Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 21 (1966)

Heft: 2

Artikel: Observations sur le monde d'insertion et la chute des rameaux secondaires chez les Sedum

Autor: Piaget, Jean

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-880194

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: 20.11.2025

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

Candollea 21/2: 137-239. 1966.

Observations sur le mode d'insertion et la chute des rameaux secondaires chez les Sedum *

Jean PIAGET

Genève

PRÉFACE

M. le Professeur Piaget, éminent psychologue dont les travaux sont mondialement connus et appréciés, m'a remis un manuscrit important et m'en a demandé la publication dans Candollea. Il peut paraître étonnant, au premier abord, qu'un mémoire d'un auteur de sciences humaines prenne place dans une revue botanique. Mais il se trouve que M. Piaget est également un excellent naturaliste qui a fait son doctorat en zoologie, un observateur méticuleux qu'intéresse le comportement — l'éthologie — non seulement des enfants mais aussi des animaux et des végétaux. M. Piaget pratique les *Sedum* depuis de nombreuses années. Ce groupe difficile lui est devenu familier. Il a réuni une collection importante groupant de nombreuses espèces d'origines très variées qu'il a expérimentées. Il a noté quelles sont, dans ce genre, les possibilités de multiplication végétative et de fractionnement des axes secondaires par rapport aux axes primaires. Il a remarqué, à la suite de Corner, que des transferts de fonction se produisaient. Chez les *Sedum*, ces transferts s'effectuent graduellement des parties souterraines, racines ou rhizomes, aux organes aériens les plus élevés. Il existe, d'autre part, dans beaucoup de cas, une sorte de phénomène d'autotomie, une préparation à la séparation qui se manifeste par la présence de rétrécissements, de zones d'abcission plus ou moins accusées à la base des rameaux. Cette anticipation morphogénétique, M. Piaget cherche à l'expliquer. Rejetant les hypothèses finalistes et prédéterministes, il déduit de ses observations une théorie séduisante faisant ressortir comment les processus d'anticipation sont le résultat de suites de réactions dépendant les unes des autres, les informations antérieures commandant les développements suivants.

---

* Essai sur un cas d'anticipation morphogénétique explicable par des processus de transfert.

Il est toujours d'un grand intérêt de savoir comment un spécialiste d'une discipline aborde une autre branche scientifique. Son optique particulière et neuve lui permet de découvrir souvent des faits qu'une personne trop engagée ne perçoit pas toujours. D'autre part, les frontières, les marges entre disciplines révèlent en général à qui veut bien les explorer des aspects inédits. A partir de rapprochements, qui pourraient paraître hasardeux, naissent des idées, des hypothèses, qui fréquemment se justifient et à tout le moins sont un thème de discussion, de confrontation qui font avancer la science.

M. le Professeur Piaget, personnalité à la pensée novatrice, jette ce pont entre diverses disciplines et nous donne des vues nouvelles sur un sujet difficile. Nous avons plaisir à l'accueillir.

Jacques MIÈGE

RÉSUMÉ

Il est connu que certains *Sedum* perdent fréquemment quelques-uns de leurs rameaux secondaires stériles qui, tombés sur le sol, s'enracinent et donnent naissance à de nouvelles plantes. Or, l'examen des espèces les plus représentatives à cet égard (comme le *S. nicaeense* All.) montre l'existence d'une sorte de préparation à la chute des rameaux ou d'« anticipation » morphogénétique consistant en un rétrécissement du rameau à sa base et en rainures ou fentes circulaires facilitant tôt ou tard l'abscission. Pour étudier cette anticipation l'auteur a d'abord classé les différents types d'insertion des rameaux à la tige principale, puis a réparti les *Sedum* examinés en sept catégories selon les fréquences de ces types. Par des observations en culture et en nature il a montré la variabilité de ces processus réactionnels et a surtout indiqué leur présence dès les régions hypogées de la plante, puis au niveau des rejets rampants et finalement à celui des rameaux aériens. L'hypothèse soutenue est alors que l'anticipation résulte d'un transfert progressif des séparations, du niveau des racines et des rhizomes aux niveaux supérieurs, ce qui permet d'en rendre compte sans finalisme, par un recours aux informations antérieures et à des modèles à boucles (ou feedbacks).

ZUSAMMENFASSUNG

Es ist bekannt, dass bestimmte *Sedum*-Arten oft ihre sterilen Seitenäste abwerfen und dass diese, nachdem sie auf die Erde gefallen sind, sich bewurzeln und so zu neuen Pflanzen auswachsen.

Eine Untersuchung der in dieser Hinsicht typischsten Arten (wie z.B. *S. nicaeense* All.) zeigt, dass in einer einleitenden Phase sich der Stengel an der Basis zusammenzieht und schliesslich ringförmige Einschneidungen bildet, die später seine Ablösung erleichtern. Der Verfasser gibt eine Einteilung der verschiedenen Typen der Insertion der Seitenäste; bei den untersuchten *Sedum*-Arten lassen sich 7 solche Typen unterscheiden. Nach Beobachtungen an kultivierten Pflanzen und am natürlichen Standort wird die Mannigfaltigkeit der zugrundeliegenden Vorgänge dargelegt. Diese sind zunächst in den unterirdischen Teilen der Pflanze lokaliert, später, in den sich im Bodenniveau befindenden Organen, wie z.B. Ausläufern, und schliesslich in den oberirdischen Teilen. Es wird die Hypothese entwickelt, dass die vorbereitende Phase, welche die Ablösung einleitet, nach und nach aus dem Niveau der Wurzeln und des Rhizoms in die oberirdischen Teile übergegangen ist; der Rückgriff auf frühere Zustände und Rüchschlagsbildungen erlauben eine Gliederung der verschiedenen Typen.

SUMMARY

It is well known that certain *Sedum* often loose some of their sterile secondary branches and that these, once on the ground, take root and give rise to new plants.

A study of the most typical species as regards this feature (e.g. *S. nicaeense* All.) reveals the development of a preparatory phase consisting of a narrowing of the base of the branch and of the formation of circular slits or furrows which will, later, assist in its abscission. The author began his study of this phenomenon by an initial classification of the different types of branch insertion. He then grouped the species of *Sedum* examined into seven categories according to the types of branch insertion met with. From observations based on plants under cultivation or in their natural habitat he demonstrated the variability of these processes but also that they existed initially in the hypogeal parts, later in those situated on the surface of the soil (creeping stems, stolons) and only finally in the aerial portions of the plant. The hypothesis submitted is that the preparatory phase is the result of progressive transfer of this faculty from the roots and rhizoma level to the aerial parts of the plant, this permetting to situate a particular type with respect to the others, in function of prior date and possible feedbacks.

On sait assez que le développement des êtres vivants abonde en situations dans lesquelles les organes caractéristiques de l'état adulte et leur fonctionnement semblent préparés par des séries d'ébauches s'échelonnant au cours des stades antérieurs. Pour ce qui est du détail de ces anticipations, chacun cherche naturellement à en atteindre le déterminisme exact et l'on connaît, par exemple, les remarquables travaux qui ont mis en évidence, au cours de ces dernières décades, le rôle de la lumière dans la floraison ou de la température dans la vernalisation [1]. Mais, pour ce qui est des interprétations d'ensemble, ces recherches, mettant en évidence le rôle nécessaire de certaines incitations du milieu dans le déroulement du programme héréditaire, soulèvent le problème considérable de la nature de cette rencontre entre des influences extérieures et une programmation interne. A ce problème très général, qui couvre en fait tous les mécanismes réactionnels ou adaptatifs, du végétal jusqu'aux conduites humaines, les uns donnent une réponse strictement causale, en expliquant l'anticipation par la seule information génétique et le jeu des sélections, tandis que d'autres s'orientent vers la finalité en parlant avec Guyénot de « fonctionnement prophétique » de l'organisme ou avec Cuénot d'une « loi d'anticipation » au sens d'une « ontogenèse préparant le futur ».

Tant qu'il s'agit d'organes indispensables à la vie de l'individu ou de l'espèce, la discussion est peut-être sans issue, car on aura beau faire remarquer que le finalisme se borne à décrire des situations fonctionnelles et à soulever des problèmes intéressants mais sans « expliquer » jamais rien, on n'empêchera pas d'excellents esprits de penser que, si la production d'une fleur est anticipée par un certain nombre d'ébauches préparatoires, cette anticipation même démontre les « causes finales ».

Il nous a donc semblé instructif d'étudier une situation présentant les deux conditions suivantes:

1) que les processus en jeu ne soient pas indispensables à la vie, mais d'une utilité en quelque sorte auxiliaire; et

---

[1] Voir les excellentes mises au point de C. C. Mathon et M. Stroun, 1960 et 1962.

2) que leur déroulement ne se présente donc pas sous une forme inflexible, mais avec une variabilité suffisante pour pouvoir comparer les formes et les situations les plus diverses.

Ces deux conditions doivent permettre, en effet, d'établir, d'une part, des degrés dans l'anticipation, depuis les successions causales simples et en partie fortuites jusqu'à la préparation proprement dite des états ultérieurs, et de chercher, d'autre part, quels modes d'interprétation peuvent comporter ces diverses situations réactionnelles et quelles sont les probabilités en faveur de ces différents modes.

La reproduction végétative chez les Crassulacées offre à cet égard d'excellents exemples avec une très large gamme de variations. A l'un des extrêmes il y a le cas bien connu des *Bryophyllum*, dont certaines espèces (*Br. daigremontianum*, *calycinum*, etc.) produisent sur le bord des feuilles adultes une série de bourgeons radicants qui se détachent spontanément et s'enracinent immédiatement; ou les rejets en forme de boules du *Sempervivum soboliferum* (aujourd'hui classé dans les *Jovibarba*) qui se séparent au niveau même des feuilles de la plante mère et roulent n'importe où. Rappelons en outre le cas de la *Crassula multicava* dont les gros rameaux terminaux se détachent spontanément de tiges principales plus minces qu'eux. A l'autre extrême on a le cas de tiges cassées accidentellement (par exemple chez la *Crassula socialis*) mais qui, une fois tombées demeurent en vie à cause du caractère succulent de leurs feuilles et finissent par pousser des racines adventives: entre ces derniers cas, où tout paraît fortuit, et les premiers, où l'anticipation morphogénétique et fonctionnelle semble évidente, on trouve tous les intermédiaires, ce qui correspond aux conditions cherchées et permet les comparaisons.

Nous nous limiterons ici à l'ensemble, déjà considérable, des *Sedum* au sein desquels on retrouve la même variabilité. Et, dans cette étude préliminaire, nous commencerons par une analyse dans la nature même, en suivant l'exemple de l'éthologie (ou de l'école « objectiviste ») en zoologie. La chute des rameaux secondaires chez les *Sedum* constituant dans la plupart des cas un processus adaptatif et réactionnel [1]; il y a intérêt à débuter par un essai d'observation systématique, ce qui n'exclut naturellement en rien des expériences ultérieures de laboratoire. Mais l'observation en nature présente cet avantage, au moins initial, de soulever des problèmes auxquels on n'aurait pas pensé spontanément.

Notre effort portera en particulier sur l'examen du mode d'insertion des rameaux secondaires, selon qu'ils sont fixés sans rainures ni rétrécissements (voir § 1) ou au contraire que des rainures circulaires au point d'insertion ou même des rétrécissements du diamètre de départ semblent préparer les séparations ou chutes ultérieures. Ces observations, si simples soient-elles, nous paraissent déjà assez instructives, car les fréquences relatives des divers modes d'insertion varient grandement d'une espèce à l'autre, au sein d'un même groupe, parfois d'une variété à l'autre de la même espèce et parfois aussi d'un milieu à l'autre pour une même variété.

Cherchons alors à préciser les problèmes que nous allons nous poser. On sait que l'un des caractères les plus frappants de la famille des Crassulacées est l'hypo-

---

[1] C'est Fitting qui, d'après H. Pfeiffer (: 126), a le premier insisté sur ce caractère réactionnel des séparation en général (aïtiogènes comme autogènes).

vascularisation des tissus de la plante. Cette hypovascularisation est naturellement liée de près, du point de vue phénoménal, à la crassulescence elle-même, mais sans que l'on puisse savoir actuellement ce qui est cause et ce qui est effet, faute de données suffisantes sur les mécanismes géniques et même morphogénétiques. La crassulescence explique, d'autre part, que les rameaux stériles tombés sur le sol ne se dessèchent pas, mais continuent de vivre un temps très suffisant pour permettre un enracinement grâce aux racines adventives qui poussent tôt ou tard. Quant à la chute elle-même de ces rameaux secondaires à partir des tiges principales (soit par nécrose locale soit par abscission nette), elle est, il va de soi, favorisée par l'hypovascularisation des *Sedum*, laquelle dépend de son côté du patrimoine génétique de chaque espèce, sous-espèce ou même race. Si les abcissions et les modes d'insertion des rameaux étaient les mêmes chez tous les *Sedum*, il n'y aurait pas de problèmes et il ne resterait qu'à expliquer ces anticipations, réelles ou apparentes, par le jeu de l'information génétique à elle seule. Mais comme il existe une grande variabilité, d'une espèce à une autre ou même d'un milieu à un autre pour une même race et parfois encore pour un même individu qu'on transplante une ou plusieurs fois, le problème devient très complexe et comporte de multiples solutions.

Le fait à expliquer est que si, chez certaines espèces, la chute des rameaux secondaires stériles n'est pas fréquente et ne semble pas être préparée par un mode particulier d'adhésion de ces rameaux à la tige principale, dans d'autres espèces au contraire (comme le *S. nicaeense* All.) les chutes sont abondantes à toutes saisons, à différents niveaux de croissance des rameaux (de l'état de bourgeon à quelques centimètres), et paraissent surtout être prévues dès le début de cette croissance des rameaux par des modes d'insertion avec étranglements et rainures qui favorisent l'abscission au moindre contact. Comment donc interpréter ces sortes d'anticipations morphogénétiques ?

Nous pouvons répartir les interprétations possibles en trois groupes:

I. L'interprétation la plus simple revient naturellement à attribuer ces anticipations morphogénétiques à la seule information génique, et cela sur le mode causal habituel des mutations ou des recombinaisons internes, avec sélection par le milieu. Dans cette perspective, les deux questions particulières de la production des abscissions ou de leur absence peuvent recevoir une solution également classique: leur production serait due à des facteurs extérieurs, actuellement inconnus (température, lumière, dessication, etc.), mais ne jouant qu'un rôle de déclencheurs, ou même de détecteurs, sans action proprement formatrice sur la constitution du phénomène; quant aux absences d'abscissions, en certaines espèces ou plus précisément en certaines régions de la plante (car on en trouve toujours aux niveaux hypogés), il suffit d'invoquer des inhibitions, freinant un mécanisme que l'on pourrait en principe rencontrer partout, en vertu d'une sorte de totipotence ou totipotentialité due à la généralité des virtualités génétiques du *Sedum*.

IB. Une seconde interprétation retient l'essentiel de ce rattachement des anticipations à l'information génétique, mais sur un mode causal bien différent, qui reviendrait à remplacer les variations aléatoires et la sélection par une finalité du type Cuénot ou Guyénot: en ce cas, tout serait dû aux combinaisons génétiques

conçues comme des sortes d'« inventions » (Cuénot 1941), mais les circonstances extérieures joueraient un rôle particulier, puisque ce serait « pour » s'adapter à elles que ces inventions seraient orientées en telle direction plutôt qu'en telle autre.

II. Les interprétations d'un second groupe consisteraient au contraire à considérer les abscissions et les modes d'insertion des rameaux comme des accommodations phénotypiques ou situationnelles dues aux seules influences extérieures, sans fixation héréditaire, ni intervention directe de mécanismes génétiques. Dans une telle hypothèse il s'agirait naturellement de trouver un modèle permettant d'expliquer les anticipations à partir d'informations antérieures, et on le chercherait dans la direction de « transferts » ou de « conditionnements » par analogie avec ce que l'on observe chez les animaux même très inférieurs.

IIB. Par symétrie avec IB on pourrait également prévoir des interprétations finalistes sur le terrain des réactions phénotypiques non héréditaires.

