

TROISIÈME LEÇON

SOMMAIRE. — Plasmode. — Piqûre par un tube de verre. — Cautérisation avec une baguette chauffée. — Excitations chimiques. — Trophotrophisme. — Chimiotaxie. — Accoutumance du plasmode. — Rôle de la chimiotaxie négative. — Répulsion vis-à-vis des bactéries. — Digestion des bactéries par le plasmode. — Sensibilité du plasmode. — Végétaux immobiles et privés de digestion intracellulaire véritable. — Nécrose et régénération. — Expériences de Waldenburg. — Rôle de la membrane. — Recherches de De Bary sur la *Peziza sclerotiorum*. — Tumeurs des plantes.

En passant maintenant à l'examen des phénomènes pathologiques chez les organismes polycellulaires, nous devons nous arrêter tout d'abord à un groupe très important sous beaucoup de rapports, et intéressant surtout par la simplicité de son organisation. Je veux parler des myxomycètes, groupe qui présente un mélange de caractères animaux et végétaux et qui est remarquable surtout par un stade de plasmode. Ce plasmode est formé de masses protoplasmiques, les plus grandes qui existent dans la nature.

Le plasmode est, comme on sait, un état amiboïde colossal, formé par la fusion d'un très grand nombre

de zoospores des myxomycètes, et renfermant une quantité de noyaux plongés dans un protoplasma commun fusionné. Ramifié en toutes directions, le plasmode peut se déplacer sur les différents objets (feuilles mortes, bois, etc.) qu'il habite, présente des mouvements amiboïdes des bords de son ectoplasma, tandis que son plasma intérieur (ou endoplasma) accuse des courants rapides, rappelant ceux de la lave volcanique. Le plasmode englobe facilement les corps solides qui se trouvent à sa portée et les digère en partie à l'aide d'un ferment peptique et d'un acide sécrété autour de la nourriture (1). Tous les résidus ainsi que les corps indigestes sont rejetés à l'extérieur par le plasmode, et forment des traces qui marquent les endroits où étaient répandus les rameaux protoplasmiques. A un moment donné le plasmode produit des sporanges, le plus souvent en forme de petits fruits, et se divise en une quantité de spores munies d'une enveloppe résistante.

A cause de ses grandes dimensions, qui peuvent atteindre en longueur un pied et plus, le plasmode présente de grands avantages pour l'étude du protoplasme en général et de ses phénomènes pathologiques en particulier.

Introduisons d'abord dans la masse d'un plasmode de *Physarum* un corps étranger solide, par exemple un petit tube de verre, pour savoir quel effet produira

(1) Le ferment peptique a été découvert par M. KRUKENBERG dans *Untersuchungen aus dem physiol. Instit. d. Univ. Heidelberg*, t. II, 1878, p. 273. — Sur l'acide des plasmodes cf. *Annales de l'Institut Pasteur*, 1889, p. 25.

ce traumatisme. Le tube qui sert à faire la piqûre déchire une partie du plasmode, qui se répand dans le liquide environnant. Mais la grande masse protoplasmique ne s'en affecte nullement, et au bout d'une courte période elle englobe le tube introduit (fig. 19), comme s'il s'agissait d'un corps solide quelconque pouvant lui servir de nourriture. Après l'avoir conservé plus ou moins longtemps dans son intérieur, le

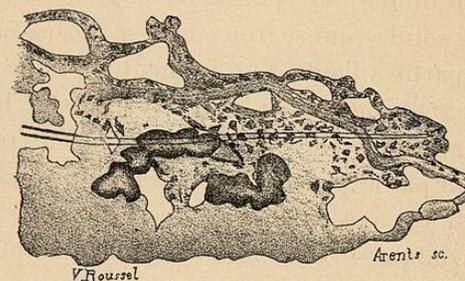


FIG. 19. — Une partie du plasmode englobant un tube de verre.

plasmode rejette le tube, comme il rejette tous les débris impropres à le nourrir.

