

LA TRANSMISSION DE L'IRRITATION PHOTOTROPIQUE DANS L'AVENA.

PAR

P. BOYSEN JENSEN.

A. Préambule historique.

C'est DARWIN qui, dans ses recherches sur les mouvements des plantes¹, a été le premier à démontrer qu'il peut exister chez certaines plantes une transmission de l'irritation phototropique. Les expériences de DARWIN ont porté principalement sur des plantes cotylédonées de l'espèce *Phalaris*. Lorsqu'il soumettait ces plantes à une action lumineuse s'exercant d'un seul côté, il constatait une forte courbure phototropique positive dans la tige hypocotyle. Il observa en outre que cette courbure n'avait pas lieu quand il obscurcissait le coléoptile à l'aide d'un revêtement d'étain en feuille et exposait seulement la tige hypocotyle à une lumière unilatérale, et qu'inversement quand il obscurcissait la tige hypocotyle (avec de la terre) et éclairait d'un seul côté le coléoptile, il se produisait cependant une courbure phototropique positive dans la tige hypocotyle. DARWIN expliquait avec raison ces expériences en disant que la tige hypocotyle est insensible à l'action de la lumière, que la perception de l'irritation lumineuse a lieu dans le coléoptile, et que l'irritation se transmet de là dans la tige hypocotyle, où le mouvement vient se résoudre. DARWIN put démontrer également

¹ DARWIN: The power of movement in plants, 1880, pp. 468 et suiv.

qu'aussi dans les espèces *Avena* et *Brassica* il existait une transmission d'irritation phototropique.

Lors de leur publication, les expériences de DARWIN rencontrèrent beaucoup de sceptiques. Mais leur justesse fut démontrée plus tard par les recherches de ROTHERT¹. Ce dernier a étudié très à fond la transmission de l'irritation phototropique. Il a pu en prouver l'existence dans une série de plantes diverses, telles que: *Urtica*, *Galium purpureum*, sur les pétioles de *Tropæolum*, et ailleurs, et il a constaté que cette transmission était particulièrement nette chez les *Panicées* et dans *l'Avena*. Une tige hypocotyle ne se développe pas en général dans les plantes cotylédonnées de l'espèce *Avena* comme chez les *Panicées*. C'est la pointe du coléoptile qui chez les premières est particulièrement sensible à l'action lumineuse, et l'irritation se transmet ensuite dans la portion basale, qui se courbe dans un sens phototropique positif, même si elle n'est pas directement exposée à la lumière. Cependant même en ce cas il est possible, en éclairant la portion basale d'un seul côté et en obscurcissant la pointe, de déterminer une courbure phototropique positive.

ROTHERT procéda aussi à des expériences sur les trajets de la transmission de l'irritation, et notamment pour décider si cette transmission passait dans les faisceaux fibro-vasculaires ou dans le tissu parenchymateux. Il existe dans le coléoptile d'*Avena* deux faisceaux fibro-vasculaires diamétralement opposés. ROTHERT pratiqua dans ces faisceaux deux incisions, et il obscurcit le coléoptile de façon que la pointe seule était libre, tandis que les incisions et la partie sous-jacente restaient dans l'obscurité. Il put constater que sous l'action d'un éclairage unilatéral il se produisait une courbure phototropique positive dans la portion basale de la plante cotylédonnée. Et il en concluait (p. 66): „Es ist hiermit bewiesen, dass der

¹ ROTHERT: Über Heliotropismus. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, VII, 1896.

heliotropische Reiz sich im Parenchym des Grundgewebes fortpflanzt⁴.

Ce dernier point a été étudié plus tard avec beaucoup de soin par FITTING¹. Je commencerai par donner un aperçu des méthodes qu'il employa. Ses expériences portèrent principalement sur l'espèce *Avena*, qu'il cultivait dans des pots, chaque pot contenant une série de plantes. Pour obscurcir la portion basale des plantes il employait comme ROTHERT soit une gaine d'étain en feuille soit un tube quadrangulaire en papier noir muni d'un couvercle à travers lequel passait la pointe du coléoptile. Il adoptait pour ses expériences une température de 30 degrés, et prenait comme source lumineuse un bec Auer.

FITTING rechercha d'abord quelle influence l'incision elle-même pouvait avoir sur les plantes cotylédonnées. Plusieurs portions de plantes, par exemple les racines, sont, comme on le sait, extrêmement sensibles à des atteintes externes. Mais l'expérience montra qu'heureusement tel n'était pas le cas ici. La vitesse de la croissance ne s'en trouva pas sensiblement altérée. Il pouvait se produire de petites incurvations. Ainsi au début on put en observer une dans le sens opposé à l'incision, mais elle céda bientôt la place à une légère inclinaison du côté de l'incision. Dans tous les cas les courbures étaient très faibles et s'effaçaient devant celles qu'on obtenait par l'irritation phototropique.

FITTING étudia ensuite la transmission phototropique lorsqu'il pratiquait une seule incision dans le coléoptile. Il observa alors qu'il se produisait une courbure phototropique positive dans la partie basale, non éclairée, du coléoptile, quelle que fût l'orientation de l'incision par rapport à la direction de la lumière, soit qu'elle fût placée à la face antérieure ou à la face arrière du coléoptile, ou bien sur les

¹ FITTING: Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzentheilen, Pringsheims Jhrb. 44, 1907.

flancs, en d'autres termes qu'une incision ne supprime pas la transmission de l'irritation, quelle que puisse être son orientation.