III. Dans l'esprit des conceptions cybernétiques contemporaines telles qu'elles sont utilisées en biologie par C. H. Waddington, par exemple (*The nature of Life*, *The strategy of the Genes*, etc.), les phénomènes que nous chercherons à décrire ne seraient imputables ni à la seule programmation génotypique ni à de seuls accommodats phénotypiques, mais à un « système épigénétique » responsable de la morphogénèse et comportant de multiples circuits ou systèmes à boucles (feedbacks) combinant les actions du milieu avec la programmation génétique en une synthèse non prédéterminée et comportant la possibilité de nouvelles « réponses ». Les différences entre cette solution III et la solution I sont donc que les circonstances extérieures peuvent jouer un rôle causal et que le développement de l'organisme n'est pas nécessairement inscrit d'avance dans le génome. Waddington insiste avec force sur le fait que l'ontogenèse ne saurait se réduire à une prédétermination. En règle générale, la formation des organes se déroule selon des canalisations régulières ou « créodes » [1] (avec retour à l'équilibre cinétique ou « homéorhésis » en cas de perturbation), encore que la marche le long de ces créodes suppose de multiples interactions entre l'extérieur et l'activité synthétique des gènes. Mais il peut aussi se produire des déviations par rapport aux créodes, sous l'influence du milieu, et le système épigénétique fournit alors de nouvelles réponses plus ou moins stables (le *maximum* de stabilité étant atteint lorsqu'il y a fixation héréditaire après quelques générations par le processus de l'« assimilation génétique » à base de sélection parmi les diverses réponses phénotypiques).

Dans une telle perspective, où le phénotype est conçu comme une « réponse » du génome aux tensions du milieu, les activités génotypiques et phénotypiques deviennent indissociables (ce qui est d'ailleurs dans la logique du concept de « norme de réaction » propre à la génétique des populations), et le problème de l'anticipation morphogénétique se pose alors en d'autres termes que dans les solutions I et II: à vouloir l'expliquer causalement et sans finalité (ce qui est l'un de nos desseins essentiels), il s'agit en ce cas de faire appel à des informations antérieures pouvant être acquises au cours du développement (comme dans la solution II), tout en attri-

[1] Ce terme dû à Waddington signifie « chemin nécessaire » et désigne la marche du développement de tel ou tel organe ou secteur de l'organisme au cours de l'ontogenèse.

buant une part nécessaire aux « réponses » génotypiques et sans considérer le milieu comme agissant directement à la manière lamarckienne.

Notre intention n'est naturellement pas de choisir entre ces diverses solutions dont le contrôle expérimental demeure fort malaisé même dans les situations les plus favorables. Mais, quelques années d'études en nature (accompagnées il est vrai de nombreux élevages) sur l'adaptation d'un mollusque aquatique *(Limnaea stagnalis)* aux milieux lacustres de la Suisse romande (Piaget 1929 et 1965), nous ont convaincu de la richesse des indices que l'on peut recueillir sur le terrain, et, dans ce cas particulier, l'examen des différentes possibilités de sélection conduisait presque inévitablement à l'hypothèse d'une « assimilation génétique » au sens de Waddington. Dans le cas des anticipations morphogénétiques supposées chez nos *Sedum*, il n'en va pas de même, mais les faits récoltés permettent tout au moins de lier ces anticipations à un processus assez progressif conduisant des séparations se produisant aux niveaux hypogés (racines et rhizomes) à celles qui se produisent sur les rameaux aériens, en passant par l'intermédiaire des tiges et rameaux rampants: il sera alors possible d'interpréter ce processus soit comme un phénomène de transfert au cours du développement (au sens des « transference of functions » de E. H. J. Corner 1958), soit comme une levée progressive d'inhibitions dans l'hypothèse d'une programmation héréditaire totipotente.

Mais si cet examen des réactions dans la nature ne nous permet pas de décider entre les solutions I et III, tout en fournissant de sérieux indices en faveur de la troisième, il nous permet cependant d'écarter la solution II au vu des multiples différences spécifiques et surtout de soumettre à un examen critique les interprétations finalistes dont les modèles cybernétiques contemporains permettent de se passer tout en fournissant une solution causale aux questions fonctionnelles qu'elles soulignent avec raison, en particulier quant aux anticipations.

Bien entendu, il s'agira dans la suite de se livrer à des expériences de laboratoire sur le rôle de la lumière et des périodicités nycthémérales, sur celui de la température et de la dessication, etc. En abordant notre problème nous espérions d'ailleurs que ce mécanisme causal des incitations physicochimiques était déjà débrouillé. Mais ce n'est pas de le connaître qui permettra sans plus de résoudre la question de l'anticipation, car il demeure que n'importe quel agent extérieur à l'organisme — et personne ne songe à en nier la nécessité — peut être interprêté différemment, selon les trois groupes de solutions I-III distinguées précédemment.

Partie I. Analyse des faits

§ 1. *La classification des modes d'insertion et des formes de séparation.*

Nous distinguerons sept types *A-G* différents d'insertion des rameaux secondaires, plus quatre sous-types, (*A* II, etc.), ce qui donne onze variétés dont plusieurs rendent possibles les abscissions que nous appellerons *axillaires*. Puis nous examinerons les possibilités de séparation qui seront dites linéaires et qui intéressent les coupures possibles des tiges principales elles-mêmes ou aussi des rameaux secondaires, mais

pas à leurs points d'insertion. Commençons donc par examiner les modes d'insertion des rameaux secondaires:

Type A I. — Il s'agit d'une insertion du rameau R sur une tige T, sans rétrécissement ni rainure (fig. 1) et ne permettant donc aucune chute de R, sauf en cas de cassure accidentelle (celle-ci ne se produisant alors pas nécessairement au point d'insertion mais n'importe où et ne donnant pas lieu à une coupure nette mais à une déchirure).

Type A II. — Ce type *A* II (fig. 2) ressemble au type *D* (fig. 7) où l'insertion, sans rétrécissement, présente une rainure circulaire, prélude d'une séparation possible. Seulement, en *A* II, il ne s'agit pas de rainure profonde, mais d'une légère rainure intéressant la partie la plus superficielle de l'épiderme. On pourrait donc être tenté de considérer ce type *A* II comme la forme initiale d'un type *D* et ne pas l'en distinguer, et c'est ce que nous avons cru au début. Mais trois raisons imposent cette distinction: 1) le type *A* II s'observe chez des bourgeons ou des rameaux très jeunes qui, en croissant, finissent par présenter le type *A* I et non pas le type *D*; 2) ce type *A* II s'observe, d'autre part, chez des rameaux mieux développés, mais dans le cas d'espèces annuelles dont les rameaux ne tombent pas: après dessication de l'épiderme (vers l'automne quand la plante meurt et qu'il en reste un simple squelette desséché) on s'aperçoit qu'il n'y avait aucune fente mais une rainure superficielle; 3) en cas d'hésitation entre les types *A* II et *D*, une traction progressive suffit en général pour agrandir la fente (D) ou produire une simple déchirure (*A* II).

Ce type *A* II implique donc comme mécanisme opératoire des réductions puis reprises de croissance, ordonnées selon une information bioarchitecturale distincte de celles commandant les types *D* et *E*. Le caractère soit éphémère, soit simplement insuffisant de la rainure range cette solution parmi les hypo-effectives, tandis que les types *B* et *C* constituent en certains cas un acheminement vers *D* et *E-F*.

Type B I. — Il s'agit cette fois d'une adhésion sans rainure circulaire, mais avec rétrécissement (« ret » sur la fig. 3) du rameau R sur l'un de ses côtés (et sans que ce rétrécissement s'accompagne lui-même d'une rainure partielle comme en *C* II). Le rétrécissement en question n'est sans doute pas dû à un étranglement se produisant après ou durant la croissance mais à une dilatation unifaciale due à une croissance

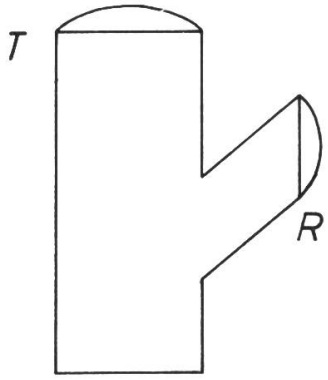

FIG. 1. *A* I

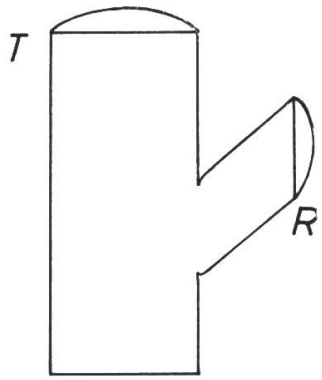

FIG. 2. *A* II

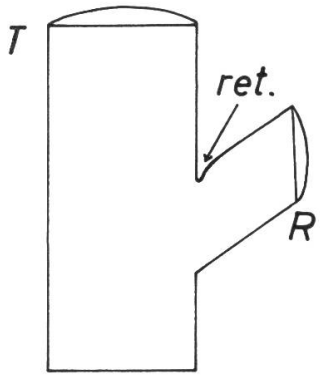

FIG. 3. *B* I

un peu asymétrique. Dans la mesure où il y a étranglement secondaire au sens indiqué, ce type *B* I constituerait par contre une étape dans la direction *B* II et *E*.

Type B II. — En ce cas, l'insertion est caractérisée par un rétrécissement sur tout le tour du rameau en ses zones d'adhésion, mais sans rainure circulaire totale ni partielle (fig. 4*a*). Il s'agit sans doute du résultat d'une dilatation panfaciale au cours de la croissance, mais il arrive aussi que le rétrécissement soit dû à un étranglement augmentant en cours de croissance. Variante possible: le retard dans la dilatation panfaciale conduit à un rameau pseudo-pétiolé (fig. 4*b*).

Type C I. — Avec ce type débutent les rainures partielles n'intéressant que l'une des faces du rameau R (fig. 5), tandis que l'autre face est analogue à ce que présente le type *A*. Il n'y a, d'autre part, ni étranglement ni dilatation unifaciaux, mais il semble néanmoins que l'on se trouve aux débuts d'une morphologie d'abscission.

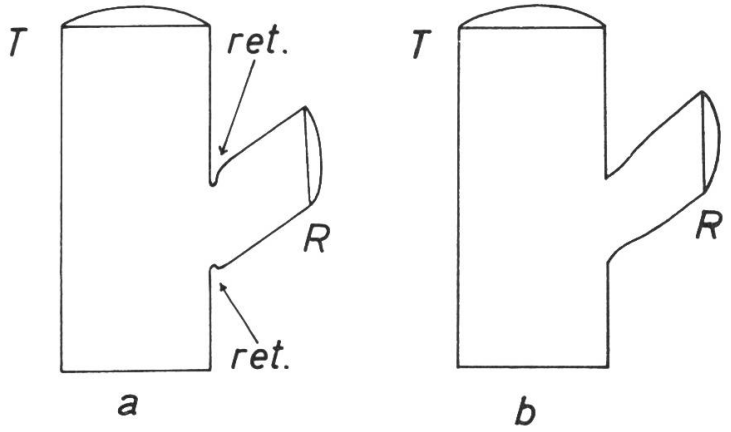

FIG. 4. *B* II

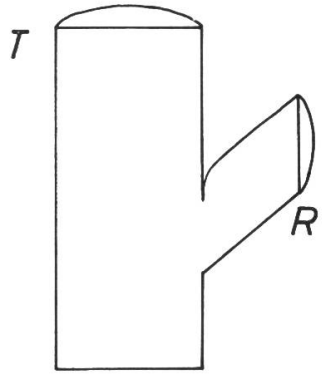

FIG. 5. *C* I

Type C II. — La rainure partielle de *C* I s'accompagne, de plus, d'un rétrécissement dû sans doute en général à une dilatation unifaciale en cours de croissance (fig. 6), mais pouvant aussi être attribué en certains cas à un étranglement partiel secondaire.

Type D. — En ce type il y a rainure circulaire plus ou moins profonde entourant le disque d'adhésion mais sans rétrécissement du rameau R (fig. 7). Lorsque la rainure est suffisamment profonde (dans la direction de l'axe du rameau et non pas de celui de la tige T) il peut se produire une abscission du rameau, et dans ce cas il y a coupure nette sans passer par le type *E*. La solution *D* est donc effective, comparée à *A* II, la rainure étant durable.

Type E I. — Même fente circulaire que *D*, mais avec en plus un rétrécissement [1] panfacial du rameau R, c'est-à-dire que le diamètre de la zone d'adhésion est plus

[1] Nous disons qu'il y a rétrécissement quand la zone d'abscission est globale et large, et rainure ou fente lorsque cette zone est nette et étroite (les deux pouvant donc se cumuler comme en *E*). Ces notions ne sont que macroscopiques et il va de soi qu'il faudra se livrer à cet égard à des analyses histologiques ultérieures.

petit que celui des parties du rameau R qui suivent immédiatement (fig. 8). La question est alors de savoir si le rétrécissement résulte simplement d'une dilatation panfaciale due à la croissance ou d'un étranglement secondaire s'ajoutant à cette dilatation ou survenant en cours de croissance à partir d'une insertion de type *D*. Or, sans contester le rôle de la dilatation, nous avons cru observer en bien des cas un étranglement progressif à partir de modes d'adhésion *D* (sans augmentation du diamètre du rameau).

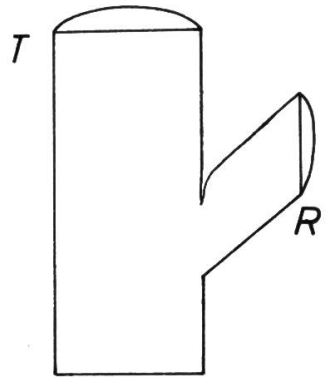

FIG. 6. *C* II

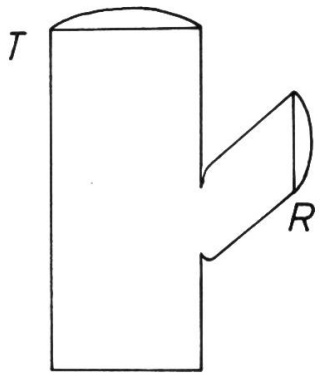

FIG. 7. *D*

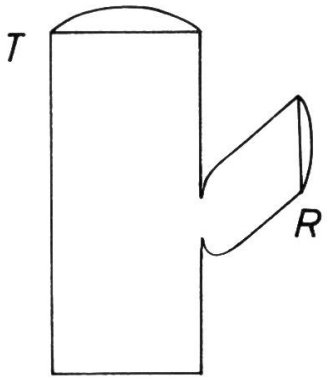

FIG. 8. *E* I

Type E II. — Même structure que *E* I mais avec début de dessication de la partie rétrécie, tandis que dans le cas *E* I la chute éventuelle se produit à l'état frais. Il s'agit donc, pour *E* II d'un simple épiphénomène, mais significatif du point de vue de l'abscission.

Type F. — Même structure que *E* (I ou II) mais la fente s'entrouvre sous la forme d'une coupure partielle. En ce cas le rameau peut tomber au moindre choc mais peut aussi présenter une sorte de flexibilité, par résistance de la partie non coupée qui plie à l'attouchement mais ne casse pas (ce qui constitue l'un des points de départ possibles du type *G*). Les deux modalités *E* et *F* sont donc très voisines et semblent ne se distinguer que par le fait que l'attache vasculaire a été épargnée ou non.

Type G. — Le rameau R ne tient plus à la tige que par une faible surface et se développe en dessous de celle-ci sous la forme d'une excroissance ou gibbosité arrondie pouvant se munir de racines adventives (fig. 10). Ce type *G* peut dériver des types *E* et surtout *F*, mais en certains cas, et surtout près du sol, on peut observer des passages de *A*, *B* ou *C* à *G*, c'est-à-dire que la croissance de la base du rameau en marge de la tige T peut précéder toute fente (cas plus rare mais observable). Cette gibbosité peut être phénotypique (accumulation de sève avec tendance à la rhizogenèse (débordement au voisinage du collet des potentialités radiculaires)). Il peut s'agir aussi d'un épiphénomène surgissant occasionnellement chez divers caryotypes.

Sur les onze types ainsi décrits d'insertion, quelques-uns (*D*, *E*, *F* et *G*) peuvent donner lieu à des abscissions ou séparations que nous appellerons *axillaires* ou *angulaires*, parce qu'elles se produisent au point d'insertion des rameaux et que ceux-ci

forment un angle par rapport à la tige dont ils se détachent. Mais il peut arriver qu'une tige, un rejet rampant ou même un rameau aérien donnent lieu à une séparation ailleurs qu'à leur point d'insertion, ce que nous appellerons alors une séparation *linéaire*: celle-ci aboutit, en effet, à les diviser en deux segments successifs sur une même ligne.

