

Hyperplasie. — A. Les excitants anormaux capables de déterminer l'hyperplasie n'agissent pas autrement que les stimulants nécessaires aux manifestations habituelles de la vie. Bien plus, les influences insolites peuvent réveiller des tendances héréditaires latentes. Alors les produits de l'irritation ne diffèrent des organes normaux que par leur abondance insolite. Ils répondent même parfois à un type plus régulier que les parties similaires, développées spontanément.

Ainsi les radicelles se multiplient sur les racines soumises à l'influence d'une humidité excessive ou de champignons parasites. Chez le paturin des bois, des racines apparaissent aux nœuds des tiges irritées par la larve d'une cécidomye. Des tiges, envahies par des champignons ou de petits animaux, émettent un faisceau serré de rameaux que l'on nomme balai de sorcière. Sous l'influence des *Ustilago*, les rudiments d'étamines des fleurs femelles de *Lychnis* prennent l'aspect et la taille des organes mâles fertiles; le pistil apparaît dans les fleurs mâles des *Carex* ⁽¹⁾; les organes sexuels se complètent dans les fleurs stériles du *Muscari* ⁽²⁾. L'apparition du placenta des Orchidées est déterminée par des insectes parasites comme par les filaments polliniques ⁽³⁾. Des fruits d'apparence normale se forment autour des champignons ou des larves comme autour des graines. Chez le chêne-liège, le méristème secondaire, formateur du liège, donne des produits plus réguliers quand il est irrité par le démasclage que quand il suit son évolution naturelle. Dans tous ces exemples, les racines, les tiges feuillées, les organes de la fleur et du fruit, le liège sont des néoplasmes, dans ce sens qu'ils sont le produit d'une irritation anormale; mais, considérés en eux-mêmes, ils répondent de tout point au type d'organisation, aux tendances spécifiques de la région impressionnée.

B. Plus souvent les caractères nouveaux introduits par l'inflammation masquent la structure normale, et il faut quelque attention pour retrouver, dans les produits hyperplasiés, les caractères des membres ordinaires.

Quand un *Rhizobium* a atteint, dans une racine de Légumineuse, l'assise génératrice des radicelles, celle-ci forme un noyau hyperplasique, dont les cellules se laissent envahir par le parasite. Les bourgeons délicats du *Rhizobium*, en contact immédiat avec le protoplasma, en modifient l'organisation et réalisent une association biologique si étroite, que le contenu hétérogène de la cellule a pu être qualifié du nom de mycoplasma. Le tissu hyperplasique ne tarde pas à suivre la loi propre du développement de la région et devient une radicelle. Mais le bois et le liber, au lieu de se concentrer vers l'axe du membre, comme dans les radicelles normales, sont dissociés par le parenchyme démesurément accru, et la radicelle devient un tubercule ovoïde ou digité dont l'intérieur est occupé par de nombreuses cellules bourrées de parasites. Attaqué par la larve de l'*Andricus pilosus*, introduite dans les tissus jeunes du

⁽¹⁾ ROZE, *Bulletin de la Société botanique de France*, t. XXXV, 1888.

⁽²⁾ MAGNIN, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CX, 1890.

⁽³⁾ TREEB, *Annales du jardin de Buitenzorg*, t. III, 1885.

point végétatif, le bourgeon du chêne s'allonge peu; les feuilles serrées sont réduites à des écailles plus grandes et plus étalées que celles du bourgeon. La tige feuillée est transformée en une galle, dont l'aspect rappelle un artichaut. Sous l'influence des larves du *Chermes Abietis*, les jeunes pousses d'épicéa deviennent épaisses et charnues; les aiguilles serrées, renflées à la base, simulent les écailles d'un cône de pin.