Mais FITTING fit beaucoup d'autres expériences. ROTHERT avait démontré que la courbure phototropique que l'on observe dans l'avoine est plus forte quand on éclaire toute la plante que quand on obscurcit la pointe en se bornant à éclairer la portion de base. Cela nous prouve aussi que la pointe est particulièrement sensible à la lumière et qu'il doit y avoir une transmission de l'irritation allant de la pointe vers la partie basale. FITTING démontra qu'il en était de même lorsqu'on pratiquait une incision dans la plante. En ce cas aussi la courbure était plus forte quand la pointe était éclairée que quand on l'obscurcissait.

ROTHERT avait également fait une expérience en éclairant la pointe et la partie basale dans des directions opposées. La courbure onduleuse, qui apparaissait d'abord, faisait place peu à peu à une courbure phototropique normale vers la source lumineuse qui éclairait la pointe. Ainsi donc l'irritation partant de la pointe était en état de triompher du mouvement induit dans la partie basale par l'action lumineuse directe. Or FITTING démontra que le même phénomène avait lieu quand on pratiquait une incision dans la plante.

En outre il essaya de deux incisions l'une au-dessus de l'autre, sur des côtés opposés du coléoptile. Dans ce cas aussi se produisait une transmission de l'irritation.

Le résultat des expériences de FITTING est donc celui-ci: Quelle que soit l'orientation de l'incision sur la plante cotylédonée par rapport à l'action de la lumière, et qu'il y ait une seule incision ou deux incisions superposées, il existe toujours une transmission de l'irritation phototropique allant de la pointe éclairée vers la partie basale obscurcie.

FITTING suppose que la transmission de l'irritation passe par la substance vivante autour de l'incision. On pourrait se demander si ce courant ne traverse pas l'incision elle-même;

FITTING n'a guère mentionné cette objection qu'en passant; mais il a fait cependant quelques expériences pour l'écarter. Il disposait une feuille d'étain dans l'incision et constatait qu'il existait néanmoins une transmission de l'irritation. Mais lorsqu'il reprit plus tard ses expériences, il n'obtint qu'une courbure très faible. Il supposa que cela provenait de ce que l'étain était toxique, et il lui substitua une feuille de mica, mais sans obtenir un résultat meilleur. Il se contenta d'expliquer le fait en disant que s'il n'y avait pas de transmission de l'irritation dans ce cas, ce devait être parce que la pointe s'était desséchée.

Mais si l'on admet que la transmission de l'irritation ne se produit que dans la substance vivante, il s'ensuit une série d'autres conséquences. La courbure phototropique d'un organe cylindrique doit tenir à ce qu'il survient une différence dans la vitesse de croissance en deux côtés opposés, de façon qu'un côté croît plus rapidement que l'autre. Or si nous considérons deux plantes dont l'une porte une incision en avant et l'autre en arrière par rapport à la direction de la lumière, le résultat, selon FITTING, sera le même dans les deux cas, c'est-à-dire que nous aurons toujours une courbure phototropique positive. La transmission d'irritation se propageant dans la substance vivante, et par suite tout autour de l'incision, il doit passer en arrière dans le premier cas et en avant dans le second; mais l'action de cette transmission se manifeste dans tous les cas en ce que la partie arrière croît plus vite que la partie antérieure. La polarité qui se produit sous l'influence de la lumière dans la pointe éclairée doit donc se conserver sous la transmission de l'irritation vers la zone de réaction. Et pour citer les paroles mêmes de FITTING (loc. cit. p. 244), il nous dit „dass der polare Gegensatz, der in allen Teilen (Zellen) des Perceptionsorganes durch Aussenreiz induziert wird, sich auf lebenden Bahnen in die physiologisch radiär symmetrische, in seitlicher Richtung

apolar gebaute Reaktionszone so ausbreitet, dass auch in ihr ebenso wie in den Zellen der Reizleitungsbahnen alle Teile in gleicher Weise „polarisirt“ werden. Dadurch wird die Reaktionszone zu einer Krümmung veranlasst, die abgesehen vom Vorzeichen (positiv oder negativ) durch die indirekt vom Aussenreiz abhängige Richtung dieses polaren Gegensatzes streng bestimmt und so lange verstärkt wird, bis diese „Polarität“ nach Möglichkeit wieder beseitigt ist“.

B. Recherches personnelles.

Avant l'apparition du travail de FITTING j'avais déjà procédé à quelques expériences sur le même sujet, au printemps de 1907, dans le laboratoire de physiologie botanique de l'Université de Copenhague, et j'avais abouti à des conclusions différentes de celles de ROTHERT et de FITTING. Au cours d'un voyage d'études que j'entrepris en 1909 aux frais de la Fondation Carlsberg, je continuai mes expériences dans le laboratoire de physiologie botanique de Leipzig, qui a pour directeur le professeur PFEFFER.

