

des composés ternaires aux matières pectiques, à la cellulose, aux glucosides, puisent leurs aliments azotés dans d'autres parties du corps, par exemple dans le suc cellulaire, riche en produits amidés.

Les produits que nous venons d'énumérer sont toxiques, en ce sens qu'ils attaquent une substance normalement contenue dans le corps. Ils nuisent doublement à la plante, puisqu'ils lui enlèvent des réserves, puisqu'ils amoindrissent ses défenses mécaniques ou chimiques.

B. La transformation des substances associées au protoplasma retentit sur les phénomènes intimes de la nutrition; car, chez la plante comme chez l'homme, chaque cellule est adaptée à un milieu chimique défini. Les humeurs deviennent toxiques, dès que la proportion de leurs principes normaux est changée par la soustraction ou par l'altération de l'un d'entre eux. Il en est de même quand des substances étrangères se répandent dans le suc cellulaire, indépendamment de l'action des parasites. Le chloroforme agit sur les plantes en modifiant les humeurs. Cl. Bernard a montré qu'il entrave la fixation du carbone. De plus l'excrétion d'eau se trouve exagérée, sous forme de vapeur, d'après Jumelle, sous forme de gouttes liquides, d'après R. Dubois<sup>(1)</sup>. L'arrêt des mouvements de la sensitive par les anesthésiques, qui ne peut être attribué à une action nerveuse, est une conséquence indirecte d'une altération humorale et d'un trouble de la nutrition cellulaire.

Les liquides organiques complexes, sécrétés par les animaux, par les champignons, par les bactéries, donnent souvent à la nutrition une intensité insolite. On peut en juger par la formation des galles. Laboulbène<sup>(2)</sup> a tenté de produire artificiellement ces excroissances à l'aide des liquides empruntés aux galligènes; mais, tout en entrevoyant le mode d'action de ces substances, il convient « qu'il n'a pu réussir d'une manière satisfaisante et certaine ». Cet insuccès tient à une double cause: d'une part, l'expérimentateur le plus habile ne saurait atteindre à la délicatesse des procédés d'inoculation employés par les agents naturels; d'autre part, l'organe atteint ne réagit que s'il appartient à une espèce déterminée, si en outre sa nature et son âge lui confèrent une prédisposition spéciale. Beyerinck<sup>(3)</sup> a tourné cette double difficulté en précisant les conditions du développement d'une galle produite par le *Nematus Capreae* sur le saule Marceau. L'épaississement de la feuille du saule s'effectue dès qu'un œuf a été déposé dans ses tissus avec une goutte de venin sécrétée par des glandes spéciales de la mère. En détruisant l'œuf avec une fine aiguille, aussitôt après l'inoculation opérée par la pondeuse, Beyerinck a vu la galle continuer à croître, prendre la taille et la structure habituelles. Bien que le liquide ait été introduit par l'insecte, l'observation a toute la rigueur

(1) CL. BERNARD, Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, t. I, 1878. — JUMELLE, Comptes rendus de l'Académie des sciences, 22 septembre 1890. — R. DUBOIS, Revue générale des sciences pures et appliquées, 15 septembre 1891.

(2) LABOULBÈNE, Comptes rendus de l'Académie des sciences, 28 mars 1892.

(3) BEYERINCK, Botanische Zeitung, t. XLVI, 1888.

de l'expérience, puisqu'on a supprimé toute influence étrangère à celle du liquide excrété. Dans la plupart des galles, les conditions du développement sont moins simples, car l'accroissement insolite du végétal est parallèle à celui d'une larve, d'un champignon, d'une colonie bactérienne. Des influences mécaniques comme la mastication, la succion, la pression continue et progressive, s'ajoutent aux actions chimiques dont la complexité est elle-même accrue.