La structure d'une tige feuillée est bien plus complètement masquée dans les masses informes que les forestiers appellent des broussins. La nature et l'origine de ces excroissances ont donné lieu aux hypothèses les plus variées. J'ai pu démontrer que certains broussins sont des rameaux profondément modifiés par un champignon parasite ⁽¹⁾. Consulté par M. le professeur Hugo de Vries sur la nature de nodosités qui couvraient le collet et les nœuds inférieurs du tronc des *Eucalyptus*, au jardin botanique d'Amsterdam, j'ai trouvé tout le broussin envahi par les filaments d'un *Ustilago*. Les fructifications du parasite détruisent dans le bourgeon l'extrémité du point végétatif des branches de premier ordre. L'irritation, transmise aux portions plus éloignées du méristème primitif, en provoque un accroissement exagéré. Les nouveaux tissus se soulèvent tout autour de la fructification, en sorte que la branche est pour ainsi dire retournée. Son épiderme, au lieu d'être extérieur, tapisse un canal étroit. Les feuilles tournent leur sommet vers le fond de l'invagination; faute de place pour se développer, elles restent réduites à des rudiments ne dépassant pas un cinquième de millimètre. Des rameaux, nés de la branche invaginée, deviennent pour la plupart canaliformes; leur masse hyperplasiée, confondue avec celle des branches mères, augmente le volume de la tumeur. Dans cet exemple, les membres sont rendus presque méconnaissables par les effets irritants de l'*Ustilago Vriesiana*. Une analyse minutieuse permet pourtant de déterminer exactement leur nature morphologique.

Dans les étamines de maïs envahies par l'*Ustilago Maydis*, le support des anthères, au lieu d'être filiforme et pendant, se transforme en une massue dressée, atteignant 6 à 8 millimètres de diamètre. Envahis par un champignon nommé *Exoascus pruni*, les pruniers donnent des fruits allongés, ayant la forme d'un sac et une structure herbacée, également éloignée de la consistance charnue de la pulpe et de la consistance ligneuse du noyau.

C. Quand l'irritation se porte sur des membres déjà avancés dans leur évolution, les parties différenciées résistent à l'influence étrangère et conservent leur type spécifique à peine altéré. Seuls les méristèmes, normaux ou adventifs, prennent un développement désordonné et forment des néoplasies qui rompent la symétrie primitive et s'éloignent du plan d'organisation auquel on distingue les membres des plantes.

Des tumeurs embrassantes, appelées chaudrons, apparaissent, quand le cambium des tiges, excité par des parasites tels que le gui ou les cham-

⁽¹⁾ VUILLEMIN, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 22 avril 1894.

pignons de l'ordre des Pucciniées. multiple localement ses cloisons et épaissit chaque couche annuelle de bois. Quand le parasite est, comme le gui, muni de feuilles vertes, capables de fixer le carbone de l'air par la synthèse chlorophyllienne, on a pu lui attribuer la création d'une partie des matériaux employés à épaissir la tige. La nutrition des puccinies introduit aussi des facteurs chimiques dans le développement de la région envahie; mais il est bien certain que le champignon ne rend pas tout ce qu'il emprunte à l'arbre. Des chaudrons se produisent aussi sans pénétration d'aucun parasite; la tige elle-même, dont la nutrition est surexcitée par un agent purement mécanique, fait tous les frais de l'accroissement néoplasique. Sur un spécimen de *Tecoma radicans*, que m'a fait remettre M. Naudin, une branche, mesurant 12 millimètres de diamètre, portait une tumeur longue de 11 centimètres, épaisse de 6 centimètres. Ce néoplasme résultait de l'irritation produite par une petite tige sèche, mesurant 1 millimètre et demi de diamètre. La branche s'était enroulée autour de cette tige. La tumeur était surmontée de deux rameaux, dont l'un, presque aussi puissant que la branche mère, en continuait la direction. Sous le sommet avorté, une série de cerceles supplémentaires, à contour sinueux, avait provoqué l'énorme épaississement local.