Je donnerai d'abord un aperçu des méthodes employées par moi. Les plantes dicotylédonées d'avoine ont été cultivées dans de petites éprouvettes à fond plat (hauteur 10 cm., diamètre 2,5 cm.), à raison d'une plante par éprouvette. J'ensemçais quotidiennement de 15 à 20 éprouvettes. La germination avait lieu à une température d'environ 20°. Il faut protéger soigneusement les jeunes pousses contre la lumière. Lorsqu'elles ont atteint une longueur de 2 à 3 cm., je considère qu'elles sont au point le plus favorable pour les expériences. Plus longues, elle ont souvent une tendance à se courber.

J'ai procédé aux expériences dans une chambre noire qu'un poêle de gaz maintenait à une température à peu près constante de 19° environ. De l'eau était répandue tous les

jours sur le parquet, de façon à porter l'humidité à 50—60 0/0. La lumière était fournie par une lampe Nernst, munie d'un écran cylindrique en fer blanc dont le rôle était d'empêcher une trop grande quantité de lumière diffuse de se répandre dans la chambre. Les plantes étaient placées à une distance d'environ 100 cm. de la lampe.

Pour obscurcir la portion inférieure des plantes, j'ai employé des morceaux quadrangulaires de papier noir que j'enroulais autour des éprouvettes de façon à former des cylindres de 9 cm. de hauteur. Je disposais sur chaque verre deux écrans dont l'un descendait jusqu'au pied de l'éprouvette, tandis que l'autre, placé autour du premier, pouvait s'élever ou s'abaisser et se placer au besoin à une hauteur telle que la pointe de la plante fût seule éclairée. Les écrans étaient assujettis autour de l'éprouvette à l'aide d'un anneau de gomme. Dans la plupart de mes expériences je les ai pas fermés à la partie supérieure: les expériences de contrôle m'ont prouvé que la lumière qui pouvait pénétrer d'en haut jusqu'aux plantes n'était pas en état de provoquer

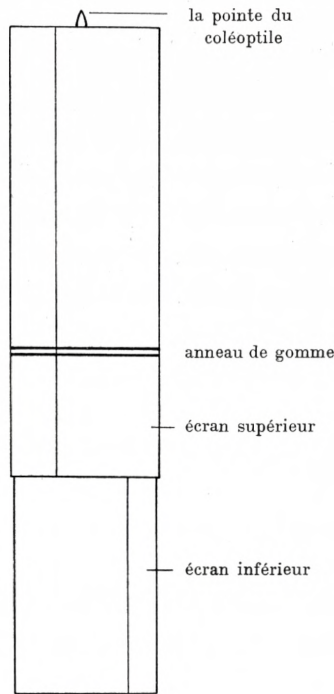


Fig. 1.

une courbure phototropique. Mais dans certaines expériences j'ai cherché une fermeture complète en disposant à la partie supérieure des écrans une feuille quadrangulaire de papier noir percée au milieu d'un petit trou rond par lequel passait la pointe du coléoptile.

1. Expériences dans une atmosphère non saturée de vapeur. La première série d'expériences qui me conduisit, comme je l'ai dit, à des résultats différents de ceux obtenus par ROTHERT et FITTING, fut faite dans les conditions suivantes: les plantes n'étaient pas recouvertes et se trouvaient par conséquent dans le même milieu hygrométrique que la chambre (50—60 %). A l'aide d'un scalpel bien aiguisé, je pratiquai à 2—3 mm. de la pointe une incision allant à peu près jusqu'au milieu du coléoptile. J'obscurcis la partie basale du coléoptile avec les écrans cylindriques mentionnés plus haut, de telle sorte que 1 ou 2 mm. seulement de la pointe du coléoptile étaient éclairés. Après 6—7 heures d'exposition à une distance de 100 cm. de la lampe Nernst, l'expérience étant considérée comme terminée, j'examinais les plantes et j'en dessinais les contours.

Voici quels furent les résultats:

a. Incision sur la face arrière du coléoptile (par rapport à la direction de la lumière). J'ai examiné en tout

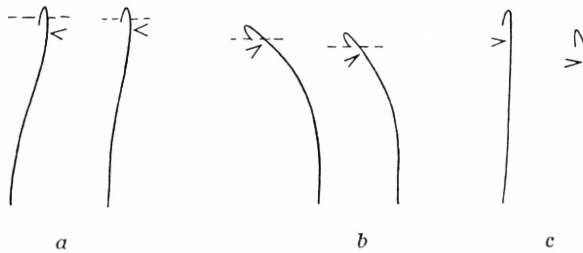


Fig. 21.

¹ Cette figure et les figures suivantes ont été dessinées de la manière suivante, indiquée par ROTHERT et FITTING. A la fin de l'expérience les plantes ont été disposées sur une feuille de papier et leurs contours obtenus en faisant glisser avec soin un crayon le long du côté convexe et de l'extrémité supérieure de la plante. Le côté concave n'est pas dessiné sur les figures. La ligne ponctuée horizontale marque la limite entre la portion éclairée et la portion non éclairée. La coche triangulaire indique l'endroit où se trouvait l'incision. Les dessins reproduits ici sont des copies des figures originales.

