ou le sable : c'est la première racine, provenant du développement de la radicule.

Puis la graine est soulevée lentement au-dessus de la

mousse : il est facile de reconnaître que ce soulèvement est dû à l'allongement de la tigelle. Parfois il arrive que la

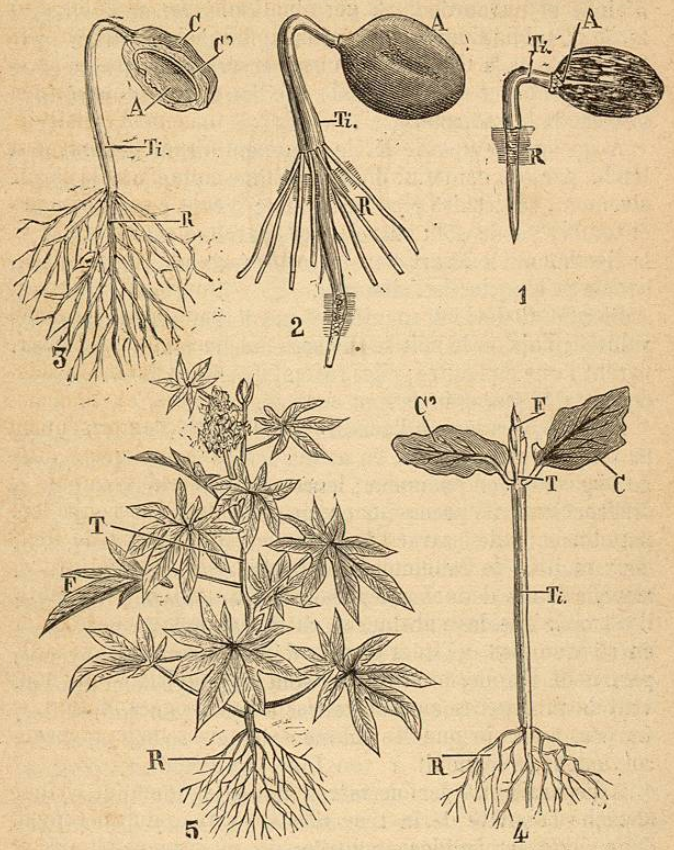

Fig 383. — Phases successives de la germination d'une graine de Ricin. — R, racine; Ti., tigelle; A, albumen; C, C', cotylédons; T, tige épicotylée; F, feuilles.

graine soit retenue pendant quelque temps au sol; alors la tigelle, en s'allongeant, se courbe à la manière d'un arc

tendu; c'est plus tard seulement qu'elle se détend brusquement et porte la graine au-dessus du sol. — Dans cette période peu avancée de la germination, il est généralement facile d'établir rigoureusement la limite de séparation entre la radicule et la tigelle : si on suit en descendant la surface de la tigelle, les premiers poils que l'on rencontre marquent la base de la radicule.

A quelque temps de là, le tégument de la graine, distendu par son contenu, dont le volume augmente progressivement, se déchire plus largement; il finit par se détacher et tomber sur le sol : on voit alors paraître, au sommet de la tigelle, qui en sort par un orifice circulaire, la masse ovoïde et blanche de l'albumen.

Bientôt il devient manifeste que l'albumen diminue de volume; puis on le voit se diviser en deux moitiés qui se séparent l'une de l'autre; elles restent fixées aux faces externes des cotylédons, qui se sont écartés.

Exposés, dès lors, à l'action de la lumière, les cotylédons ne tardent pas à verdir; en même temps ils se développent en largeur et en épaisseur; leurs nervures s'accusent et se différencient; ils prennent, en un mot, avec la plus grande netteté, tous les caractères des feuilles végétatives. Les deux moitiés de l'albumen, appliquées contre les faces inférieures de ces deux feuilles, se réduisent de plus en plus : il est clair que les substances nutritives qui s'y trouvaient en réserve sont utilisées pour le dévelopement des diverses parties de l'embryon et que ce sont les cotylédons qui servent à transmettre ces substances à l'embryon tout entier. La gemmule, jusque-là rudimentaire et cachée entre les cotylédons, s'épanouit à son tour, s'allonge et, pendant que disparaissent les dernières traces de l'albumen, elle ébauche la partie de la tige située au-dessus des cotylédons, avec les feuilles auxquelles elle sert de support. Les cotylédons persistent après la disparition de l'albumen : ils forment les deux premières feuilles.

En même temps que se sont développés successivement la tigelle, les cotylédons et la gemmule, la racine, qui avait

apparu la première, a formé ses ramifications et s'est enfoncée de toutes parts dans le sol.