D'autres tumeurs sont excentriques, parce que l'action irritante est limitée à une face du membre attaqué. Quand le bois éclate sous l'influence de la congélation, la fissure se prolonge à travers le cambium. L'assise génératrice multiplie ses cloisonnements au voisinage de la déchirure. Il se produit ainsi une petite tumeur ligneuse, divisée par la gelure. Autour des chancres ou des solutions de continuité irrégulières, autour des tissus nécrosés comme la base des branches mortes, l'inflammation forme des bourrelets diversement contournés. Tantôt l'hyperplasie parvient à combler les lacunes, à recouvrir les tissus morts, et la tumeur cicatrice la blessure; tantôt les bourrelets dus à l'excès d'activité ne font qu'encadrer les parties détruites et donnent à la lésion une complication extrême, dans laquelle on parvient à retrouver les parties atrophiées primitivement et les parties hyperplasiées secondairement par suite de l'irritation due aux précédents. L'hyperplasie et les tumeurs qui compliquent la tuberculose de l'olivier ont été fort bien distinguées par Savastano de l'action destructive du bacille et de ses introducteurs.

L'hyperplasie est primitive quand l'irritation portée sur le cambium est assez modérée et assez régulière pour modifier l'activité des cellules sans en compromettre l'existence. Cette condition est réalisée par une bactérie parasite des branches du pin d'Alep ⁽¹⁾, et à laquelle Trévisan a donné le nom de *Bacillus Vuilleminii*. Le bacille est inoculé par un insecte, qui pique, pour y déposer un œuf, le rameau au-dessous d'un nœud, au point où le bois est interrompu par le départ des cordons destinés aux feuilles.

(1) VUILLEMIN, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1888 et 1889.

L'œuf périt constamment dans les plaies inoculées. Ses débris sont isolés par un tissu cicatriciel qui a bien vite circonscrit la légère lésion produite par l'insecte. Cette lésion en elle-même est peu de chose. Pourtant le tissu enflammé est envahi par les bactéries, qui s'insinuent entre les cellules. L'irritation bactérienne se substitue à celle de l'insecte et se poursuit longtemps. Le cambium, au lieu de prendre des cloisons régulièrement tangentielles, se divise à l'excès en tous sens. Les cellules très petites, à parois minces, à noyau volumineux, constituent un nodule inflammatoire, qui se soulève dans la direction de l'écorce où la résistance est moindre. L'irritation est produite uniquement par des produits solubles et résulte des échanges nutritifs entre le bacille et le cambium, car les bactéries remplissent des lacunes canaliformes ou arrondies, sans pénétrer dans aucune cellule. L'irritation se propage en s'atténuant tout autour du nodule et les cloisonnements se régularisent à mesure qu'on s'éloigne des colonies; le cambium reprend ses propriétés normales à quelque distance et donne du bois en dedans, du liber en dehors. Les couches ligneuses nouvelles, au lieu d'être concentriques aux anciennes, se soulèvent autour de la masse embryonnaire. Celle-ci se répand, pendant des années, en cordons irrégulièrement ramifiés, partout où l'organisation ligneuse n'arrête pas son expansion; le cambium capable de former du bois se contourne de plus en plus et constitue une loupe à bois madré, englobant les cordons mous qui logent les bactéries. Les contours sinueux de la masse ligneuse sont interrompus çà et là par des traînées bactériennes, qui fument à travers l'écorce, enveloppées par un prolongement du cambium hyperplasié. L'organisation de ces digitations cambiales est très inégale: ici elle s'arrête de bonne heure sans produire de bois; là elle donne des assises ligneuses incomplètes ou circulaires. Sur une coupe pratiquée dans l'écorce, on distingue alors des îlots de Bactéries, entourés plus ou moins complètement de vaisseaux qui proviennent, comme le bois normal, de l'activité du cambium et qui doivent leur situation insolite au trouble apporté par le parasite dans l'évolution de l'assise génératrice. Des observateurs peu soigneux ont vu dans ce phénomène une métamorphose de l'écorce en bois. L'étude attentive du développement et l'examen de coupes successives permettent toujours de rattacher la formation du bois au développement des cellules cambiales, spécifiquement prédisposées à revêtir ce mode particulier d'organisation. La maladie modifie l'époque et le degré de la différenciation, sans atteindre la spécificité cellulaire. Les traînées de tissu inflammatoire finissent par être affamées et écrasées entre le parasite et les éléments plus résistants. Une gaine mortifiée, formée à leurs dépens, isole les colonies bactériennes des tissus normaux ou régularisés.

