Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Band: 48 (1912)

Heft: 177

Artikel: Nouvelle étude expérimentale sur le géotropisme et essai d'une théorie mathématique de ce phénomène

Autor: Maillefer, Arthur

Kapitel: Essai d'une théorie mathématique du géotropisme

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-269358

tration de l'eau qui doit se déplacer de cellule à cellule pour permettre la flexion. Lorsqu'on replace la plante verticalement, elle tend à se redresser, comme le ferait une lame d'acier ; quoique ici encore, le mouvement soit freiné, la plante dépasse sa position normale, puis revient en arrière pour reprendre sa direction primitive par une série d'oscillations ; ces oscillations seront d'amplitude de plus en plus faible comme celle d'un ressort.

Nos courbes (fig. 18, 19 et 20) montrent que la première oscillation surtout est forte tandis que les suivantes restent dans la limite des erreurs.

Mon intention était de calculer les valeurs des quantités v et β de l'équation $h = vt - \beta t^2$ comme je l'avais fait pour les plantes exposées à la pesanteur pendant toute la durée de l'expérience. Il ne m'a pas été possible de le faire pour les raisons suivantes : 1° à cause de la superposition du mouvement oscillatoire décrit plus haut ; 2° parce que en 55 minutes, durée de l'expérience, on n'a guère que la partie ascendante de la courbe, et 3° parce que la forme de la courbe n'est une parabole que d'une façon approchée vu que β, qui serait l'accélération négative due à l'autotropisme, varie avec la courbure. La discussion des résultats des expériences sera faite dans le chapitre théorique (page 530).

Essai d'une théorie mathématique du géotropisme.

Dans ce chapitre, je veux essayer de coordonner les résultats quantitatifs fournis par les expériences présentées dans les paragraphes précédents avec ceux des différents auteurs qui ont énoncé des lois sur le géotropisme. Qu'il soit bien entendu que je ne m'occupe ici que du géotropisme des organes orthotropes, c'est-à-dire de ceux qui ont leur position normale dans la direction de la verticale.

La théorie que je vais donner est une *théorie simplifiée*, car j'ai dû faire des hypothèses et des simplifications quand j'ai dû tenir compte du rôle de la nutation et de l'autotropisme.

Les conclusions auxquelles sont arrivés les différents auteurs qui se sont occupés du géotropisme peuvent se résumer comme suit : 1° *Si l'on place une plante de façon qu'elle fasse un angle avec la direction d'une force capable d'agir géotropiquement sur elle (pesanteur ou force centrifuge), la plante ne commence à se courber qu'au bout d'un certain temps (temps de réaction) ; 2° si, après avoir soumis une plante à une force capable d'induire une réaction géotropique, pendant un certain temps (temps d'exposition), on soustrait la plante à l'action de la force, il n'y a courbure que si le temps d'exposition a atteint ou dépassé une certaine durée (temps de présentation).*

Mes expériences me semblent démontrer que ces conclusions sont erronées ; les plantes exposées et observées en position horizontale présentent une flexion vers le bas au début de l'expérience, flexion qui se fait surtout à la base de la plante ; mais en même temps commence la courbure géotropique vers le haut, et rien ne parle pour que cette courbure ne commence pas immédiatement ; le temps de réaction, s'il existe, serait donc excessivement court et n'aurait plus aucun rapport avec ce que les auteurs ont nommé jusqu'à présent temps de réaction. Les expériences faites avec des plantes exposées pendant 5, 2 minutes et 15 secondes horizontalement puis observées verticalement montrent une décroissance régulière de la courbure maxima atteinte au fur et à mesure que le temps d'exposition diminue ; rien n'autorise à prétendre qu'en choisissant un temps d'exposition moindre, il puisse arriver qu'il ne se produise plus de courbure. Il pourrait advenir que la déviation moyenne soit complètement masquée par l'erreur probable due à la nutation, mais en faisant un nombre très grand d'expériences on pourrait toujours démontrer une déviation dans le sens positif.

Je crois pouvoir tirer de mes expériences la conception suivante : *Une plante soumise à l'action d'une force capable d'agir géotropiquement sur elle commence à se courber immédiatement. Les temps de réaction et de présentation ne peuvent être définis comme les temps d'exposition nécessaires pour que la courbure commence, mais comme les temps d'exposition nécessaires pour qu'il se produise une courbure telle qu'on puisse l'apercevoir à l'œil nu ou armé.* En étudiant le temps de réaction, nous étions déjà arrivé à cette conclusion (voir page 469).

Les lois trouvées en mesurant les temps de réaction et de présentation gardent malgré ce changement de définition une signification. Ce chapitre montrera que ces lois sont approximatives et peuvent être déduites d'une loi fondamentale, que j'énoncerai plus loin, en négligeant certains termes, généralement petits dans les conditions où l'on se place quand on détermine soit le temps de présentation soit le temps de réaction.