On voit, en résumé, que la germination du Ricin peut être décomposée en six phases principales :

1° Déchirure du tégument;

2° Elongation et sortie de la radicule;

3° Elongation de la tigelle et soulèvement de la graine au-dessus du sol;

4° Chute du tégument;

5° Epanouissement des cotylédons;

6° Epanouissement de la gemmule.

Cette succession sera facilement mise en évidence si l'on a eu soin de semer d'avance, et tous les deux jours environ, quelques graines de même espèce. Au bout d'une quinzaine de jours, on possédera simultanément tous les termes de la série.

On peut encore, pour résumer les phénomènes morphologiques de cette germination, passer en revue l'évolution de chacune des parties de la graine : le tégument tombe et disparaît; l'albumen est digéré par l'embryon; la radicule donne naissance à la racine principale de la plante nouvelle, avec toutes ses ramifications; la tigelle fournit la partie de la tige, ordinairement courte, qui est située au-dessous des cotylédons et qu'on appelle *axe hypocotylé*; les cotylédons, après avoir absorbé les produits de la digestion de l'albumen et les avoir transmis à l'organisme nouveau, se différencient de manière à former les deux premières feuilles de la plante; c'est enfin du développement de la gemmule que procède la partie de la tige située au-dessus des cotyléons ou, comme on dit encore, l'*axe épicotylé*.

Dans ce premier type de germination, la graine est portée au-dessus de terre par l'allongement de la tigelle; c'est ce qu'on exprime d'un mot en disant que la germination est *épigée*.

Des phénomènes analogues se manifestent dans la germination de toute autre graine; ils peuvent offrir toutefois quelques variations importantes.

Lorsque les réserves nutritives de la graine sont accumulées dans les cotylédons, ce sont eux qui s'épuisent pendant la germination pour transmettre aux diverses parties de la plante nouvelle les produits de la digestion de ces réserves.

Ce nouveau type de germination se trouve réalisé par le Haricot; étudions-le sommairement.

Prenons une graine mûre de Haricot (*fig.* 384), ramollie par une immersion d'un jour ou deux dans un verre d'eau. Nous en détacherons facilement le tégument; il est marqué, le long du bord concave de la graine, d'une tache allongée, qui est très visible dans les variétés de Haricot à graine rouge: c'est le hile; au voisinage du hile, on peut remarquer, à la surface du tégument, une dépression de la grosseur d'une pointe d'épingle, qui n'est autre chose que le micropyle. Sous le tégument nous rencontrerons une masse charnue et farineuse qu'il sera facile, sans aucune déchirure, de séparer en deux moitiés exactement symétriques, rapprochées suivant une surface plane qui coïncide avec le plan de symétrie de la graine: ces deux moitiés sont les cotylédons. Cherchons à détacher l'un des cotylédons de l'autre; nous verrons qu'à l'une de leurs extrémités ils sont unis par un axe de petite taille, de forme allongée, caché en partie par eux quand ils sont rapprochés et fixés à ses flancs comme deux ailes : c'est l'axe de l'embryon; la radicule vient loger sa pointe, juste au-dessous du micropyle, dans une fossette creusée à la face interne du tégument; la gemmule comprend un mamelon conique protégé par deux feuilles très petites et appliquées l'une contre l'autre.

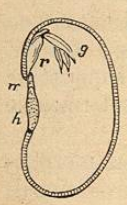

Fig. 384. Graine de Haricot.—*h*, hile; *m*, micropyle; *r*, radicule; *g*, gemmule.

Si on sème sur de la mousse humide une graine ainsi constituée, on observe qu'après l'allongement de la tigelle, la chute du tégument met à nu les deux cotylédons. Soumis à l'action de la lumière, ils verdissent bientôt, comme la tigelle elle-même, puis s'écartent l'un de l'autre : on voit

alors paraître entre eux deux feuilles en voie de développement, dans lesquelles il est aisé de reconnaître, malgré l'accroissement déjà considérable de leur taille, les deux feuilles de la gemmule (*fig.* 385, à gauche). Les cotylédons, d'abord lisses et gorgés de matières nutritives, rident bientôt leur surface et s'aplatissent, perdant peu à peu leurs réserves, qui passent dans les organes nouveaux de la plante. A mesure que les cotylédons se flétrissent, la première racine qui a pénétré à l'intérieur du sol se ramifie de plus en plus, tandis que le mamelon qui termine la gemmule s'épanouit et donne naissance à la tige épicotylée (*fig.* 385, à droite).

