

copiques qui représente une des propriétés fondamentales des organismes vivants.

Un protozoaire, réfractaire à un parasite, se défend par la fuite ou bien le dévore et le digère ; un autre, qui acquiert une immunité vis-à-vis d'une toxine ou d'un poison minéral, l'absorbe, le fixe et le transforme. Dans tous ces exemples d'immunité, il se produit donc une réaction des parties vivantes de l'organisme qui est une conséquence de la sensibilité du protoplasma.

Avant qu'un infusoire s'éloigne du cadavre de ses congénères ou saisisse un être parasitaire ; avant qu'un protozoaire sécrète un liquide digestif autour de la proie englobée ; avant qu'une bactérie sécrète une couche glaireuse pour sa défense etc., il faut que ces organismes unicellulaires perçoivent des sensations qui provoquent les réactions sus-mentionnées. C'est au botaniste célèbre, M. Pfeffer, qu'on doit les recherches les plus importantes sur cette sensibilité des êtres unicellulaires, recherches qui ont donné comme résultat général que cette propriété est soumise à la loi psycho-physique de Weber-Fechner. En observant les mouvements des bactéries sous l'influence des excitations croissantes, Pfeffer a établi que, conformément à cette loi, lorsque l'excitation croît en proportion géométrique, la sensibilité croît en proportion arithmétique, c'est-à-dire que la réaction est proportionnelle au logarithme de l'excitation. Pour qu'une bactérie mobile (*Bacterium termo*), cultivée dans une solution peptonée, perçoive la différence de milieu, il faut la mettre en présence d'une solution de peptone cinq fois plus concentrée. Des solutions plus faibles, dont la concentration n'est que trois ou quatre fois plus forte que le liquide originel, n'attirent pas du tout les bactéries ; par conséquent, ces différences sont au-dessous de leur sensibilité chimiotactique.

Les différentes réactions qui se manifestent dans l'immunité des êtres unicellulaires, réactions soumises à la sensibilité de leur protoplasma, rentrent donc incontestablement dans la catégorie des phénomènes purement cellulaires.

CHAPITRE II

QUELQUES RENSEIGNEMENTS SUR L'IMMUNITÉ CHEZ LES PLANTES PLURICELLULAIRES

Maladies infectieuses des plantes. — Plasmodies des myxomycètes et leur chimiotaxie. — Accoutumance des plasmodies aux poisons. — Action pathogène de la *Sclerotinia* sur les phanérogames. — La cicatrisation des plantes. — Défense des plantes contre les bactéries. — Sensibilité des cellules végétales à la pression osmotique. — Adaptation des plantes aux modifications de celle-ci. — Dépendance des phénomènes chimiques de la sensibilité des cellules végétales. — La loi de Weber-Fechner.

Pour plusieurs raisons, ce chapitre sur l'immunité dans le règne végétal ne pourra être traité d'une façon satisfaisante. La pathologie des plantes a été beaucoup étudiée, et l'étiologie d'une quantité de maladies végétales était déjà bien établie à un moment où l'on errait encore dans l'obscurité à la recherche des causes des maladies infectieuses de l'homme et des animaux supérieurs. Mais, malgré cela, l'étude des phénomènes de l'immunité a été reléguée au second plan par les botanistes, et il n'existe pas de travaux consacrés d'une façon spéciale à ce sujet. Ce n'est qu'en passant qu'on a abordé la question de la résistance de certaines plantes vis-à-vis des facteurs morbides capables de les infecter ou les intoxiquer. Il faudrait donc des recherches toutes particulières dans cette direction, ou bien une étude des plus complètes de la littérature botanique, pour présenter au lecteur un résumé de la question de l'immunité dans le règne végétal. Dans l'impossibilité de remplir ce programme, nous devons nous contenter de quelques renseignements empruntés aux botanistes et capables d'éclaircir certains côtés du problème général qui nous intéresse.

Un très grand nombre de végétaux sont sujets à des maladies infectieuses provoquées par des plantes inférieures, parmi lesquelles les champignons occupent la première place. Tandis que dans le règne animal, la plus grande partie des infections est due aux bactéries, chez

les plantes, ces microbes n'interviennent que rarement, et encore leur rôle est-il presque toujours secondaire. Cette différence tient surtout à la composition chimique des « humeurs » dans les deux règnes. Le suc cellulaire des plantes est généralement acide. Or, les champignons se développent beaucoup mieux que les bactéries dans ces conditions.

Les divers modes de défense contre les maladies infectieuses que nous avons rencontrées chez les êtres monocellulaires se retrouvent aussi chez les plantes polycellulaires. Mais, tandis que chez la presque totalité des végétaux, les cellules sont fixées grâce à une membrane très développée, quelques plantes inférieures seulement ont conservé un état dans lequel le protoplasma est complètement nu et capable de se mouvoir. Ce sont notamment les Myxomycètes qui se distinguent par un stade amiboïde et par la formation de grands plasmodes qui poussent des prolongements protoplasmiques et présentent un genre de locomotion semblable à celui des Rhizopodes et des Sporozoaires.