On a énoncé jusqu'à aujourd'hui cinq lois régissant le géotropisme; les voici dans l'ordre chronologique.

Première loi. Fitting[1], à l'aide de son clinostat intermittent, est arrivé à des résultats qui peuvent s'énoncer comme suit : *Pour que les inductions géotropiques produites par l'exposition d'une plante à la pesanteur agissant sous des angles α_1, α_2, α_3, ... soient égales, il faut que les plantes soient soumises à l'action de la pesanteur pendant des temps t_1, t_2, t_3, ... tels que l'on ait*

$$t_1 \sin \alpha_1 = t_2 \sin \alpha_2 = t_3 \sin \alpha_3 = \ldots.$$

Cette loi peut également s'énoncer comme suit :

L'induction géotropique (effet produit sur la plante) *est proportionnelle au sinus de l'angle que fait l'axe de la plante avec la verticale et proportionnelle au temps pendant lequel la pesanteur agit.*

[1] H. Fitting. *Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang.* (Jahrb. f. w. Bot. Bd 41. 1904.

Deuxième loi. En 1909[1], j'ai démontré la loi suivante : *Pour que l'induction géotropique produite par une force centrifuge* f_1 *soit égale à l'induction produite par une force* f_2, *il faut que le rapport* $\frac{f_1}{f_2}$ *soit égal au rapport* $\frac{t_2}{t_1}$ *des temps pendant lesquels les forces agissent.*

Cette loi peut aussi s'énoncer de la manière suivante : *L'induction géotropique (effet produit sur la plante) est proportionnelle à la force centrifuge et au temps pendant lequel la force agit.*

Dans les deux premières lois, l'induction se définit par la propriété suivante : *Deux inductions géotropiques sont égales, lorsque, agissant en directions opposées sur la plante, alternativement ou simultanément, la plante ne se courbe pas.* Ces deux premières lois sont indépendantes de l'état psychologique de l'observateur.

Troisième loi. *Le produit de la force centrifuge qui agit sur une plante par le temps de présentation géotropique correspondant est une constante.* Cette loi était donnée implicitement par la figure où *Bach*[2] montre graphiquement la variation du temps de présentation en fonction de la force centrifuge ainsi que par sa tabelle 36. *Fröschel*[3], qui a démontré que le produit du temps de présentation phototropique par l'intensité lumineuse agissant sur la plante est une constante, a montré que les résultats de Bach amenaient les mêmes conclusions pour le géotropisme; le travail de Fröschel a été présenté le 2 avril 1908 à l'Académie des Sciences de Vienne. Sans avoir eu connaissance

---

[1] A. Maillefer. *Etude sur le géotropisme. Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* XLV. 1909.

[2] Heinrich Bach. *Ueber die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen äusseren Faktoren.* Jahrb. f. w. Bot. Bd. 44, 1907.

[3] Paul Fröschel. *Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit Mitteilung.* Sitzungs berichten d. k. Akad. d. Wissenschaften in Wien. Mat.-naturw. Kl. Bd CXVII Abt. I. 1908.

des travaux de Fröschel, j'énonçai moi-même[1] cette loi le 17 février 1909 en partant du travail de Bach ; enfin le 29 mai 1909, Mlle *Pekelharing*[2] (maintenant M^me Rutten), sans avoir eu connaissance du travail de Fröschel ni du mien, énonçait la même loi devant l'Académie des Sciences d'Amsterdam en partant d'expériences personnelles très soigneusement faites.

Quatrième loi. *Le produit du temps de présentation d'une plante soumise à la pesanteur agissant obliquement sur elle par le sinus de l'angle que fait la plante avec la verticale est une constante.* Cette loi a été énoncée par Mlle *Pekelkaring* en même temps que la précédente.

Cinquième loi. *Le produit de la force centrifuge f qui agit géotropiquement sur une plante par le temps de réaction correspondant R diminué d'une constante k est une constante a.*

$$(\mathrm{R} - k) f = a$$

Cette loi a été énoncée par *Tröndle*[3] ; en étudiant les résultats très insuffisants fournis par Bach (loc. cit.), j'avais cru pouvoir formuler la loi suivante[4] : *Le temps de réaction géotropique est inversement proportionnel à la racine cinquième de la force centrifuge agissant.*

$$\mathrm{R} = \sqrt[5]{\frac{a}{f}}$$

Sixième loi. *La vitesse de la courbure géotropique est proportionnelle au temps pendant lequel la pesanteur a agi sur la plante et proportionnel à un facteur nommé accélération géotropique.*

---

[1] A. Maillefer. *Variation de l'induction géotropique*. Procès-verbaux. Soc. vaud. Sc. nat. Séance du 17 février 1909.