38 plantes. A la fin de l'expérience, 26 présentaient une faible courbure négative, 5 étaient faiblement courbées dans le sens positif; 7 restaient droites.

b. Incision sur la partie antérieure du coléoptile. J'ai examiné en tout 8 plantes, dont 7 se courbèrent fortement dans le sens positif, tandis qu'une resta droite.

c. Expérience de contrôle. 28 plantes où j'avais pratiqué une incision transversale furent placées dans l'obscurité pendant 6 heures. Ce temps écoulé, 7 étaient courbées vers l'incision, 5 dans le sens inverse, 4 étaient courbées de côté et 12 droites. Toutes les courbures étaient faibles.

13 plantes portant également une incision furent disposées sur le clinostate à la lumière. Les courbures qui se manifestèrent étaient toutes insignifiantes.

Il résulte de ces expériences que quand l'incision se trouve en avant (par rapport à la direction de la lumière) il se produit une forte courbure phototropique positive dans la partie basale du coléoptile et qu'il doit y avoir en ce cas une transmission de l'irritation phototropique depuis la pointe éclairée jusqu' à la partie basale obscurcie. Mais quand l'incision du coléoptile est pratiquée en arrière, il se produit en beaucoup de cas une faible courbure négative et dans d'autres cas aucune courbure. Il semble donc qu'en ce cas il n'y ait pas de transmission de l'irritation. Et tel est le point où mes expériences sont en désaccord avec celles de FITTING.

Dans ces premières expériences les incisions se trouvaient à une distance de 2—3 mm. de la pointe, tandis que ROTHERT et FITTING les plaçaient un peu plus bas, à 1 cm. environ de la pointe. On pourrait penser que c'est là que se trouve l'explication de la divergence. J'ai donc répété mes expériences avec des incisions à 8—10 mm. de la pointe.

Voici les résultats:

a. Incision à l'arrière du coléoptile. Sur 11 plantes,

5 présentait une faible courbure négative, 2 une faible courbure positive, 4 restaient droites.

b. Incision à l'avant du coléoptile. 3 plantes présentait toutes une forte courbure positive.

c. Expérience de contrôle. 4 plantes furent placées dans l'obscurité et 5 sur le clinostate, toutes munies d'inci-

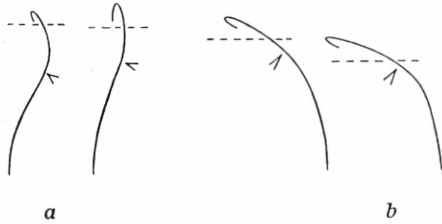


Fig. 3.

sions. A une seule exception près, elles se maintinrent toutes dans le même état.

Les résultats furent donc les mêmes que dans ma première série d'expériences.

2. Expériences faites sous l'eau. On pourrait peut-être objecter aux expériences précédentes que l'air était trop sec pour les plantes cotylédonnées; c'est pourquoi la série d'expériences suivante fut, sur les conseils du professeur PFEFFER, entreprise sous l'eau. Les plantes d'expérience furent placées dans une caisse de verre quadrangulaire remplie d'eau. Derrière ces plantes, on disposa une plaque de verre noircie à la suie et fixée par une dissolution de gomme-laque, pour empêcher tous reflets provenant de la paroi postérieure de la caisse. La portion basale des plantes fut obscurcie par des écrans cylindriques suivant la méthode ordinaire; mais les écrans étaient enduits de paraffine pour que la substance colorante ne pût se répandre dans l'eau et exercer sur les plantes une action toxique.

Le résultat de l'expérience a été tout à fait le même que dans les deux premières séries:

a. Incision sur la face arrière du coléoptile. Sur 20 plantes, 13 présentèrent une faible courbure négative, 1 une faible courbure positive, tandis que 6 demeurèrent droites.

b. Incision sur la face antérieure du coléoptile.
14 plantes présentèrent toutes une forte courbure positive.

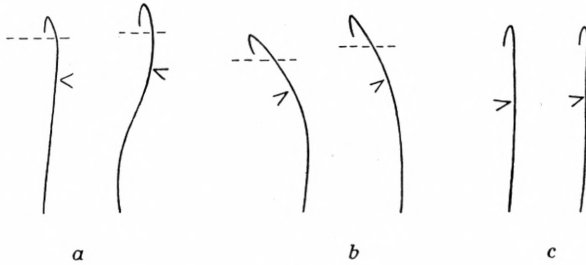


Fig. 4.

c. Expérience de contrôle. 5 plantes d'expériences furent placées sous l'eau et exposées à la lumière sur le clinostate; toutes avaient une incision. 2 s'inclinèrent faiblement du côté de l'incision, 3 restèrent droites.

J'instituai en outre une expérience où les écrans cylindriques étaient fermés en haut par un couvercle comme celui dont nous avons déjà parlé.

Résultats:

a. Incision sur la face arrière du coléoptile. 4 plantes présentèrent toutes une faible courbure négative dans la portion de base.

b. Incision sur la face antérieure du coléoptile. Sur 3 plantes, 2 présentèrent une forte courbure positive, 1 resta droite.

Le résultat des expériences sous l'eau est donc tout à fait le même que celui des premières séries d'expériences à l'air.