La nécrose qui, dans les exemples précédents, était le point de départ de l'hyperplasie, est ici consécutive à ce phénomène. C'est une sclérogénie salutaire, qui arrête l'infiltration des produits bactériens dans les éléments actifs.

D. Les tissus assez actifs pour se recloisonner, notamment le parenchyme cortical des tiges, forment, sous l'influence des stimulants insolites, des méristèmes adventifs, dont les produits sont doublement néoplasiques. Ces méristèmes cloisonnent leurs cellules parallèlement au point d'application de l'agent irritant et donnent des séries de cellules d'autant plus allongées que l'excitation est plus intense. Ces séries sont parallèles ou rayonnantes suivant la forme et l'étendue de la surface irritée.

Comme les méristèmes secondaires qui apparaissent normalement dans l'écorce, les méristèmes adventifs produisent des tissus parenchymateux du côté opposé à l'agent irritant, du liège du côté de cet agent. De cette façon les corps étrangers, les tissus nécrosés, les parasites, les irritants de toute nature sont peu à peu séquestrés dans une enveloppe imperméable. Si les tissus hyperplasiés occupent une situation superficielle, ils forment une tumeur plus ou moins saillante au dehors et sont de plus en plus éloignés des parties où se distribuent les principes nourriciers; ils deviennent à leur tour une cause d'irritation pour les parties saines qui les avoisinent et un nouveau méristème, formé plus profondément, les isole en masse de la région inaltérée. Englobés dans le liège produit par ce méristème, ils finissent par être éliminés. Ainsi la plante neutralise les influences irritantes, soit par une sorte d'action sclérogène qui isole les parties altérées, soit par le rejet définitif du corps étranger ou de ceux de ses propres organes qui en ont subi l'influence pernicieuse.

Les mêmes phénomènes inflammatoires, les mêmes effets de la lutte de l'organisme se manifestent dans les racines, dans les pétioles, jusque dans le limbe foliaire qui, pourtant, ne forme pas de méristèmes secondaires dans le cours normal du développement.

L'organisme végétal a moins vite raison de ses assaillants quand l'action irritante est prolongée et diffuse. Autour des chancre creusés par les champignons ou les bactéries, autour des tubercules produits par le *Bacillus Oleæ*, l'écorce s'hyperplasia comme le cambium et les produits des méristèmes adventifs ajoutent indéfiniment de nouvelles complications aux néoplasies déjà signalées.

Le *Bacillus Vuilleminii* complique souvent d'altérations de l'écorce les tumeurs qui résultent de son action sur le cambium. Parfois même il épargne l'assise génératrice du bois, pour se répandre exclusivement entre les cellules de l'écorce du pin d'Alep. Il produit alors des loupes molles, grosses comme un pois ou comme une noisette, dont l'évolution est fort instructive. Les tissus qui avoisinent les colonies se reconnaissent d'emblée à leurs noyaux volumineux et serrés, séparés par des membranes d'une excessive délicatesse. On distingue au début un certain parallélisme entre les cloisons et les zooglées; mais sous l'influence de la diffusion des principes irritants, la multiplication est si active, que bientôt toute la masse est formée d'un entassement de petites cellules polyédriques. Des méristèmes plus réguliers apparaissent à une certaine distance et finissent par circonscrire l'action du parasite, en élevant une barrière de liège.

que les traînées bactériennes ne franchiront pas, si leur expansion rapide n'en a pas prévenu la consolidation. Parfois les tissus tendres qui entourent les nodules hyperplasiés et qui ne ressentent pas directement l'action excitante du parasite se laissent refouler par la masse croissante des bactéries et du tissu embryonnaire. Dès que la limite de leur compressibilité est atteinte, le tissu jeune est écrasé à son tour. Quelques cellules sont pincées entre les lobes des colonies bactériennes. Le contenu des cellules tuées diffuse au dehors et sert à nourrir les bacilles. Ici, pas plus que dans les tumeurs ligneuses, le bacille ne provoque directement la mort des cellules du pin. Jamais il ne pénètre dans les cellules. La membrane, si mince, qui n'a pu lui livrer passage au début, s'épaissit autour des vieilles colonies et s'imprègne de subérine.

