Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 53 (1943)

Artikel: Nouvelles observations sur la résistance au froid et à la sécheresse des Muscinées

Autor: Mirimanoff-Olivet, A.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-37682

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 10.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Nouvelles observations sur la résistance au froid et à la sécheresse des Muscinées.

Par M. et Mme *A. Mirimanoff-Olivet*, Genève.

Manuscrit reçu le 20 mai 1943.

I. Introduction.

L'eau a été considérée de tout temps comme le facteur déterminant de l'existence même des végétaux.

L'habitude de lier la vie à la présence de cet élément nous dispense de souligner l'importance de l'étude du comportement du monde végétal vis-à-vis de la dessiccation. La littérature est là du reste pour le montrer, par l'abondance des travaux relatifs à cette question.

Un aspect plus particulier du problème est représenté par les facteurs qui régissent la résistance au froid. Ce phénomène, des plus complexes, ne peut faire abstraction du facteur sécheresse, et dans certains cas, la notion de l'eau vitale fera place au contraire à celle de l'eau, cause de mort de la cellule.

Parmi les végétaux qui résistent le mieux à la dessiccation, les Muscinées occupent une place à part. Beaucoup d'entre elles subsistent parfaitement là où les plantes supérieures ne peuvent vivre; cependant, parmi ces dernières, combien nombreux sont les « dispositifs », décrits dans tous les traités de botanique, destinés à protéger la plante contre la sécheresse, remarquables surtout dans les organes foliacés.

Chez les Mousses, la résistance réelle se fait moins apparente; souvent les feuilles délicates et d'épaisseur monocellulaire survivent à des épreuves aussi longues que dures, en l'absence de tout dispositif visible. Non seulement l'eau n'est pas retenue — tout au moins jusqu'à une certaine limite, que nous tenterons de préciser plus loin — mais encore quitte-t-elle les cellules avec la plus grande facilité.

Il est frappant de remarquer que la plupart des auteurs se sont bornés, au cours d'expériences de laboratoire ou réalisées en pleine nature, à constater l'état de vie ou de mort des cellules, sans rechercher à préciser le mécanisme intime du phénomène. Ainsi, E. Irmscher (7), auteur d'un remarquable mémoire sur la résistance des mousses à la dessiccation et au gel, écrivait, en 1912 : « Bei diesen Untersuchungen habe ich darauf verzichtet, auf die Mechanik des Austrocknungsvorganges einzugehen. » Cet auteur renonce de même à préciser le processus intime de la mort du protoplasme par le froid.

Ces trente dernières années n'ont pas apporté, à notre connaissance, de notions bien nouvelles concernant l'analyse cytologique fine de ces phénomènes chez les Muscinées, faute d'une méthode de travail rationnelle.

En revanche, chez les phanérogames, un nombre élevé de publications ont vu le jour, qui font état de préoccupations physico-chimiques et qui empruntent à la cytologie ses méthodes les plus modernes. Il n'est pas question d'analyser ces travaux ici, citons cependant les résultats qui pourront nous aider au cours des présentes recherches.

Iljin (6), qui s'est occupé plus particulièrement du mécanisme de la mort de la cellule par la dessiccation, et qui réalise ses expériences sur le mésophylle de divers angiospermes, arrive à la conclusion que la mort de la cellule se produit non pas par le flétrissement et la dessiccation, mais bien plutôt par la réimbibition ultérieure par l'eau.

Si la cellule a été très desséchée, l'eau provoque une déchirure entre membrane et tonoplaste.

La membrane gonfle instantanément dans l'eau. Par contre, la vacuole ne reprend son eau que plus lentement; il en résulte une tension à laquelle le cytoplasme est soumis, ce qui souvent le fait éclater et mourir.

Seule une réimbibition par une solution très concentrée de saccharose (2,5 mol.) empêche ce phénomène de se produire, action freinatrice qui permet souvent de sauver la cellule et prouve que la dessiccation seule n'a pas tué le cytoplasme.

Cependant, une dessiccation trop excessive est léthale, surtout si elle se produit rapidement. Toujours selon Iljin, en opérant d'une manière progressive, en atmosphère de plus en plus humide, on arrive à préserver la vie de cellules ayant complètement perdu leur eau vacuolaire.

Observé au microscope, ce cytoplasme, desséché, occupe le centre de la cellule; pressé entre les membranes lors de l'imbibition, il a tendance à s'en décoller, en même temps qu'il est sollicité vers le centre; la cellule prend alors l'aspect d'une pseudoplasmolyse.

Au sujet de la vacuole, Iljin ajoute :

« Solange letztere nämlich noch irgendwelche Flüssigkeit enthält, verhindert sie das Aneinanderkleben der Wände des Protoplasmas. Es entstand nun die Frage, ob man die zusammengeklebten Schichten des Plasmas voneinander trennen könne, ohne den Bau derselben zu zerstören. Noch scheint es verfrüht, darauf eine endgültige Antwort geben zu wollen, doch spricht manches dafür, dass diese Frage positiv gelöst werden kann. Besonders schwer lassen sich grössere vegetative Zellen, mit einer grossen Zentralvakuole und einer dünnen, wandständigen Protoplasmaschicht, beleben. Viel leichter vertragen das Austrocknen Gewebe, die aus kleinen Zellen bestehen. »

W. Kessler (8) passe en revue les travaux qui ont paru depuis plus de cent ans, sans apporter de résultats définitifs, et qui eux sont relatifs à la résistance au froid. Il fait observer que la mort par le froid est un phénomène mieux connu que la résistance au froid. Quelles que soient les interprétations de détail, on peut s'arrêter en effet pour la mort aux causes principales suivantes : formation de glace (cause mécanique), altération du suc vacuolaire consécutive à sa concentration — d'où altération du cytoplasme et du tonoplaste — soit enfin l'incapacité du protoplasme déshydraté de se réimbiber sans dommage. Le problème de la mort du cytoplasme par le gel serait avant tout lié à celui de la déshydratation.

Au sujet de la résistance, il existe encore moins de certitudes. Il résulte des recherches de Kessler que :

1° le cytoplasme et son état sont liés intimement à cette résistance;

2° cette résistance doit être liée à l'hydratation du cytoplasme (fait non prouvé expérimentalement); en effet, si les micelles sont fortement hydratées, il faudra une plus grande force pour les déshydrater; ceci se manifestera par une température nécessaire beaucoup plus basse, ce qui expliquerait la viscosité proportionnelle à la résistance et ses variations;

3° les variations de pH et de pression osmotique du suc vacuolaire ne jouent qu'un rôle très secondaire;

4° la résistance est liée intimement au repos hivernal. Pendant ce repos, on observe une viscosité plus élevée, résultat d'une hydratation plus élevée des colloïdes du cytoplasme.