Irritons maintenant le plasmode par un autre moyen. Après avoir choisi un exemplaire de celui-ci étalé sur un porte-objet (on peut prendre le plasmode jaune de *Physarum*), touchons sa partie centrale avec une petite baguette en verre chauffée préalablement à la flamme d'une lampe. Au lieu d'une lésion mécanique, nous produisons ainsi une excitation thermique. Aussitôt après avoir été touchée, la partie centrale du plasmode meurt, et se distingue nettement des parties périphériques vivantes. Celles-ci res-

tent sur place comme si rien ne s'était passé, et laissent le morceau nécrosé intact. Quelques heures plus tard le plasmode sort cependant de son état passif et s'éloigne en abandonnant la partie morte.

Les excitants chimiques agissent d'une façon plus énergique encore. Si nous appliquons sur le bord d'un plasmode de *Physarum* étalé sur une lame de verre un tout petit fragment de nitrate d'argent, et si nous la-

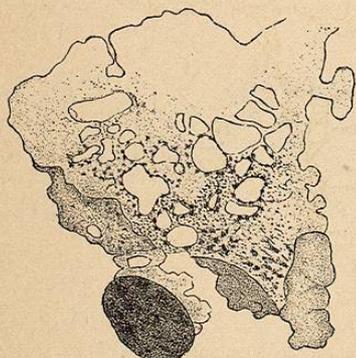


FIG. 20. — Plasmode cautérisé par le nitrate d'argent.

vons immédiatement après la partie lésée par une solution de chlorure de sodium à 1 p. 100 (pour précipiter le nitrate qui a pu se dissoudre), nous verrons d'abord que le bord touché par le nitrate d'argent meurt et se détache du reste du plasmodium (fig. 20).

Ce dernier réagit immédiatement par un changement brusque de la direction de ses mouvements. Tandis qu'au moment de l'opération les courants plasmiques étaient dirigés vers le bord auquel a été appliqué le nitrate (l'expérience était faite avec intention sur la partie vers laquelle étaient dirigés les mouvements de l'endoplasma), aussitôt après ils se dirigèrent vers les côtés du plasmode et prirent bientôt une direction diamétralement opposée à la première (fig. 21). Au bout d'une heure après le début de l'expérience, le plasmode s'était déjà éloigné de sa position primitive,

en laissant les débris mortifiés à leur place antérieure.

Le trait commun de ces deux dernières expériences c'est l'éloignement du plasmode de ses parties lésées par un excitant thermique ou chimique. Seulement, dans le dernier cas, l'éloignement se fait beaucoup

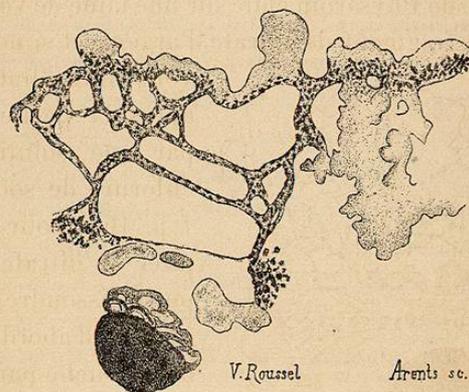


FIG. 21. — Le même plasmode, 50 minutes après le stade de la fig. 20.

plus rapidement, ce qui doit être attribué à l'influence surajoutée du nitrate d'argent.

Nous voyons donc que les agents irritateurs excitent dans le plasmodium tantôt des phénomènes semblables à ceux qui accompagnent la saisie d'une nourriture solide quelconque, tantôt une répulsion plus ou moins accusée. En voulant provoquer une réaction qui correspondrait à l'inflammation des animaux supérieurs, nous avons suscité des phénomènes d'attraction ou de répulsion, si fréquents dans la vie des plasmodes et des êtres inférieurs en général.