3. Expériences dans une atmosphère saturée d'humidité. Le désaccord entre les expériences de FITTING et les miennes ne pouvait s'expliquer par le fait que mes plantes avaient perdu leur sensibilité à l'action de la lumière. En effet, quand l'incision se trouvait placée sur la face antérieure du coléoptile, il se produisait toujours, comme il ressort

des expériences, une forte courbure phototropique positive dans la partie basale du coléoptile. Il suit de là qu'il pouvait y avoir aussi chez mes plantes une transmission de l'irritation. Et ce n'était pas non plus la mobilité de la portion basale qui avait été supprimée par une incision à l'arrière du coléoptile: j'ai pu le démontrer à l'aide d'une plante munie d'une incision postérieure; j'obscurcissais la portion supérieure et j'éclairais la portion inférieure; il se produisait une belle courbure phototropique positive.

Dès lors il ne me restait plus qu'à imiter exactement les procédés d'expérience de FITTING pour voir si je ne pourrais pas de la sorte obtenir les mêmes résultats. Je plaçai donc les plantes d'expérience dans un air saturé d'humidité, sous une caisse de verre; je disposai derrière les plantes une plaque de bois peinte en noir pour supprimer toute lumière réfléchie provenant de la paroi postérieure de la cage de verre. Pour obscurcir la portion basale du coléoptile j'employai également les procédés de FITTING, c'est-à-dire une feuille d'étain ou un tube quadrangulaire de papier avec couvercle. Quand on se sert de l'étain, la courbure n'apparaît que lorsqu'on déroule la feuille d'étain et qu'on laisse les plantes pendant quelque temps dans l'obscurité.

Le résultat de ces expériences fut le même que celui qu'avait obtenu FITTING: il se produisit une courbure phototropique positive, quelle que fût la position (avant ou arrière) de l'incision par rapport à la direction de la lumière.

Un trait caractéristique des méthodes employées par ROTHERT et FITTING pour obscurcir les plantes, c'est que le mouvement se trouve entravé. Quand on emploie l'étain, le fait apparaît du premier coup; mais même quand on se sert de la gaine de papier avec couvercle, le mouvement est entravé, car la plante doit pour se courber pousser le couvercle au-dessus du cylindre. Je supposai que cette entrave, qui ne se produit pas dans mon système d'écrans, pouvait

bien être la cause de la divergence dans les résultats des expériences. C'est pourquoi j'essayai avec mes écrans d'entraver le mouvement en piquant une épingle à travers l'écran devant la plante, de telle sorte qu'il fût impossible pour elle de se mouvoir. L'expérience terminée, j'enlevai l'épingle et je plaçai pendant quelque temps la plante dans l'obscurité pour permettre à une courbure éventuelle de se produire. Tout comme dans les expériences faites suivant les méthodes de FITTING, j'obtins de très bonnes courbures phototropiques positives dans la portion basale du coléoptile, même dans les cas où l'incision se trouvait à l'arrière.

Les résultats des expériences que j'ai mentionnées jusqu'à présent sont donc les suivants:

Quand l'incision est en avant, il existe toujours une transmission de l'irritation depuis la pointe éclairée jusqu'à la base obscure.

Quand l'incision est en arrière, il n'y a de transmission de l'irritation que si l'expérience a lieu dans une atmosphère saturée d'humidité et si les mouvements sont entravés d'une manière quelconque, de façon que les lèvres de la blessure soient fortement pressées l'une contre l'autre. Dans un air non saturé de vapeur ou sous l'eau, il ne se produit jamais de transmission.

Comme on le voit, toutes ces expériences peuvent s'expliquer par la théorie très simple d'après laquelle la transmission de l'irritation passe par l'arrière du coléoptile et que dans certains cas, savoir lorsque les lèvres de la blessure sont pressées l'une contre l'autre, la transmission peut passer à travers l'incision (et non en la contournant, comme le supposait FITTING).

4. Expériences avec insertion de feuilles de mica et de tranches de rotin dans l'incision. Pour vérifier d'un peu plus près la justesse de cette hypothèse, j'ai essayé,

comme FITTING l'avait déjà fait, de placer une petite feuille de mica dans l'incision. J'ai procédé à ces expériences dans une atmosphère saturée d'humidité, et j'ai eu soin d'entraver les mouvements à l'aide d'une épingle, de sorte que l'on devait s'attendre, — comme le démontrèrent quelques expériences de contrôle, — à une courbure phototropique positive, si les expériences avaient été faites sans la feuille de mica.

Résultats:

a. Incision à l'arrière du coléoptile. Sur 12 plantes, 8 présentaient une faible courbure négative, 3 restaient droites et 1 était faiblement inclinée dans le sens positif.

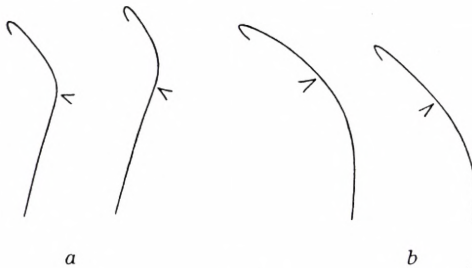


Fig. 5.

b. Incision à l'avant du coléoptile. 3 plantes présentèrent toutes une forte courbure positive.