Plus récemment encore, H. Ullrich et A. Mäde (16), au cours d'expériences effectuées sur des feuilles de divers phanérogames, attribuent à la cristallisation de la glace dans le système intercellulaire un rôle prépondérant dans la mort des tissus. Cependant, les observations de ces auteurs ont été réalisées à une température proche du point de congélation.

Il convient également de citer les curieuses expériences de Becquerel (2) et celles de B. Luyet (10) sur l'action des très basses températures. Les observations indépendantes de ces auteurs sont concordantes. En immergeant des feuilles de mousses dans de l'air liquide, ces auteurs observent que la plupart des cellules ne sont pas tuées, à condition toutefois de réchauffer brusquement (par de l'eau tiède) le matériel ainsi refroidi.

D'après B. Luyet, l'état vitreux s'obtient en refroidissant très rapidement un liquide. Le liquide traverse ainsi l'intervalle des températures de cristallisation sans avoir le temps de cristalliser. Il a été possible, en immergeant du matériel dans l'air liquide, de vitrifier diverses solutions de substances organiques et inorganiques et des tissus végétaux, entre autres des cellules de mousses.

Lorsqu'on élève alors la température, il y a dévitrification et cristallisation (gel). Ceci explique que des cellules ont été capables de plasmolyser après réchauffement rapide (dans l'eau chaude), et sont mortes par réchauffement lent (cristallisation-gel). Le passage de l'état vitrifié à l'état liquide sans l'étape de cristallisation est appelé par Luyet « vitrofusion ».

Les feuilles de plantes supérieures n'ont pas résisté à ce traitement.

Les mousses résistent au réchauffement lent si elles contiennent moins de 30 % d'humidité.

Notons que ces faits, très intéressants, ne se produisent pas dans la nature. Cependant, la différence entre les mousses et les phanérogames est intéressante à retenir : quand on a affaire à une quantité de matériel trop grande (feuille épaisse des phanérogames par opposition à feuille mince des mousses), les parties internes se refroidissent trop lentement et cristallisent. Autre fait cité par Luyet : « en général, quand un organisme résiste à une dessiccation avancée, et lorsqu'il est de ce fait desséché, il résiste aux basses températures ». On pourrait ajouter : s'il n'est pas desséché, il cristallisera. C'est donc l'eau qui est la cause de la mort par le froid, dans ce cas tout au moins.

Luyet fait remarquer que la mousse résiste à l'air liquide et à la glace à —15°. Elle ne résiste pas à de l'eau congelée à —30°. Il n'arrive pas à expliquer ce phénomène. Peut-être y a-t-il lieu de le rapprocher des expériences de Dhéré (5) citées plus loin ?

Enfin, dans cette brève revue forcément incomplète des idées qui règnent au sujet de la résistance au froid des végétaux, il convient de réserver une place au rôle de l'eau liée (bound water). Beaucoup de publications mentionnent l'influence possible de cet état particulier sur la résistance au gel, mais force est de reconnaître, avec B. S. Meyer (13) (littérature jusqu'en 1932) et J. D. Sayre (16), que malgré le perfectionnement des méthodes de détermination de l'eau liée, les résultats ne sont pas précisément encourageants. La définition même de l'« eau liée » n'est pas satisfaisante : cet état est censé s'appliquer à l'eau qui ne gèle pas, et sa détermination, par différence, peut être effectuée, avec des valeurs plus ou moins concordantes, par cryoscopie, calorimétrie ou à l'aide d'un dilatomètre. Cependant, comme le fait observer B. S. Meyer, qui a étudié la résistance au gel des feuilles de *Pinus rigida,* en été et en hiver, « no evidence was obtained, therefore, that increase in bound water plays any role in the cold resistance of the species ». Avec beaucoup de prudence, cet auteur admet comme probable « that the ultimate consideration in hardiness and cold-resistance phenomena is whether or not the protoplasma itself can endure this desiccation. Protoplasms which can endure desiccation of this type will survive low temperatures without destruction; those which cannot will be destroyed or severely injured. »

Cette conception, qui souligne implicitement notre ignorance, est également partagée par le savant russe Maximov (cité par Meyer). Elle implique néanmoins l'interdépendance de la résistance à la sécheresse et au froid.

Des recherches de B. S. Meyer, retenons ce fait qui nous semble important, que l'eau liée se trouverait répartie avant tout dans les membranes cellulaires, ce qui reléguerait au second plan le rôle du protoplasme dans ce phénomène. Nous reviendrons plus loin sur cette assertion dont l'intérêt nous paraît évident.

Enfin, les recherches de Bottazzi et Bergami (3) et de Dhéré (5) ont montré que les électrolytes neutres stabilisent les protéines contre l'action coagulante du froid. Il est permis de supposer que le cytoplasme de la cellule végétale, grâce à la présence de certains sels, demeure limpide à des températures relativement basses.

II. Mode opératoire et exposé des résultats.

Nous nous sommes proposés, au cours de ces recherches, entreprises depuis plus de deux années, d'étudier sans opinion préconçue la résistance au gel et à la dessiccation de quelques espèces de Muscinées par des observations cytologiques précises fondées sur une méthode d'analyse rationnelle.

Nous nous sommes efforcés d'élaborer un procédé d'analyse cytologique respectant l'état « actuel » de la cellule, celle-ci étant en quelque sorte « saisie sur le vif », qu'il s'agisse d'une plante cueillie en pleine nature ou soumise à des expériences de laboratoire.

Le procédé qui consiste à placer dans une goutte d'eau entre lame et lamelle le tissu à examiner au microscope, précédant tout autre moyen d'analyse, est à rejeter d'emblée. L'eau, en effet, déformera la réalité cellulaire dans de nombreux cas, surtout si le tissu est sec, masquera le mécanisme qui a souvent permis à la cellule de subir les conditions de sécheresse ou de froid qui lui ont été imposées; elle provoquera dans certains cas extrêmes la mort de la cellule, par une réimbibition trop brutale. D'où cette notion : le diagnostic de la vie ou de la mort est souvent délicat chez les Muscinées. Un exemple suffit : plaçons une touffe d'*Hylocomium splendens* pendant 48 heures dans un exsiccateur à chlorure de calcium, puis examinons l'état des cellules foliaires. Plongées dans l'eau, toutes les cellules sont mortes (ne plasmolysent plus ensuite par KNO_3).