Chez le saule Marceau, la nutrition est tout d'abord exagérée par une altération chimique des sucs cellulaires. La gouttelette imperceptible introduite par l'insecte n'augmente pas sensiblement les réserves alimentaires. La disproportion entre la masse inoculée et l'effet produit fait songer aux phénomènes de fermentation, et Beyerinck a appelé le liquide du *Nematus* un ferment de croissance. Le nom de venin est celui qui lui convient. Comme dans le corps des animaux, le venin, sans attaquer directement la constitution du protoplasma, dévie la direction des phénomènes nutritifs. L'étendue des troubles physiologiques est sans rapport avec les réactions chimiques provoquées directement par des traces de substance étrangère. Dans la genèse des galles nous retrouvons l'influence de la prédisposition, qui distingue les véritables venins des autres poisons chimiques.

En dehors de cette prédisposition, les venins sont sans action spécifique sur les plantes. L'innocuité des venins végétaux ressort de leur localisation dans la cellule vivante. Les alcaloïdes, les glucosides les plus redoutables pour l'homme sont en solution concentrée dans des vacuoles, à peine séparées du protoplasma par une pellicule imperceptible. Ils sont encore inoffensifs pour des espèces distinctes de celle qui les produit. En greffant le *Datura* sur la pomme de terre, Strasburger a constaté le passage de l'atropine du greffon au sujet sans que celui-ci présentât aucun phénomène d'intoxication<sup>(1)</sup>.

**Altérations du protoplasma.** — Certains agents se portent directement sur le protoplasma pour en détruire la structure moléculaire ou l'organisation. Tels sont les liquides corrosifs, les substances dissoutes qui diffusent dans la matière vivante et forment des combinaisons nouvelles incompatibles avec la constitution normale de la cellule. Nul protoplasma n'est indifférent à leur contact. Tandis que les alcaloïdes les plus vénéneux pour l'homme sont impunément mélangés à la matière vivante, les substances corrosives comme l'essence de moutarde, les poisons chimiques comme l'acide cyanhydrique, qui sont excrétés par les végétaux ou qui naissent dans leurs tissus désorganisés, ne sont pas préformés dans les cellules vivantes. Ce sont des glucosides inertes qui, décomposés par des zymases spéciales, seront transformés en principes toxiques.

Outre leur action spécifique sur les plantes prédisposées, certains venins

(1) STRASBURGER, Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, t. III, 1885.

exercer sur les tissus l'effet des corrosifs. Avec le *Bacillus pyocyaneus* et ses produits, venimeux pour les animaux, Charrin a déterminé la mortification immédiate des cellules d'une Crassulacée. Les désordres provoqués par l'injection du venin des serpents et des abeilles<sup>(1)</sup> se réduisent à la destruction de quelques cellules et à une nécrose locale en rapport avec la lésion mécanique et avec la diffusion d'un liquide étranger dans les cellules.

Beaucoup de champignons désorganisent d'emblée le protoplasma. La nécrose est produite par les excréments, car les cellules meurent avant d'avoir subi le contact immédiat des parasites. A cette catégorie se rattachent les *Phyllosticta*, l'*Ascospora Beyerinckii* des feuilles de cerisier<sup>(2)</sup>. Dès qu'une spore vient à germer à la surface des feuilles, les cellules avoisinantes prennent une coloration carminée, puis elles brunissent. La couleur de feuille morte s'étend en cercle et reste longtemps limitée par un liséré rouge. Les filaments du champignon pénètrent dans la zone préalablement nécrosée. De cette façon l'organisme étranger vit en saprophyte dans les portions qu'il a tout d'abord empoisonnées. Le bacille de la morve des oignons, bien étudié par Sorauer<sup>(3)</sup>, se comporte de la même façon. Les cellules épidermiques, altérées par les sécrétions microbiennes, livrent passage à la bactérie, qui transforme bientôt les tuniques du bulbe en une masse translucide et comme gangréneuse. Au contact des oignons morveux, les pommes de terre subissent la même altération.

L'atmosphère est souvent le véhicule de gaz toxiques. Le chlore, les vapeurs de soude ont été incriminés. De tous les principes entraînés par l'atmosphère, celui dont l'action préjudiciable est la mieux établie est l'acide sulfureux, provenant de la combustion des houilles pyriteuses dans les usines. Condensé à la surface des feuilles, l'acide sulfureux se transforme en acide sulfurique, imprègne les membranes, les déshydrate, les rend imperméables. La couleur verte des feuilles, conservée quelque temps au voisinage des nervures, dans les tissus directement irrigués par les vaisseaux, disparaît et la plante se dessèche.