Les maladies infectieuses des Myxomycètes doivent être bien rares, car jusqu'à présent elles n'ont encore été signalées par aucun observateur. Il est très probable que les plasmodes se débarrassent des germes infectieux comme les Protozoaires par l'expulsion des parasites au dehors et aussi à l'aide de leur digestion intracellulaire. Celle-ci se produit dans un milieu nettement acide, grâce à un ferment soluble décrit par Krukenberg (1) comme une sorte de pepsine. Je n'ai pas besoin d'entrer ici dans plus de détails, puisque j'ai déjà traité ce sujet dans mes *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation*. Le fait que les Myxomycètes peuvent englober des organismes vivants a été démontré par M. Celakowsky jun (2). Il a vu que les spores des divers champignons peuvent même germer dans l'intérieur du plasmode. Tandis que nos idées sur la résistance des plasmodes vis-à-vis des microbes ne sont basées que sur des analogies et des hypothèses, les notions sur leur immunité contre les substances solubles s'appuient sur des faits expérimentaux bien établis. Nous devons à M. Stahl (3) les premiers renseignements sur la façon dont les plasmodes résistent aux poisons. Lorsqu'on les met en contact avec des solutions de sels, d'acides ou de sucre assez concentrées pour amener une action nuisible, les plasmodes profitent de leur mobilité amiboïde

(1) *Untersuchungen a. d. physiolog. Institute in Heidelberg*, 1878. T. II, p. 273.

(2) *Botanische Zeitung*, 1884, p. 163.

(3) *Flora*, 1892. T. LXXVI, p. 247.

pour s'échapper de ces liquides. Ils manifestent ainsi une *chimiotaxie négative*, tout à fait pareille à celle qu'on observe si souvent chez les êtres unicellulaires. Il existe donc une immunité naturelle chez les Myxomycètes, due à l'activité de leurs mouvements. Mais on constate aussi chez ces plantes, une sorte d'immunité acquise qui a été bien observée par M. Stahl.

Voici le passage de son mémoire qui se rapporte à ce sujet d'une si grande importance au point de vue général. « Lorsqu'on remplace l'eau dans un vase par une solution à 1 ou 2 % de glucose, on observe, ou bien la mort des plasmodes si l'action a été trop rapide, ou bien seulement leur éloignement du liquide. Même des solutions à 1/2 ou 1/4 % sont au commencement évitées par les plasmodes, et peuvent, en cas d'action trop brusque, amener leur mort. Ordinairement les plasmodes émigrent dans les parties du substratum éloignées de la solution, pour y revenir au bout de quelque temps, souvent seulement après plusieurs jours. Ils finissent par s'immerger dans une solution de glucose, comme ils le font dans une infusion de tan quoique avec plus de réserve. »

« *Les Myxomycètes s'accommodent donc lentement à une solution plus concentrée, probablement en perdant une certaine quantité de leur eau. J'ai pu observer les mêmes phénomènes même avec des solutions beaucoup plus concentrées (2 %). Un plasmode qui, au bout de plusieurs jours, s'était adapté à une solution de glucose à 2 % et y avait plongé des prolongements multiples, se trouvait très altéré par le remplacement brusque de la solution sucrée par de l'eau pure. Les parties, restées vivantes, s'étaient éloignées à une grande distance du niveau du liquide pour n'y redescendre qu'au bout de deux jours. Après un nouveau changement de liquide, on a pu observer, d'abord la répulsion, plus tard l'attraction des plasmodes. Mais il s'écoule toujours un certain temps avant que les plasmodes s'accoutument au changement de concentration. On obtient le même résultat lorsqu'on remplace une solution à 2 % non par de l'eau pure, mais par une solution à 1/2 ou à 1 % » (p. 166).*

Dans ses leçons sur les bactéries (1), de Bary avait déjà interprété ces faits dans le sens d'une immunité acquise par les plasmodes, à la suite d'une adaptation de ces organismes aux solutions qu'ils fuyaient soigneusement au début. Il a exprimé la supposition qu'une adaptation

(1) *Vorlesungen über Bacterien*. 1^{re} édition, 1884.

pareille pourrait se faire également vis-à-vis des substances solides ingérées par les Myxomycètes.

Comme ces phénomènes d'immunité acquise chez des êtres aussi primitifs et d'une structure aussi simple, présentent une très grande importance pour la question d'Immunité en général, je me suis cru obligé de les soumettre à un examen personnel. Il m'a été facile d'accoutumer des plasmodes de *Physarum* à des solutions d'acide arsénieux qui au début les repoussaient d'une façon très marquée. Cette accoutumance se manifeste par des mouvements des plasmodes et par le changement de la chimiotaxie négative (répulsion) en chimiotaxie positive (attraction).