Si nous reprenons le tissu déshydraté (ou congelé) en premier lieu par une solution molaire de saccharose, en lavant ensuite progressivement à l'eau, nous constaterons le plus souvent que la plupart des cellules plasmolyseront par un traitement subséquent au nitrate de potassium. Les cellules déshydratées étaient donc bien vivantes, et c'est l'eau qui a causé leur mort.

Notre méthode consiste à utiliser les procédés de base suivants :

a) remplacer l'eau par de l'huile de paraffine très fluide; celle-ci conserve intacte la structure « actuelle » de la cellule;

b) contrôler le mécanisme de dessiccation en plaçant une feuille humide entre un couvre-objet ordinaire et un second couvre-objet perforé de plusieurs trous, de moindre diamètre. L'adhérence est réalisée au moyen de vaseline (délicat !). Le couvre-objet normal, auquel est suspendu la plaquette perforée, est placé sur une cellule de van Tieghem vaselinée en relation par un robinet avec une enceinte contenant $CaCl_2$ ou P_2O_5. Le tout est monté sur la platine d'un microscope, et on observera la dessiccation progressive avec un bon objectif à immersion. On aura ainsi la preuve que le procédé à l'huile de paraffine respecte intégralement la structure cellulaire. Cependant, la méthode des deux couvre-objets ne convient pas pour des observations très délicates;

c) contrôler la vie de la cellule comme dans l'exemple ci-dessus, en reprenant le tissu par des solutions sucrées de concentration variable;

d) on peut également chasser sous le couvre-objet l'huile de paraffine par tout autre liquide, essayer de déshydrater à la glycérine dans certains cas douteux, avoir recours à des réactifs histochimiques, ou encore soumettre les feuilles déshydratées à une réimbibition progressive en présence d'air humide, etc.

Les présentes recherches ont porté sur une vingtaine d'espèces xérophiles et hygrophiles[1] : *Cinclidotus fontinaloides, Fontinalis antipyretica, Hylocomium splendens, H. Triquetrum, Neckera complanata, Grimmia pulvinata, Barbula inclinata, B. muralis, B. revoluta, Leucodon sciuroides, Ctenidium molluscum, Bartramia Halleriana, Dicranum scoparium, Tortula muralis, Polytrichum juniperinum, Tortella tortuosa, Orthotricum anomalum, Eurhynchium striatum, Homalia trichomanoides, Hypnum cupressiforme, Atrichum undulatum* et l'Hépatique à feuilles *Plagiochila asplenioides.*

Irmscher a groupé les espèces selon leur habitat, en étudiant la résistance à la sécheresse des rameaux, du protonéma et des jeunes sporogones. Il a établi le rôle important de cet habitat — ainsi les espèces hygrophiles résistent mal à la sécheresse — de la surface d'évaporation, de l'alternance des périodes sèches et humides, du pouvoir de régénération des tigelles, pour ne citer que les principaux faits bien établis. La résistance au froid a été étudiée par lui d'une façon indépendante, et aucun parallélisme n'a pu être établi entre la résistance

---

[1] Nos plus vifs remerciements vont à MM. Ochsner (Muri), Douin (Lyon) et Simonet (Genève) pour leur précieuse contribution et leurs détermi nations, sans lesquelles ces recherches n'auraient pu être entreprises.

au froid et à la sécheresse. Chose curieuse, Irmscher n'a pas exposé à l'action du froid des mousses préalablement séchées à l'air, mais au contraire, à l'état turgescent; dans ces conditions, aucune mousse n'a résisté à une température inférieure à —20° C. Nous reviendrons sur ce point par la suite. Pour certaines espèces cependant, ce savant a pu établir qu'une exposition préalable à l'air sec favorise la résistance au froid; comme pour la sécheresse, Irmscher démontre que les changements d'état répétés sont souvent plus néfastes qu'une longue période de sécheresse ou de froid.

Notre but n'a pas été de confirmer les résultats d'Irmscher, mais de tenter, au moyen de notre méthode particulière d'analyse, d'expliquer le pourquoi de la résistance ou de la non-résistance.

Dans une première série d'expériences (14) (en 1940) nous avons limité notre étude à une Mousse, *Mnium undulatum* et à une hépatique à feuille, *Plagiochila asplenioides,* en nous efforçant dans une certaine mesure de nous placer dans des conditions proches de la nature. Nos résultats peuvent être résumés comme suit :

1° Action du froid.

a) Les feuilles préalablement desséchées spontanément à l'air (80 à 90 % humidité relative) pendant plusieurs jours, sont placées dans de l'air refroidi à —30° C pendant 1½ h. La plupart des cellules demeurent vivantes.

b) Les feuilles à l'état turgescent ne résistent pas au même traitement.

c) Les feuilles immergées dans de l'eau de fontaine et refroidies à —30° C (température mesurée dans le bloc de glace emprisonnant le matériel) se comportent comme les feuilles b.

Toutefois *Mnium,* plus résistant que *Plagiochila,* possède encore quelques cellules capables de plasmolyser.

Ces expériences montrent donc l'action léthale due à la formation de cristaux de glace; elles font surtout ressortir combien la résistance au gel dépend de la faculté de déshydratation préalable des cellules, fait qu'Irmscher a malheureusement négligé d'établir, comme nous l'avons vu plus haut.

2° Action de la déshydratation.

Elle a été étudiée au moyen des techniques exposées au paragraphe précédent. La déshydratation a été réalisée de différentes façons :

a) abandon des mousses à l'air extérieur,

b) les feuilles sont placées dans un espace confiné en présence d'un déshydratant ($CaCl_2$, P_2O_5),

c) le matériel est immergé dans un liquide déshydratant, la glycérine.

Tous ces procédés provoquent l'établissement, chez les cellules des feuilles de nos deux espèces, de la cytorrhyse (fig. 1 et 2). La vacuole se vide de son contenu, le cytoplasme s'aplatit contre les membranes, celles-ci plus ou moins ondulées, les chloroplastes diminuent de volume et deviennent fusiformes, tandis que le centre de la cellule apparaît vide. Il est évident que ce phénomène ne peut être observé qu'avec le procédé de l'huile de paraffine ou de la feuille suspendue, puisque l'eau détruit immédiatement cet état particulier de la cellule.

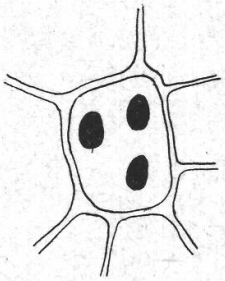

Figure 1.
Cellule turgescente, normale, avec ses chloroplastes (schématisé).