Ainsi donc: quand on insère une feuille de mica dans l'incision, elle est en état de supprimer la transmission de l'irritation phototropique, mais seulement lorsque l'incision se trouve sur la face postérieure du coléoptile.

Sur les conseils du professeur PFEFFER, j'essayai ensuite de remplacer la feuille de mica par une tranche mince de rotin, plante qui possède, comme on le sait, des vaisseaux très larges. Je procédai exactement de la même manière qu'avec les feuilles de mica.

Résultats:

a. Incision à l'arrière du coléoptile. Sur 14 plantes, 10 présentèrent une courbure phototropique positive, 2 restèrent droites, et 2 se courbèrent négativement.

Il résulte des expériences qu'il y a eu, en tous cas chez

un certain nombre de plantes, une transmission de l'irritation phototropique.

Tous ces faits nous indiquent que notre hypothèse doit être juste. Mais je ne suis arrivé à une certitude complète que quand j'eus réussi à couper la pointe du coléoptile, à le replacer ensuite et, en éclairant la partie supérieure de cette pointe coupé, à provoquer une courbure phototropique positive dans la portion basale obscurcie.

5. Expériences avec section et remise en place de la pointe. Cette opération me causa pour commencer un certain nombre de difficultés. Il s'agissait de placer la pointe exactement de la même manière qu'avant le sectionnement et de maintenir les surfaces de section serrées l'une contre l'autre au cours de l'expérience. Or une difficulté provenait de ce que la première feuille est soumise à une pression positive et a par suite une tendance à écarter l'une de l'autre les deux parties dont se compose le coléoptile après le sectionnement.

J'ai réussi à triompher de ces obstacles de la manière suivante. Avec un scalpel bien affilé, je sectionne le coléoptile à 1 cm. environ de la pointe en pratiquant 4 incisions obliques, deux sur chacun des côtés plats du coléoptile. Les incisions doivent traverser seulement le coléoptile et ne pas endommager la feuille qui est à l'intérieur. Je soulève ensuite la pointe du coléoptile comme un capuchon, et je coupe avec un ciseau la pointe supérieure de la feuille, de façon que celle-ci ne dépasse pas l'incision de plus d' 1 mm. environ. J'applique sur la blessure une petite goutte d'une dissolution (neutralisée) de 10 % de gélatine, puis je replace la pointe du coléoptile dans sa position primitive en le rabattant sur la portion de feuille qui est restée et qui fournit un appui commode. Si la pression a fait jaillir un peu de gélatine hors de la plaie, on l'enlève avec un morceau de papier à

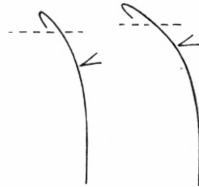


Fig. 6.

filtrer. Enfin je dispose un anneau de beurre de cacao fondu autour de la blessure, et quand cet anneau a séché, l'opération est terminée.

J'ai toujours exécuté cette opération dans une légère lumière rouge, et j'ai pris soin que les plantes ne fussent pas exposées à une lumière venant d'un seul côté.

Ensuite j'ai exposé les plantes à la lampe Nernst dans une atmosphère saturée de vapeur, de la manière accoutumée. Les résultats ont été les suivants :

a. Les plantes sont obscurcies à l'aide de mes écrans cylindriques. Sur 13 plantes, 9 présentent une courbure positive, tandis que 4 restent droites.

b. Les plantes sont obscurcies à l'aide des écrans de FITTING. Sur 19 plantes, 13 se courbent positivement,

5 restent droites, et 1 prend une courbure faiblement négative.

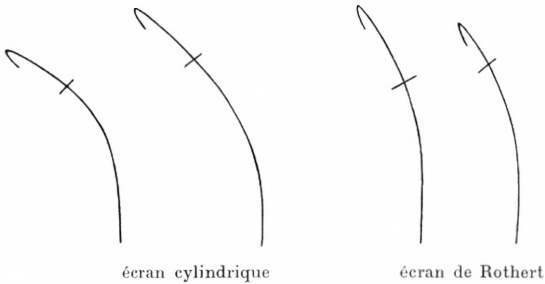


Fig. 7.

c. Expérience de contrôle. 10 plantes opérées de la manière ci-dessus décrite sont

obscurcies. Après 6 heures, 7 plantes étaient droites, 3 étaient faiblement courbées dans des directions opposées.

Cette expérience prouve qu'il peut se produire une transmission de l'irritation de la pointe éclairée vers la portion basale obscurcie, même si le coléoptile a été coupé de part en part.

6. Expériences sur la transmission d'irritation géotropique dans le coléoptile de l'avoine. J'ai recherché ensuite si la transmission de l'irritation géotropique pouvait passer également à travers une incision. Dans le cas d'une irritation géotropique, on ne peut pas, comme pour

l'irritation phototropique, exposer la pointe du coléoptile toute seule; la question était donc de savoir si la portion basale du coléoptile était sensible à l'action de la pesanteur au point de pouvoir réagir sans le concours de la pointe: dans ce cas en effet les expériences n'auraient donné aucun résultat.