Déjà en 1884, M. STAHL (1) fit la découverte que la décoction de feuilles mortes (qui nourrissent tant de myxomycètes) attire les plasmodes, tandis que les solutions de sels, de sucre et de plusieurs autres substances, agissant dans un sens contraire, repoussent les plasmodes et les font s'éloigner à une distance plus ou moins considérable. En reliant ces phénomènes à ceux de la nutrition, M. STAHL les a désignés sous le nom de *trophotropisme positif*, lorsqu'il s'agit d'action attractive, et de *trophotropisme négatif*, pour les cas de répulsion. M. PFEFFER (2), après avoir établi que les organes femelles de plusieurs cryptogames (fougères, mousses et sélaginelles) attirent les spermatozoïdes dans un but tout autre que la nutrition, a désigné toutes ces manifestations de sensibilité aux agents chimiques par le nom général de *chimiotaxie* (positive ou négative), nom qui fut bientôt accepté par tout le monde.

Puisque ces phénomènes de sensibilité jouent un rôle incontestable dans les processus pathologiques, comme nous venons de le démontrer, il serait utile de les envisager d'un peu plus près. Les propriétés chimiotactiques se rencontrent non seulement chez les myxomycètes et les spermatozoïdes des cryptogames mentionnés, mais se trouvent aussi chez les bactéries, les flagellés, les volvocinés (3) et les zoospores de champignons, comme les saprolégniacés (4); ce qui

(1) *Botanische Zeitung*, 1884, n^{os} 10-12.

(2) *Untersuchungen aus d. botan. Institute in Tübingen*, vol. I, p. 363.

(3) *Ibid.*, vol. II, 1888, p. 582.

(4) *Botanische Zeitung*, 1890, n^{os} 7-11.

prouve qu'il s'agit ici d'un phénomène d'un ordre général.

Il est incontestable que la chimiotaxie positive guide les organismes dans la recherche des substances nutritives, et qu'elle leur permet de se porter à la rencontre des corps avec lesquels ils doivent entrer en relation, comme dans le cas des spermatozoïdes attirés par un ovule. La chimiotaxie négative, par contre, leur sert de moyen de défense pour échapper aux influences nuisibles. Cette règle, vraie en général, peut ne pas s'appliquer à chaque cas particulier. Ainsi M. PFEFFER (1) a vu les spirilles et les bodons se lancer dans des solutions trop concentrées de sucre ou de glycérine, auxquelles on avait ajouté des substances attirantes, et y trouver leur mort.

L'analogie que présentent ces phénomènes avec les sensations de l'homme et des animaux supérieurs saute aux yeux. Elle peut être démontrée entre autres preuves par le fait que la chimiotaxie des êtres inférieurs obéit à la même loi de WEBER qui a été établie pour les perceptions sensibles de l'homme. Pour qu'une bactérie (*B. termo*), ou les spermatozoïdes des fougères (organismes sur lesquels M. PFEFFER a fait ses recherches remarquables) aperçoivent la différence dans la composition du milieu, il faut que celui-ci change dans une proportion déterminée. Ainsi pour que le *Bacterium termo*, placé dans une solution déterminée de peptone, se dirige vers une solution de peptone plus concentrée, il faut que celle-ci soit cinq fois

(1) *Unters. a. d. b. I. Tübingen*, II, p. 627.

plus forte que la première. Après avoir établi ces rapports, M. PFEFFER a formulé, pour la chimiotaxie de ces êtres unicellulaires, la même loi que pour les perceptions sensorielles de l'homme, à savoir que, lorsque l'excitation croît en proportion géométrique, la sensibilité croît en progression arithmétique, ou bien que la réaction est proportionnelle au logarithme de l'excitation.

Seulement, bien que cette loi soit la même pour la chimiotaxie des êtres unicellulaires et les perceptions sensorielles de l'homme, il y a une très grande différence entre les deux phénomènes au point de vue quantitatif. Tandis que l'homme apprécie une différence de poids égale à un tiers, de température égale à un trentième, de lumière égale à un centième, les spermatozoïdes des fougères ne perçoivent un changement dans la composition chimique et ne réagissent que lorsque la quantité du corps qui les impressionne a augmenté de 29 fois, et le *Bacterium termo* ne s'aperçoit d'un accroissement de la concentration que lorsque celle-ci est quatre fois plus grande qu'au début (PFEFFER, *l. c.*, II, p. 637).