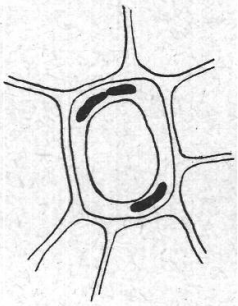

Figure 2.
La même cellule déshydratée, en état de cytorrhyse. Le cytoplasme est appliqué en couronne contre les parois, avec les chloroplastes, fusiformes. Le centre de la cellule apparaît vide.

Chez les végétaux phanérogames, semblable structure ne semble pas avoir été observée. Iljin a démontré que dans la cellule déshydratée, le cytoplasme en occupe le centre, pressé entre les membranes : « Die Schichten des Plasmas sind zusammengeklebt. » Ce savant a montré que, lors de la réimbibition ultérieure, la membrane gonfle instantanément, tandis que la vacuole ne reprend son eau que plus lentement; il en résulte une tension à laquelle le cytoplasme est soumis, et qui le fait éclater et mourir, après son décollement instantané de la membrane.

Dans les cellules à cytorrhyse, la pénétration d'eau est en effet moins dangereuse, car le cytoplasme, appliqué contre la membrane, n'est pas sollicité par un décollement; il est au contraire repoussé progressivement d'une manière centripète.

Cependant, malgré la réversibilité de l'état cytorrhytique, les passages répétés de l'état turgescent à l'état déshydraté provoquent une certaine « fatigue » du cytoplasme, en raison même de la rapidité du changement. Si, suivant la méthode d'Iljin, on remplace l'eau par un plasmolysant, en particulier le saccharose, le processus est ralenti et tel tissu qui ne plasmolysait plus après sa réimbibition par l'eau pure se montrera parfaitement vivant, soumis à ce traitement ménagé.

Les feuilles déshydratées exposées aux basses températures ont été examinées au moyen de ce procédé. Nous pouvons nous imaginer que dans la nature, les changements d'état ne sont jamais aussi rapides; ainsi, la pluie ne peut guère surprendre des feuilles énergiquement déshydratées. L'augmentation de l'humidité relative s'accompagnera d'une première réimbibition ménagée des feuilles, fait que nous avons établi expérimentalement (voir plus loin).

D'après Iljin, plus la déshydratation a été grande, plus le plasmolysant devra être concentré. Cependant, trop poussée, la concentration deviendra toxique; elle varie au reste avec les espèces et les individus. Nous avons observé que les cellules déshydratées de *Plagiochila* reprises par une solution 2 M de saccharose sont tuées, alors que traitées par une solution 1.5 M elles sont parfaitement vivantes[1]. Ainsi, le diagnostic de la vie ou de la mort est parfois très délicat à établir.

Très important est l'établissement même de la déshydratation. La déshydratation naturelle est lente (comme la réimbibition). La déshydratation artificielle dans une atmosphère desséchée par $CaCl_2$ ou P_2O_5 se montre brutale par sa rapidité; quant à l'immersion dans la glycérine, instantanée, elle peut être considérée comme subléthale.

Enfin, un tissu préalablement desséché de manière progressive, résistera beaucoup mieux à une déshydratation énergique subséquente que le même tissu à l'état turgescent.

Tous ces faits, que nous avons établis expérimentalement, confirment en général les observations non cytologiques d'Irmscher, et font comprendre, dans une certaine mesure pourquoi, en pleine nature les mousses résistent beaucoup mieux à une longue période de sécheresse plutôt qu'à de fréquents changements d'état.

Nous avons tenté une expérience en pleine nature, au cours de l'hiver 1940/41, sur des mousses et hépatiques recueillies sur les pentes Nord de la Dôle (Jura). Quelques échantillons ont été immédiatement immergés dans l'eau d'une bouteille thermos; d'autres (pour le contrôle de l'état de dessiccation), dans de l'huile de paraffine. Cependant, ni l'état de déshydratation, ni le froid n'étaient suffisants pour aboutir à des constatations démonstratives. Les feuilles en état de cytorrhyse partielle ont parfaitement résisté à leur réimbibition brusque. On verra plus loin l'influence d'un hiver réellement sec et froid (1941/42).

Ces premiers résultats nous ont engagés à procéder à une étude comparative du point de vue cytologique entre espèces de comportement très différent vis-à-vis de la sécheresse. Il convenait de déterminer, en particulier si la cytorrhyse est un phénomène général chez les mousses.

---

[1] Chez Mnium, c'est l'inverse qui s'est produit, la solution 2 M convient mieux à une réimbibition ménagée.

Espèces hydrophiles

1° *Fontinalis antipyretica.* Cette mousse se rencontre surtout dans l'eau courante, elle est benthique, selon la terminologie des écologistes (11). Cette espèce pleurocarpe se montre peu résistante à la sécheresse. Abandonnées à l'air (humidité relative : 70—80°), les feuilles se dessèchent rapidement, même si la base de la touffe est placée dans l'eau, et meurent en quelques jours; en atmosphère plus sèche ($CaCl_2$), les feuilles meurent encore beaucoup plus rapidement[1].

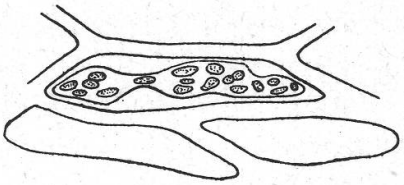

Figure 3.
Examen de *Fontinalis* en « chambre sèche » ($CaCl_2$).

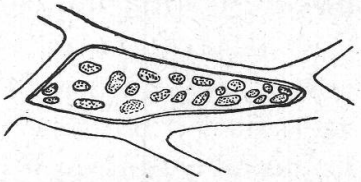

Figure 4.
Lorsque les cellules se déshydratent, le cytoplasme se contracte (figure 3) en forme de ruban (aspect de plasmolyse). Il ne garde cet aspect que peu de temps. Sous le microscope, en chambre sèche, on voit peu à peu le cytoplasme avancer et occuper à nouveau toute la cellule. C'est alors que celle-ci est morte.

Au microscope, les feuilles se composent d'un tissu cellulaire prosenchymateux, régulier, de $10 \times 20\ \mu$ en moyenne, convenant très bien à l'observation.

Les feuilles desséchées spontanément à l'air sont examinées dans de l'huile de paraffine (fig. 3 et 4). Aucune cytorrhyse ne s'est établie. Le cytoplasme, avec les chloroplastes, occupe, rubanné, le centre de la cellule. Dans l'eau, tout est mort, les chloroplastes très désorganisés se résolvent en granulations. Aucune plasmolyse. Reprises par un traitement ménagé (glucose à 5 %, saccharose M et 2 M), les cellules apparaissent moins désorganisées que dans l'eau, mais ne plasmolysent nullement.

Les feuilles contemporaines inondées demeurent parfaitement vivantes.