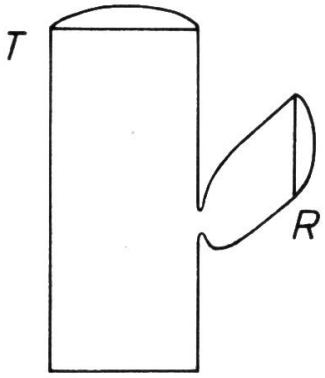

FIG. 9. *F*

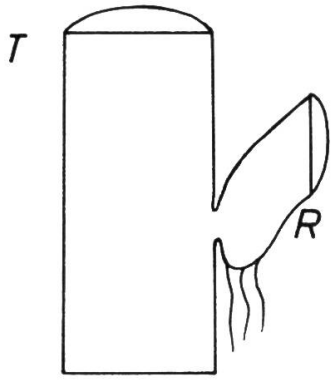

FIG. 10. *G*

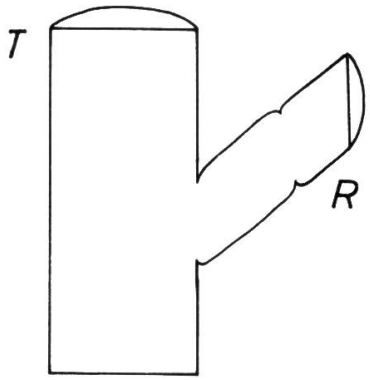

FIG. 11.

Ces séparations linéaires peuvent se produire souvent par simple nécrose en un point quelconque de la tige ou du rameau, auquel cas la partie détachée n'en demeure pas moins vivante et se fixe par des racines adventives peu après sa chute sur le sol. En d'autres cas, au contraire, la tige, le rejet ou le rameau présentent, ailleurs qu'en leur point d'insertion, des étranglements, des rainures circulaires ou même des fentes qui peuvent aboutir à des abscissions nettes (voir la fig. 11). Il est alors remarquable que ces ébauches de séparation prennent des formes comparables à chacun des types d'insertion décrits de *B* à *G* (le type *A* n'ayant alors plus de signification puisqu'il correspond à une tige dépourvue de telles segmentations): le phénomène est particulièrement net chez les espèces chinoises *Sedum sarmentosum*, *lineare*, etc. (voir § 13).

Il convient d'ailleurs de distinguer avec soin ces processus relatifs à des « segmentations de séparation » de ce que nous appellerons les « segmentations de croissance » caractérisées par la présence de rainures circulaires analogues au type *A* II) situées aux points d'insertion des feuilles et marquant simplement les étapes d'une croissance par paliers, comme chez le *Sedum spurium* (ce qui n'exclut d'ailleurs pas des séparations sur ces points).

Notons encore que normalement les tiges principales ne chutent pas (sauf dans le cas des tiges annuelles des sections *Rhodiola* et *Telephium*, mais sans aucun rapport avec la reproduction végétative et par simple dessication autumnale). Par contre, en certaines espèces comme les *Sedum lineare* et *sarmentosum* déjà mentionnés (surtout *lineare*), il arrive que les tiges principales se séparent à leur point d'insertion, celle-ci ayant alors pris des formes *E* et *F* (rarement *D*). Mais ce sont là des cas exceptionnels, où l'on peut employer l'expression de « séparations semi-axillaires » (mais que nous allons retrouver à propos des racines).

Les modes d'insertion que nous venons de décrire (types *A* I à *G*) sont relatifs aux rameaux stériles émanant soit des tiges dressées soit des rejets rampants (= tiges ou rameaux demeurant plus ou moins couchés sur le sol et y plongeant fréquemment des racines adventives). Les rameaux florifères sont assez généralement fixés selon le mode d'insertion *A* I, mais nous verrons à l'occasion quelques exceptions relevant des autres types, sauf *F* et *G*.

Quant aux appareils souterrains (racines, rhizomes, stolons hypogés [1]), on verra dès le paragraphe 2 l'importance que peut avoir pour notre problème de l'anticipation morphogénétique le fait qu'ils présentent également des abscissions, et même fréquentes. Il importe donc de dire encore en quelques mots en quoi consistent les modes d'insertion que l'on observe à ce niveau hypogé, qu'il s'agisse des ramifications de racines par rapport à la racine principale, des branches de rhizomes ou de l'insertion des stolons.

Notons d'abord que les séparations au niveau hypogé sont fréquemment de forme « linéaire »: ce peut être en particulier le cas des stolons souterrains se séparant sur leur parcours soit par nécrose, soit aussi par coupures nettes (analogues à celles qui résultent des formes *D* ou *E* d'insertion). Mais ce peut être aussi le cas des racines tubéreuses du groupe *Telephium* (voir la fig. 12 sous J et S) ou du groupe *Aizoon*, etc.

En second lieu, on observe souvent, notamment dans le cas à nouveau des racines de *Telephium*, des séparations que nous appellerons « intermédiaires », parce qu'elles intéressent des éléments primaires et non pas secondaires (grosses racines et non pas rameaux radiculaires) et qu'elles se produisent néanmoins à leur point d'origine et non pas le long du parcours comme les séparations linéaires (voir par exemple la fig. 12*a* en S′ et 12*b*).

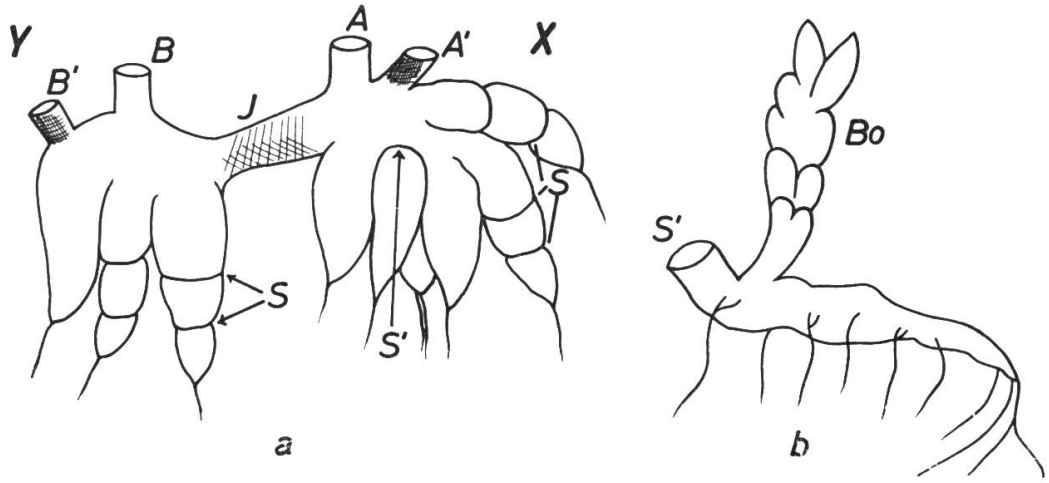

FIG. 12.

[1] Certains auteurs réservent le terme de stolons à ceux qui sont rampants. D'autres parlent aussi de stolons souterrains. On nous permettra de suivre cet usage, commode en particulier dans le cas du *Sedum crassipes* Wall., où ces stolons peuvent être fort longs et branchus (voir la fig. 21 du mémoire bien connu de Praeger sur les *Sedum* en 1921).

Pour ce qui est maintenant des éléments secondaires (ramifications de racines, de rhizomes ou de stolons souterrains), on retrouve au niveau hypogé les onze types d'insertion *A* I à *G*, sauf peut-être *A* II, ainsi que les séparations axillaires pouvant résulter des types *D*, *E* et *F*, *G*. Il est malheureusement moins facile de fournir des statistiques de leurs fréquences que ce n'est le cas pour les rameaux aériens (rampants ou issus de tiges dressées), aussi ne possédons-nous que des observations occasionnelles. Si les modes *A* I d'insertion semblent prédominer dans tous les groupes, les types *D* et *E* se rencontrent également chez toutes les espèces vivaces, mais pas chez les annuelles.

Un processus spécial aux racines doit être en outre mentionné ici, bien qu'il se retrouve parfois au niveau du sol chez les espèces à abondants rejets rampants comme le *Sedum acre:* c'est celui des « travées » (voir les fig. 22 à 25), en fonction duquel une ramification ne se détache pas, ou pas immédiatement, d'un élément principal, mais s'enracine pour son compte et développe ses propres ramifications. En ce cas l'individu naissant demeure relié à la plante-mère par une sorte de courte travée, qui peut subsister longtemps ou se séparer après que son insertion ait pris des formes *D* ou *E*.

§ 2. *Classification des catégories de* Sedum *selon la distribution des modes d'insertion.*

Il existe de nombreux *Sedum* qui ne présentent pas de rameaux secondaires stériles (par exemple *S. roseum*, *telephium*, *Ellacombianum*, etc.). Il en est d'autres qui n'en fournissent qu'à partir de stolons souterrains ou à partir des rejets rampant sur le sol, mais sans (ou presque sans) production des rameaux que nous appellerons « strictement aériens », c'est-à-dire dont le point d'insertion n'aurait plus aucun contact ou voisinage avec le sol. On pourrait donc être tenté de ne s'occuper que du problème de ces rameaux aériens et nous avons commencé ainsi, en considérant par hypothèse les processus souterrains comme relevant d'un autre domaine (du type « bulbilles », etc.). Mais si l'on cherche à expliquer sans finalisme les anticipations éventuelles se produisant au niveau aérien, ce qui est notre intention, il est indispensable de déterminer les « informations » reçues par la plante sur les autres paliers, autrement dit d'observer les processus réactionnels de séparation aux niveaux des racines et rhizomes, des stolons souterrains, des rejets rampants et des rameaux aériens: il n'est pas exclu, en effet, qu'un même « schème » de réaction se retrouve par transfert d'un palier à un autre, et que ce schème, se constituant par successions causales simples (donc sans « anticipations ») aux niveaux inférieurs, puisse devenir anticipateur aux niveaux aériens par simple court-circuitage, c'est-à-dire par mise en relations directes entre tel chaînon et tel autre de l'enchaînement initial, chaînons reliés en fait par des liaisons antérieurement successives mais désormais englobées simultanément dans l'organisation interne du schème lui-même.

C'est donc l'ensemble des processus de séparations qu'il s'agit de considérer d'abord, quitte à insister ultérieurement surtout sur le problème des rameaux aériens. En classant les *Sedum* d'un tel point de vue général nous obtenons sept catégories

(et quelques sous-catégories), dont quelques-unes correspondent à de grandes sections naturelles du genre *Sedum*, mais dont d'autres chevauchent de façon capricieuse et d'autant plus instructive sur les frontières des sections ou sous-genres « naturels ».

Mais il convient d'insister fortement sur le fait que, en proposant ces catégories fondées sur les types d'insertion *A-G* et sur les modes de séparation axillaire ou linéaire, nous ne poursuivons aucun but taxinomique et ne cherchons qu'à construire un instrument utile pour la solution de notre problème d'anticipation morphogénétique. Sans doute ces caractères d'insertion et de séparation ont-ils été négligés par les systématiciens et il se peut que ceux-ci puissent les utiliser dans le cas de certaines espèces où ils sont relativement stables. Mais tel n'est pas le cas général et plusieurs autres espèces peuvent changer de catégorie en changeant de milieu. Trois sortes de considérations empêchent d'attribuer à la classification qui va suivre une valeur proprement taxinomique, ce qui n'exclut pas son utilité en vue du but limité que nous poursuivons:

1. La constance des caractères invoqués n'est que relative en certains cas du point de vue des espèces et même des individus: une même espèce peut changer de catégorie en changeant de milieu et aussi une variété (par exemple la var. *ibericum* pour le *Sedum spurium*) peut appartenir à une autre catégorie que le type de l'espèce.

2. Les catégories indiquées sont en partie indépendantes de la phylogénie pour autant qu'on la connaît: si les deux premières catégories correspondent en gros à des espèces plus « primitives », on ne saurait parler de filiation claire dans le cas des catégories IV à VII.

3. Un problème non encore résolu demeure celui des relations possibles entre les caractères indiqués et les époques du cycle vital et surtout entre eux et les vitesses de croissances. Nous n'avons pu observer aucune relation nette ou constante entre les fréquences des types d'insertion et les saisons ou dates d'observation et ne pourrions même pas dire si les séparations axillaires sont plus ou moins précoces ou tardives que les séparations linéaires (on observe les deux à toute saison), mais il est clair qu'il subsiste là de grands problèmes, relatifs aux rythmes de croissance de la plante en son ensemble ou de telle région particulière (rameaux stériles), d'autant plus qu'on sait qu'un même rameau peut ne pas en être au même stade de croissance (photostade, etc.) en ses segments proximal et distal.

Cela dit, voici donc les sept catégories de *Sedum* que nous distinguerons quant à leurs modes de séparations:

Catégorie I: pas de rameaux stériles ni de stolons (aériens ou souterrains).

Ce sont par exemple quelques membres des sections *Rhodiola* et *Telephium* ou encore *Aizoon*. Les séparations ne se feront donc qu'au niveau des racines et des rhizomes, sauf quelques cas exceptionnels de chute de bourgeons axillaires (s'orientant ainsi vers la catégorie VI). Nous distinguerons deux sous-catégories:

Sous-catégorie I A: séparations purement linéaires ou intermédiaires

Sous-catégorie I B: séparations linéaires et axillaires.

Une attention spéciale devra être portée sur l'apparition des séparations axillaires au niveau des racines, qui sont de nature à éclairer les processus analogues au niveau des rejets rampants puis des rameaux aériens au sens strict.

Catégorie II: Stolons souterrains avec début de rejets rampants [1].

Il s'agit encore de quelques *Sedum* des sections *Rhodiola*, *Telephium* et *Aizoon*. Deux sous-catégories:

Sous-catégorie II A: stolons souterrains.

Sous-catégorie II B: stolons et rameaux souterrains, débuts des rejets rampants. Dans ces deux cas on observe des séparations linéaires et (plus rarement) axillaires.

Catégorie III: pas de rameaux stériles ni de stolons, mais abondance de rameaux secondaires (et tertiaires, etc.).

Il s'agit des espèces annuelles, qui présentent en général un grand nombre de rameaux secondaires, tous susceptibles de devenir florifères. En principe la reproduction de ces *Sedum* est exclusivement sexuée, d'où l'intérêt d'examiner le mode d'insertion de leurs rameaux secondaires et de le comparer à celui des rameaux stériles ainsi que des tiges ou rameaux florifères des espèces vivaces. Mais il importe surtout d'examiner le résultat des rares chutes accidentelles et, encore de plus près, celui des variations orientées vers l'état pérennant (ce qui s'observe chez les *Sedum hispanicum*, *cepaea*, *atratum*, etc.).

Catégorie IV: rameaux stériles mais peu de séparations axillaires.

Une trentaine d'espèces sont à classer ici, dont les rameaux secondaires ne se détachent en général pas, sauf à l'état de bourgeons, et où il est intéressant de vérifier que prédomine chez elles le mode d'insertion *A*.

Sous-catégorie IV A: peu ou pas de séparations linéaires (espèces ligneuses ou subligneuses).

Sous-catégorie IV B: augmentation des séparations linéaires et quelques séparations axillaires.

Un certain nombre d'espèces (*S. moranense*, *cupressoïdes*, *acre*, etc.), présentent peu de chutes de rameaux stériles et une grande fréquence des modes d'insertion *A-B* et de séparations linéaires.

Catégorie V: Rameaux stériles et rejets radicants, avec représentation moyenne des séparations linéaires et axillaires.

Ici se place un grand nombre d'espèces dont les insertions de type *A-B* sont en moyenne de 25 à 70% et celles de type *D-F* de 30 à 75%.

Sous-catégorie V A: plus d'insertions de forme D que de E-F.

Sous-catégorie V B: plus d'insertions de type E-F que de D.

Catégorie VI: renforcement des deux systèmes de séparation linéaire et axillaire.

Environ 80-90% d'insertions de type *D-F* contre 10-15% de type *A-B*. La chute des rameaux secondaires devient très fréquente et les séparations linéaires sont également abondantes. De ce dernier point de vue, on peut distinguer:

---

[1] Nous appellerons « rejets rampants » les tiges couchées (sur les trois quarts au moins de leur longueur) et radicantes, par opposition aux stolons souterrains et aux tiges dressées; ces rejets portent des rameaux dressés ou pouvant demeurer eux-mêmes rampants sur une partie de leur longueur.

Sous-catégorie VI A: tiges non segmentées systématiquement.
Sous-catégorie VI B: segmentation plus ou moins régulière des tiges favorisant les séparations linéaires (*S. sarmentosum*, *lineare*, *dasyphyllum*, etc.).

Catégorie VII: prédominance des séparations axillaires et chutes systématiques des rameaux stériles.

C'est le cas (avec VI *B*) où semble se produire l'anticipation la plus nette de la chute des rameaux stériles par prédominance massive des modes d'insertion de types *D-F*, mais il s'agit cette fois de rameaux strictement aériens (sans contact avec le sol) et non plus en partie rampants comme dans la sous-catégorie VI *B*.