Un traumatisme violent comme un choc, une morsure, un coup de grêle, écrase les cellules et désorganise le protoplasma. La nutrition est immédiatement abolie comme les autres manifestations de la vie. L'action mécanique est circonscrite, tandis que celle des poisons est diffuse, surtout quand les produits toxiques sont sécrétés par des parasites, dont l'œuvre se poursuit pendant un temps indéfini.

Les tissus mortifiés par les traumatismes, par les poisons, par les parasites ne sauraient suivre l'accroissement des tissus environnants. Des dépressions manifestent leur présence. Les parties rétractées se déchirent. Les champignons et les bactéries achèvent de décomposer les cellules mortes ou mourantes, les ramollissent, les réduisent en pourriture, en

<sup>(1)</sup> POUCHET et BOVIER-LAPIERRE, *Bulletin de la Société de biologie*, 1885.

<sup>(2)</sup> VULLEMIN, *Journal de Botanique*, 1887 et 1888.

<sup>(3)</sup> SORAUER, *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, t. I, 1886.

préparent l'élimination. De vastes pertes de substance creusent les organes malades et constituent des chancre. Dans ces divers exemples, la résistance de l'organisme est immédiatement paralysée; aucune réaction inflammatoire n'entrave l'action destructive; les éléments frappés sont mortifiés sans avoir été malades.

Tels sont les principaux effets des troubles de la nutrition. Comme nous l'avons fait entrevoir au début du chapitre, ils entraînent le plus souvent des réactions secondaires. Les cellules qui se nourrissent mal irritent les éléments sains du voisinage; les cellules nécrosées jouent dans l'organisme le rôle de corps étrangers. Nous allons retrouver les conséquences des maladies de la nutrition en étudiant les troubles de l'irritabilité.

#### MALADIES DE L'IRRITABILITÉ

Toute cellule végétale est irritable. Les divers stimulants provoquent un développement normal, tant qu'ils s'exercent dans certaines limites d'intensité, en temps opportun, sur chaque partie de la plante. Les mêmes agents deviennent pathogènes, quand il y a dans leur intervention une erreur de temps, de lieu, de degré.

La perturbation apportée par un excitant anormal n'est pas proportionnelle à la puissance de cet agent. Elle est subordonnée à la prédisposition des cellules impressionnées et produit, selon les circonstances, des effets diamétralement opposés. La pression prolongée d'un corps solide amène l'épaississement des vrilles de la vigne-vierge. Au contraire, dans les plantes volubiles, l'accroissement se ralentit assez, au contact d'un tuteur, pour que la tige s'enroule autour du corps étranger. Les racines de moutarde se courbent de manière à fuir une source de lumière, tandis que les racines d'ail s'incurvent vers le foyer.

L'irritation produite par la lumière est, en général, défavorable à la croissance des racines. D'après Fr. Darwin<sup>(1)</sup>, l'allongement des racines de moutarde est diminué de plus d'un tiers par l'éclaircissement. Les organes dont le protoplasma n'est pas protégé par l'écran vert de chlorophylle manifestent donc la même susceptibilité que les animaux ou les Bactéries à l'égard des radiations. Des actions en apparence excitantes provoquent ainsi des phénomènes d'arrêt, que nous ne tenterons pas d'expliquer, mais qu'il est bon de noter chez des êtres où l'on ne peut invoquer, en l'absence du système nerveux, que des réactions cellulaires.

Plus souvent les irritants anormaux, quand ils ne sont pas assez énergiques pour tuer, exagèrent l'activité. L'irritation excessive, déplacée ou intempestive, détermine, comme l'excitation normale, un accroissement et une multiplication des cellules; mais l'accroissement exagéré

<sup>(1)</sup> FRANCIS DARWIN, *Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg*, 1880.

devient hypertrophie; la multiplication pathologique devient hyperplasie. Telles sont les deux manifestations de l'inflammation chez les végétaux.