La preuve est donc faite que les cellules meurent dès que les feuilles sont exondées. Comment expliquer alors, en l'absence d'une reviviscence de feuilles, le renouveau de la végétation après une période de sécheresse, sur les mêmes touffes? Irmscher a montré qu'après un séjour

---

[1] On sait que les rhizoïdes ne sont pas indispensables à l'absorption d'eau. Une transpiration réelle, du substratum à la feuille, n'existe guère chez les mousses.

de 3—4 semaines dans un dessiccateur, la tige est encore capable de pousser des rameaux, alors que toutes les cellules de feuilles sont mortes. Nous reviendrons par la suite sur ce siège particulier de la reviviscence.

Notons encore que la déshydratation à la glycérine provoque également le décollement du cytoplasme de la membrane, comme le dessèchement à l'air, avec mort de la cellule, et obtention de figures qu'Iljin a appelées « pseudoplasmolyse ».

2° *Cinclidotus fontinaloides* (Hw.), grimmiacée calciphile, vit dans les eaux courantes. Cependant, établie également sur les rochers exondés, elle manifeste déjà des propriétés tropophytes.

Cette espèce se montre à peine plus résistante à la sécheresse que la précédente. Pas de cytorrhyse. A l'examen en chambre sèche, on aperçoit, au cours du progrès de la dessiccation, les chloroplastes se grouper au centre de la cellule; la cellule est alors incapable de se réimbiber quel que soit le procédé employé, elle est morte.

Espèces mésophiles

1° *Hylocomium splendens* (Hedw.). Cette mousse pleurocarpe possède un tissu prosenchymateux à petites cellules très étroites, de 5 à 6 μ de longueur. En maintenant la base d'une touffe dans l'eau, les feuilles exondées ne se dessèchent pas spontanément, comme c'est le cas de la plupart des mousses, et de *Fontinalis* en particulier. Les rameaux restent constamment humides, au laboratoire comme dans la forêt, grâce aux très nombreuses paraphylles qui fonctionnent comme un véritable réseau spongieux externe, adducteur et élévateur d'eau. On peut démontrer ce rôle particulier des paraphylles en réalisant l'expérience suivante, que nous avons imaginée : deux touffes d'*H. splendens* sont placées chacune dans un tube de verre contenant de l'eau, la partie feuillée étant exondée. Si on débarrasse l'un des exemplaires de ses paraphylles en revêtant la partie centrale de la tige de paraffine préalablement fondue, l'eau est ainsi empêchée de gagner les feuilles. Celles-ci se dessèchent alors rapidement, quoique la base de la touffe soit immergée. L'autre touffe, en revanche, a toutes ses feuilles turgescentes. Séparée de son substratum aqueux, cette mousse se dessèche rapidement. Alors que les feuilles de *Fontinalis antipyretica* ne résistent pas à une dessiccation à l'air de plus d'une semaine, selon Irmscher, *H. splendens* peut subsister de 8 à 9 semaines.

Au point de vue cytologique, cette espèce ne montre pas le phénomène de la cytorrhyse. On peut également dessécher et réimbiber plusieurs fois de suite les cellules sans les tuer, ce qui est impossible sans dommage avec *Fontinalis* et *Cinclidotus*. Cependant, dans le dessiccateur à $CaCl_2$, les feuilles ont été tuées au bout de 72 heures.

D'une manière générale, et pour les deux espèces du genre *Hylocomium* étudiées ici, nous observons une résistance à la sécheresse notablement plus courte qu'Irmscher.

2° *Hylocomium triquetrum* (L.). Cette espèce mésophylle si commune se dessèche spontanément, sans perdre son aspect raide. Elle est dépourvue de paraphylles. La résistance à la sécheresse, égale à celle de *H. splendens,* d'après Irmscher, a été trouvée par nous notablement inférieure. Les feuilles raméales et caulinaires sont beaucoup moins résistantes que celles, en rosette, qui entourent le point végétatif. Cette observation, propre encore à d'autres espèces, confirme celles d'Irmscher. Les cellules ne cytorrhysent pas.

Pendant l'hiver rigoureux de 1941/42, tous les échantillons de cette mousse que nous avons analysés, présentaient le même phénomène. Soumises à un froid prolongé, les seules cellules encore plasmolysables étaient confinées dans ces feuilles juvéniles, serrées en rosettes; *H. splendens* a résisté mieux vis-à-vis du froid que *H. triquetrum.* Ces observations valent pour les bois de Veyrier (Genève) comme pour la région des Ecovets (Villars-s.-Ollon). Cependant, la température ne s'est jamais abaissée au-dessous de —19° C.

Autres espèces mésophiles :

Plusieurs autres espèces ont été récoltées par nous et examinées, à la fin de la période froide et sèche de janvier 1942 :

Eurhynchium striatum : cette espèce n'a fourni que des éléments mortifiés; pas de cytorrhyse. Aucune plasmolyse, même en reprenant par du saccharose.

Homalia trichomanoides. Comme la précédente, pas de cytorrhyse des feuilles sèches, tout est mort, malgré l'aspect très vert de la mousse. Les chloroplastes sont en effet relativement peu désorganisés dans leur structure.

Atrichum undulatum a été récoltée sous la neige. Les feuilles montrent dans l'huile de paraffine une cytorrhyse très nette. Les cellules sont vivantes, plasmolysant dans leur immense majorité. Des exemplaires de *Mnium undulatum* récoltés également sous la neige n'offraient que des cellules mortes, malgré leur état de cytorrhyse.

Hypnum cupressiforme, à cellules prosenchymateuses très allongées, ne présente ni cytorrhyse ni plasmolyse.

Enfin, *Bartramia Halleriana* et *Dicranum scoparium* (ce dernier, plutôt xérophile) ont été recueillis en altitude, à Crans s. Sierre, Valais, après la même période de froid sec, non enneigés. Toutes les feuilles analysées de ces deux espèces étaient mortes.

Neckera complanata offre le même comportement que les deux *Hypnum.*

Que peut-on conclure de l'observation de ces quelques espèces mésophiles ? Quoique plus résistantes à la sécheresse que les espèces hygrophiles, elles ne supportent guère (leurs feuilles tout au moins) un hiver sec et rigoureux. Il n'apparaît pas que la cytorrhyse suffise à elle seule à en assurer la reviviscence.

Ces résultats plutôt décevants nous ont alors conduits à étudier les espèces considérées comme les plus résistantes vis-à-vis de la sécheresse, soit les

Espèces xérophiles :

Parmi elles, *Tortella inclinata* et *Grimmia pulvinata,* nettement saxicoles, résistent à de longues périodes de sécheresse. *Polytrichum strictum* est, d'après Amann (1), la mousse typique des lieux privés de neige dans les Alpes. *Barbula revoluta, Tortula muralis* et *Orthotrichum anomalum,* d'après le même auteur (11), résistent à une température de 52°, sur un mur chauffé par le soleil.