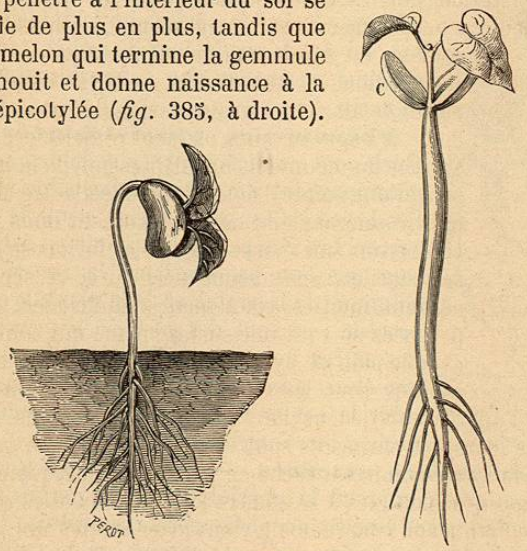

Fig. 385.
Germination du Haricot (deux phases successives). — C, cotylédon.

Enfin il arrive un moment où toute la réserve accumulée dans les cotylédons s'est épuisée; leurs débris se détachent alors du sommet de la tigelle et n'y laissent qu'une double cicatrice, bientôt effacée.

Dans d'autres graines, pourvues ou dépourvues d'albumen, comme celle du Blé, qui possède un albumen fari-

neux, ou celle du Pois, dont toute la réserve nutritive est accumulée dans les cotylédons, l'une des phases morphologiques de la germination se trouve supprimée : la tigelle ne subit pas l'allongement qui a pour effet de soulever la graine du Ricin ou celle du Haricot au-dessus du sol. De là vient que la graine du Blé ou du Pois demeure, pendant toute la durée de la germination, au point où elle a été semée (*fig.* 386) ; elle reste fixée à la surface ou à l'intérieur du sol, suivant la profondeur du semis, ce qu'on exprime en disant que la germination est *hypogée*.

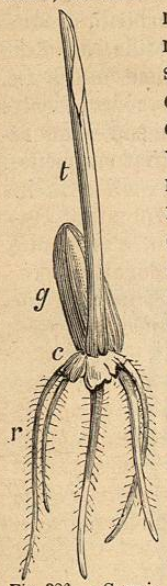

Fig. 386. — Germination d'un grain de Blé. — *t*, tige ; *g*, graine ; *r*, racines ; *c*, coléorhizes.

Phénomènes physiologiques. — Quels sont les phénomènes physiologiques qui accompagnent l'évolution morphologique de l'embryon? Ces phénomènes sont de deux sortes. Les uns peuvent être mis en évidence sans que l'on pénètre dans la constitution chimique de la graine et de la plantule qui en procède : ce sont des *phénomènes externes*. Les autres ne peuvent être décelés que par une étude minutieuse des modifications que subit le contenu des cellules : ce sont des *phénomènes internes*.

Phénomènes externes. — Parmi les phénomènes externes que comprend la physiologie de la germination, la première place revient au phénomène respiratoire. L'intensité de ce phénomène, qui est, comme on le sait, très faible dans la graine à l'état de vie ralentie, augmente considérablement dès le début de la germination : il devient facile de mesurer, dans un temps relativement court, la quantité d'oxygène absorbé ou d'anhydride carbonique émis par la graine ou la plantule. Mais il n'y a pas que l'intensité de la respiration qui soit affectée par le passage de la graine à la vie active ; la nature même de ce phénomène subit une importante modification. Si on évalue, pour des graines en

voie de germination, le rapport qui existe entre le volume d'oxygène absorbé et le volume d'anhydride carbonique émis dans un temps donné, si on mesure, en un mot, la valeur du quotient respiratoire, on la trouve constamment inférieure à l'unité, il y a, en d'autres termes, plus d'oxygène absorbé que d'anhydride carbonique émis ; c'est-à-dire encore que la respiration des graines germant consiste surtout en phénomènes d'oxydation.

En même temps que la plantule de germination respire activement, elle émet de la vapeur d'eau, c'est-à-dire qu'elle transpire. Enfin, fait curieux et paradoxal au premier abord, *elle éprouve au début de la germination une perte de poids sec*. Cet énoncé a besoin de quelques explications.

Pesons rigoureusement un lot de graines d'une espèce donnée : le résultat de la pesée fournira ce qu'on appelle le *poids frais* de ce lot. Desséchons-le ensuite par un séjour prolongé dans une étuve à 110° ; quand les graines auront cessé de perdre de leur poids, nous pourrons admettre que la dessiccation est complète et, en déterminant de nouveau le poids du lot en expérience, nous en obtiendrons ce qu'on appelle le *poids sec*.