Il est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de préciser les modifications que subissent les plasmodes pendant cette accoutumance. M. Stahl suppose que celle-ci dépend « des propriétés intimes des plasmodes (probablement d'une richesse plus ou moins grande en eau) » ; et se réduit « non pas à des phénomènes simples, faciles à expliquer, mais bien à des phénomènes extrêmement compliqués d'irritabilité ».

Il est évident que, dans ce cas d'immunité acquise, il ne s'agit pas de modifications physiques ou chimiques des solutions employées, mais uniquement de phénomènes réactionnels de la part de plasmodes vivants.

Après une période de vie active, pendant laquelle les Myxomycètes se meuvent, se nourrissent, digèrent et expulsent les déchets de nourriture comme des animaux inférieurs, il arrive un stade où ils deviennent immobiles et se transforment en une quantité de fruits (sporangies) remplis par une masse de spores rondes. Avant de changer leur aspect animal en celui de véritables plantes, les plasmodes manifestent des propriétés toutes nouvelles. Ils repoussent toute nourriture, et n'englobent plus aucun corps étranger ; ils fuient l'humidité qui les attirait auparavant et ne s'éloignent plus de la lumière.

Arrivés à la maturité, les Myxomycètes se révèlent comme de vrais végétaux, et mènent une vie passive jusqu'à l'éclosion de la nouvelle génération. La plupart des plantes se rattachent à cet état passif des Myxomycètes. Seulement chez ces derniers il ne dure que peu de temps, tandis que chez presque toutes les plantes, il est le stade permanent. C'est alors que ces organismes subissent l'attaque des parasites, contre lesquels ils doivent opposer tous leurs moyens de défense. La connaissance de ces derniers est encore, comme je l'ai déjà dit

plus haut, très insuffisante, et l'exemple de la *Sclerotinia Libertiana* (ou *Peziza sclerotiorum*) qui a fait le sujet de recherches de Bary (1), reste jusqu'à présent le mieux étudié.

Ce champignon, du groupe des Discomycètes, envahit beaucoup d'espèces végétales, et fait souvent de grands ravages parmi les plantes cultivées des champs et des jardins, comme le colza, le chanvre, les pétunias, dahlias, etc. Le mycelium de cette sclerotinie se développe dans les tiges des plantes herbacées et produit dans leur intérieur des sclerotes, formes de résistance, qui dans ce cas sont noirs et ressemblent à des crottes de souris.

Les spores de la *Sclerotinia* germent et donnent des filaments mycéliens à la surface des plantes. Pour pénétrer dans les tissus, ces filaments doivent attaquer la membrane cellulaire et sécrètent dans ce but un produit liquide, qui renferme un ferment digestif et de l'acide oxalique, nécessaire pour l'action de ce ferment.

La présence de cette sorte de « toxine » a pu être démontrée par de Bary dans la macération du mycélium de la *Sclerotinia*. Ce suc a une action très prononcée sur les tissus de beaucoup de plantes (carotte, topinambour, chicorée, etc). Sous son influence, le protoplasma des cellules se contracte, il se produit une véritable plasmolyse, la membrane cellulaire gonfle et ses lamelles moyennes se dissolvent. A la suite de cette action digestive, les cellules se désagrègent et le tissu se ramollit. Lorsqu'on chauffe ce suc à 52°, il perd toute son action digestive sur la membrane cellulosique, mais est capable encore de provoquer la plasmolyse. Cette action de la température confirme l'opinion que le suc du champignon contient un ferment soluble. Les résultats des recherches de Bary ont été confirmés et en partie complétés par les expériences de M. Laurent (2).

C'est un fait d'observation courante que la *Sclerotinia Libertiana* envahit principalement les jeunes plantes. On peut donc dire que la maladie produite par ce champignon, est comme la scarlatine ou la rougeole chez l'homme, une maladie « d'enfance ». De Bary a supposé que l'immunité des plantes adultes reposait sur la plus grande résistance de leurs membranes cellulaires à l'action digestive du liquide sécrété par les filaments mycéliens. Les expériences directes lui ont prouvé la justesse de sa supposition. Tandis que le suc, extrait de la *Sclerotinia*, digérait facilement le tissu des plantes

(1) *Botanische Zeitung*, 1866.

(2) *Annales de l'Institut Pasteur*, 1899. T. XIII, p. 44.

jeunes, il laissait intact celui des mêmes espèces de plantes à l'état adulte.