[2] E.-J. Pekelharing *Onderzoekingen omtrent de betrekking tusschen praesentatietijd en grotte van den prikkel bij geotropische krommingen*. Proceedings Koninklijke Akad. v. Wetenschappen. 1909.

[3] A. Tröndle. *Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut*, Jahrb. f. wiss. Bot. 48. 1910.

[4] A. Maillefer. *Etude sur le géotropisme*. Bull. Soc. vaud. Sc. nat. XLV. 1909, p. 297.

Cette loi formait la conclusion de mon travail de 1910 sur la réaction géotropique [1].

Le but de ce travail sera de montrer qu'en développant la sixième loi, en y incorporant une définition de l'accélération géotropique, on peut retrouver les quatre premières lois, donner une nouvelle définition à la cinquième loi et en même temps coordonner les résultats des expériences qui sont relatées au début de ce travail.

La sixième loi développée, que j'appelerai par la suite la **loi fondamentale du géotropisme**, non parce que je crois avoir atteint le fond des choses, mais simplement parce que les autres lois peuvent s'en déduire simplement, a la teneur suivante :

Lorsqu'on soumet une plante orthogéotropique à l'action d'une force (force centrifuge ou gravité), elle commence immédiatement à se courber avec une certaine vitesse v due à une accélération de courbure b proportionnelle à la force qui agit sur la plante et au sinus de l'angle que fait l'axe de la plante avec la direction de la force. La vitesse de courbure v est proportionnelle au temps écoulé depuis le début de l'action géotropique. Si l'action de la force cesse à un moment donné, la courbure continue à s'accentuer en vertu de la vitesse de courbure acquise. La courbure géotropique est contrariée par une action antagoniste, l'autotropisme qui tend constamment à ramener la plante dans sa position primitive; cette action peut être représentée par une accélération $\beta < b$. Après que la force aura cessé d'agir, la plante continuera à se courber, mais avec une vitesse de plus en plus faible ; la courbure atteindra un maximum puis diminuera de nouveau.

La courbure se définit comme l'inverse du rayon de courbure ; ceci suppose que la courbe présentée par la plante est un arc de cercle, ce qui sûrement n'est pas le

[1] A. Maillefer. *Etude sur la réaction géotropique.* Bull. Soc. vaud. Sc. nat. XLVI. 1910, p. 254.

cas, la base de la coléoptile se courbe moins que d'autres régions ; il faudra une étude de détail pour voir si la courbure des diverses régions de la tige se fait suivant la loi fondamentale; ce que je crois probable. Comme la courbure au bout du temps de réaction est encore très faible, la courbe réelle ne doit pas différer beaucoup d'un arc de cercle.

Les termes accélération et vitesse sont compris de la même manière qu'en mécanique ; les formules de la mécanique sont donc directement applicables. Dans les déductions qui suivent, j'ai supposé l'accélération de courbure géotropique b constante, ce qui n'est pas le cas d'après l'énoncé même de la loi fondamentale du géotropisme ; en effet, la plante en se courbant ne présente plus ses différentes parties sous le même angle à l'action de la pesanteur ; comme nous avons supposé l'accélération géotropique proportionnelle au sinus de l'angle que la plante fait avec la verticale, cette accélération doit changer constamment de valeur. Il sera possible par la suite, à l'aide d'expériences qu'on peut prévoir très délicates, de tenir compte des positions successives des diverses parties de la plante sur l'accélération géotropique. Cette étude donnerait la loi suivant laquelle la sensibilité géotropique est répartie le long de la plante. Une telle étude m'eût entraîné trop loin. Du reste, pendant mes expériences et celles où les auteurs ont déterminé les temps de présentation et de réaction, les courbures n'ont jamais atteint une valeur telle qu'il n'ait plus été permis de supposer que la pesanteur n'agissait plus avec la même intensité sur la plante, surtout lorsqu'il s'agissait de plantes exposées horizontalement.

J'ai de même supposé constante l'accélération β due à l'autotropisme; on ne sait rien actuellement sur la variation de cette accélération en fonction de la courbure de la plante; il ne m'est donc pas possible de tenir compte de cette accélération; il est probable que β croît avec la courbure; c'est pourquoi lorsque les courbures devenaient très petites, j'ai pu négliger l'autotropisme; dans les autres cas j'ai supposé β constant ; les courbures restant toujours très faibles.

La loi fondamentale nous permettra de résoudre les problèmes suivants [1] :

1°. *Pendant combien de temps une force produisant une accélération de courbure géotropique* b *doit-elle agir pour que, grâce à la vitesse de courbure acquise la plante atteigne une courbure maximum* C ?

L'accélération qui agit réellement sur la plante est $b - \beta$. La vitesse acquise au bout du temps t_1 sera

$$v_1 = (b - \beta)\, t_1$$

En vertu de cette vitesse acquise, la courbure maximum atteinte ensuite sera

$$C = \frac{v_1^2}{2\,\beta} = \frac{(b^1 - \beta)^2\; t_1^2}{2\,\beta} \text{ d'où } t_1 = \frac{\sqrt{2\,\beta\,C}}{(b_1 - \beta)}$$

en négligeant la faible courbure produite pendant le temps t_1.