§ 3. *La catégorie I: ni rameaux stériles, ni stolons. Sous-catégorie I A: séparations linéaires et intermédiaires.*

α. — A considérer d'abord les quelques *Sedum* sect. *Rhodiola* de ce groupe (nous avons observé à cet égard les *Sedum roseum* (L.) Scop., *heterodontum* Hook. et Thoms., *elongatum* Wall. non Ledeb., *kirilowii* Reg., qui ont des rhizomes et des racines charnus ou tubéreux) on relèvera deux sortes de faits:

1. Les tiges, qui n'ont pas de rameaux stériles, ne se séparent pas tant qu'elles sont bien en vie. Par contre, une fois sèches ou en voie de dessication, elles peuvent se détacher à leur base avec une coupure nette, mais c'est là une abscission (peut-être comparable, du moins fonctionnellement, à celle qui caractérise la chute des feuilles caduques) sans signification du point de vue de la reproduction végétative. En replantant de telles tiges encore vertes, nous n'avons pas obtenu de nouveau départ de croissance, tandis qu'un bouturage d'une tige de *Sedum telephium* peut réussir.

2. Les rhizomes et racines peuvent être sectionnés à volonté sans périr et chaque tige accompagnée d'un fragment de rhizome repart facilement. De tels sectionnements se produisent spontanément lorsque les souches deviennent assez grosses pour se répartir en masses dissociables. Mais il ne s'agit alors que de dessication ou de nécrose partielle des zones intermédiaires, sans production de stolons proprement dits (les bourgeons se prolongent directement en nouvelles tiges) ni surtout de « travées » au sens où nous prendrons ce terme dès la sous-catégorie I *B*.

β. — Parmi les membres de la série *Telephium* (« groupe » *Eutelephia*), à situer dans cet ensemble I *A*, nous avons étudié les *Sedum telephium* L. (y compris les *Sedum maximum* Sut., *fabaria* Koch, *purpureum* Link), *alboroseum* Bak., *parvistamineum* Petrov, *spectabile* Bor., *pseudospectabile* Praeg., etc.:

1. Les racines, qui sont tubéreuses, donnent lieu à des séparations fréquentes, mais sur un mode linéaire ou intermédiaire. Par exemple, la fig. 12*a* représente une racine de *S. maximum* dont sortent les deux tiges annuelles A et B. Les tiges de l'année précédente A′ et B′ émanent de tubercules pouvant rester en partie vivants ou se nécrosant. Les tubercules se multiplient soit à partir d'un centre commun, soit les uns à partir des autres, ce qui peut conduire à la formation d'un nouvel ensemble (ici Y à partir de X). En ce cas le tubercule de jointure J finit par se nécroser, d'où une nouvelle plante séparée (en des cas plus avancés on observe des cassures achevées,

mais irrégulières en Y comme en X). Il s'y ajoute que les tubercules sont souvent formés de segments successifs dont les frontières profondément creusées peuvent donner lieu à des séparations (voir en S) qui sont, en ce cas encore, linéaires. Enfin, il arrive qu'un tubercule se fende [1] progressivement en son point d'adhésion, ce qui est figuré en S′ sur la partie I de la figure 12 (ces fentes avec rétrécissement semblent alors annoncer les formes d'insertion E des rameaux secondaires dans les catégories VI-VII). Il s'agit (dans ce cas des tubercules de *S. telephium*) d'un mode de séparation que nous appelons « intermédiaire », puisqu'il concerne un élément primaire et non secondaire et qu'il y a séparation au point d'origine et non pas en cours de trajet. La partie *b* de la figure 12 représente le tubercule qui était déjà presque séparé en S′ sur ce mode intermédiaire et qui a poussé un bourgeon Bo prêt à donner une nouvelle plante.

2. Les tiges, qui sont sans rameaux stériles, ne se séparent pas spontanément, pas plus que les rameaux florifères, mais les unes comme les autres peuvent être bouturées: nous avons obtenu, par exemple, un *S. fabaria* normal à partir d'une tige sans aucun fragment de racine, et un *S. maximum* à partir d'une tige cassée.

3. Par contre, il existe chez les *Sedum verticillatum* L. et *viviparum* Max. (que Fröderström considère comme des sous-espèces du *S. telephium*), au niveau des feuilles supérieures ainsi que des bractées, de petits bourgeons axillaires qui peuvent se séparer et donner de nouvelles plantes. Un tel phénomène, qui constitue un début de séparation axillaire, mais au niveau des seuls bourgeons, est d'un grand intérêt parce qu'il paraît surgir *ex abrupto*, contrairement aux chutes des rameaux secondaires dont nous parlerons à propos des catégories IV à VII et qui semblent préparées par bien d'autres modes de séparations. Mais l'observation fortuite d'une population de *Sedum telephium* exceptionnellement porteurs de rameaux secondaires stériles nous fournira l'exemple d'une série d'intermédiaires possibles à cet égard (voir *Remarque* à la fin de ce § 3).

4. La question se pose, d'autre part, de savoir si les rameaux florifères sont eux-mêmes susceptibles de fournir une nouvelle plante s'ils sont séparés accidentellement, sans un bouturage artificiel et soigneux. Le hasard nous a servi sur ce point. En déterrant avec soin, pour explorer la motte environnante, un *Sedum maximum* à Neuwerk (Haut-Valais à 1250 m) nous avons trouvé un rameau florifère R (fig. 13) reconnaissable à sa section inférieure oblique S, cassé au sommet mais muni d'un petit bourgeon B à la base et de trois tubercules naissants (le rameau avait 3 cm et les tubercules 8 à 10 mm). Cette observation est instructive à la fois quant à la formation des bourgeons des espèces vivipares de la série *Telephium* et quant aux possibilités de séparation que pourraient présenter les rameaux florifères en général s'ils n'étaient pas affectés à d'autres fonctions (dans le cas particulier la séparation était naturellement accidentelle: choc, intervention d'une chèvre broutant l'inflorescence, etc.).

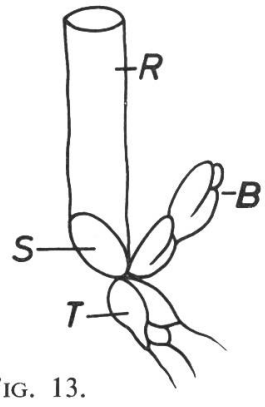

FIG. 13.

[1] Selon une fente transversale circulaire (cf. les modes *D-F* de séparation) et naturellement pas longitudinale.

γ. — On peut classer aussi en cette sous-catégorie I *A* le *Sedum sieboldii* Sweet (que Fröderström rattache au *S. alboroseum*, pour cette raison discutable qu'on ne l'aurait plus trouvé depuis plus d'un siècle dans la nature, au Japon). Cette espèce sans rameaux stériles ne présente que des tiges annuelles, souvent rampantes mais non radicantes (sauf exceptions toujours possibles). Par contre les racines donnent lieu aux mêmes séparations linéaires et intermédiaires que les espèces précédentes et l'on note parfois de petits bourgeons naissants sur les tiges florifères en dessication. Quant aux rameaux florifères, nous en avons détaché dix, dont sept avec de petites feuilles et trois sans feuilles (toutes avec boutons naissants): les dix ont donné des plantes normales après avoir été repiqués.

Il en est encore ainsi du *S. tatarinowii* Max., dont nous avons replanté avec succès des tiges ou des rameaux florifères [1].

Remarque sur une variation du Sedum telephium *L.*

Les espèces de cette catégorie I*A* sont des hémicryptophytes dont le grand développement des parties hypogées compense le caractère annuel des tiges et l'absence de rameaux secondaires. Une telle structure correspond en général à une adaptation au froid ou à la sécheresse. Or, nous avons trouvé en hiver 1964 une station de *S. telephium* (proche de *maximum*) dans la Calanque de Port-d'Alon (entre La Ciotat et Bandol, près de Marseille), dont les tiges et les feuilles restaient en pleine croissance sous les arbres à 2-3 mètres de l'eau [2] et à l'abri du gel. Cette variation locale mérite une analyse, car elle s'est accompagnée d'une production, non pas générale, mais relativement abondante de rameaux secondaires et même tertiaires alors que les espèces du groupe du *S. telephium* n'en présentent jamais normalement. Il y a donc là une occasion d'examiner de près, à propos d'une production exceptionnelle de rameaux secondaires stériles, la probabilité d'un transfert des formes d'insertion à partir des racines ou rhizomes jusqu'aux régions épigées et strictement aériennes de la plante.

1. Le premier point à noter est la plasticité des racines et rhizomes. L'ensemble est analogue à ce que l'on a déjà vu chez le *S. telephium* de Genève (fig. 12*a*), mais à côté des éléments en forme de carottes on en observe de deux autres formes (dont le premier s'observe aussi chez le *S. fabaria*):

a) De petits tubercules serrés les uns contre les autres (cf. fig. 15) ou poussant isolément en un endroit quelconque des tiges souterraines (voir fig. 14*a*) Tu1 et Tu2). Les adhésions de ces tubercules sont de formes *B*II et surtout *E*, ce qui favorise leur séparation. Effectivement nous en avons trouvé un certain nombre qui étaient spontanément et fraîchement

---

[1] Il peut être intéressant de noter à cet égard que si, chez la plupart des *Sedum* (notamment de catégories VI et VII) les insertions des rameaux florifères sont uniformément de type *A* (et presque uniformément chez les *S. telephium*, *fabaria* et *spectabile*), on trouve par contre chez le *S. sieboldii* (dans 27 cas sur 50) des insertions ressemblant à la forme *D* et même (dans 3 cas sur 50) à la forme *E*I. Il en est de même chez le *S. tatarinowii* (21 cas et 4 de *D* ou *E* apparents sur 73) et dans une proportion égale ou plus faible chez les *S. cauticolum* et *ewersii*. Mais, à considérer le squelette de l'inflorescence une fois que celle-ci est desséchée, on constate qu'aucun rameau florifère n'est tombé. Ces formes d'apparence *D* et *E* sont donc comparables à ce que nous verrons (mais à proportions beaucoup moindres) chez les espèces annuelles du paragraphe 7 où des types d'insertion d'apparence *D* sont en réalité plus proches de *A*II, la fente rainure ne concernant que la partie superficielle des tissus.

[2] Ce fait est à noter avec soin car on sait depuis les observations de Hulten et de Harry Smith que le *S. verticillatum* croît à l'ombre et près de l'eau et n'est plus de forme typique dans les endroits secs.

séparés (fig. 14*b*), tandis que d'autres se séparaient sous une légère pression. Il y a donc là un début de séparation proprement axillaire au niveau hypogé.

On observe aussi naturellement des séparations « intermédiaires » d'éléments primaires en formes de carottes, analogues à la figure 12 sous *b*.

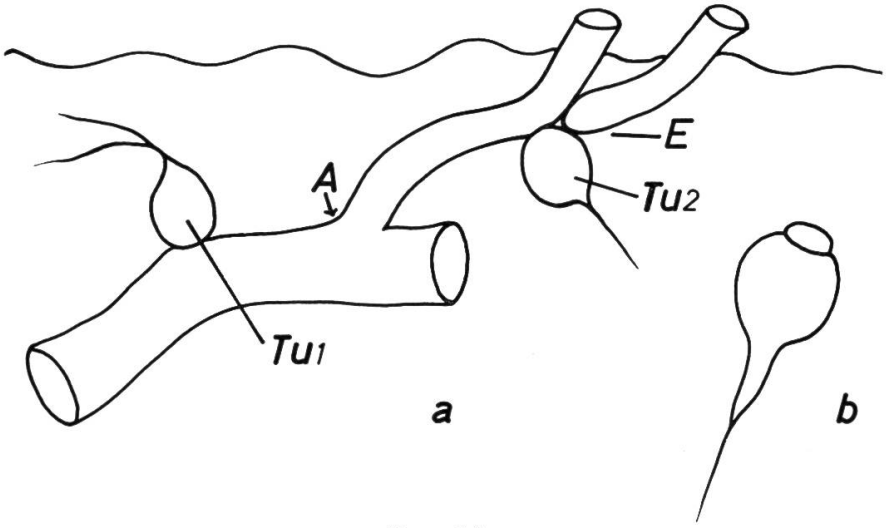

FIG. 14.

b) D'autre part, les éléments napiformes peuvent se prolonger en une racine fibreuse horizontale, analogue à ce que l'on voit en J sur la figure 12*a*, mais beaucoup plus longue (8-10 cm environ), et s'ouvrant parfois à son extrêmité libre (en O) par dissociation de la gaine épidermique et du cylindre intérieur et donnant naissance à une nouvelle souche (fig. 15). Ce processus observé sur plusieurs exemplaires constitue un début de formation de stolons souterrains.

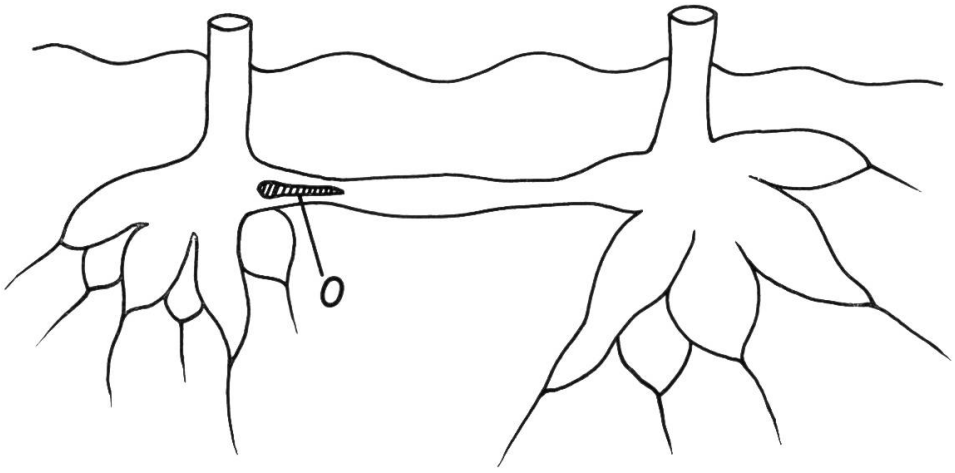

FIG. 15.

2. Il faut noter en second lieu que, contrairement aux usages habituels de cette espèce et des autres représentants de la série *Telephium* (*Eutelephia*), on trouve sur ces exemplaires de Port-d'Alon des rameaux secondaires poussant en nombres variables sur les tiges souter-

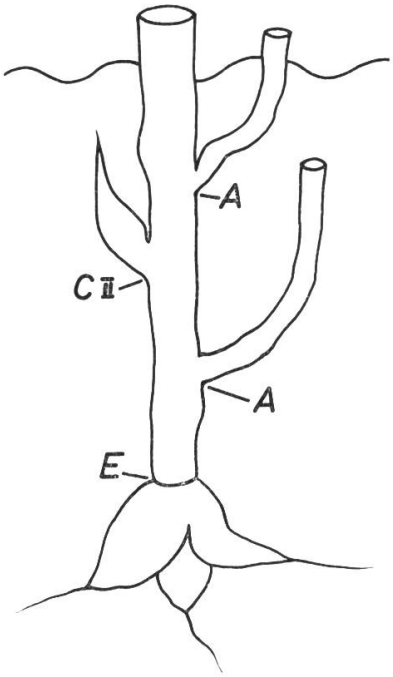

FIG. 16.

raines. On en voit trois sur la figure 16, dont deux de formes d'insertion *A*, un de forme *E*. En d'autres cas ces rameaux secondaires souterrains sont insérés sous une forme *D* ou *E* et nous en avons rencontré un qui s'était séparé spontanément.

3. A relever encore un cas de « travée » (voir plus loin § 4 catégorie I *B*) mais qui paraît assez exceptionnel.

4. Si l'on en vient maintenant aux tiges aériennes, on remarque d'abord un processus de transfert net dû simplement au caractère plus ou moins pérennant qu'acquièrent ces tiges en cette station du Port-d'Alon. Il arrive fréquemment, en effet, qu'au niveau du sol elles se présentent sous la forme d'un trio (fig. 17), avec une insertion du type *A*. Or, en continuant de pousser, la tige principale déplace le trio à 2-3 cm du sol (fig. 18) avec des insertions des types *E* et *A*. Il en résulte que quand la poussée continue on trouve fréquemment à une hauteur quelconque (7-10 cm) le même dispositif, mais en général avec nécrose ou chute du rameau médian sous l'effet de la croissance privilégiée des deux latéraux (fig. 19, où ces deux rameaux secondaires sont insérés selon le mode *B* II, l'un tendant à la forme *E*).