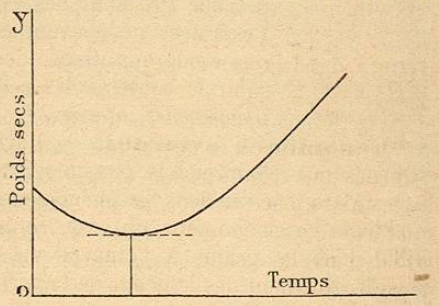

Fig. 387. — Courbe schématique représentant les variations du poids sec pendant la période germinative.

Ceci établi, prenons un second lot de graines, de même espèce, aussi équivalentes que possible aux premières, et dont le poids frais soit le même que celui du premier lot. Faisons-les germer ; puis, après un certain temps de germination, desséchons aussi à l'étuve les plantules provenant de la germination ; quand leur poids aura cessé de di-

minuer, pesons-les de nouveau, de manière à déterminer le poids sec des plantules qui correspondraient au poids sec de graines déterminé par la première expérience. Si nous comparons ce second poids au premier, nous le trouverons toujours notablement inférieur.

Si le poids sec des graines en germination éprouve une diminution sensible, il n'en est pas de même du poids frais, qui augmente constamment et dès le début de la germination; puis cette augmentation se porte aussi sur le poids sec, qui a d'abord cessé de décroître et a passé par une valeur minima (*fig.* 387).

Phénomènes internes. — Les échanges gazeux qui se passent entre la graine germant et l'atmosphère, ainsi que la diminution de poids sec qu'elle éprouve dans la première période de sa germination, trouvent leur explication dans l'étude des phénomènes internes dont elle est le siège.

Ces phénomènes consistent essentiellement dans la destruction et l'utilisation des substances nutritives que l'albumen ou les cotylédons ont mises en réserve.

Nous savons déjà que la nature de ces substances est extrêmement variable. Quelle que soit leur nature, les phénomènes qui président à leur destruction peuvent être rangés dans la catégorie générale des phénomènes de *digestion*.

Si la réserve est amylacée, une diastase spéciale, l'*amylase*, se développant dans les cellules amylifères ou à leur voisinage, agit sur l'amidon et, par une série d'hydratations successives, le transforme en dextrine, puis en sucre de maltose et finalement en sucre de glucose, soluble et assimilable par le protoplasme de la plante en voie de développement.

Si la réserve est formée de sucre de Canne ou saccharose, c'est une autre diastase, l'*invertine*, qui, grâce à un phénomène d'hydratation, dédouble la molécule de saccharose et la remplace par deux molécules, l'une de glucose proprement dit, l'autre de lévulose, également solubles et assimilables.

Si la réserve est formée par un corps gras, la *saponase* le

dédouble en son acide constitutif et en glycérine : c'est le phénomène de la *saponification*. La glycérine est directement assimilable. L'acide gras, à la suite de diverses réactions chimiques, peut fournir des hydrates de carbone, par exemple de l'amidon, qui est à son tour transformé en glucose et rendu ainsi assimilable.

Si la réserve est azotée, quand elle est formée, par exemple, de grains d'aleurone, c'est une diastase analogue à la pepsine qui les hydrate et les transforme en peptones solubles et assimilables. Ces peptones peuvent, à leur tour, subir de nouvelles hydratations dont le résultat paraît être, dans certains cas, la formation d'une substance cristallisable, dite *asparagine*, parce qu'on peut l'extraire en quantité notable des jeunes tiges d'Asperge, et qui est soumise ultérieurement à de nouvelles réactions chimiques.

Quand la réserve nutritive est accumulée dans le corps même de l'embryon, c'est-à-dire dans les cotylédons, c'est dans les cellules mêmes du tissu de réserve que s'élaborent les diastases destinées à sa digestion : on peut dire que la digestion est *interne*.

Quand les substances de réserve sont accumulées dans l'albumen, en dehors de l'embryon, il faut distinguer deux cas.

Lorsque l'albumen est oléagineux, ses cellules demeurent vivantes et capables d'élaborer elles-mêmes la diastase nécessaire à la saponification de la matière grasse, et ce sont des substances assimilables que l'embryon puise ensuite dans l'albumen par sa surface de contact avec lui.