La réaction inflammatoire n'est pas également intense dans toutes les cellules d'une plante adulte. Comme chez l'homme, la différenciation histologique apporte une entrave à l'inflammation cellulaire. Chez les plantes supérieures, les cellules les moins compliquées sont encore encombrées de produits accessoires. Les matières pectiques ou ligneuses, les hydrates de carbone se fixent dans la membrane et s'opposent à toute expansion rapide du corps cellulaire. Si les membranes sont plus minces, moins rigides, comme dans la masse charnue des plantes grasses, des liquides abondants rendent la cellule hydrophique, restreignent le domaine du protoplasma, amoindrissent les échanges nutritifs, tout en amortissant le choc des agents mécaniques, en diluant ou en neutralisant les poisons. Les matériaux liquides et solides accumulés ou organisés dans le domaine des cellules adultes ont donc pour effet d'atténuer les agents irritants et d'amoindrir dans le protoplasma la capacité de réagir contre eux. Moins compliqués que les autres, les tissus parenchymateux gardent longtemps la capacité de s'hypertrophier; mais l'hyperplasie y est exceptionnelle, comme la division normale.

La plante adulte, aussi bien que l'animal, garde des éléments embryonnaires, dont les membranes sont minces, dont le protoplasma indéfini reste prépondérant sur les produits accessoires. Ces éléments sont le siège de l'hyperplasie, comme de la division normale. Ils sont fixés dans les points végétatifs, c'est-à-dire à l'extrémité des tiges et des racines, toujours en voie de formation quand la base des membres est déjà organisée, dans les bourgeons, dans les nouvelles feuilles, dans les jeunes fleurs. Ils se retrouvent dans les couches génératrices qui continuent directement les points végétatifs à travers les tissus différenciés, et qui servent à épaissir les membres, dans les jeunes racines qui naissent de l'une de ces couches. Tous ces tissus jeunes qui continuent l'état embryonnaire, même chez les arbres séculaires, sont réunis sous le nom de méristèmes primitifs.

Les tissus dont la différenciation est faible, les parenchymes par exemple, récupèrent fréquemment, par une sorte de rajeunissement, l'irritabilité des éléments qui n'ont pas encore subi de complications. On appelle méristèmes secondaires ces zones de reclouonnement quand elles sont produites par des stimulants physiologiques. Des excitants anormaux produiront aussi des assises génératrices insolites, que nous distinguerons sous le nom de méristèmes adventifs ou méristèmes néoplasiques. Sous l'influence de l'humidité ou sous l'action des parasites, des groupes de cellules provisoirement organisés, donnent des bourgeons ou des membres nouveaux en des points qui n'étaient pas normalement prédisposés à se développer ainsi. Il se forme alors des points végétatifs adventifs.

Nous trouverons donc l'hypertrophie dans les tissus faiblement différenciés, l'hyperplasie dans l'embryon et dans les tissus embryonnaires

des membres naissants, des points végétatifs et des méristèmes normaux ou adventifs.

**Hypertrophie.** — A. Les conditions de l'hypertrophie sont très claires dans la rouille du pin de montagne <sup>(1)</sup>. Les filaments du *Peridermium Barteti*, agent de cette maladie, cheminent dans les aiguilles, à travers les méats de l'écorce, et introduisent dans les cellules des suçoirs à paroi mince, ayant eux-mêmes la valeur d'une cellule. Si l'on examine la coupe d'une feuille envahie d'un côté seulement, on constate la disparition de l'amidon dans la région occupée par le parasite. Ce phénomène révèle une vitalité plus énergique; car les cellules consomment les produits qui, d'ordinaire, s'accumulent. Cet excès d'assimilation sert en partie à fournir à l'alimentation du parasite; mais les cellules en bénéficient aussi. Dans les cellules normales, le noyau mesure en moyenne 5 à 7,5  $\mu$ . de diamètre; dans les cellules occupées par un suçoir et totalement privées d'amidon, le noyau atteint 11 à 12,5 sur 9,5 à 10,5  $\mu$ , sans que la proportion de la chromatine diminue dans la masse accrue. L'effet de l'irritation parasitaire sur le noyau est évident. Doit-on l'attribuer à une influence mécanique? On serait tenté d'accorder une part à ce mode d'action. En effet, il est habituel de voir le suçoir s'appliquer au noyau et émettre des rameaux qui l'enlacent en tous sens. Cette explication n'est pas suffisante et il est nécessaire d'invoquer une action chimique. Dans quelques cellules, le suçoir se tient loin du noyau, et celui-ci n'en est pas moins hypertrophié. D'autre part, vers la limite de la zone envahie, le noyau dépasse déjà 8  $\mu$ , alors que les filaments viennent seulement de prendre contact avec la cellule et n'ont pas encore introduit de suçoir dans la cavité. A cette période, l'amidon n'est que partiellement résorbé. L'action irritante diffuse même à une certaine distance. Des cellules séparées des filaments par une ou deux assises ont déjà consommé l'amidon et agrandi leur noyau. Il est donc certain que le *Peridermium* introduit dans les fonctions de la vie cellulaire du pin de nouveaux facteurs chimiques.