5. D'autre part, on observe un certain nombre de rameaux secondaires croissant comme sur la figure 16, mais dans les régions aériennes de la plante jusqu'à 10 à 12 cm du sol. Ces rameaux stériles ne sont pas fréquents, mais sont représentés sur le tiers ou le quart des individus récoltés. Leurs modes d'insertion varient entre *A*, *B* II, *C*, *D* et *E* (surtout *A*, *B* II et *D*) et nous avons recueilli un rameau spontanément détaché (type *D*), de 6 cm de long, portant 8 petites feuilles et poussant déjà des radicelles dans le sol. Un individu privilégié portait 4 rameaux secondaires et 3 rameaux tertiaires (d'insertions *A* et *E*).

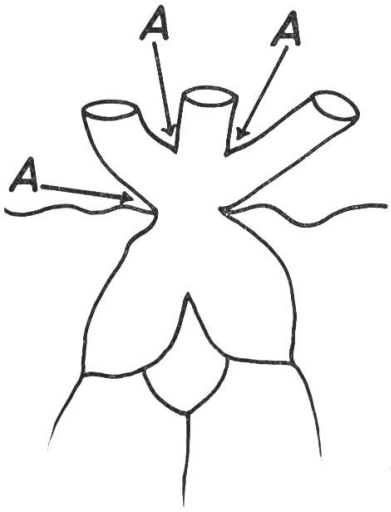

FIG. 17.

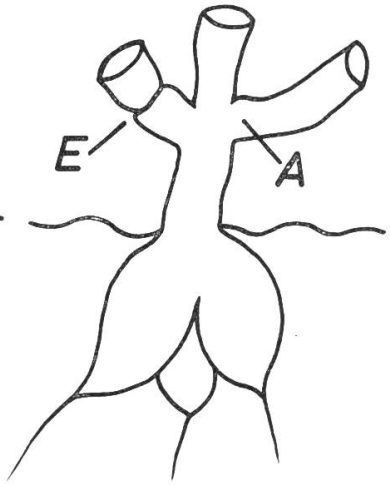

FIG. 18.

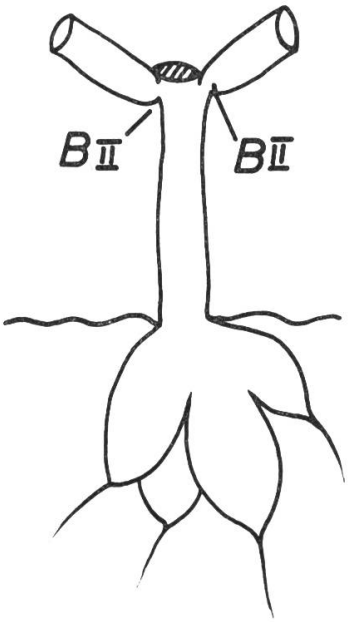

FIG. 19.

6. Quant aux tiges primaires elles-mêmes, deux faits sont à noter, qui différencient également ces exemplaires du Port-d'Alon de ceux des individus ordinaires. Le premier est la présence de quelques segmentations irrégulières pouvant exceptionnellement donner lieu à des cassures linéaires: ces segmentations sont de type *D* et parfois *E*.

Ce second fait notable est la possibilité, lorsqu'une branche trop lourde retombe sur le sol et surtout lorsqu'une demi-cassure s'est produite à une segmentation, que la partie distale touchant le sol produise suffisamment de racines adventives pour que se constitue une nouvelle plante: on a, en ce cas une esquisse de formation de stolon épigé, de même que l'on a vu (sous 1, *b*) un début de stolon souterrain.

7. Il est en outre à noter, mais ceci n'est pas spécial aux exemplaires de Port-d'Alon, une production systématique de bourgeons détachables sur les tiges principales cassées, tombées sur le sol et en voie de dessication. Nous avons ainsi relevé, sur deux tiges cassées, 8 bourgeons dont les modes d'adhésion étaient de formes *D* et *E*, plus 3 (*E*II) tombés spontanément. Sur nos exemplaires de Genève nous avons noté de même, au mois de janvier, de tels bourgeons sur une ou deux tiges florifères nécrosées (mais nullement sur toutes) et cela jusque dans la région de l'inflorescence, pendant que les bourgeons habituels demeuraient en état d'hibernation au niveau du sol comme c'est le cas chez tous les membres de la série *Telephium*. Cette montée des bourgeons le long des tiges florifères et leur multiplication dans le cas des exemplaires de Port-d'Alon, par ailleurs porteurs de rameaux stériles exceptionnels pour cette espèce, sont de nature à faire comprendre la formation de tels bourgeons chez les *S. viviparum* et *verticillatum*. La comparaison s'impose d'autant plus que, exactement 8 jours après que les bourgeons de Port-d'Alon aient été mis en pot à Genève, l'un d'entre eux dont les dimensions avaient quadruplé en ce court laps de temps (comme huit des dix autres d'ailleurs) avait déjà produit à l'insertion de ses feuilles inférieures deux sous-bourgeons (voir B sur la fig. 20), de mêmes taille et forme que ceux du *S. viviparum*.

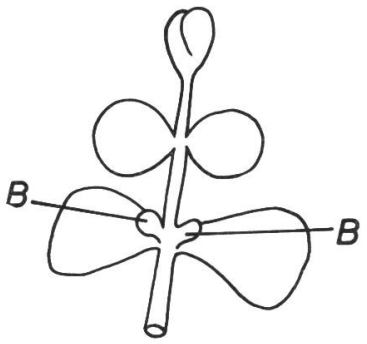

FIG. 20.

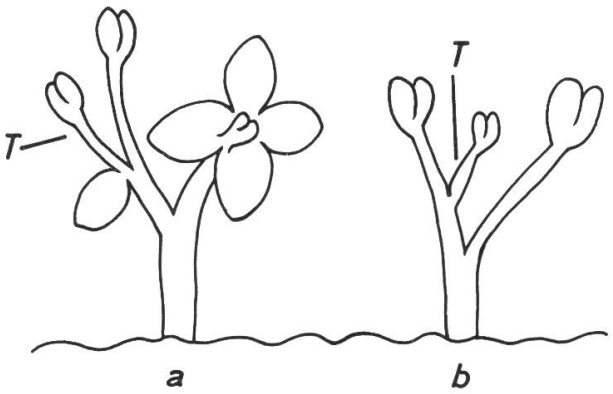

FIG. 21.

8. Relevons enfin le fait suivant. Pendant que le bourgeon précédent poussait deux sous-bourgeons, quoiqu'il n'atteignît pas lui-même plus de 2 cm de haut, deux autres bourgeons fournissaient déjà, 12 jours après avoir été repiqués, des rameaux secondaires bien visibles (fig. 21). L'un de ces bourgeons, de 2 cm également, a présenté un rameau de dimensions analogues déjà pourvu d'un rameau tertiaire T (fig. 21 sous *a*). Le second bourgeon (sous *b*) n'atteignant pas plus de 1 cm en tout s'est dissocié en deux tiges secondaires dont l'une porte à son tour un petit rameau tertiaire T de 2 mm et de forme d'adhésion *C*I (fente d'un côté) !

Au total nous avons relevé ainsi la présence de 51 rameaux aériens secondaires et tertiaires, dont la distribution est de 32 *A*I, 4 *B*II, 2 *C*I, 1 *C*II, 3 *D* et 10 *E*I, soit 69% d'insertions *A-B* et 25% de *D-E*, ce qui fait passer cette variation du *S. telephium* de la catégorie I*A* à une situation intermédiaire entre les catégories IV*A* et V*B*. On remarque en particulier l'excès des insertions *E* par rapport aux *D*, ce qui est contraire à ce que nous verrons des catégories IV*A* et *B* et V*A* et ce qui s'explique sans doute par l'abondance des resserrements de formes *B*II et *E* au niveau de la souche.

Par contre la génération suivante, élevée à Genève et au Valais (une vingtaine de gros individus normaux), n'a plus fourni de rameaux secondaires, sauf un individu dont une très grosse tige semble s'être conservée sous 2 m de neige (à 1600 m, dans un creux) et s'est couverte, tôt après la fonte (en mai) de 9 rameaux secondaires, 3 tertiaires et de 19 bulbilles.

De manière générale l'ensemble de ces réactions exceptionnelles et surprenantes des *S. telephium* de Port-d'Alon semble fournir un exemple assez direct de transfert des processus hypogés aux processus épigés et même strictement aériens, en ce qui concerne simultanément la production de rameaux secondaires et même tertiaires et leurs modes de séparation devenant immédiatement analogues à ceux qui sont déjà courants, en ce groupe *Telephium* au niveau des éléments souterrains.

Notons enfin que, ayant mis dans un bocal transparent et plein d'eau une tige de 25 cm de ce *S. telephium* du Port-d'Alon, nous avons obtenu (à 2, 5, 9 et 14 cm de la hauteur) la production de rameaux secondaires de 2 à 10 cm de long dont plusieurs portaient des rameaux tertiaires et avec d'abondantes racines adventives se développant dans l'eau. La même expérience a donné le même résultat sur des *S. telephium* de Genève [1] et sur des *S. spectabile* (les rameaux secondaires et tertiaires ayant en ce cas poussé le long d'une tige de 38 cm mais en dessus de la surface de l'eau).

§ 4. *La catégorie I (suite). Sous-catégorie I B: séparations linéaires et axillaires.*

Avec ceux des *Sedum* de la section *Aizoon* qui appartiennent à la sous-catégorie I *B* nous assistons à une transformation essentielle pour la solution de notre problème: bien que ne présentant ni rameaux stériles ni stolons au sens strict, ces espèces produisent au niveau de la racine, une première forme de séparation axillaire dont on constatera les généralisations dans la suite (et qui n'exclut naturellement en rien la persistance des séparations linéaires examinées au § 3).

Pour décrire ce processus, schématisons d'abord ce que nous avons observé sur de nombreux *S. aizoon* L., *maximowiczii* Reg., *kamtschaticum* Fisch. et Mey., *ellacombianum* Praeg., *selskianum* Reg. et Maack (le vrai, à feuilles étroites et velues [2] et non pas ceux que l'on trouve si souvent sous ce nom usurpé), *middendorffianum*

---

[1] Le plus long de ces rameaux (15 cm) a d'ailleurs développé toute une racine tubéreuse pénétrant la tige mère en voie de pourrissement, et ce long rameau devenu autonome a lui-même fourni six rameaux tertiaires tout le long de son parcours.

[2] Que nous devons à l'obligeance de l'excellent spécialiste St. Priszter, qui a bien voulu nous recevoir en son jardin privé à Budapest.

Max. (et non pas la var. *diffusum*, qui est du type II *B*), *aizoides* Salm-Dyck (des jardins botaniques de Paris, Helsinki et Anvers), etc.

Supposons un segment de racine Rc incliné ou horizontal (fig. 22), sur lequel pousse une tige quelconque Ti. Le tout se passant sous terre, cette tige Ti peut fort bien produire des racines adventives qui la développent en plus de ce qu'elle reçoit de la racine principale Rc: son insertion sur la racine Rc prendra donc la forme d'une insertion de type *G* (voir la fig. 10), qui n'est pas spéciale aux rameaux aériens (fig. 23). Continuant à pousser, la tige Ti devient relativement indépendante de la racine Rc et reste perpendiculaire à elle (fig. 24). Mais, demeurant attachée à cette racine Rc, la tige Ti, par ailleurs développée pour son compte, finit par ne lui être reliée que par une sorte de travée Tr, représentée de profil sur la figure 25. En ce cas il suffira que la travée Tr se détache, soit par dessication ou nécrose, soit par une coupure nette, pour que la tige Ti et ses propres racines constitue une plante indépendante.

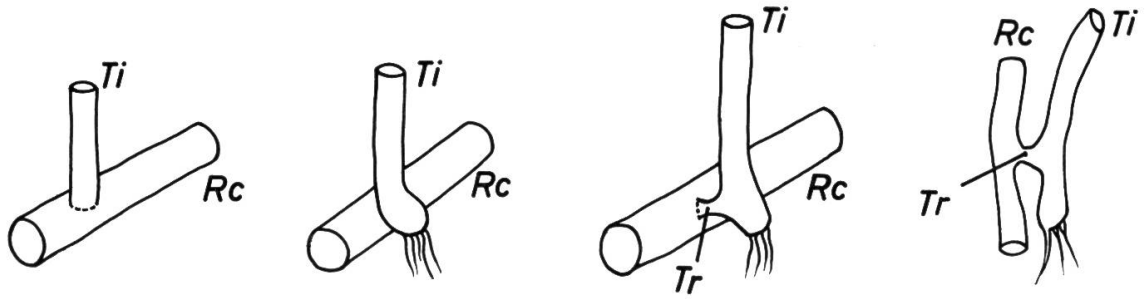

FIG. 22. FIG. 23. FIG. 24. FIG. 25.

Avant de donner maintenant des exemples réels, notons que la figure 60 (: 118) de la monographie des *Sedum* de Praeger, fournit précisément par hasard un bon cas de cette forme de croissance (sur le *S. ellacombianum*) conduisant normalement à une séparation, avec ou sans travée.

Quant à la présence des travées, il va de soi qu'elle est entièrement inutile et que la coupure pourrait se produire sitôt que la tige Ti acquiert une forme d'insertion de type *G* (fig. 10). Mais si la production d'une travée est fréquente, c'est justement (et là est son intérêt) parce qu'à ce niveau d'élaboration la séparation de la tige n'a encore rien de préparé ou d'anticipé. La travée est ainsi simplement l'expression des interactions entre la racine Rc qui continue à croître et la tige Ti qui se développe de son côté: tandis que celle-ci tend à se séparer, la racine Rc tend par contre à la retenir, ou, pour parler plus objectivement, à conserver ses échanges avec ce rejeton; la travée n'est donc pas autre chose que le résultat d'une résistance qui ralentit la séparation, parce que tout se passe encore sur le terrain des séries causales successives, sans aucune anticipation.

Voici, par exemple, de grosses racines de *S. kamtchaticum* sur lesquelles nous relevons ce qui suit (sur une même touffe): 1) entre un ensemble à 3 tiges et un autre à 5 tiges nous pouvons suivre une grande fibre radicale qui les reliait prédécemment, mais vers le milieu il y a séparation spontanée par nécrose, les deux segments restant

rattachés par une mince pellicule desséchée (séparation linéaire); 2) d'une autre fibre radicale sort une petite tige, insérée sur le mode *G* (fig. 9) et déjà pourvue de racines adventives; 3) un autre complexe est composé de deux ensembles de 6 et de 8 tiges et leur jonction s'effectue par l'intermédiaire de deux fibres serrées l'une contre l'autre, l'une plus jeune (rattachée à l'ensemble de 8), l'autre plus mûre: en les dissociant légèrement on aperçoit au point de contact une travée très courte mais nette et, en tirant davantage, on obtient une cassure immédiate, avec une coupure franche du côté de la fibre la plus jeune, et moins régulière du côté de l'autre fibre.

Sur une racine de *S. aizoon* nous observons un beau cas de travée (fig. 26*a*) rattachant une tige jeune à un segment déjà vieilli. En détachant cette tige nous obtenons une cassure nette avec, sur le tronc, un cratère lisse et bien circulaire percé au centre d'un petit trou et, sur la tige jeune, la forme complémentaire avec un fragment pointu du cylindre central: (fig. 26*b*). Sur une plante voisine une autre racine fibreuse présente un cratère semblable et bien lisse, mais ancien.

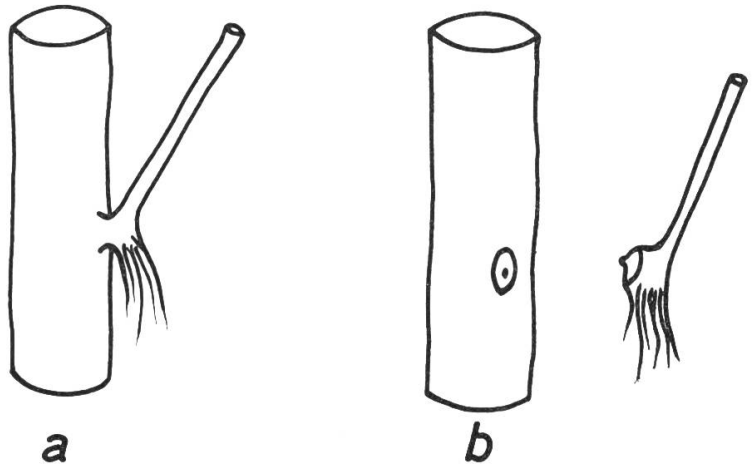

FIG. 26.