Ces espèces ne sont pas d'un examen cytologique aisé, en raison de la petitesse des cellules, souvent très papilleuses.

Les trois espèces analysées, *Grimmia pulvinata, Tortula muralis* et *Orthotrichum anomalum,* observées dans l'huile de paraffine, après dessiccation ($CaCl_2$) révèlent une cytorrhyse nette. Souvent, les chloroplastes occupent les deux pôles de la cellule, les membranes ayant tendance à se souder à l'équateur.

Polytrichum juniperinum (nous n'avons pas pu nous procurer un échantillon frais de *P. strictum*), n'a pas révélé de cytorrhyse; la petitesse des cellules et la présence de lamelles rendent l'observation difficile, mais contribuent vraisemblablement à la résistance au dessèchement.

Tortella tortuosa, à cellules très papilleuses, n'a également pas révélé de cytorrhyse.

Ainsi, chez les espèces xérophiles, comme chez les mésophiles, la cytorrhyse ne semble pas être un phénomène général. Cet état particulier ne peut donc à lui seul expliquer la résistance des mousses au gel et à la dessiccation. Il ne semble au reste se manifester que dans les cellules isodiamétriques.

Données pondérales sur la dessiccation de quelques Muscinées.

Il nous a paru utile de déterminer expérimentalement la quantité d'eau que les mousses peuvent absorber d'une part, et perdre d'autre part dans une atmosphère de plus en plus sèche.

Il est frappant de constater que contrairement à ce qui se passe pour les plantes supérieures, la turgescence des feuilles ne dépend guère du substratum, en l'absence d'un système vasculaire véritable. En effet,

les feuilles exondées de *Fontinalis* se dessèchent et meurent assez rapidement, alors que la base de la touffe est immergée dans de l'eau; les feuilles de *Mnium undulatum* se ratatinent complètement à l'air, si elles ne sont pas en contact direct avec de l'eau ou sa vapeur. L'expérience que nous avons réalisée avec *Hylocomium splendens* nous montre un mode très particulier d'humectation des feuilles.

Mode opératoire. Une petite touffe de mousse fraîche est immergée quelques instants dans de l'eau de fontaine, puis pressée entre deux feuilles de papier-filtre jusqu'à ce que le végétal ne cède plus d'eau au papier. On pèse alors la touffe dans un flacon à peser bouché sur la balance de précision. Le poids obtenu est considéré comme le « poids turgescent ». Le flacon est alors débouché et exposé en plein air (protégé de la pluie) en compagnie d'un hygromètre. Une pesée est effectuée toutes les 24 heures, et quand le poids ne varie plus — aux variations près qui dépendent du degré hygroscopique de l'atmosphère — il est désigné sous le terme de « poids à l'air ». Le flacon est ensuite porté à l'étuve à 105° C et le poids constant obtenu est appelé « poids sec ». C'est sur cette base du poids sec que la teneur en eau est calculée pour les feuilles à l'air ou turgescentes. Dans certains cas, après leur dessiccation à l'air, les touffes sont desséchées dans un dessiccateur à $CaCl_2$ ou à P_2O_5 avant d'être soumises à l'étuve.

La dessiccation est suivie au fur et à mesure non seulement par les pesées, mais par des examens cytologiques.

Voici quelques résultats de nos expériences :

	Hylocomium splendens	Fontinalis antipyretica		Cinclidotus fontinaloides		Mnium undulatum			Plagiochila asplenioides		
		I	II	I	II	I	II	III	I	II	III
Poids sec	104 mg.	278	127	179	128	108	95	96	94	87	109
% eau	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poids dessiccateur P_2O_5	—	—	134	—	147	119	107	104	99	—	116
% eau	—	—	5.5	—	14.8	10.2	12.6	8.3	5.3	—	6.4
Poids air	127	302	138	204	153	134	123	118	113	105	—
% eau	22	8.5	8.7	14	19.5	24	29.4	23	20.2	20.7	—
Poids turgescent . . .	314	868	380	558	337	327	321	305	398	356	456
% eau	202	212	199	212	162	202	238	218	324	309	318

Interprétation des résultats (voir les courbes, fig. 5) :

Des données ci-dessus, il en est deux qui sont fixes, le poids sec à l'étuve, et le poids au dessiccateur. Le poids turgescent peut varier en

raison du traitement assez grossier de la part du papier filtre; notons cependant qu'entre plusieurs déterminations sur une seule espèce, les fluctuations sont relativement peu importantes. Quant au poids à l'air, il varie avec le degré hygrométrique; nous avons fixé conventionnellement cette détermination pour une humidité relative de 80 %, valeur qui dominait lors de nos expériences, ceci pour rendre les résultats comparables d'espèce à espèce. Par exemple, pour *H. splendens,* le poids à l'air est de 127 mg. à 80 %; il n'est plus que de 117 mg. à 50 %,

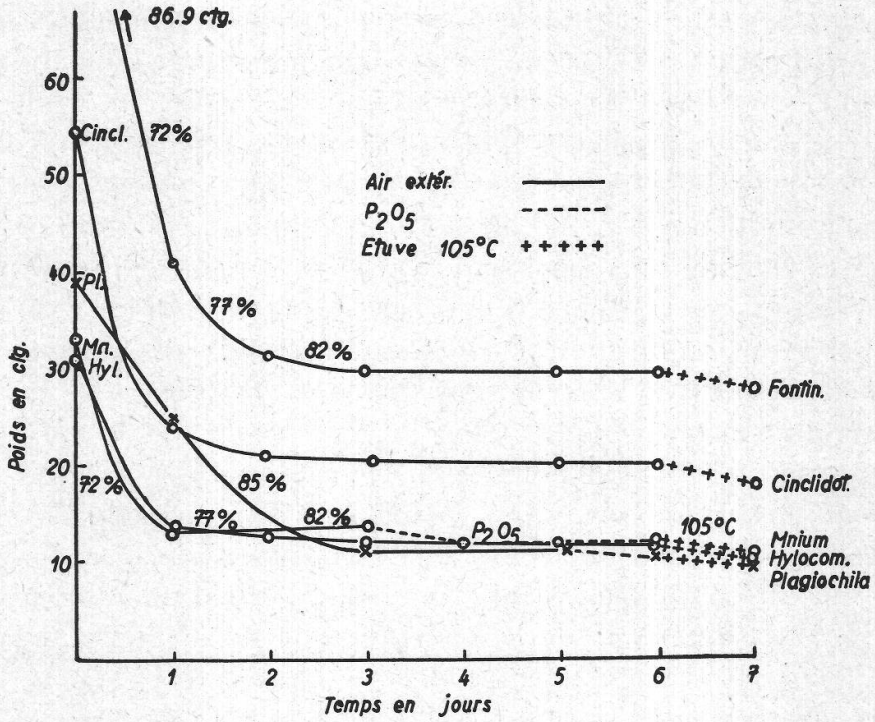

Figure 5.
Courbe de dessiccation de quelques Muscinées.