J'essayai de voir d'abord si je pouvais empêcher la formation d'une courbure géotropique négative en pratiquant une incision dans le coléoptile à 1 cm. environ de la pointe et en disposant des feuilles de mica dans les incisions. Les résultats ont été les suivants:

a. Incisions sur la face supérieure du coléoptile. 10 plantes présentèrent toutes une forte courbure géotropique négative.

b. Incisions sur la face inférieure du coléoptile. 7 plantes, dont 5 restèrent droites, tandis qu'une prenait une courbure faiblement négative, et la septième une courbure faiblement positive.

Il résulte de ces expériences que la sensibilité à l'irritation géotropique est localisée dans la pointe du coléoptile et que la transmission de l'irritation se produit à la face inférieure du coléoptile.

J'examinai ensuite si la transmission de l'irritation géotropique pouvait se produire également à travers une incision, et, procédant comme je l'ai déjà décrit, je coupai la pointe du coléoptile et je la remis en place. Après l'opération je disposai les plantes horizontalement dans l'obscurité, où elles restèrent 6 heures. Pour la comparaison, quelques plantes dont la pointe avait été enlevée furent également placées dans la position horizontale.

Résultats:

a. Plantes à pointe remplacée. Au bout de 6 heures, les 10 plantes présentaient une courbure géotropique négative, forte chez 6 individus et faible chez les 4 autres.

b. Plantes de contrôle sans pointe remplacée.
Les 6 plantes demeurent rectilignes.

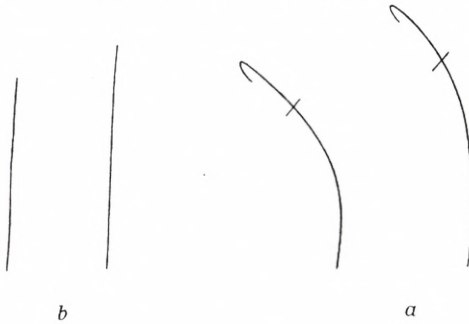


Fig. 8.

Il résulte de là que la transmission d'irritation géotropique peut passer également à travers une incision.

7. Expériences sur la transmission de l'irritation

géotropique dans les racines cotylédones. J'essayai ensuite de voir si les conclusions précédentes s'appliquaient aussi aux racines cotylédones. Je coupai avec un couteau bien tranchant 1—2 mm. de la pointe de la racine, et je replaçai le fragment dans sa position primitive. Je n'eus besoin en ce cas d'aucun lien pour rattacher les deux bords. Après l'opération j'enveloppai les racines de papier soie humide et les posai horizontalement dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau. Les plantes d'expérience étaient: *Lupinus albus*, *Pisum sativum* et *Vicia Faba*.

Le résultat de l'expérience fut négatif, et la cause en fut facile à comprendre. En effet l'opération blessa tellement les racines qu'elles gonflèrent fortement au-dessus de la plaie. Dans certains cas on put observer une faible courbure géotropique positive, mais les expériences n'avaient rien de convaincant. Je ne réussis pas davantage à constater une transmission de l'irritation traumatotropique de la pointe coupée de la racine vers la portion située au-dessus de la blessure.

C. Considérations théoriques sur la transmission de l'irritation.

Il me semble qu'on peut tirer de ce qui précède les conclusions suivantes:

La conception que, d'après ses expériences, FITTING s'est faite de la transmission de l'irritation phototropique dans le coléoptile de l'avoine, ne peut être tenue pour juste.

Comme nous l'avons vu, on peut supprimer la transmission en disposant une feuille de mica dans une incision pratiquée sur la face arrière du coléoptile (par rapport à la direction de la lumière), ce qui n'a pas lieu lorsque la feuille de mica se trouve placée à l'avant du coléoptile. Comme il ne se produit dans le premier cas aucune courbure dans la partie basale du coléoptile¹, nous pouvons conclure que dans la courbure phototropique positive le côté antérieur conserve à peu près sans changement sa vitesse de croissance et qu'il n'existe pas de la transmission de l'irritation sur cette face antérieure du coléoptile. La transmission phototropique passe donc exclusivement sur le côté arrière du coléoptile et là il peut, — ce qui est très important, — se propager en traversant une incision.

Nous pouvons donc nous représenter les choses à peu près comme il suit. Sous l'influence d'une action lumineuse unilatérale il se produit à la pointe du coléoptile (et non pas, comme le pensait FITTING, dans les cellules séparées du coléoptile) une différenciation entre la face antérieure et la face postérieure; nous laisserons provisoirement de côté la question de savoir si cette différenciation est de nature énergétique ou matérielle. Une transmission de l'irritation part ensuite de la face arrière de la pointe pour descendre le long de la face arrière du coléoptile. Comme il n'existe, ainsi que je l'ai démontré, aucune modification dans la vitesse de croissance sur l'avant du coléoptile, la courbure phototropique positive doit provenir de ce que la vitesse de croissance s'accélère sur la face arrière du coléoptile. C'est cette accélération de vitesse de croissance qui est dégagée par l'irritation lumineuse.

¹ Les faibles courbures négatives que l'on a pu constater en ce cas peuvent être négligées; elles ne sauraient guère jouer un rôle important.