Notons encore, pour terminer ces remarques sur la sous-catégorie I *B*, que si les espèces qui la composent ne présentent normalement pas de rameaux stériles secondaires, il est cependant possible d'en observer en certaines situations de bouturage. Par exemple, une tige cassée de *S. aizoon* est replantée sans racines: deux mois plus tard nous comptons quatre bourgeons de rameaux à l'insertion des feuilles, munis de tigelles suffisantes pour constater que leur insertion est du type *D*. Le même phénomène s'est produit sur une tige de *S. middendorffianum* et sur plusieurs tiges de *S. aizoides* coupées et replantées. Il semble donc qu'en certains cas la formation de rameaux secondaires ou tout au moins de bourgeons constitue un processus réactionnel, comme paraît le montrer l'exemple spectaculaire des *S. telephium* du Port-d'Alon. Chez les espèces qui produisent héréditairement des rameaux secondaires, on observe d'ailleurs leur multiplication réactionnelle en situation anormale: il suffit de mettre pendant quelques jours des tiges coupées de *S. nicaeense* dans une boîte bien fermée pour qu'elles poussent des bourgeons.

Il ne faut donc pas s'étonner de trouver parfois chez les espèces de ce groupe I *B*, comme nous l'avons vu pour le *S. telephium* de la catégorie I *A*, des exemplaires porteurs de rameaux stériles secondaires. Nous l'avons constaté pour le *S. kamtschaticum* avec des points de départ hypogés ou juste au-dessus du sol. Une touffe de *kamtschaticum* avec quelques feuilles de couleur *variegatum* nous a même donné 9 rameaux secondaires stériles à des hauteurs quelconques, dont 5 d'insertion de type *A*, 2 de type *B* II, 1 de type *D* et même 1 de type *G* (issu de *B* II). De même le *S. floriferum* Praeg., qui est peut-être une variété du *kamtschaticum* mais présente de nombreux rameaux secondaires florifères partant d'assez bas, fournit parfois quelques rameaux secondaires stériles aériens (voir la fig. 63 de Praeger, sous *a*). Sur 13 de tels rameaux apparemment stériles [1] (mais situés pour la plupart assez près du sol), nous avons relevé 11 insertions de forme *A* et 2 de forme *B* II.

Signalons enfin que sur 50 rameaux florifères de *S. maximowiczii* et 50 d'*euphorbioides*, nous trouvons respectivement 43 et 45 insertions de formes *A-B* et 7 et 5 de forme *D* (ou *A* II ?).

Remarque. — Si les *S. aizoon* et les formes connexes appartenant à ce groupe I *B* n'ont en général pas de rameaux stériles, il faut cependant noter que Makino a décrit sous le nom de *S. yabeanum* une variété japonaise de *S. aizoon* (ou une forme voisine de cette espèce), à feuilles entières et non pas dentelées et présentant « souvent » des rameaux secondaires stériles à mi-hauteur environ des tiges. Nous n'avons pas pu nous procurer des exemplaires de cette espèce ou sous-espèce, mais avons trouvé dans l'ancien Jardin botanique de Valleyres fondé par E. Boissier et enrichi ensuite par W. Barbey, un *Sedum* à feuilles d'un vert assez foncé, entières jusque vers la fin de la croissance, puis très légèrement dentelées, qui nous a paru voisin de l'*yabeanum* (échantillon sans étiquette). Plusieurs exemplaires portaient, mais partant du bas des tiges, un ou deux rameaux secondaires, dont l'insertion était constamment de type *A* I, sauf un intermédiaire entre *C* II et *D*.

Par contre, dans nos cultures, a surgi (probablement par croisement avec ces formes ramenées de Valleyres) un beau *S. aizoon* à feuilles un peu foncées et très peu dentelées (certaines le sont un peu d'un côté et demeurent entières de l'autre), et qui, au lieu de présenter des tiges sans rameaux comme c'est le cas des *S. aizoon* typiques, a fourni un premier grand rameau à 7 cm environ du sol et quatre autres vers 11-12 cm, soit au tiers de la hauteur. Ces cinq rameaux comportaient des insertions de type I *A* et tous ont fini par fleurir en une inflorescence terminale à la même hauteur de 35 cm environ au-dessus du sol.

§ 5. *La catégorie II : pas de rameaux stériles, mais stolons hypo- ou épigés. Sous-catégorie II A : stolons souterrains.*

Certains « *Chamae-Rhodiola* » (sect. *Rhodiola* ssect. *crassipeda*), comme le *Sedum crassipes* Hook. et Thoms. et le *S. linearifolium* Royle, présentent des stolons souterrains mais sans rejets rampants épigés. Il en est de même pour certaines formes

[1] Trouvés sur 4 plantes provenant du Jardin botanique de Gand.

du *Sedum cauticolum* Praeg. (un « *Chamae-Telephium* » ou membre de la sect. *Telephium* sect. *humilicaulia*), tandis que d'autres (*pluricaule* Hort.) fournissent en plus un début de rameaux secondaires près du sol, ce qui marque la continuité entre les sous-catégories II *A* et II *B*. Il peut donc être intéressant d'analyser les modes d'insertions propres à cet ensemble d'intermédiaires entre les catégories I et IV-VII.

Pour ce qui est, tout d'abord, des racines et rhizomes, nous observons les mêmes formes de séparation que dans les catégories I *A* et *B*. Inutile d'y revenir mais signalons cependant certaines formes de transition entre les séparations « intermédiaires » et les formes hypogées proprement axillaires. Par exemple, chez un *Sedum linearifolium* Royle (= *S. trifidum*) reçu des pieds de l'Himalaya, nous notons la présence d'un stolon dont le point de départ est un renflement B du rhizome (fig. 27); l'insertion est alors de forme *E* et annonce une séparation prochaine, qui est bien, dans le cas particulier, celle d'un élément secondaire et non plus primaire comme dans le cas de la séparation « intermédiaire » de la figure 12*b*. Ces faits sont à relever avec soin dans l'hypothèse d'un transfert des mécanismes de séparation conduisant des parties hypogées aux parties épigées de la plante, bien que cet exemple soit d'un niveau inférieur à celui des travées déjà signalées dans la catégorie I *B*.

Notons ensuite que les stolons souterrains donnent lieu à la croissance de rameaux avec les mêmes grands types linéaire et axillaire de séparation. Mais en ce qui concerne le type linéaire, la nouveauté est la présence de coupures nettes, ressemblant à des abscissions proprement dites, à côté des simples dessications ou nécroses locales. Par exemple, sur une touffe de *S. cauticolum* (sans rameaux secondaires aériens ou rampants), nous constatons sur les stolons, à côté de séparations par nécrose ou dessication, un certain nombre de coupures semblables aux cassures de

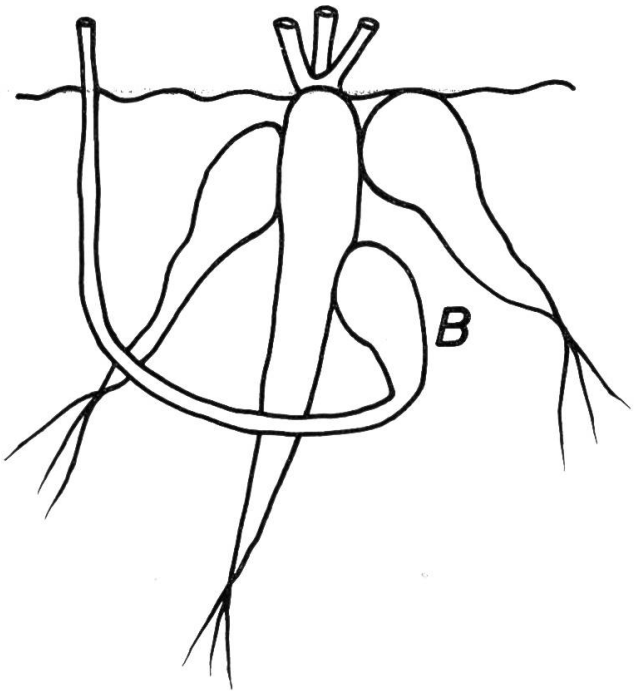

FIG. 27.

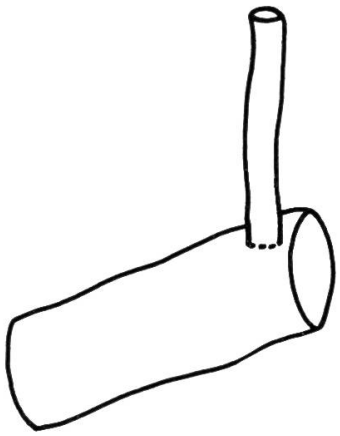

FIG. 28.

rameaux secondaires dont l'adhésion était du type *D* (fig. 7). Dans un cas (fig. 28), la coupure du stolon S s'est produite juste à côté du point où avait poussé une tige T, et le second segment du stolon ainsi coupé se trouvait dans le prolongement, avec une cassure également nette et ayant donné naissance à une nouvelle plante. Dans deux autres cas, nous observons des segments de stolon de 2-3 cm, coupés aux deux extrémités et ayant fourni entre deux une croissance normale de racines et de rameaux. Enfin, et cela aussi est à noter avec soin, nous avons constaté l'existence, sur les stolons, de coupures nettes avec rétrécissement, correspondant aux formes d'insertion de type *E* 1 ou *E* 2 (fig. 8).

Si nous examinons maintenant le mode d'adhésion des tiges sur les stolons (tiges aériennes mais dont la partie basale et le point d'origine, donc d'adhésion elle-même, demeurent sous terre), nous observons déjà tous les types distingués au paragraphe 1 et que nous retrouverons dans le cas des rameaux stériles aériens des catégories V et VI. Naturellement la forme prédominante est de type *A*, ce qui signifie que les tiges de ce type vont continuer à croître sur les stolons sans se séparer d'eux (avec ou sans coupure du stolon lui-même). Mais nous observons aussi les types *D* (fente sans rétrécissement), *E* 1 et *E* 2 (fente et rétrécissement, sans ou avec un début de dessication), *F* (début de coupure) et surtout *G* (fig. 10, extension vers le bas et latéralement).

Il est en outre d'un certain intérêt de constater que, dès le niveau des stolons souterrains, ces modes *D-F*, ou *G* d'adhésion donnent lieu à des séparations, non encore de rameaux secondaires aériens, mais des tiges issues de ces stolons et dont la croissance débute donc sous terre. A cet égard, nous retrouvons d'abord, toujours chez le *S. cauticolum*, des cas de travée (fig. 22-25) avec coupure nette si l'on sépare la tige du stolon. Mais nous observons surtout, à côté du stolon, des plantules déjà détachées dont la différence de grosseur entre leur tige et leurs radicelles montre qu'elles ne sont pas issues d'une graine mais se sont séparées du stolon lui-même, et dont la petitesse des feuilles (en plein été cependant) prouve que ce détachement est récent.

Il apparaît ainsi que le mécanisme des stolons donne naissance à de nouvelles plantes, en cette catégorie II *A*, non pas seulement par séparation linéaire de ces stolons (ce qui est le mode habituel chez toutes les plantes à stolons), mais encore par des séparations axillaires semblables à celles que l'on retrouvera au niveau des rameaux secondaires aériens. Or, l'intérêt de cette constatation consiste en ce qu'un tel processus, susceptible d'être transféré plus tard à ce dernier niveau où il prendra la forme d'un processus anticipateur, ne présente encore, au niveau souterrain, que l'allure d'un déroulement causal strict: au point d'insertion où une tige va se détacher axillairement d'un stolon rien n'empêche, puisque cette insertion est située sous terre, que la tige pousse ses propres radicelles pendant qu'elle croît vers le haut et que sa séparation et la conquête de son autonomie résulte de l'ensemble de la croissance, vers le bas comme vers le haut; un schème général de croissance peut ainsi se développer, qui se généralisera par la suite et permettra donc d'expliquer les anticipations une fois ce schème transféré aux niveaux supérieurs.

Ce passage de la séparation des tiges à partir des stolons souterrains à la chute des rameaux secondaires aériens n'est d'ailleurs pas seulement possible: il s'effectue en réalité et cela précisément dans le cas du *S. cauticolum*. Il se trouve, en effet,

que cette espèce donne parfois, tout au moins à l'état cultivé [1], des variétés à rameaux secondaires « strictement aériens ». Ces formes que les horticulteurs appellent var. *pluricaule* constituent à cet égard des intermédiaires pleins d'intérêt parce que ces rameaux ne prennent pas naissance n'importe où mais, semble-t-il (sur une dizaine d'exemplaires que nous suivons à Genève et au Valais), à un ou deux centimètres seulement du sol, sur certaines grosses tiges qui se divisent alors peu après leur sortie: il y a donc bien là, semble-t-il, une promotion aérienne des insertions hypogées dont nous parlions à l'instant. Or, sur une quinzaine de rameaux observés, quatre sont d'insertions de forme *D* et un de forme *E*, deux de ces cinq ayant donné lieu à une chute lors d'une légère pression.

§ 6. *La catégorie II. Sous-catégorie II B: stolons et rameaux souterrains, avec début de rejets rampants.*

La nouveauté propre à cette sous-catégorie est l'apparition sur terre de rejets rampants qui complètent les stolons souterrains: c'est le cas, par exemple, du *Sedum middendorffianum* Max. var. *diffusum* Praeger (contrairement au type de l'espèce non rampant), qui présente en outre des rameaux secondaires issus de la partie souterraine des tiges principales. Il est inutile de nous étendre longuement sur cette catégorie II *B*. Mais il importe de soulever cette question dès la présente sous-catégorie, car les rejets rampants constituent le terme de transition entre les stolons souterrains et les rameaux aériens et il faut donc examiner s'ils facilitent, de ce point de vue, le transfert des processus de séparation hypogés aux processus aériens. D'autre part, l'intérêt spécial du *S. middendorffianum-diffusum*, toujours dans la perspective d'un tel transfert, est la multiplicité des rameaux secondaires prenant naissance, non pas au-dessus du sol comme ce sera le cas de l'espèce voisine *hybridum* L. (qui n'a rien d'un hybride), mais dans la partie souterraine des tiges principales issues des racines.

Tandis que le type du *S. middendorffianum* Max. présente une grosse racine à plusieurs masses fibreuses et parfois presque tubéreuses, mais sans stolons, et que ses tiges sont immédiatement dressées sans rameaux secondaires (catégorie I *B*), la variété *diffusum* Praeg. en diffère par des tiges légèrement rampantes et radicantes [2] (« plus-minus decumbens » dit Praeger), qui constituent un début non encore net de rejets rampants, et par des stolons ou rejets souterrains qui partent, horizontalement ou obliquement, à n'importe quelle hauteur de la souche ou des tiges principales: d'où un système de rameaux secondaires et même tertiaires, mais encore hypogés, faisant la transition avec le système analogue épigé et d'abord rampant du *S. hybridum*.

---

[1] Nous ne ressentons pas le mépris de Fröderström pour les formes cultivées, qui, du point de vue qui nous intéresse en cette étude, constituent des variations réactionnelles comme les autres, même s'il y a eu sélection artificielle.

[2] J'ai noté des racines adventives jusqu'à 10 cm du point d'origine.

Or, un tel système donne lieu, soit à des ensembles de plantes déjà individualisées, mais encore reliées entre elles par les jonctions souterraines, soit à des séparations linéaires ou axillaires.

Pour ce qui est des stolons, on retrouve comme d'habitude les séparations linéaires soit par nécrose ou dessication locales, soit par coupures nettes (avec ou sans rétrécissement). Quant aux tiges principales issues de ces stolons, on observe des cas de séparations axillaires progressives du type des « travées » (fig. 22-26). Mais on rencontre surtout, comme on l'a déjà noté pour la catégorie II *A*, des modes de séparation plus directs, avec types d'adhésion *D* à *F*, puis avec coupure nette, le tout accompagné d'une production de racines adventives comme dans le cas des travées. Il va néanmoins de soi que toutes les tiges ne se séparent pas des stolons, et que le mode d'insertion *A* demeure même prépondérant.

Quant aux rameaux secondaires et tertiaires souterrains, qui constituent l'une des deux nouveautés de cette catégorie II *B* (il s'agit donc de rameaux verticaux ou presque, issus de tiges dirigées vers le haut elles-mêmes fixées sur la souche ou les stolons); l'intérêt est d'y retrouver toutes les formes d'insertion, *A*, *B* (notamment *B* 2 avec resserrement sans fente, accompagné souvent d'un léger renflement ultérieur), *C*, *D*, et *E*, *F* et même *G* (fig. 10). Nous avons recueilli fréquemment de petites tigelles récemment détachées, ou constaté qu'en tirant l'un de ces rameaux secondaires souterrains avec insertion *D* ou *E*, on peut obtenir des cassures nettes, avec à l'occasion une mince couche circulaire blanche semblable à un tissu d'abscission.