de 120 mg. à 58 %, etc. Les autres espèces subissent des fluctuations analogues, *Fontinalis antipyretica, Cinclidotus fontinaloides, Mnium undulatum* et l'Hépatique *Plagiochila asplenioides.* Ces variations de poids en fonction du degré hygrométrique ont lieu sur des tissus (feuilles) vivants ou morts, et ne varient guère avec l'espèce. En revanche, le pouvoir d'imbibition, de l'ordre de grandeur de 200 % pour les mousses étudiées, dépasse 300 % chez *Plagiochila.* Il est remarquable de constater combien chez cette Hépatique le pourcentage d'eau retenu en présence de P_2O_5 est faible par rapport à celui de *Mnium undulatum.*

Le fait qui nous semble le plus remarquable est le suivant : la perte de poids subie par le tissu turgescent exposé à l'air est très rapide et considérable, malgré l'humidité relative élevée (80 %). Pour *Fontinalis*

antipyretica, au bout de 24 h., avec une humidité relative proche de la saturation (95 %), le poids passe de 380 à 147 mg. Pour toutes les espèces étudiées, cette chute est brusque, et la différence entre le poids turgescent et le poids à l'air humide est incomparablement plus forte qu'entre l'air humide et l'air du dessiccateur à P_2O_5 !

Au bout de 24 h., on arrive souvent près du poids constant, ce que montrent bien les courbes ci-contre choisies parmi celles que nous avons établies d'après nos pesées[1].

L'analyse cytologique révèle que très rapidement la cytorrhyse s'établit chez les feuilles subissant ce phénomène lorsqu'elles sont abandonnées à l'air. En revanche, là où ce phénomène ne se produit pas, les courbes ont sensiblement la même allure.

Il n'y a pas de rapport visible entre la vie des cellules foliaires et le poids des tissus. On ne peut fixer sur les courbes tracées en fonction du temps, le point correspondant à l'état léthal.

On peut tout au plus remarquer que la vie peut continuer avec une teneur en eau que la présence d'un déshydratant énergique tel que P_2O_5 est incapable de supprimer. Cependant, le poids demeurant constant dans ces conditions, il arrivera un moment où toutes les cellules de feuilles seront mortes.

En résumé, si l'étude pondérale et cinétique de la déshydratation nous fournit des données utiles — qu'il serait intéressant de compléter par une étude systématique d'un plus grand nombre d'espèces, notamment d'espèces xérophiles — elle ne nous renseigne nullement sur le fond même du phénomène de la résistance ou de la non-résistance à la dessiccation.

Dans sa très belle étude biologique de l'*Hypnum triquetrum,* L. Plantefol (15) a établi d'une manière très approfondie les échanges d'eau de cette mousse. Ce savant avait déjà observé entre autre que « le moindre déficit de saturation a pour effet de faire tomber à des valeurs assez basses la teneur en eau de la mousse ».

Siège de la reviviscence chez les mousses.

Au cours de son étude sur la résistance des mousses au dessèchement et au gel, Irmscher a été frappé par le fait que les feuilles des mousses les plus résistantes succombaient toujours avec le temps à la dessiccation ou au froid. Dans la nature, il en va de même qu'au laboratoire. Ce savant a observé que des espèces aussi robustes que *Grimmia ovata, G. pulvinata,* plusieurs *Orthotrichum* ne comportaient plus aucune feuille vivante après une longue période de sécheresse.

---

[1] Sur nos courbes, l'ordonnée à l'origine représente le poids à l'état turgescent.

Nous avons observé le même phénomène à la montagne, avec des mousses xérophiles après une longue période de froid sec. Notons à ce propos qu'en hiver, il a été relevé en Suisse, à la montagne, les données suivantes : au Grimsel, en janvier, —23° C avec une humidité relative de 3 %; aux Rochers-de-Naye, —18° avec 2 % d'humidité relative, etc. Ces conditions se rapprochent singulièrement de celles des expériences de laboratoire, et il n'est pas étonnant qu'aucun tissu foliaire n'y résiste. Comment expliquer alors le renouveau de la végétation à partir

Figure 6.

Naissance d'un rameau latéral chez un *Mnium* dont toutes les feuilles étaient mortes à la suite d'une longue période de froid sec.

des touffes qui portaient ces feuilles mortes, et qu'il est facile de constater dans la nature ?

Irmscher, et avant lui Schrœder, ont observé qu'après une année et même davantage, l'humectation d'un petit rameau de mousse dont toutes les feuilles étaient mortes, peut provoquer la naissance de nouvelles pousses et de protonémas. Ce phénomène a été observé sur un certain nombre d'espèces qui ont ainsi révélé l'existence

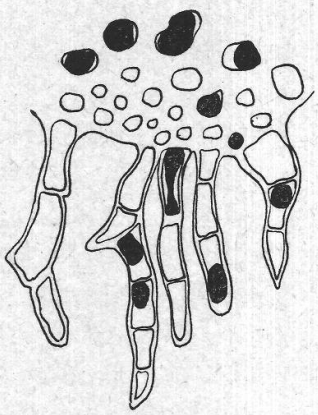

Figure 7.

Coupe d'une tige d'*Hylocomium splendens*, avec paraphylles. Plasmolyse.

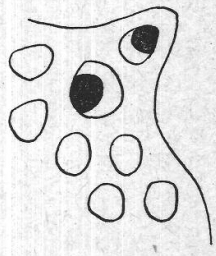

Figure 8.

Ebauche de ramification, chez *Mnium*, en coupe transversale. Plasmolyse des cellules reviviscentes.

de cellules de tiges infiniment plus résistantes que celles des feuilles ou de tout autre tissu. Ces cellules isolées, parfois désignées du nom de « schlafendes Auge », possèdent un pouvoir de régénération.

Pour notre part, nous avons observé ce phénomène avec un certain nombre d'espèces, abandonnées sans substratum soit dans l'atmosphère du laboratoire, soit sur une fenêtre. Une trace d'humidité suffit souvent pour déclencher la naissance et le développement d'un rameau latéral, sur lequel se développent bien vite des feuilles (fig. 6).