Pour amener une même courbure C, une accélération de courbure b_2 devra agir pendant un temps t_2

$$t_2 = \frac{\sqrt{2\,\beta\,C}}{(b_2 - \beta)}$$

Supposons que C soit précisément la courbure la plus faible qui soit visible à l'œil : t_1 et t_2 seront les temps de présentation correspondant aux accélérations b_1 et b_2. Faisons le rapport

$$\frac{t_1}{t_2} = \frac{(b_2 - \beta)\,\sqrt{2\,\beta\,C}}{(b_1 - \beta)\,\sqrt{2\,\beta\,C}} = \frac{b_2 - \beta}{b_1 - \beta}$$

Comme, au moment où la courbure commence à être vi-

[1] *Les formules employées sont celles de la chute des corps, en remplaçant l'accélération* g *par l'accélération de courbure* b, *la vitesse par la vitesse de courbure et l'espace parcouru par la courbure atteinte.*

sible à l'œil nu, elle est encore très faible, l'accélération β due à l'autotropisme est encore très faible, nous pouvons la négliger ; il vient alors

$$\frac{t_1}{t_2} = \frac{b_2}{b_1} \text{ ou } t_1\, b_1 = t_2\, b_2$$

Comme d'après la loi fondamentale l'accélération géotropique de courbure est proportionnelle à la force qui agit sur la plante on a

$$t_1 f_1 = t_2 f_2$$

ce qui peut s'exprimer comme suit : *Le produit de la force centrifuge (ou autre) qui agit sur la plante par le temps de présentation géotropique est une constante.* Nous retrouvons ainsi la troisième loi.

D'après la loi fondamentale, l'accélération géotropique de courbure est proportionnelle au sinus de l'angle suivant lequel la force agit sur la plante ; on a en remplaçant b_1 par $sin\ \alpha_1$ et b_2 par $sin\ \alpha_2$

$$t_1 \sin \alpha_1 = t_2 \sin \alpha_2$$

ce qui peut se rendre comme suit : *Le produit du temps de présentation d'une plante soumise à la pesanteur ou à une force centrifuge agissant obliquement sur elle par le sinus de l'angle que fait la plante avec la direction de la force est une constante.* Or ce n'est pas autre chose que la quatrième loi étendue aux forces centrifuges.

2° *Faisons agir, alternativement, un grand nombre de fois, sur les deux faces opposées de la plante deux forces différentes, provoquant des accélérations de courbure* b_1 *et* b_2, *pendant des temps* t_1 *et* t_2 *; quelle relation doit lier les temps et les accélérations pour que la plante ne se courbe pas ?*

Dans ces conditions expérimentales, l'accélération due à l'autotropisme β est négligeable. A la fin de la première période t_1, l'accélération b_1 aura communiqué une vitesse de courbure

$$v_1 = b_1\, t_1$$

Pendant la deuxième période t_2, si on laissait la plante à elle-même, elle continuerait à se courber ; sa vitesse irait en décroissant; si l'on prend t_2, et par conséquent t_1 assez petits, on peut admettre que pendant la deuxième période t_2 la plante continuera à se courber avec une vitesse uniforme égale à v_1.

A la fin de la deuxième période, l'accélération b_2 communiquerait à la plante, si elle agissait seule, une vitesse de courbure

$$v_2 = b_2 t_2$$

Pour qu'il n'y ait pas courbure, il suffit qu'à la fin de la deuxième période on ait $v_1 = v_2$; si cette condition est remplie à ce moment, elle le sera aussi au bout de la quatrième, sixième, huitième,......... période, par conséquent tant que l'expérience durera. Il suit de là qu'il faut que

$$b_1 t_1 = b_2 t_2$$

D'après la loi fondamentale, l'accélération de courbure est proportionnelle à la force agissant sur la plante, donc pour qu'il n'y ait pas courbure il faut que

$$f_1 t_1 = f_2 t_2$$

Nous avons ainsi retrouvé la deuxième loi.

L'accélération de courbure est également, d'après la loi fondamentale, proportionnelle au sinus de l'angle suivant lequel la force agit; ce qui nous donne

$$t_1 \sin \alpha_1 = t_2 \sin \alpha_2$$

c'est-à-dire la première loi.

3° *Laissons agir une force d'accélération de courbure* b *sur une plante ; au bout de combien de temps la courbure aura-t-elle atteint une certaine valeur* C ?

Les formules de mécanique donnent immédiatement

$$C = \frac{1}{2} bt^2$$

On en tire

$$t^2 = \frac{2\,C}{b} \text{ et } t = \sqrt{\frac{2\,C}{b}}$$

Si C est la courbure la plus faible que l'œil puisse apprécier, t est le temps de réaction ; désignons-le par R.