Lorsque l'albumen est farineux, ses cellules, gorgées de grains d'amidon, sont mortes et, par suite, incapables d'élaborer elles-mêmes l'amylase nécessaire à la digestion de l'amidon. C'est alors l'embryon qui produit cette diastase et la répand dans les cellules de l'albumen par sa surface de contact. Tantôt le cotylédon, pour arriver à digérer l'albumen tout entier, s'accroît progressivement, comme on l'observe dans la germination des Palmiers. Tantôt, au contraire, il ne s'accroît pas et la diastase qu'il sécrète se

BIBLIOTECA
FAC. DE MED. U.A.N.L.

répand de proche en proche dans le tissu de l'albumen : le cotylédon agit à distance, comme on l'observe dans la germination du Blé, du Seigle et, en général, des Graminées.

Si on remarque que la plupart des réactions chimiques qui ont pour objet de digérer les réserves accumulées dans la graine consistent soit en oxydations avec élimination d'anhydride carbonique et d'eau, soit en dédoublements ou en hydratations, on peut s'expliquer à la fois l'accroissement d'intensité du phénomène respiratoire, la modification qu'éprouve la nature de ce phénomène et, enfin, la diminution de poids sec subie par la graine.

Limites de la période germinative. — Comment peut-on fixer les limites de la période germinative? Elle commence évidemment au moment où on fournit à la graine les conditions nécessaires à son passage de la vie ralentie à la vie manifestée. Il est moins facile de préciser le moment où elle prend fin. Doit-on dire que la germination cesse au moment de la première apparition de la chlorophylle dans la plante nouvelle, c'est-à-dire dès que cette plante devient capable d'élaborer elle-même, aux dépens de l'anhydride carbonique, les substances hydrocarbonées nécessaires à son développement? Mais la première apparition de la chlorophylle est souvent très précoce et suit presque immédiatement la première déchirure du tégument. Il semble préférable de fixer pour terme à la période germinative le moment où les dernières réserves accumulées dans la graine ont été digérées. A partir de ce moment, la jeune plante, maintenue dans les conditions où elle s'est jusque-là développée, ne tarderait pas à dépérir faute d'aliment; pour la voir achever son évolution et porter des fleurs et des fruits, il serait nécessaire de la transplanter dans un sol plus nutritif, par exemple dans la terre.

Développement total de la plante. — Le développement total de la plante, à partir de la germination, ne suit pas une marche identique dans toutes les espèces.

Chez le Haricot, le Ricin, le Blé, etc., la plante provenant de la germination d'une graine parcourt en une seule saison

toutes les phases de son développement : elle produit des fleurs, des fruits et des graines; après la dissémination de celles-ci, la plante meurt. Ces espèces, ne vivant qu'une année, sont qualifiées d'*annuelles*.

On appelle espèces *bisannuelles* celles qui emploient deux années à parcourir toutes les phases de leur développement. Dans l'année de la germination, la jeune plante porte des feuilles, mais ne produit pas de fleurs. A l'automne, les parties aériennes disparaissent et la plante se réduit à ses parties souterraines, qui peuvent être des racines ou des rhizomes. Celles-ci passent l'hiver dans un état de vie ralentie comparable à celui d'une graine mûre. Au printemps suivant, la plante reprend son activité : de nouveaux organes aériens, des tiges et des feuilles, se forment aux dépens des réserves accumulées dans les parties souterraines ; puis paraissent des fleurs, qui fournissent plus tard des fruits et des graines. Après la dissémination des graines, la plante meurt. On peut citer, parmi les espèces bisannuelles, la Carotte et la Betterave.

On nomme *espèces pluriannuelles* celles dont le développement total dure plus de deux années, mais qui ne produisent qu'une fois des fleurs, des fruits et des graines et meurent après la dissémination des graines. On peut les réunir, avec les espèces annuelles et bisannuelles, sous le nom d'*espèces monocarpiques*. Toutes les plantes monocarpiques ont des tiges molles ou, comme on dit, *herbacées*.

Les espèces *vivaces* ou *polycarpiques* sont celles qui survivent à la formation d'une première série de fleurs, de fruits et de graines et qui en produisent d'autres dans le cours de leur développement. Parmi les plantes polycarpiques, il en est d'herbacées : elles se conservent d'une année à l'autre par des organes souterrains, qui deviennent le siège de réserves nutritives; tels sont les rhizomes de l'Iris et les tubercules de la Pomme de terre. Les autres sont *ligneuses*; ce sont les arbres, arbustes et arbrisseaux, qui se conservent pendant l'hiver par des organes aériens : c'est la tige, dépouillée ou chargée encore de feuilles, suivant qu'elles sont