Dans l'histoire de cette maladie, il s'agit d'une lutte entre deux plantes. Ce parasite met en jeu des sécrétions toxiques et digestives, dont il cherche à imprégner son hôte. La plante attaquée se défend par la sécrétion de membranes, capables de résister contre l'action des sécrétions du champignon. Mais cette lutte au moyen de substances chimiques est dirigée par l'activité des cellules vivantes des deux plantes belligérantes, basée sur la sensibilité de leur protoplasma.

L'exemple que nous venons d'examiner peut servir de type dans l'étude des phénomènes de l'immunité dans le règne végétal. Il s'agit avant tout de défendre aux parasites l'accès des parties intimes de la plante, en leur opposant des membranes aussi résistantes que possible. Aussi, la plupart des plantes, dès qu'il s'est produit la moindre lésion, réagissent par une prolifération cellulaire abondante et par la subérification des parties périphériques. La membrane cellulaire de celles-ci s'épaissit, la cellulose se transforme en subérine et il se produit ainsi une couche de liège, peu perméable aux liquides et aux gaz. Par la subérification, la plante réagit contre des lésions grossières, incisions ou brûlures, ainsi que contre la pourriture provoquée par des microbes.

M. Massart (1) a réuni, dans un mémoire fort intéressant, les données actuelles sur la cicatrisation chez les plantes, et a démontré que ce processus est en somme très variable. Beaucoup de feuilles subissent des lésions, sans réagir par aucun acte de cicatrisation. Un grand nombre de plantes aquatiques et marécageuses ne réagissent que faiblement. Leurs tissus meurent et brunissent, et les plantes ne se défendent pas par des cicatrices, probablement grâce à la facilité avec laquelle les parties perdues peuvent être remplacées. Mais, lorsque chez ces mêmes plantes, il se produit une lésion des parties qui ont une grande importance pour l'intégrité de l'individu, ou bien une lésion des organes qui servent à l'hivernage, la cicatrisation des blessures se fait avec rapidité.

Les parties vieilles ou adultes, et les parties jeunes réagissent le plus souvent d'une façon différente. Tandis que les feuilles jeunes de la *Clisia* (exemple choisi par M. Massart) réagissent au traumatisme très promptement, et forment un véritable cal qui réparera complé-

(1) *La cicatrisation chez les plantes*. Bruxelles, 1897.

tement la blessure, les feuilles adultes ne produisent qu'une couche de liège, au voisinage immédiat de la lésion.

Le mécanisme intime de la cicatrisation n'est pas encore suffisamment élucidé, mais il est évident, en dernière analyse, qu'il est dirigé par la sensibilité du protoplasma vivant des cellules végétales.

Beaucoup de plantes pansent leurs plaies et utilisent pour cela des sucres, qui durcissent une fois à l'air. Tantôt ces sucres, comme le latex, sont préformés dans la plante et sont comme en disponibilité ; d'autres fois, ils ne se produisent qu'à la suite des blessures. Dans ce cas, les résines et les gommes qui servent pour fermer la plaie et pour protéger les parties vivantes, sont désignées sous le nom de « Sécrétions cicatricielles » (Wundsecrete). D'après l'idée, formulée pour la première fois par de M. de Vries, ces sucres qui durcissent à l'air, sont d'une grande utilité comme moyens de pansements naturels, et aussi comme des préservatifs contre l'attaque des végétaux et des animaux. Beaucoup de ces sécrétions renferment en effet des essences dont l'action antiseptique et toxique est généralement appréciée (1).

La subérification, la formation de cals, la sécrétion de sucres qui ferment les plaies, sont des moyens faciles à saisir et très puissants pour assurer la résistance des plantes contre toutes sortes d'influences nuisibles qui peuvent provoquer l'état morbide. Mais ces moyens ne sont pas les seuls dont disposent les végétaux. Les éléments vivants des plantes sécrètent généralement un suc cellulaire de réaction acide et cette particularité joue un grand rôle dans la défense des végétaux contre les agents pathogènes. M. Laurent (2) a étudié ce côté de la question de l'immunité des plantes vis-à-vis de la pourriture bactérienne. Une variété du Colibacille, d'après cet observateur, attaque la pomme de terre par ses sécrétions, d'une façon analogue à ce qui a été dit plus haut au sujet de la *Sclerotinia*. Le microbe produit aussi un ferment soluble qui digère la membrane cellulosique du tubercule de la pomme de terre, et sécrète en même temps un suc alcalin qui est nécessaire pour que cette digestion se fasse. Le chauffage à 62° détruit le ferment soluble, de sorte que le liquide ainsi traité ne digère plus les lamelles mitoyennes de la membrane cellulaire. Seulement, malgré cette température, il garde

(1) V. Frank, *Die Krankheiten der Pflanzen*. 2^e édition. T. I, 1895, p. 43.

(2) Recherches expérimentales sur les maladies des plantes. *Annales de l'Institut Pasteur*. T. XIII, 1899, p. 1.