Dans la dernière équation posons $\sqrt{2\,C} = \gamma =$ constante, elle devient

$$R = \frac{\gamma}{\sqrt{b}}$$

b étant proportionnel à la force, on peut poser

$$R = \frac{\gamma'}{\sqrt{f}}$$

Telle serait la formule donnant la valeur du temps de réaction en fonction de la force (f. centrifuge ou gravité) agissant sur la plante.

Tröndle (loc. cit.) était arrivé à la formule

$$(R - k) f. = a$$

et j'étais moi-même arrivé en parlant des résultats incomplets et très sujets à caution de Bach à

$$R = \frac{a}{\sqrt[5]{f}.}$$

La forme de ma formule était donc juste, et si j'avais eu à ma disposition des chiffres corrects je serais infailliblement arrivé à la formule exacte en employant soit la méthode des moments, soit la méthode des moindres carrés.

Ce qui précède s'applique au temps de réaction mesuré, en laissant la pesanteur agir sur la plante jusqu'à la fin de l'expérience. Supposons qu'on expose une plante de manière à lui fournir une accélération géotropique de courbure, juste pendant le temps de présentation puis qu'on la place sur le clinostat de manière à neutraliser l'action de la pesanteur; la plante continuera à se courber, atteindra la courbure qui est précisément la plus faible perceptible à l'œil puis tendra à se redresser sous l'influence de l'autotropisme. Le temps de réaction dans ces conditions se composera de la somme du temps de présentation et du temps qui s'écoule depuis la fin de l'exposition jusqu'au moment de la courbure perceptible.

Désignons par P le temps de présentation ; la vitesse de courbure acquise au bout de ce temps sera

$$v = b\mathrm{P}$$

et la courbure atteinte au bout du temps P sera

$$c_1 = \frac{1}{2} b\mathrm{P}$$

La courbure qui se produira ensuite en vertu de la vitesse initiale v sera

$$c_2 = \frac{v^2}{2\,\beta} = \frac{b^2\,\mathrm{P}^2}{2\,\beta}$$

et cela au bout du temps

$$t = \frac{v}{\beta} = \frac{b\ \mathrm{P}}{\beta}$$

La courbure totale sera

$$\mathrm{C} = c_1 + c_2 = \frac{1}{2} b\mathrm{P} + \frac{b^2\ \mathrm{P}^2}{2\,\beta}$$

Admettons que ce soit la courbure minimum apercevable.

Nous avons d'après la troisième loi

$$b.\ \mathrm{P} = \text{constante} = a$$

donc

$$\mathrm{P} = \frac{a}{b}$$

$$\text{et } t = \frac{b\ \mathrm{P}}{\beta} = \frac{b.\ a}{\beta.\ b} = \frac{a}{\beta} = \text{constante}$$

Nous pouvons tirer de cette équation une nouvelle loi : *Si l'on expose une plante à l'action d'une force agissant géotropiquement sur elle pendant la durée du temps de présentation* (c'est-à-dire pendant le temps strictement nécessaire pour que la courbure maximum atteinte, une fois la plante soustraite à l'action unilatérale de la pesanteur, soit visible à l'œil), *le temps qui s'écoule entre le moment où la plante est soustraite à l'action de la pesanteur et celui où la courbure est maximum et par conséquent devient visible est constant.*

Cette loi n'est valable que si l'on peut considérer l'accélération β due à l'autotropisme comme constante ; nous croyons qu'on peut faire cette supposition puisqu'il s'agit de courbures très faibles. Nous verrons que l'accélération β dépend probablement de la vitesse de courbure.

Dans les conditions ci-dessus le temps de réaction R est

$$R = P + t$$

nous avons vu que t = constante

donc $$R = P + \text{constante}$$

mais $$P = \frac{a}{b}$$

et $$R = \frac{a}{b} + \text{const.} = \frac{a}{b} + k$$

Après transformation il vient

$$b\,(R - k) = a$$

mais comme l'accélération de courbure b est proportionnelle à la force f agissant sur la plante, on peut écrire

$$f\,(R - k) = \text{constante}$$

Nous sommes arrivé à la formule de *Tröndle*. La constante k n'est pas autre chose que t, c'est-à-dire le temps qui s'écoule entre le moment où la plante cesse d'être soumise à la pesanteur et celui où l'on aperçoit la courbure ; remarquons en outre que

$$R - k = P$$

et par conséquent l'on a

$$f.\ P = \text{constante}$$

c'est-à-dire que nous retrouvons la troisième loi.

Le temps t dépend uniquement en effet de la vitesse initiale de courbure ; cette vitesse initiale est

$$v = bP$$

c'est la vitesse de courbure acquise pendant la période d'exposition.