Par contre, les débuts de rameaux rampants que constituent les tiges aériennes couchées sur quelques cm avant de se redresser, ne donnent en général pas lieu à des séparations axillaires, faute de rameaux dont le point d'origine soit situé au-dessus du sol. Mais il va de soi que l'on rencontre à l'occasion, chez le *S. middendorffianum-diffusum* comme nous l'avons noté chez le type de l'espèce et chez les *S. aizoides*, *kamtschaticum* et *floriferum*, des cas de rameaux secondaires « strictement aériens », c'est-à-dire débutant dès 1 ou 2 cm au-dessus du sol.

Notons à cet égard, que si le *S. middendorffianum-diffusum* est seul discuté à propos de cette sous-catégorie II *B*, les variations décrites du *S. telephium* de Port-d'Alon (§ 3 *Remarque*) avec leurs rameaux souterrains et débuts de stolons hypogés, ainsi que leurs rameaux aériens avec début de reptation radicante (voir sous 6), et celle des *S. kamtschaticum* (fin du § 4) et du *S. cauticolum* (fin du § 5) appartiennent aussi à cette sous-catégorie II *B*. Il va de soi, en effet, qu'une même espèce peut chevaucher sur deux catégories ou sous-catégories, puisque ces catégories I-VII ne sont pas de nature taxonomique mais portent sur des variations de nature réactionnelle. Mais, pour simplifier l'exposé, il nous a paru préférable de signaler en un même paragraphe toutes les réactions d'une même espèce ou d'une même variété (au sens taxonomique), le choix de ce paragraphe (donc de la catégorie ou sous-catégorie à propos de laquelle l'espèce ou la variété sont discutées) étant dicté par les formes réactionnelles les plus fréquentes de l'espèce ou de la variété considérées.

Sedum tuberiferum Stoj. et Stef. — Cette curieuse petite espèce de Bulgarie semble voisine phylétiquement des *S. acre* et *sexangulare*, mais son comportement est bien différent: au lieu de se répandre de préférence selon la dimension horizontale

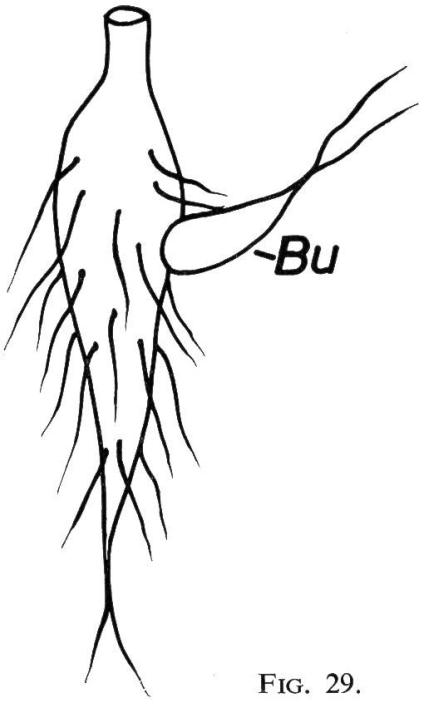

FIG. 29.

(par des rejets rampants et des racines en réseaux sans grande profondeur), elle présente au contraire une partie souterraine pivotante en forme de longue carotte et entourée d'un fouillis de radicelles filamenteuses. Mais de cette carotte naissent alors de vraies bulbilles (fig. 29 Bu), rappelant les petits tubercules du *Sedum telephium* (fig. 14) mais en plus allongés et avec une séparation plus systématique. Les exemplaires que nous avons pu examiner ne portaient pas de rameaux secondaires et, que ceux-ci soient rares ou toujours absents, ce fait semble confirmer l'existence d'une sorte de compensation entre le développement des parties souterraines (cf. les catégories I et II) et celui des rameaux secondaires avec leurs séparations au niveau aérien (le développement des rejets rampants faisant transition entre deux).

§ 7. *La catégorie III: pas de rameaux stériles ni de stolons, mais abondance des rameaux secondaires (et tertiaires, etc.) florifères.*

Avec cette catégorie, qui est celle des espèces annuelles de la section *Epeteium* Boiss., nous abordons le nœud du problème des modes de séparation et des formes d'insertion, car si les espèces annuelles n'ont pas de rameaux stériles tant qu'elles sont annuelles, un certain nombre d'entre elles présentent des variétés ou même des formes occasionnelles qui cessent d'être annuelles et qui présentent alors aussitôt des rameaux stériles secondaires: d'où l'utilité de comparer leurs modes d'insertion à ceux des multiples rameaux des formes demeurant strictement annuelles.

Sedum stellatum L. — Nous en avons cultivé un grand nombre, sans jamais constater de tendance à pérenner. Les plantules poussent en automne et se développent au printemps. Les rameaux florifères sont de 2 à 5-6 sans ramifications tertiaires et nous n'avons observé que le mode d'insertion *A*. Dans un dixième des cas on constate, il est vrai, une faible rainure, mais sans cassure à la pression: comme il s'agit des rameaux les plus jeunes, il s'agit évidemment d'une forme *A* II d'insertion, qui aboutira à *A* I par comblement de la rainure.

Sedum cepaea L. — Cette espèce présente par contre d'abondantes ramifications. Sur une centaine d'entre elles, nous avons dénombré 62% de type *A* I d'insertion et 38% de type *A* II (avec rainure). Sauf rares exceptions cette forme *A* II ne s'observe que chez les rameaux jeunes. Elle ne donne lieu à aucune chute ni à aucune séparation en tirant: la traction ne donne lieu qu'à une déchirure. Néanmoins trois rameaux coupés au rasoir ont bien repris une fois replantés.

Mais il est à noter que ce *S. cepaea* peut produire des formes perennantes, ce que Pitschmann et Reisigl (1959) signalent dans l'Italie du Nord. Nous n'en avons malheureusement jamais rencontré.

Sedum rubens L. — Cette espèce, souvent classée dans les *Crassula*, nous a fourni sur un exemplaire de Vichy, quelques rameaux d'insertion *A* I et un *A* II.

Sedum annuum L. — Ce *Sedum*, que Bonnier dit être parfois pérennant, ne s'est montré que bisannuel dans les nombreuses stations du Valais où nous l'avons étudié [1]. Il est remarquablement rameux et nous avons compté jusqu'à 78 rameaux secondaires, tertiaires et quaternaires sur un seul individu.

Sur 1580 rameaux nous avons dénombré les types suivants d'insertion:

A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E*
1227	128	2	145	24	20	33	1

soit 95% de formes *A-B*, 3% de formes *C* et 2% de formes *D-E*. A part le seul cas de type *E*, qui a donné lieu à une chute à la traction, nous n'avons observé aucune séparation. Par exemple, en tirant sur un rameau à forme apparente *E* d'insertion, nous avons obtenu une déchirure irrégulière et non située au point d'insertion mais arrachant un morceau du tronc. En réalité les formes *D* sont douteuses: les jeunes rameaux sont de type *A* (I ou II), puis il y a autour de l'insertion, une légère dessication de l'épiderme, qui rougit et se fend parfois, mais sans aucune chute; l'épiderme une fois séché il ne reste qu'une insertion de forme *B* II, ce qui montre que la forme *D* ne tenait qu'à une fente superficielle et qu'il vaudrait mieux parler d'un type d'insertion intermédiaire entre *D* et *A* II.

Le meilleur indice de la différence systématique entre cette espèce annuelle (la remarque vaut aussi pour les précédentes) et les *Sedum* des catégories V-VI est fourni par l'examen des individus une fois séchés, qui demeurent sur place à la fin de l'été comme des sortes de squelettes dressés, d'ailleurs fort élégants: en ces cas la quasi-totalité des insertions est de forme *A* ou *A-B*, avec quelques très rares cassures, sans doute accidentelles; et surtout ces rameaux secs tiennent très solidement, sans aucun rapport avec ceux des *Sedum* vivaces.

Il n'en est que plus intéressant de noter les deux faits suivants, montrant qu'il pourrait cependant y avoir utilité à la chute des rameaux, si elle se produisait: 1) une tige presque fleurie est cassée et déposée sur le sol, en partie enterrée mais horizontalement: 24 jours après elle avait poussé des racines adventives, puis elle a fleuri normalement et ne s'est fanée qu'après fructification; 2) un rameau vert mais encore sans fleurs ni boutons est cassé et replanté en pot (verticalement): il donne de nombreuses racines et croît lentement (en septembre), prêt à passer l'hiver comme les plantules de fin d'été. Par contre nous avons vu plusieurs extrémités de tiges cassées par accident: une seule d'entre elles a donné des racines adventives et très courtes.

Sedum atratum L. — Cette espèce normalement annuelle ou bisannuelle (plantules dès l'été et croissance à la fin du printemps suivant) peut en cas exceptionnels devenir pérennante comme l'a déjà signalé Bonnier et comme nous l'avons constaté

[1] On a signalé en Bosnie une var. *perdurans* Murb., mais qui semble simplement bisannuelle comme celles du Valais.

sur des exemplaires recueillis sous le Kaltwassergletscher au Simplon [1] (survie 3 à 4 ans). Dans le cas bisannuel ordinaire, la plante n'a pas de rameaux stériles et se divise dès sa base en quelques rameaux florifères orientés en forme de pyramide renversée. Mais Villars a décrit au Dauphiné sous le nom de *Sedum guettardii* une forme à rameaux inférieurs stériles et couchés, que de Candolle attribue avec raison au *Sedum atratum* sous le nom de var. β (mais Fröderström à tort au *S. anglicum*, qui ne vit pas dans les Alpes) et nous nous demandons si cette var. *guettardii* ne correspond pas toujours aux formes pérennantes, comme c'est précisément le cas de nos exemplaires du Simplon.

Cela dit, nous avons dénombré sur 146 rameaux d'individus apparemment bisannuels [2] le 91 % d'insertions de type *A-B* (dont 122 de type *A* et 11 de type *B* II), 3 % de type *C* II et 7 % de type *D* et *E* (en proportion de 3 *D* à 1 *E*). En ces derniers cas (7 %) il reste toujours possible qu'il s'agisse d'individus à tendance pérennante.

Quant aux individus vivaces du Simplon ils ont fourni, la troisième année, 20 % d'insertions de type *A* et 80 % de types *D* et *E* (en proportion de 3 *E* à 1 *D*): on voit donc que, sitôt apparus, la tendance pérennante et les rameaux stériles, ceux-ci présentent des modes d'insertion favorables à leur séparation. L'un des rameaux de type *E* s'est détaché facilement sous l'effet d'une légère traction (avec cassure nette): replanté il a repris normalement.

Le *S. atratum* marque donc un certain progrès par rapport au *S. annuum* dans la direction de la séparation des rameaux aériens, mais dans la mesure où sa tendance à pérenner se révèle plus efficace. Cette inversion de sens entre les pourcentages des types *A-B* et *D-E*, dès que la plante devient vivace, se manifeste dans les mêmes proportions mais plus clairement encore dans le cas du *S. hispanicum*, car la forme vivace est alors à peu près aussi répandue que la forme annuelle.

Sedum hispanicum L. — On sait, en effet, que cette espèce présente sous des formes soit annuelle et en général élancée (à rameaux multiples poussant en hauteur), soit vivace (var. *bithynicum* Boiss.), en général étalée et à rameaux partiellement rampants. Il est donc intéressant de les comparer de près. Mais comme ces deux formes sont l'une et l'autre assez variables et reliées sans doute par bien des intermédiaires, il est prudent de commencer la comparaison en examinant, d'un côté, des exemplaires dont on est certain qu'ils sont annuels parce qu'ils ont séché à la manière des squelettes d'*annuum* (dont il a été question plus haut) et des *bithynicum* de deux ou trois ans (dont on a contrôlé les fruits velus, etc.). Nous trouvons à cet égard, sur 515 rameaux dénombrés, 97,5 % d'adhésions de type *A-B* sur les exemplaires morts du type annuel contre 2,5 % des types *D-E*, tandis que la var. *bithynicum* vivace donne 22 % de types *A-B* et 78 % de types *D-E* (donc à peu près le même renversement que pour les *atratum*). Sur ce 78 % la plupart des rameaux sont insérés sur le mode *E*.

Entre deux on trouve souvent des spécimens dont les rameaux soulèvent le même problème que chez certains individus d'*annuum*: des adhésions que l'on hésite

---

[1] Vers 2700 m. On sait qu'un climat rude peut favoriser la pérennance chez les espèces habituellement annuelles: la *Poa annua* peut devenir vivace avec l'altitude et certaines gentianes, annuelles en Europe centrale, sont notées comme vivaces en Scandinavie.

[2] Savoie (Col des Aravis), Simplon, Rote Kuh, etc.

à classer dans les types *A* II ou *D*. A exercer sur eux une traction croissante, on constate ou qu'ils sont tous solidement fixés et, lors de la dessication, on vérifie bien qu'il s'agissait des *hispanicum* annuels; ou qu'ils donnent lieu à des séparations variables et l'on hésite à les classer *bithynicum* ou intermédiaires.

Voici la distribution de 102 rameaux de *bithynicum* authentiques:

A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*
12	6	0	4	0	0	13	34	33	0	0

Ce qui donne donc 22% de types *A-B* et 78% de types *D-E* et conduit à situer cette variété (Fröderström la considère d'ailleurs comme une bonne espèce, mais cela laisse non résolu le problème des intermédiaires) à la frontière des catégories V *B* et VI *A*.

Remarque. — Le *S. multicaule* Wall. de la région himalayenne se présente sous des formes vivaces, comme l'a contrôlé Hamet, que nous classerons dans la catégorie VII, mais aussi sous des formes annuelles, comme y ont insisté Hooker et Thomson et également Praeger. Nous avons observé quelques exemplaires de ces dernières, en culture (issues d'un lot des Indes, dont des autres sont vivaces): tous les rameaux en étaient florifères et de formes d'insertion *A* I et *A* II.

Conclusion. — Le cas des espèces annuelles soulève deux problèmes intéressants: celui de la production même des rameaux stériles et celui de leur mode d'insertion. En règle générale, on constate, en effet, que les formes annuelles ne présentent ni rameaux stériles ni modes d'insertion *D-E* des rameaux secondaires (sauf exceptions de 2 à 5%), tandis que les formes pérennantes des mêmes espèces fournissent immédiatement des rameaux stériles avec jusqu'à 80% d'insertions de types *D-E* et avec même prédominance des formes *E*.

Nous reviendrons au paragraphe 16 sur la question de la présence ou de l'absence des rameaux stériles. Quant au mode d'insertion des rameaux secondaires (ou tertiaires, etc.) destinés à devenir florifères, la prédominance systématique des formes *A-B* chez les individus annuels est à mettre en relation avec cette même prédominance dans le cas de tous les rameaux florifères des espèces appartenant aux catégories IV-VII et qui sont pourvues d'abondants rameaux stériles (mais avec les exceptions vues au § 3 pour les catégories I-II). Il semble donc que, tant chez les espèces annuelles (catégorie III) que dans le cas des secteurs (rameaux florifères) se spécialisant dans le mode de reproduction sexuée, la reproduction végétative devienne inutile et les rameaux ainsi spécialisés ne sont pas organisés « en vue de » leur séparation comme dirait le finalisme. Mais ce finalisme soulève précisément un problème, ici comme ailleurs: étant donné le nombre minime des graines qui parviennent à germer par rapport à la surabondance bien connue de leur production, pourquoi n'y aurait-il pas utilité à la chute des rameaux florifères, tant pour rapprocher les graines du sol que pour provoquer en outre une reproduction végétative éventuelle? Or, nous avons constaté que celle-ci est possible: dans la catégorie III, des rameaux replantés de *S. annuum* ou *cepaea* ont repris normalement; dans la catégorie I des rameaux florifères de *S. sieboldii* ont donné de belles plantes et l'on a vu la croissance spontanée d'un rameau florifère de *S. telephium-maximum* tombé accidentellement. Dans la catégorie II, il est facile de faire pousser des rameaux florifères détachés du *S. cauti-*

colum, etc. Pourquoi donc ces possibilités ne seraient-elles pas utilisées en cas d'action causale de la finalité (« causes finales ») ? On se le demande d'autant plus que les espèces annuelles de catégorie III se comportent comme si elles présentaient une tendance à devenir vivaces, en certaines de leurs variétés ou de formes occasionnelles, à moins que ces variétés et formes constituent les manifestations résiduelles d'un état pérennant antérieur de l'espèce entière. Mais, dans ces deux cas, pourquoi donc ne pas concilier les avantages des deux systèmes à la fois en cumulant les reproductions sexuée et végétative ?