La noix de galle des rameaux, les galles des feuilles sont des productions hyperplasiques, provoquées, soit par la diffusion des liquides excrétés par la mère qui a introduit son œuf et son venin, soit par le contact du corps et des excréments, par l'action des organes vulnérants ou succeurs d'une ou plusieurs larves. Le néoplasme se développe en rayonnant autour de l'agent irritant; il subit secondairement une modification de forme et une différenciation, variant avec la nature du galligène et de son support. Au voisinage du parasite, comme au contact du Bacille du pin d'Alep, l'hyperplasie est trop intense pour permettre une organisation stable des tissus. Les cellules restent embryonnaires, consomment les réserves qui s'accumulent plus loin sous forme d'amidon ou qui consolident les membranes des zones scléreuses. Confinées dans un espace étroit et refoulées vers le centre par les cellules issues de nouveaux cloisonnements, elles subissent une sorte de fonte et leurs débris tombent comme une émulsion laiteuse dans la cavité occupée par la larve.

Des points végétatifs adventifs naissent sous l'influence d'excitants anormaux. Tantôt leurs produits sont réguliers, tantôt ils constituent de véritables tumeurs. A la première catégorie se rattachent les bourgeons qui naissent sur des feuilles bouturées. A la seconde appartiennent des excroissances buissonnantes que les *Taphrina* font apparaître sur des feuilles de fougères et que Griesenhagen⁽¹⁾ compare aux balais de sorcière.

SUITES DES LÉSIONS

Durée des lésions. — A. Les lésions superficielles de la tige ou de la racine disparaissent par suite de l'exfoliation naturelle de l'écorce, accélérée par le processus inflammatoire. Les feuilles emportent dans leur chute les galles, les tissus altérés par les caustiques ou par les champignons. Les parasites sont éliminés, s'ils n'ont pas franchi les limites du

(1) GRIESENHAGEN, *Flora*, t. LXXVI, 1892.

membre pour s'étendre à la tige. La crise aiguë provoquée par une maladie des feuilles prend fin spontanément chaque année et laisse peu de trace, si elle ne récidive pas. Les arbres à feuilles annuelles souffrent moins de l'action des fumées sulfureuses que les Conifères, dont les aiguilles doivent nourrir l'arbre pendant trois ou quatre ans. Parfois les feuilles malades tombent avant l'automne; parfois leur mortification prématurée entrave la déhiscence naturelle. Ainsi les feuilles de cerisier, desséchées par le *Gnomonia erythrostoma*, persistent jusqu'au printemps suivant pour infecter les jeunes pousses sortant du bourgeon ⁽¹⁾.

Une rondelle de feuille, nécrosée par un acide ou par un champignon, une galle occupant le milieu du limbe, sont expulsées par le travail inflammatoire qui se déclare autour d'elles. Les limaces rongent, d'après Ludwig ⁽²⁾, les portions de feuille d'alchemille attaquées par le blanc, les petites tumeurs produites chez la menthe par la rouille, parce que le champignon, en détruisant le tanin des premières, l'huile essentielle de la seconde, a privé l'organe lésé de ses défenses chimiques. Les expériences de Stahl ont établi que les spores ne perdent pas leur faculté germinative en traversant le canal alimentaire des mollusques. L'extirpation de la tumeur, tout en supprimant l'altération locale, est donc préjudiciable, car elle prépare de nouvelles infections.

Les racines nécrosées sont détruites par les champignons et les bactéries de la putréfaction. Les rameaux desséchés sont brisés par le vent. L'élimination irrégulière des parties lésées est plus nuisible que leur maintien, parce qu'elle favorise la pénétration de nouveaux agents pathogènes. Telle est l'origine de la pourriture du bois des arbres.