Chez les deux êtres mis en présence par le parasitisme, l'irritation est réciproque, à tel point que, si l'on s'en tient aux premières réactions, on hésite à dire laquelle des deux cellules est parasite. L'action produite par la plante supérieure sur le champignon est complexe; l'analyse permet de la décomposer en deux facteurs, l'un mécanique, l'autre chimique. Au contact des membranes cellulaires, le filament en voie de croissance épaissit sa paroi, s'élargit, se moule sur son support, s'applique à la surface, constitue une pelote adhésive. Le même phénomène se remarque, d'après Büsgen <sup>(2)</sup>, pour les jeunes filaments cultivés sur les milieux inertes. Ils adhèrent à une lamelle de verre, aussi étroitement qu'au pourtour

<sup>(1)</sup> VUILLEMIN, *Bulletin de la Société des sciences de Nancy*, fasc. 28, 1894.

<sup>(2)</sup> BÜSGEN, *Botanische Zeitung*, 1895.

d'une cellule. L'organe adhésif est donc le produit d'une irritation purement mécanique.

La soudure intime, due à la pression, est le prélude d'une irritation chimique, si la pelote s'est appliquée à une cellule vivante, dont les produits exercent une action chimiotactique sur son protoplasma. Ainsi se forment les suçoirs du *Peridermium*, les filaments infectants d'autres champignons, comme l'a démontré Büsgen. Produit immédiat de l'irritation chimique, le suçoir des *Peridermium* et des autres Pucciniées reste sensible à ce mode d'action pendant tout son développement. On sait que la composition chimique du protoplasma est différente dans la zone périphérique et dans la région occupée par le noyau. Or, j'ai constaté <sup>(1)</sup> chez l'*Æcidium punctatum*, parasite de l'anémone jaune, chez le *Puccinia Desvauxii*, parasite des *Thesium*, que le suçoir, cylindrique quand il reste loin du noyau, se couvre de mamelons, dès qu'il entre dans la sphère d'action de cet organe.

L'hypertrophie provoquée par les champignons intracellulaires est souvent plus considérable que dans la rouille des pins. J'ai vu des coquelicots, dont les cellules centuplaient leur volume pour suivre l'accroissement d'un *Oplidium* qui s'y était introduit à l'état amiboïde. Le noyau, le cytoplasme, la membrane, étaient également accrus. Le parasite lui-même atteignait jusqu'à 5000 fois son volume initial.

Quelques champignons parasites limitent leur action à la membrane cellulaire. Les filaments des Ustilaginées dissolvent le ciment pectique qui unit les cellules, mais sont impuissants à perforer la couche interne de la membrane, imprégnée de cellulose. Sous l'influence irritante, cette couche s'étend, se laisse refouler dans la cavité et engaine le parasite pendant tout son trajet intracellulaire. Par suite de cette irritabilité spéciale de la couche imprégnée de cellulose, le protoplasma fondamental est préservé d'un contact immédiat avec le parasite. Bien qu'elle fournisse certainement des aliments au champignon qui la traverse, la cellule n'est point sensiblement atteinte dans sa vitalité. Ainsi s'explique l'innocuité des Ustilaginées, tant que le champignon n'entre pas dans la période de reproduction.