Notre loi fondamentale du géotropisme renferme par conséquent toutes les lois données jusqu'ici sur la variation du géotropisme en fonction de la force qui agit et de l'angle suivant lequel elle agit. Nous avons ainsi tout lieu de croire qu'elle est exacte.

Il nous reste à montrer comment la loi fondamentale, qui nous a été suggérée par une première inspection des résultats des expériences détaillées au début de ce travail, s'applique à ses dernières.

Comparons d'abord les expériences où les plantes d'avoine étaient exposées de manière à faire respectivement des angles de 90°, 45° et 15° avec la verticale. La loi fondamentale nous dit que la courbure géotropique se fait de telle façon que la courbure ou (ce qui revient à peu près au même si la courbure est faible) la déviation k de l'extrémité de la plante obéisse à l'équation

$$k = bt^2$$

où b est l'accélération géotropique de courbure qui est elle-même proportionnelle au sinus de l'angle φ que la plante fait avec la verticale ; on peut donc poser :

$$b = b' \sin \varphi$$

par conséquent

$$k = b' \sin \varphi \; t^2$$

Nous avons vu d'autre part que cette courbure géotropique vers le haut est accompagnée d'une courbure vers le bas, simple flexion mécanique se faisant lentement par suite d'un freinage qui est probablement dû à la résistance opposée à la filtration de l'eau de cellule à cellule par les membranes cellulaires ; si le freinage est assez énergique, la vitesse de la flexion, mesurée par le déplacement f de l'extrémité de la plante, sera uniforme et sera donné par

$$f = a\,t$$

où a est une constante négative. Il est permis d'admettre que

$$a = a' \sin \varphi$$

c'est-à-dire que la flexion est proportionnelle au sinus de l'angle que la plante fait avec la verticale.

Le déplacement h dû au géotropisme et à la flexion mécanique agissant simultanément sera par conséquent donné par

$$h = k + f = a' \sin \varphi \, t + b' \sin \varphi \, t^2$$

qu'on peut écrire

$$h = \sin \varphi \, (a' \, t + b' \, t^2)$$

Lorsque la plante est exposée sous un angle de 90°, c'est-à-dire horizontalement

$$\sin \varphi = 1$$

et $$a' = a \, , b' = b$$

dans l'équation

$$h = at + bt^2$$

pour les plantes exposées horizontalement. Quand on possédera les valeurs de h moyen au bout des différents intervalles de temps pour des plantes placées horizontalement, il suffira de multiplier ces valeurs par $\sin \varphi$ pour obtenir les valeurs de h moyen correspondant des plantes placées de façon à faire un angle φ avec la verticale.

Ceci nous fournira un moyen de vérifier si la loi fondamentale du géotropisme s'applique bien à nos résultats. Pour cela nous prendrons les valeurs de h moyen des catégories température-longueur pour lesquels nous avons des mesures faites avec des angles d'exposition différents ; nous les multiplierons par $\sin \varphi$ et nous comparerons les valeurs ainsi calculées avec les valeurs observées ; la comparaison de la différence δ entre ces deux valeurs de h moyen et l'erreur probable nous permettra de nous rendre compte de l'exactitude de la loi.

Le tableau XXXVII donne les valeurs calculées de h moyen, les valeurs observées, la différence δ entre ces valeurs et l'erreur probable de h observé, d'abord pour un angle d'exposition de 45° puis pour l'angle de 15° ; pour ce dernier nous avons trop peu d'expériences pour pou-

TABLEAU XXXVII

	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	Température en degrés C.	Longueur en millim.
	TEMPS EN MINUTES													
Angle 45°														
h calc.	0,000	0,018	0,023	0,040	0,049	0,061	0,061	0,093	0,126	0,196	0,285	0,334	15	20
h obs.	0,000	0,019	0,019	0,046	0,062	0,069	0,073	0,100	0,154	0,212	0,285	0,435		
δ	0,000	−0,001	0,004	−0,006	−0,013	−0,009	−0,012	−0,007	−0,028	−0,016	0,000	−0,101		
E	0,018	0,033	0,042	0,050	0,064	0,054	0,058	0,055	0,049	0,043	0,045	0,059		
h calc.	−0,042	−0,046	−0,057	−0,055	−0,049	−0,023	−0,023	0,062	0,152	0,275	0,400	0,545	18	20
h obs.	−0,017	−0,018	−0,011	0,044	0,067	0,111	0,113	0,244	0,350	0,467	0,639	0,833		
δ	−0,025	−0,028	−0,046	−0,099	−0,116	−0,134	−0,136	−0,182	−0,198	−0,192	−0,239	−0,288		
E	0,012	0,013	0,022	0,032	0,046	0,064	0,073	0,080	0,085	0,093	0,101	0,112		
h calc.	−0,025	−0,044	−0,032	−0,010	0,024	0,073	0,168	0,309	0,490	0,663	0,865	1,104	21	20
h obs.	−0,031	−0,050	−0,042	−0,011	0,000	0,103	0,214	0,381	0,553	0,806	1,072	1,389		
δ	0,006	0,006	0,010	0,001	0,024	−0,030	−0,046	−0,072	−0,063	−0,143	−0,207	−0,285		
E	0,019	0,027	0,033	0,033	0,031	0,036	0,040	0,061	0,055	0,070	0,078	0,087		
Angle 15°														
h calc.	−0,009	−0,016	−0,012	−0,004	0,009	0,026	0,062	0,113	0,180	0,243	0,316	0,401	21	20
h obs.	−0,009	−0,020	−0,027	−0,004	0,012	0,030	0,070	0,148	0,230	0,398	0,446	0,576		
δ	0,000	−0,004	−0,015	0,000	−0,003	0,004	−0,008	−0,035	−0,050	−0,155	−0,130	−0,175		
E	0,008	0,011	0,015	0,021	0,025	0,029	0,035	0,037	0,042	0,041	0,051	0,053		