B. Toute lésion qui, par sa nature ou par sa situation, échappe aux processus d'élimination normale ou accidentelle, ne saurait être effacée par un travail de réparation analogue à celui qui s'accomplit dans l'intimité des tissus de l'homme. A moins qu'il ne s'agisse d'une faible altération du protoplasma ou des réserves propres à être résorbées, la membrane rigide de la cellule garde l'empreinte indélébile du trouble introduit dans sa croissance. L'anatomie pathologique fournit d'emblée, sur les maladies des plantes, des données que le médecin ne rassemble, chez l'homme, qu'en suivant attentivement tous les stades de la maladie. L'histoire pathologique d'une plante est inscrite dans ses tissus. La structure d'un arbre séculaire nous dit quelles influences pernicieuses il a subies à diverses époques.

Les lésions accumulées dans le corps sont compatibles avec une grande longévité et avec une santé parfaite; car, à défaut de réparation, elles sont aisément compensées. La formation des méristèmes adventifs autour des corps étrangers, des parasites, des tissus altérés ou déformés, amène l'enkystement des parties malades. Le processus sclérogène, réalisé par la

⁽¹⁾ B. FRANK, *Landwirthschaftliche Jahrbücher*, 1887.

⁽²⁾ LUDWIG, *Beihefte zum botan. Centralblatt*, t. I, 1891.

production du liège dans les couches génératrices néoplasiques, circonscrit les tissus lésés et les transforme en une masse inerte. Les tissus sains s'accoutument promptement au contact des produits morbides. Cette tolérance est un effet naturel de la constitution de la plante. Dans les conditions les plus normales, des tissus inertes comme le cœur du bois ou le liège sont associés aux tissus actifs. A tout moment, les influences extérieures qui président au développement, provoquent des modifications dans le nombre, les dimensions, la forme des éléments. En dehors de toute déviation assez intense pour être considérée comme morbide, les parties similaires varient de taille et de vigueur, et un parfait équilibre règne entre ces matériaux disparates. La maladie n'introduit guère, dans l'organisation de la plante, de facteurs dont on ne retrouve les équivalents ou du moins les analogues chez l'individu sain.

Influence nuisible des lésions locales sur l'état général. — Des lésions restreintes comme les galles, comme les nécroses locales, n'exercent aucune influence sur la santé générale; les tissus voisins font les frais de l'hyperplasie ou suppléent les éléments atrophies. Une altération plus étendue retentit sur la région dont le développement est associé à celui de la partie malade. Au-dessus des grosses tumeurs bacillaires, les branches du pin d'Alep cessent de s'épaissir et meurent. Un bouquet serré de rameaux se dresse autour du sommet d'une branche de peuplier tuée par le *Didymosphæria*. Par ce développement, en apparence réparateur, les jeunes pousses vont au-devant des spores et deviennent à leur tour la proie du parasite. Une simple larve logée au collet, en coupant les communications entre les feuilles et les racines, suffit pour tuer une plante.

Des altérations naturellement bénignes deviennent fatales par leur multiplicité. L'*Ascospora Beyerinckii*, hôte habituel et inoffensif des cerisiers, tue l'arbre dans les circonstances exceptionnelles où il envahit simultanément toutes les feuilles. La vigne atteinte d'érythrose, les chênes couverts de galles ne souffrent que quand l'acarien ou l'insecte prend une extension insolite. Un pin d'Alep dépérit en quelques années, si beaucoup de rameaux sont tuméfiés par les bactéries. Quand les branches basses du peuplier pyramidal hébergent de nombreux *Didymosphæria*, tous les aliments sont détournés au profit du parasite et des rameaux soumis à son influence, et la mort s'étend progressivement de la cime à la souche.

L'importance de l'organe atteint joue un rôle considérable. Le phylloxéra tue les vignes françaises en déformant les petites racines, tandis qu'il cause un faible préjudice aux cépages américains, parce qu'il vit principalement sur les feuilles et n'altère que des portions restreintes du limbe, sans en abolir les fonctions assimilatrices.

Certains parasites provoquent un trouble physiologique plus manifeste que les altérations morphologiques liées à leur présence. Des champignons du groupe des Pucciniées, hivernant dans les souches, accélèrent