B. Un suçoir de l'*Æcidium punctatum* rencontre parfois ceux du *Plasmopara pygmaea* (Péronosporée) dans une cellule corticale de la feuille de l'anémone jaune <sup>(2)</sup>. Dès qu'il en est rapproché, sans qu'il y ait pourtant adhérence, ni contact immédiat, ni action mécanique quelconque, le suçoir s'élargit à son extrémité et prend un contour sinueux, en même temps que son noyau s'allonge et se rétrécit. L'irritation est d'ordre chimique, puisque le suçoir de l'*Æcidium* ne subit aucune pression; mais les produits du *Plasmopara*, distincts de ceux de l'anémone, provoquent une autre réaction que le noyau ou le simple cytoplasme de la

<sup>(1)</sup> VUILLEMIN, *Bulletin de la Société mycologique de France*, 1894. — *Association française pour l'avancement des sciences*, 1889.

<sup>(2)</sup> VUILLEMIN, *Bulletin de la Société botanique de France*, t. XII, 1894.

feuille. Dans cette triple association, réalisée dans les étroites limites d'une cellule, l'*Æcidium* est modifié simultanément par ses deux commensaux; le *Plasmopara*, dont le suçoir n'est qu'une excroissance dépourvue de noyau, n'est pas altéré. Les deux parasites exercent sur la cellule d'anémone qui les héberge des influences inverses qui se compensent. L'excitation produite par l'*Æcidium*, combinée à l'action épuisante de la Péronosporée, ramène la cellule à un équilibre voisin de l'état normal.

C. La nature spécifique de la cellule irritée influe sur son mode de réaction à l'excitation anormale. Tandis que les éléments parenchymateux ne diffèrent guère des cellules normales que par leurs dimensions absolues ou par la proportion des diverses parties constitutives, les cellules qui, par leur situation, étaient prédestinées à devenir des vaisseaux répondent, en s'hypertrophiant, à un type nouveau d'organisation. On s'en rendra compte en étudiant des racines envahies par une anguillule nommée *Heterodera radiculicola* <sup>(1)</sup>. Le parasite, encore à l'état d'embryon, s'insinue entre les cellules au voisinage du point végétatif. Son action irritante se fait sentir dans les cellules qu'il touche et s'irradie à quelque distance, grâce à la diffusion des produits excrétés. L'assise génératrice nommée péricycle s'hyperplasia; les cellules de l'écorce se dilatent assez pour faire éclater les assises superficielles; leur diamètre est deux ou trois fois plus grand que dans les assises similaires soustraites à l'excitation insolite; le noyau augmente dans la même mesure. Les vaisseaux les plus extérieurs sont en général organisés avant que l'influence irritante se soit fait sentir; ils ne peuvent réagir, puisque le protoplasma s'est épuisé en fournissant les éléments de la différenciation des parois. Si les cellules destinées à donner des vaisseaux sont enflammées à une période assez précoce, le protoplasma, loin de disparaître, acquiert un volume énorme. L'élément, au lieu de s'allonger en un tube d'irrigation, se renfle en une vaste vésicule. La membrane s'épaissit bien plus que dans les vaisseaux, sauf en certains points, où de délicates sculptures en creux ménagent un passage pour les échanges osmotiques; elle ne s'incruste pas de lignine, mais devient élastique. Le cytoplasme, condensé, emprisonne dans ses mailles une provision d'eau. Le noyau atteint un diamètre de six à dix fois plus considérable que dans les parenchymes voisins; puis il se divise à plusieurs reprises. J'ai compté plus de soixante noyaux dans une seule vésicule des racines de céleri. L'hypertrophie transforme les cellules destinées à donner des vaisseaux inertes et à transporter passivement les liquides en réservoirs, dont l'activité surexcitée réglera d'elle-même les échanges dans la région avoisinante.

Une irritation portée sur l'épiderme des feuilles amène la transformation des cellules en poils. On en trouve un exemple dans l'érinose de la vigne.

<sup>(1)</sup> VUILLEMIN et LEGRAIN, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 5 mars 1894.