Pour se faire une idée de la sensibilité chimiotactique du plasmode, j'ai placé plusieurs échantillons de celui du *Didymium farinaceum* dans des solutions du chlorhydrate de quinine à 0,1 ; 0,01 ; 0,05 ; 0,005 et 0,0005 p. 100. Tandis que les deux dernières solutions n'ont pas empêché le plasmode de s'approcher et même d'y pousser quelques prolongements, les trois premières ont exercé une influence de chimiotaxie négative très accusée (Pl. II, fig. 3-6). Le plasmode

apprécie donc des différences de 0,05 à 0,005 p. 100 du chlorhydrate de quinine.

Une propriété très importante du plasmode, ainsi que d'autres organismes inférieurs, est l'accoutumance graduelle à des solutions qu'il évitait au début. M. STAHL a observé le premier que le plasmodium de *Fuligo* s'éloigne d'abord d'une solution de sel marin à 2 p. 100 et au-dessous; mais qu'après avoir subi à un certain degré le manque d'eau, il finit par s'adapter et plonge ses appendices dans l'eau salée. Nous voyons dans ce cas un exemple de chimiotaxie négative qui se transforme, sous l'influence de quelques changements non appréciables du protoplasma, en chimiotaxie positive.

Comme ce fait présente une grande importance au point de vue général, j'ai tâché de m'en assurer de mes propres yeux. J'ai placé dans ce but un plasmode de *Physarum* étalé sur une lame dans un bocal contenant une solution de chlorure de sodium à 0,5 p. 100. Aussitôt le plasmode manifesta une chimiotaxie négative et s'éloigna du niveau du liquide. Alors il fut transporté dans un autre bocal contenant une solution du même sel à 0,25 p. 100. Le plasmode fut d'abord repoussé, mais au bout de quelques heures il s'approcha du liquide et y plongea ses extrémités. En vue de cette adaptation, je remis le plasmode de nouveau dans le vase avec du sel à 0,5 p. 100. Au lieu de s'approcher du liquide il s'en éloigna d'abord; mais au bout de douze heures à peu près, il finit par redescendre jusqu'au niveau du liquide, sans y plonger cependant ses appendices.

Dans sa chimiotaxie négative, le plasmode possède donc un moyen pour éviter les agents nuisibles, et nous avons déjà vu qu'il s'éloigne des corps qui le brûlent, comme le nitrate d'argent, et même des parties nécrosées de son propre organisme, comme dans l'expérience de brûlure avec un agitateur chauffé. Il est probable que cette même faculté peut préserver le plasmode contre l'attaque d'autres organismes, notamment des microbes pathogènes.

M. STAHL a fait l'observation que l'on ne rencontre jamais de plasmodes attaqués par des parasites. Il cherche à expliquer ce fait par la facilité du déplacement des plasmodes, ainsi que par leur propriété de rejeter au dehors les corps étrangers, propriété qui est en relation avec la digestion intracellulaire des corps solides. Quoiqu'on n'ait jamais encore fait d'observations directes sur l'expulsion des organismes parasitiques par le plasmode, pourtant ce phénomène est très probable, d'autant plus que M. PFEFFER (1) a vu les plasmodes de *Chondrioderma* rejeter les pandorines et les diatomées à l'état vivant. D'un autre côté les observations directes sur l'expulsion des spores parasitiques par les paramécies confirment la supposition de M. STAHL.

Pour ce qui concerne le rôle des mouvements du plasmode, j'ai fait l'expérience suivante. Après avoir transporté un plasmode de *Physarum* sur un porte-objet, je l'ai placé à une égale distance de deux petits

(1) *Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper, Abhandlungen d. mathem. physischen classe der k. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften*, XVI, 1890, p. 161.

crystallisoirs, dont un était rempli d'une vieille infusion de feuilles sèches, remplie de bactéries, d'infusoires et d'autres êtres inférieurs, tandis que l'autre contenait la même infusion, préalablement filtrée à travers plusieurs filtres de papier. Des bandes de papier buvard réunissaient les deux extrémités du plasmode avec le liquide des deux cristallisoirs. Bientôt le plasmode se dirigea vers le liquide filtré, et se plaça sur la bande de papier trempé par ce liquide. Une seconde expérience faite dans le même but, mais avec de légères modifications, donna exactement le même résultat, ce qui prouve que le plasmode préfère le liquide privé de microbes.