Les espèces suivantes ont donné lieu à cette reviviscence :

Mnium undulatum, Leucodon sciuroides, Ctenidium molluscum, Hylocomium splendens et *Fontinalis antipyretica,* les deux dernières espèces citées ayant déjà fait l'objet d'observations analogues de la part d'Irmscher.

Chez *Hylocomium splendens,* il n'est pas sans intérêt de noter que les cellules des paraphylles (ou filaments, selon Douin) les plus proches de la tige plasmolysent souvent alors que toutes les cellules de feuilles sont mortes (fig. 7).

En faisant des coupes transversales de tiges dont toutes les feuilles étaient mortes, on peut se rendre compte aisément de ce phénomène.

La fig. 8, par exemple, montre l'ébauche d'une ramification, en coupe transversale. L'épaisseur de la coupe est suffisante pour que la plasmolyse démontre la survie des cellules de tiges destinées à régénérer la plante.

III. Résumé et conclusions.

La partie végétative des plantes feuillées de mousses est capable de vivre en anhydrobiose. Cette partie se compose essentiellement de feuilles et de tiges, dont le degré de résistance diffère beaucoup pour une espèce donnée.

Tandis que les feuilles de mousses sont incapables de résister à la sécheresse ou au froid prolongé, certaines cellules de la tige conservent leur pouvoir de régénérer la plante entière après une période de sécheresse pouvant dépasser une année (confirmation de travaux antérieurs).

Ainsi la résistance des feuilles de mousses xérophiles ne peut être comparée à celle de certaines cellules de tiges d'espèces mésophiles ou même hydrophiles. L'état d'anhydrobiose des cellules de tiges est comparable à celui des graines, ce qui n'est pas le cas de la plante entière.

Comme pour les graines, la résistance aux agents extérieurs dépend dans une large part de la déshydratation préalable du tissu.

La résistance au froid n'est élevée que pour les cellules déshydratées; l'anhydrobiose des feuilles s'établit très rapidement et spontanément pour la plupart des espèces; cependant pour les espèces hydrophiles, cet état amène très rapidement aussi la mort du tissu.

Le substratum ne joue qu'un rôle secondaire dans la dessiccation des feuilles, si celles-ci ne sont pas en contact immédiat avec de l'eau. Dans certains cas, la turgescence des feuilles est maintenue grâce aux paraphylles, véritables adducteurs d'eau autour des tiges.

La déshydratation progressive des feuilles a été étudiée au moyen d'une méthode d'observation originale, décrite dans la IIme partie.

La résistance des feuilles à la dessiccation dépend de plusieurs facteurs. Pour les espèces xérophiles, la présence de lamelles et de papilles, la petitesse des cellules joue un rôle évident. Pour un certain

nombre d'espèces mésophiles à cellules relativement grandes et d'Hépatiques à feuilles, le phénomène de la cytorrhyse semble protéger la cellule desséchée contre la réimbibition, cause d'altération du cytoplasme. Cet état particulier ne saurait donc à lui seul déterminer la reviviscence des feuilles de Muscinées.

La cytorrhyse n'a pas été observée dans les espèces hydrophiles étudiées.

Les mesures pondérales de la déshydratation progressive de quelques espèces de mousses ne permettent pas de tirer des conclusions quant à la résistance des espèces. Cette étude particulière demanderait à être complétée.

Les faits observés ne font pas état de l'eau liée. Cependant, si l'on admet que la plus grande partie de l'eau liée se trouve non dans le protoplasme, mais dans les membranes, on comprend que la résistance à la dessiccation — et partant, au froid — se manifeste dans les tissus où le rapport membrane cellulosique/cytoplasme est élevé[1]. C'est précisément le cas des feuilles xérophiles, c'est également celui des cellules de tiges. Quant à la résistance spécifique du cytoplasme, dont le rôle est certain, notre ignorance à son égard est encore complète.

Index bibliogaphique.

1. Amann, J., et Meylan, Ch. Flore des Mousses de la Suisse. Lausanne (1912).
2. Becquerel, P. La reviviscence des mousses congelées dans l'azote liquide et la réversibilité de leur synérèse protoplasmique. C. R. Ac. Sc. Paris (1939).
3. Bottazzi, F., et Bergami, G. Arch. di Scienze biolog. VI, p. 74 (1924).
4. Davy de Virville. L'action du milieu sur les mousses. Paris, Librairie générale de l'enseignement (1927).
5. Dhéré, Ch. Action du refroidissement sur quelques colloïdes physiologiques à l'état de sols ou de gels. Arch. di Scienze biologiche, vol. VII, n° 3—4 (1925).
6. Iljin, W. S. Über Absterben der Pflanzengewebe durch Austrocknung und über ihre Bewahrung vor dem Trockentode. Protoplasma, **19**, p. 414 (1933).
7. Irmscher, Edg. Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kälte. Jahrb. f. wissensch. Botanik, **50**, p. 390—449 (1912).
8. Kessler, W. Über die inneren Ursachen der Kälteresistenz der Pflanzen. Planta **24**, p. 312—52 (1935).
9. Kressin, G. Beiträge zur vergleichenden Protoplasmatik der Mooszellen. Thèse, Greifswald (1935) et Botan. Centr. **29** (1937), p. 228.
10. Luyet, B. L'état vitreux de la matière vivante aux basses températures. Bull. Murithienne, fasc. LVI (juillet 1939).

---

[1] L. Plantefol a observé, chez *Hypnum triquetrum*, que « proportionnellement la masse des membranes est plus grande dans la forme la plus adaptée à la vie xérophytique. La dimension des cellules est d'ailleurs plus faible. »

11. Verdoorn. Manual of Bryology (éd. La Haye 1932). Voir les chapitres de Richards et de Garjeanne.
12. Mayer, A., et Plantefol, L. C. R. Ac. Sc. Paris, **178,** p. 1385, **179,** p. 204 et **181,** p. 131 (1924 et 1925).
13. Meyer, B. S. Further studies on cold resistance in evergreens, with special reference to the possible rôle of bound water. Botanic. Gazette **XCIV,** p. 296—321 (1933).
14. Olivet, R., et Mirimanoff, A. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 1941, p. 54—58.
15. Plantefol, L. Etude biologique de l'*Hypnum triquetrum.* Arm. Sc. nat. 10e sér. Bot. **9,** p. 1—269 (1927).
16. Sayre, J. D. Methods of determining bound water in plant tissue. J. of agric. research. **44,** p. 669—88 (1932).
17. Ullrich, H., et Mäde, A. Studien über die Ursachen der Frostresistenz. Planta, **28,** p. 344—51 (1938) et **31,** p. 251—62 (1940).