Il convient de se demander ensuite en quoi consiste exactement la transmission. Comme l'ont prouvé des études approfondies de physiologie animale, il se produit des modifications électriques pendant la transmission de l'irritation dans les nerfs. On peut caractériser brièvement ces modifications en disant que le point irrité devient négativement électrique par rapport aux autres parties du nerf. Lorsque l'irritation se transmet le long du nerf, il se produit des courants de sens opposés si l'on relie deux points A et B par un conduit dans lequel on a inséré un galvanomètre capillaire; le point A, que nous supposons le plus rapproché du point d'irritation, devient d'abord négativement électrique par rapport à B, et ensuite B devient négativement électrique par rapport à A. C'est le changement négatif de courant. On a constaté des phénomènes analogues dans la feuille de la dionée¹. Quand la plante est à l'état de repos, c'est-à-dire „non modifiée“, la face supérieure est électriquement positive par rapport à la face inférieure. Mais si on l'irrite, la face supérieure devient négativement électrique; ensuite le courant change de direction. Comme on le voit, ce cas rappelle beaucoup ce qui se passe dans les nerfs.

On a essayé d'expliquer l'apparition de ces courants électriques en supposant que la transmission de l'irritation des nerfs est de nature électrolytique et serait dû à la transmission des ions. La cause de ce déplacement d'ions a été cherchée dans des changements de concentration qui surviendraient à la suite de l'irritation. En effet il se produit toujours, d'après Nernst, un dégagement de forces électromotrices lorsque deux dissolutions d'électrolyte de concentration différente se trouvent en contact.

¹ BURDON-SANDERSON: Die elektrischen Erscheinungen am Dionæablatt. Biol. Ctbl. 2, p. 481 (1882).

BURDON-SANDERSON: Die elektrischen Erscheinungen am Dionæablatt. (Zweite Mitt.), Biol. Ctbl. 9, p. 1 (1889).

C'est en partant de cette hypothèse que LEHMANN¹ a construit un „nerf artificiel“ de la manière suivante: il partage en 15 cellules une caisse de bois rectangulaire au moyen de cloisons de terre poreuse; il place dans chaque cellule une plaque de zinc et relie les plaques entre elles par un fil de cuivre. Les différences de tension entre les plaques sont mesurées au galvanomètre. Les cellules 2—15 sont remplies d'une dissolution de sulfate de zinc (65 0/0), tandis que les cellules 1 et 16 restent vides. On irrite le „nerf“ en versant dans une des cellules terminales, par exemple la cellule 1, une dissolution de sulfate de zinc moins concentrée (par ex. 1 0/0). Il se produit aussitôt, comme on peut s'en convaincre à l'aide du galvanomètre, un courant électrique traversant le liquide et passant de la plaque de zinc de la cellule 1 aux plaques des cellules suivantes. En même temps une dissolution de zinc a lieu dans la cellule 1, et un dégagement de zinc dans toutes les autres cellules. La concentration de sulfate de zinc s'accroît dans la cellule 1 et diminue dans les autres.

Le galvanomètre ayant été introduit entre les plaques de zinc 6 et 7, on constata que le courant passait d'abord de 6 à 7. La force du courant est en effet inversement proportionnelle à la résistance, et c'est pourquoi la plaque 6 devient plus fortement positive que la plaque 7. Mais à mesure que la diminution de concentration se propageait dans les cellules, le courant diminuait de force; enfin il changea de direction et se mit à passer de 7 à 6. Comme on le voit, ce changement de courant est tout à fait analogue à celui qui a lieu dans un nerf ou dans un muscle, et en se servant d'un appareil analogue à celui que je viens de décrire LEHMANN réussit à obtenir des courbes entièrement analogues

¹ A. LEHMANN: Sur la nature de l'activité des nerfs. (Bulletin de l'Académie des Sciences du Danemark, 1903, p. 205).

à celles qui représentent les changements de courant dans des nerfs soumis à une irritation.

Si je rappelle ces expériences, c'est parce qu'il me semble que mes expériences sur la transmission de l'irritation dans le coléoptile de l'avoine rendent vraisemblable que dans ce cas la transmission de l'irritation est de nature matérielle produite par des changements de concentration dans la pointe du coléoptile. En tous cas il me paraît qu'il faut laisser de côté l'hypothèse d'après laquelle la transmission d'irritation dans l'avoine serait dû à des causes physiques (changements de pression, etc.), ce qui est peut-être le cas pour le mimosa; en effet nous avons vu que l'irritation peut se transmettre à travers une incision pratiquée dans le coléoptile. Par contre diverses raisons font penser que la transmission de l'irritation est de nature chimique. Comme on s'en souvient, la condition du passage de la transmission à travers une incision était que les lèvres de la blessure fussent maintenues humides et serrées l'une contre l'autre, de façon à favoriser autant que possible une transmission de substance ou d'ions à travers l'incision. Autre raison: on n'a jamais pu constater de transmission de l'irritation à travers une incision lorsque les plantes d'expérience se trouvaient sous l'eau. L'eau doit être en état d'empêcher cette transmission, ce qui ne peut s'expliquer que dans l'hypothèse où la transmission de l'irritation serait dû à une migration de substance ou d'ions, qui se diffusent dans l'eau et ne peuvent plus agir.