Pour savoir jusqu'à quel point se manifeste cette préférence, j'ai répété la même expérience en remplaçant le liquide filtré par une infusion toute fraîche, et par conséquent incolore, de feuilles mortes dans de l'eau froide. Cette fois le plasmode se dirigea vers la vieille infusion, malgré les microbes qu'elle contenait.

La répulsion du plasmode vis-à-vis des organismes inférieurs n'est donc que relative, ce qui concorde avec le fait que les myxomycètes, dans leur état amiboïde, sont capables d'englober les microbes. SAVILLE KENT a observé des zoospores amiboïdes de *Physarum tussilaginis* remplies de bactéries. Plus tard M. LISTER (1) a fait des recherches fort intéressantes sur l'englobement des bactéries par les zoospores de différents myxomycètes. Les bactéries, saisies par les

(1) *Journal of the Linnean Society*, 1890, t. XXV, Botany, p. 435.

pseudopodes, sont entraînées dans l'intérieur du plasma amiboïde et logées dans des vacuoles nutritives. Là elles deviennent de moins en moins nettes et paraissent presque entièrement dissoutes. Une zoospore de *Chondrioderma difforme* a complètement digéré deux grands bacilles dans l'espace d'une heure et demie.

La fonction digestive et expulsive du plasmode, combinée avec la propriété de chimiotaxie négative, peut lui rendre des services réels dans sa réaction contre les excitants nuisibles.

Mais, en outre de la chimiotaxie, les plasmodes, ainsi qu'un bon nombre d'autres organismes inférieurs, possèdent encore plusieurs sensibilités. Évitant la lumière solaire, les plasmodes sont vivement attirés vers les endroits plus humides, manifestant ainsi une sorte d'hydrotropisme. Du reste cet hydrotropisme positif se transforme en négatif au moment qui précède la fructification, lorsque le plasmode recherche des endroits plus secs (STAHL). Les plasmodes sont également doués d'une sensibilité tactile.

Tandis que les plasmodes fuient les agents nuisibles ou bien les éliminent par voie de digestion ou d'excrétion, les plantes polycellulaires immobiles, privées de locomotion, ainsi que des facultés de digérer et d'excréter des corps étrangers, réagissent d'une façon différente vis-à-vis des divers facteurs qui troublent leur vie normale.

Une épine, introduite dans le plasmodium, est traitée comme n'importe quel corps étranger englobé

par la masse amiboïde. Ne pouvant être digérée, elle est simplement rejetée au dehors. Introduite dans un tissu d'une plante quelconque, la même épine produit une lésion de cellules qui meurent inévitablement. Le défaut produit par cette perte est bientôt réparé à l'aide des cellules des parties environnantes qui se multiplient rapidement pour former tantôt une masse de liège, tantôt une véritable cicatrice, composée de plusieurs tissus (1). Dans les deux cas il s'agit d'une néoformation cellulaire active à l'endroit lésé. WALDENBURG (2), qui a étudié ces phénomènes au point de vue de leurs analogies avec l'inflammation des animaux supérieurs, croit avoir retrouvé les points les plus caractéristiques de ce processus pathologique. « L'inflammation peut donc se produire aussi chez la plante, dit WALDENBURG, mais à condition que dans la définition de l'inflammation nous ne comprenions que les lésions produites par l'excitant, ainsi que la tumeur provoquée par ces lésions, laissant de côté les vaisseaux et les nerfs. » L'inflammation ne serait donc qu'une irritation des tissus (tuméfaction, accroissement) plus une congestion sanguine (p. 344).