voir les répartir en catégories ; nous avons comparé h moyen de l'ensemble des expériences avec h moyen calculé au moyen de h de la catégorie 21° C, 20 mm. des plantes horizontales.

Si nous comptons pour les expériences faites à 45°, le nombre de fois où δ est plus petit que 1, 2, 3, 4.... fois l'erreur probable de h, nous trouvons que

δ	est	$<$	E	17	fois	contre	19	ou	0,89	contre	1
δ	»	$<$	2E	27	»	»	9	»	3	»	1
δ	»	$<$	3E	35	»	»	1	»	35	»	1
δ	»	$\leqq$	4E	36	»	»	0	»	∞	»	1

tandis que la théorie des probabilités prévoit pour

$\delta < $ E	1	cas	contre	1
$\delta < $ 2E	4,5	»	»	1
$\delta < $ 3E	142	»	»	1

Il semble à première vue que δ soit trop grand par rapport à l'erreur probable ; la différence est du reste petite ; mais il faut se souvenir que l'erreur probable E est celle de h observé et que la valeur de h des expériences à 90° qui multiplié par sin φ donne h calculé est aussi entaché d'une erreur probable, de sorte qu'*on peut considérer la concordance entre les valeurs calculées et observées comme très satisfaisante.*

Pour les expériences faites avec des plantes exposées de manière à faire un angle de 15° avec la verticale, on trouve que

δ	est	$<$	E	8	fois	contre	4	ou	2	contre	1
δ	»	$<$	2E	9	»	»	3	»	3	»	1
δ	»	$<$	3E	10	»	»	2	»	5	»	1
δ	»	$<$	4E	12	»	»	0	»	∞	»	1

Ici encore la concordance est très remarquable puisque nous trouvons deux fois contre une la différence δ plus petite que l'erreur probable de h, alors que s'il n'y avait qu'un cas contre un, cela suffirait pour confirmer l'exactitude de nos conclusions.

Nous croyons ainsi avoir donné la démonstration que *l'accélération géotropique de courbure est proportionnelle au sinus de l'angle que fait la plante avec la verticale*, comme le veut la loi fondamentale du géotropisme.

Etudions maintenant comment se comportent vis-à-vis de la loi fondamentale les résultats des expériences où les plantes d'avoine étaient exposées respectivement pendant $^1/_4$, 2 et 5 minutes horizontalement, puis replacées verticalement pour l'observation.

La loi fondamentale nous dit qu'au bout du temps d'exposition θ, la vitesse de courbure acquise sera

$$v = b\,\theta$$

où b est l'accélération géotropique de courbure. Sous l'influence de cette vitesse initiale de courbure, la plante replacée verticalement atteindra au bout d'un temps t une courbure maximum (mesurée par le déplacement h de son sommet) donnée par

$$h \text{ max.} = \frac{v^2}{2\,\beta}$$

où β est l'accélération due à l'autotropisme qui tend à s'opposer à l'action du géotropisme. En remplaçant v par sa valeur il vient

$$h \text{ max.} = \frac{b^2\,\theta^2}{2\,\beta}$$

Si β était constant, la courbe qu'on obtiendrait en portant dans un graphique, en abcisses les temps d'exposition θ et en ordonnée la déviation maximum serait une parabole symétrique par rapport à l'axe des h, à concavité tournée vers le haut et dont le sommet serait à l'origine.