Les phénomènes de réparation chez les plantes ont été plus d'une fois cités à l'appui de la théorie attractive de l'inflammation, et surtout en faveur de la théorie de M. VIRCHOW d'une suractivité nutritive et

(1) V. FRANK, *Die Krankheiten der Pflanzen*, Breslau, 1880, I, p. 95, etc.

(2) *Archiv für pathologische Anatomie u. Physiologie de Virchow*, 1863, t. XXVI, pp. 145 et 322, Tab. V.

formative des tissus enflammés. Mais malheureusement on n'a point tenu compte des états intermédiaires entre les plantes et les animaux supérieurs et on a omis par conséquent justement les phénomènes les plus caractéristiques de la véritable inflammation.

Les cellules nouvelles produites dans les endroits lésés chez les plantes sécrètent souvent des membranes encore plus épaisses et résistantes que d'habitude. La membrane cellulaire représente en effet le véritable organe protecteur de la plante. Le fait cité dans la leçon précédente d'un chytridien qui n'attaque que l'état mobile de l'euglène, sans toucher à son kyste, peut servir d'appui à cette proposition. La membrane des cellules végétales est trop résistante pour beaucoup de microbes, surtout pour ceux d'entre eux qui sont incapables de s'introduire activement dans l'intérieur du contenu cellulaire. Voilà probablement la raison de la rareté des infections bactériennes chez les plantes. Par contre, ces organismes sont très souvent sujets à l'invasion par des champignons, qui possèdent une grande force de croissance, et dont plusieurs sécrètent en outre une diastase qui dissout la membrane cellulosique de la plante.

Une fois parvenu dans l'intérieur de la cellule, le champignon parasite absorbe son contenu sans obstacle. Les cellules envahies périssent, tandis que d'autres, restées vivantes, se livrent à une prolifération abondante qui aboutit à la formation de parties hypertrophiées, allant même (comme dans le cas d'*Euphorbia Cyparissias* sous l'influence de l'æci-

dium d'*Uromyces Pisi*) jusqu'à l'hypertrophie totale de l'organisme atteint. Souvent le parasite provoque la formation de tumeurs spéciales ou galles, qui se développent sous l'influence des champignons, aussi bien que des parasites du règne animal.

Comme dans les cas de guérison des plaies, les infections (1) chez les plantes sont accompagnées de phénomènes régénératifs, dus à la multiplication abondante des cellules non atteintes directement, sans présenter de processus comparables aux actes essentiels de l'inflammation. Pour arriver à ceux-ci, il faut passer à l'examen des représentants du règne animal.

(1) L'exemple le mieux étudié est sans doute celui de la *Peziza sclerotiorum*, sur lequel DE BARY (*Botanische Zeitung*, 1886) a fait un travail classique. Ce champignon germe et pousse des filaments en dehors de la plante pour s'introduire après dans l'intérieur de celle-ci (la *Peziza sclerotiorum* envahit un grand nombre de végétaux). Pour commencer cette vie parasitique les filaments sécrètent de l'acide oxalique et une diastase qui dissout la cellulose. Se nourrissant aux dépens du suc des cellules mortes à la suite des sécrétions du parasite, ce dernier pousse son mycélium dans les interstices entre les cellules et ne pénètre que rarement dans l'intérieur de celles-ci. DE BARY a fait l'observation que la *Peziza* parvient facilement dans l'intérieur des jeunes plantes, mais rencontre un obstacle insurmontable pour pénétrer dans des plantes de la même espèce plus âgées. Cette immunité est due très probablement à l'impossibilité de dissoudre la cellulose des vieilles cellules. Les expériences de contrôle démontrèrent réellement que tandis que le suc extrait du champignon digérait facilement les membranes des cellules jeunes, il laissait intactes celles des mêmes plantes plus âgées.

On voit bien que la résistance de la cellule végétale est surtout basée sur les propriétés de sa membrane. Le parasite, pour provoquer une infection, doit donc d'abord perforer ou dissoudre cette membrane.