Dans la figure 21, j'ai porté en ordonnée les valeurs de h max. correspondant aux temps d'exposition θ portés en abcisses et j'ai réuni par des droites les points correspondants des diverses catégories température-longueur. On voit au premier coup d'œil que la courbe représentant la variation de h maximum au temps d'exposition θ n'est pas du tout une parabole de la forme indiquée plus haut. On voit que les courbes sont sensiblement des droites passant par l'origine. Il est regrettable que je ne possède pas assez de résultats expérimentaux et en particulier que je n'aie pas eu le temps de faire des expériences avec des temps d'exposition de 1, 3 et 4 minutes, ce qui m'eût permis de

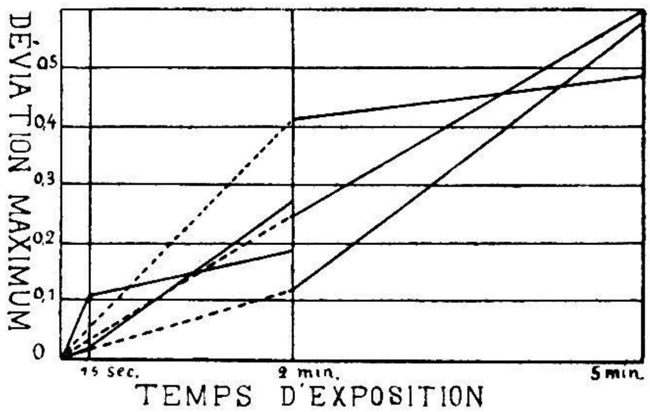

Fig. 21.

déterminer plus exactement l'allure de ces courbes. Il ressort cependant du graphique, ou bien que la loi fondamentale est fausse ou, ce qui est plus probable, que β n'est pas constant.

En faisant l'hypothèse très plausible que l'accélération négative de courbure β due à l'autotropisme est proportionnelle à l'induction géotropique, c'est-à-dire en définitive à la vitesse de courbure acquise pendant l'exposition horizontale, ce qu'on peut écrire

$$2\,\beta = \alpha\, v = \alpha\, b\, \theta$$

où α est une constante. En introduisant cette valeur de β dans l'équation

$$h \text{ max.} = \frac{b^2\,\theta^2}{2\,\beta}$$

il vient

$$h \text{ max.} = \frac{b^2\,\theta^2}{\alpha\, b\, \theta} = \frac{b\,\theta}{\alpha}$$

l'équation d'une droite passant par l'origine.

Nous voyons que si l'hypothèse sur l'accélération autotropique est exacte, la loi fondamentale s'applique aussi au cas où une plante d'avoine est exposée à la pesanteur pendant un certain temps, puis soustraite à cette action.

On pourrait faire d'autres hypothèses sur l'accélération β, la supposer par exemple proportionnelle en chaque instant à la vitesse de courbure ou bien à la courbure ; l'étude de ces questions demande à être reprise avec détail ; cette question de l'autotropisme demande une étude particulière et faite de manière très précise et mathématiquement. J'entrevois dans cette étude que j'ai commencée une mine de renseignements qui jetteront une vive lumière sur les tropismes.

Comme les lois sur le temps de présentation et le temps de réaction ont été trouvées pour les autres tropismes et pour toute une série de phénomènes d'irritations chez les plantes et chez les animaux, je ne doute pas que ma loi fondamentale du géotropisme ne soit aussi applicable à ces phénomènes avec des modifications tenant compte de chaque cas particulier. Cette loi deviendrait en quelque sorte la loi fondamentale de l'irritabilité.

P. S. Le manuscrit de ce travail était terminé quand j'ai reçu de l'auteur le texte d'une communication préliminaire faite par *A. Tröndle*[1] à la Société botanique allemande.

Dans ce travail, *Tröndle* annonce qu'il a trouvé comme moi que la variation de la déviation h du sommet d'une plante d'avoine placée horizontalement obéit à l'équation

$$h = at + bt^2,$$

mais il prétend que si la courbure géotropique se fait avec une certaine accélération b, c'est parce que la plante commence à se courber à l'extrémité seulement puis que la

[1] A. Tröndle. *Geotropische Reaktion und Sensibilität* (Vorläufige Mitteilung) Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXX 1912. Generalversammlung.

zone qui se courbe s'étend avec une vitesse uniforme vers la base de la plante; pour chaque région de la plante prise en particulier, la courbure se fait avec une vitesse constante. *Tröndle* annonce également que le temps de réaction des différentes régions de la plante est proportionnel à la distance qui sépare la région considérée du sommet de la plante.

J'attends avec une vive impatience la publication des résultats complets des expériences de *Tröndle*. Les calculs préliminaires que j'ai pu faire sur les résultats numériques donnés par lui me semblent montrer qu'on peut très facilement les faire rentrer dans ma loi fondamentale, malgré qu'à première vue il semble plutôt y avoir contradiction entre *Tröndle* et moi.

Je suis très heureux qu'un expérimentateur consciencieux comme *Tröndle* ait répété mes expériences avec d'autres appareils; ce n'est, en effet que par la collaboration de plusieurs expérimentateurs et par le choc de leurs idées que nous arriverons à débrouiller le problème si compliqué des tropismes.