§ 8. *La catégorie IV : rameaux stériles, mais peu ou pas de séparations orthogonales. Sous-catégorie IV A : peu de séparations linéaires*

L'abondante catégorie IV se reconnaît du point de vue du diagnostic pratique, au fait que les insertions des rameaux stériles ne présentent pas plus de 10 à 15 % de formes *D-F*. Or, ce fait est d'une certaine importance théorique, car il montre que le foisonnement des rameaux stériles, qui débute avec cette catégorie, n'entraîne pas *ipso facto* les modes d'insertion *D-F*, et, surtout, l'observation permet de confirmer que cette prédominance des *A-B* (auxquels s'ajoutent parfois des modes *C*) va de pair avec une rareté réelle des séparations orthogonales (sauf en ce qui concerne en certains cas les bourgeons).

Il est vrai que quelques-uns des représentants de cette catégorie IV sont des espèces ligneuses, comme le *S. populifolium* ou des espèces à tiges épaisses et charnues comme le groupe du *S. dendroideum*, mais ce n'est nullement le cas de tous et des formes comme le *S. acre* ont des tiges grêles et molles. En fait, indépendamment des séparations hypogées et parfois des chutes de feuilles (*S. adolphii*), le mode principal de reproduction végétative est l'enracinement de rejets rampants ou de rameaux dont le poids les rapproche du sol. Mais, dans la grande majorité des cas, ces enracinements ne sont pas suivis ni surtout précédés (sauf, a l'occasion, chez le *S. acre*) par des séparations linéaires franches, comme ce sera le cas dans la catégorie VI (au moins VI *B*): il ne s'agit en général que de séparation par nécrose des tiges, qui se dessèchent une fois la nouvelle plante suffisamment enracinée.

C'est uniquement du point de vue de cette séparation linéaire que diffèrent les sous-catégories IV *A* et IV *B*. Elle est nulle ou peu fréquente dans la catégorie IV *A* parce qu'en général les rameaux stériles y sont dressés et ne touchent le sol que par accident. Néanmoins chez le *S. anacampseros*, dont les rameaux secondaires sont nettement rampants et radicants, les séparations demeurent peu fréquentes, même par nécrose des tiges, les plantes filles restant souvent rattachées à la plante mère par un très long rejet rampant bien vivant. Dans la sous-catégorie IV *B*, au contraire, les séparations linéaires par nécrose se multiplient et se prolongent parfois en cassures nettes des rejets rampants, ce qui annonce alors les séparations axillaires sur ces rejets encore rampants ou strictement aériens.

A commencer par les intermédiaires entre IV *A* et les précédentes, il faut citer les *Sedum* de la série *primuloidea*, dont Fröderström dit avec raison qu'on aurait mieux fait de les appeler « Saxifragoidea », car ils sont les plus voisins des Saxifra-

gacées et parmi les plus « primitifs » des *Sedum*. Leur grosse souche pivotante et charnue les rattache à la catégorie I *A*, mais de cette souche sortent, en plus des tiges annuelles florifères, des rosettes basales largement étalées. Or, ces rosettes sont supportées par des tiges courtes, solides, relativement épaisses et donnant lieu chez certains à des ramifications secondaires peu nombreuses mais non exceptionnelles. Chez le *S. primuloides* Franch (aimablement fourni par le Kew Garden) nous n'avons trouvé que des insertions de type *A*, mais sur trop peu de rameaux (29) pour exclure des *C* ou des *D*. Ces rameaux et cette forme d'insertion conduisent donc à la catégorie IV *A*, faute de séparations linéaires.

Chez le *S. hobsonii* Prain (Syn. *S. praegerianum* W. W. Sm.) nous n'avons observé que des rameaux florifères.

Sedum torulosum Claus. — Très curieuse espèce arborescente, dont je dois deux exemplaires à son auteur; elle passe chaque année par une phase dormante pendant laquelle ses feuilles tombent, puis l'année suivante, les bourgeons se développent et donnent de belles rosettes. Sur une quinzaine de rameaux je n'ai noté que des formes *A* I et *A* II d'insertions, mais en cassant un bourgeon on obtient parfois une coupure nette, ce qui donne à penser qu'ils peuvent se séparer à l'occasion malgré l'épaisseur des tiges.

Voir le tableau I. *Remarques:*

Le *S. populifolium* Pal. présente des rameaux qui s'enracinent facilement lorsqu'ils touchent le sol, mais ils semblent ne tomber qu'accidentellement par cassure (je n'ai pas observé de coupures nettes mais seulement avec déchirures même dans les cas d'apparence *D*).

Le *S. dendroideum* répond aux nombres indiqués mais à l'état normal [1]; sur de vieux exemplaires sur lesquels poussaient de courts rameaux peu développés nous avons trouvé 30 *A* I, 6 *B* II, 9 *D*, 4 *E* I et 1 *F*.

De même le *S. confusum* Hensl. est indiqué à son état normal; mais sur des exemplaires mal soignés et en voie de dessication nous avons trouvé 6 *A* I, 5 *B* II (dont un tendant vers *G*), 5 *D*, 2 *E* I et 1 *E* II. Par contre, le *S. corynephyllum* dans un état analogue ne s'est pas éloigné des moyennes indiquées.

Les bourgeons du *S. weinbergii* Rose s'orientent en certains cas vers les formes *D* et même *E*, mais sont ensuite consolidés sous des formes *A* et *B* II sans doute à cause de l'épaisseur des tiges principales. En cas de brisure on assiste à de curieux raccommodages qui attestent le caractère peu usuel des séparations. Par contre il y a de fréquentes chutes de feuilles qui bourgeonnent très rapidement. Il en est de même chez le *S. adolphii* Ham.

Le *S. griseum* Praeg. est à tiges principales subligneuses et ordinairement dressées mais parfois recourbées et s'enracinant à l'occasion, seulement sans séparations linéaires usuelles. Nous l'avons d'abord élevée en chambre [2], où elle a donné une distribution de catégorie V A (voir ci-dessous « Chambre 1 »), puis l'avons laissée

---

[1] Le *S. nutans*, dont l'habitus est comparable semble par contre de catégorie différente: les seuls rameaux observés étaient de type *E* mais en nombre insuffisant pour se faire une opinion.

[2] Elle était déjà adulte et provenait d'une serre du Jardin botanique de Gand.

Tableau I. Catégorie IV A [1]

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*	*A-B*	*D-F*	*N*
S. populifolium Pal.	98	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	98	2	100
S. dendroideum Moc. et Sessé et var. *prealtum* DC.	45	0	2	0	0	0	3	0	0	0	0	94	6	50
S. confusum Hemsl.	37	3	0	6	0	0	6	3	0	0	0	83	16	55
S. corynephyllum (Rose) Fröderstr.	46	0	2	8	0	0	3	0	0	0	1	93	5	60
S. amecamecanum Praeg.	39	2	0	1	4	0	8	1	0	0	0	76	16	55
S. weinbergii Rose	22	0	0	12	0	0	4	0	1	0	1	85	12,5	40
S. palmeri Wats.	45	0	0	18	0	0	3	0	0	0	0	95	5	66
S. compressum Rose	38	0	1	12	0	0	1	0	0	0	0	98	2	52
S. pachyphyllum Rose	12	2	1	10	0	0	3	1	0	0	1	83	13	30
S. adolphii Ham.	50	0	4	8	1	0	5	1	0	0	0	89	8	69
S. cuspidatum Alexander	36	5	1	10	0	0	4	0	0	0	0	93	7	56
S. griseum Praeg	108	0	0	10	0	0	23	4	0	0	0	81	19	145
S. anacampseros L.	117	0	9	26	5	0	7	4	0	0	2	89	6	170
S. ewersii Led.	94	0	0	0	0	1	12	3	0	0	0	85	13	110
S. cyaneum Rudolf	43	0	0	2	0	0	4	0	1	0	0	90	10	50
S. brevifolium DC.	145	0	0	11	0	0	8	4	1	0	1	92	7	170
S. nudum Ait.	93	2	1	1	0	0	3	0	0	0	0	97	3	100
S. hultenii Fröderstr.	8	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	88	11	19
S. allantoides Rose	26	0	3	8	0	0	2	1	0	0	0	92,5	7,5	40
S. morganianum E. Walth.	35	0	0	10	0	0	4	1	0	0	0	90	10	50
S. botterii Hemsl.	19	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	95	5	20
Moyennes:												90	9	

[1] En ce tableau, comme dans les suivants, les rameaux examinés sont présentés en nombres absolus (N = nombre total), mais les chiffres correspondant aux groupements *A-B* et *D-F* (= *D*, *E*I, *E*II et *F*) sont indiqués en pour-cent. On a, d'autre part, porté à titre d'indication symbolique les moyennes entre ces pourcentages, bien qu'il y ait là une opération qui n'a rien d'orthodoxe au point de vue statistique. Le tableau général VIII (§ 17) fournira des données plus précises, mais ces moyennes de pour-cent permettent déjà de se faire une idée de la progression des catégories.

à l'air libre de mai à octobre où elle a pris par croissance des tiges et rameaux une distribution de catégorie IV *A* (voir « Jardin 1 »). Remise en chambre pour l'hiver, elle a conservé cette distribution (voir « Chambre 2 »), seuls les jeunes rameaux présentant des formes *D* et *E* (avec parfois chute en cas de pression légère). Cette même distribution s'étant encore accentuée en jardin durant un second été (voir « Jardin 2 »), nous pouvons considérer le *S. griseum* comme appartenant bien, en conditions normales, à la catégorie IV:

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*
Chambre 1 .	30	0	0	2	0	0	27	3	0	0	2
Jardin 1 . . .	48	0	0	7	0	0	13	2	0	0	0
Chambre 2 .	70	0	0	7	1	1	18	3	0	0	0
Jardin 2 . . .	60	0	0	3	0	0	10	2	0	0	0

Soit 50 % d'insertions *A-B* contre 47 % de *D-E* dans l'élevage initial en chambre (77 % de *A-B* et 21 % de *D-E* lors du second élevage en chambre). Ces variations sont d'un certain intérêt quant à la nature réactionnelle des processus en jeu.

Le *Sedum anacampseros* L. présente des tiges et rameaux, qui, tout en étant épais et solides, rampent ordinairement sur le sol avant de se redresser et deviennent, en s'allongeant, radicants (« rarely », dit Fröderström, et « occasionally », dit Praeger). Mais, à côté de cette forme typique (A), nous avons eu la chance de trouver une forme cultivée (B) à tiges rigides entièrement dressées et qui le sont restées deux ans. La comparaison de ces deux formes est alors instructive quant à la distribution des modes d'insertion:

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*
Type A . . .	45	0		12	1		6	4	0	0	2
Forme B . .	72	0	9	14	4	0	1	0	0	0	0

On voit ainsi que la forme dressée *B* donne 95 % de modes *A-B* d'insertion contre 1 % de *D-F*, tandis que le type (*A*) [1] présente 81 % de modes *A-B* contre 14 % de *D-F*. La forme *B* est donc très caractéristique de cette catégorie IV *A*, tandis que le type *A* s'en éloigne dans la direction de la sous-catégorie IV *B*. Or, la forme *B* n'est pas demeurée dressée et, en nature, a repris la troisième année l'allure semi-couchée du type *A* avec la même distribution.

Cette observation tendrait à montrer que c'est la rareté des rejets rampants faisant la transition entre le comportement des racines et celui des rameaux aériens qui explique chez ceux-ci l'abondance des modes *A-B*. Les séparations axillaires au niveau aérien comportent, en effet, une sorte d'anticipation, ce qui n'est le cas ni des « travées » au niveau des racines, ni des fentes et coupures à celui des rejets rampants. Or, si une anticipation doit s'appuyer sur quelque « information » antérieure, le rôle de transition des rejets rampants dans le transfert conduisant des racines aux rameaux aériens est donc essentiel et c'est l'absence de ces rejets radicants qui expliquerait la prédominance des modes *A-B* d'insertion pour les formes exclusivement dressées de *Sedum*.

---

[1] Il s'agit de formes valaisannes, dont une de Binnthal (elle passe pour ne pas s'étendre au-delà de la vallée de Saas).

Cette remarque pourrait être de nature à permettre une interprétation d'ensemble de la catégorie IV *A*. Formée surtout d'espèces ligneuses ou subligneuses à habitus dressé, elle est donc caractérisée par une prédominance systématique des modes *A-B* d'insertion et par l'absence de séparations linéaires épigées. Or, la lignification relative de ces espèces n'est pas directement responsable des insertions de types *A-B* (voir plus loin le *S. retusum*, de catégorie V). Ce serait donc plutôt l'absence de séparations linéaires épigées qui retarderait le transfert des mécanismes de séparation jusqu'au niveau des rameaux aériens et cela surtout chez les représentants de la grande section *Telephium*, qui ne possèdent pas ordinairement de rameaux stériles.

Le *Sedum ewersii* Ledeb. assure, d'un certain point de vue, la liaison entre les catégories II *B* et V. En effet, certaines formes de ce *Sedum*, et notamment celle que Praeger considère comme le type (1921, fig. 45 : 97) n'ont pas de rameaux stériles [1], mais par contre des rejets rampants et radicants, ce qui conduirait à situer ce type dans la catégorie II *B*, à cette exception près qu'il donne lieu à une croissance et à des chutes de bourgeons. Mais le type figuré par Fröderström (Part. I, pl. XXXI) comporte des rameaux stériles issus de ces rejets radicants: or, c'est le cas d'un certain nombre de nos exemplaires en culture, dont un est cependant conforme à la figure de Praeger (et provient de l'une des plates-bandes, bien séparées, du Jardin botanique de Genève où cette forme semble assez stable). Seulement il existe aussi une variété *homophyllum* Praeg., avec peu de rejets rampants mais beaucoup de rameaux stériles, et c'est à elle que correspondent la plupart de nos spécimens: il s'agit donc ici de la catégorie IV *A* et comme elle est reliée aux deux autres par de nombreux intermédiaires, nous traitons maintenant du *S. ewersii* en général, en tant simultanément que participant de la catégorie IV *A* et que faisant la transition entre II *B* et IV *B* et même V.

Pour ce qui est, en effet, des modes de séparation en jeu chez le *Sedum ewersii*, ils sont communs à ces trois variétés: le type de Praeger, celui de Fröderström et la var *homophyllum*. Dans les trois cas il y a formation de bourgeons qui, à l'état très jeune tombent et s'enracinent facilement; et, dans les trois cas, les tiges devenant subligneuses, ni elles ni leurs rameaux issus des bourgeons restants ne donnent plus lieu à séparations. Mais nous avons noté des chutes de bourgeons présentant jusqu'à 15-20 mm de hauteur, parfois jusqu'à 30 mm, après quoi leur croissance les maintient fixés.

La statistique présentée a été faite en juin. Il est clair qu'en mars ou avril le pourcentage des bourgeons et des insertions de type *D-E* est plus considérable. Il est en outre essentiel de constater que cette production de rameaux détachables ou consolidés par sublignification ne modifie en rien les divers modes de séparation décrits jusqu'ici au niveau de la racine. C'est en particulier chez des *S. ewersii* que nous avons remarqué les plus beaux cas de travées (fig. 22-26) à toutes les étapes de formation et de dissociation. On note aussi des séparations linéaires par nécrose ou par coupures, en particulier dans le cas des stolons souterrains.

Nous avons eu en outre la chance d'observer un beau cas de transition entre les séparations ou du moins les modes d'insertion des tiges et des racines qui nous sera utile pour illustrer notre hypothèse d'un transfert des processus épigés. Il s'agit

---

[1] "Stems... unbranched" : 96.

d'une tige cassée que nous avons replantée en septembre en l'enfouissant aux trois quarts dans le sol et en position oblique. En la déterrant quelques mois plus tard (en avril), nous avons relevé: 1) un rameau normal (R 1 sur la fig. 30) de mode d'insertion *A*; 2) un bourgeon (B) de mode d'insertion *D* (R 2 sur la fig. 30); 3) une radicelle (Ra 1) déjà un peu fibreuse et de mode d'insertion *A*, située à l'autre extrémité de la tige replantée; 4) une racine fibreuse (Ra 2) de mode d'insertion *E* et renflée peu après l'insertion à la manière d'une bulbille; 5) une petite racine fibreuse plus courte (Ra 3) mais présentant la même forme d'insertion *E* et le même renflement bulbiforme; 6) enfin une production (Bu sur la fig. 30) présentant toutes

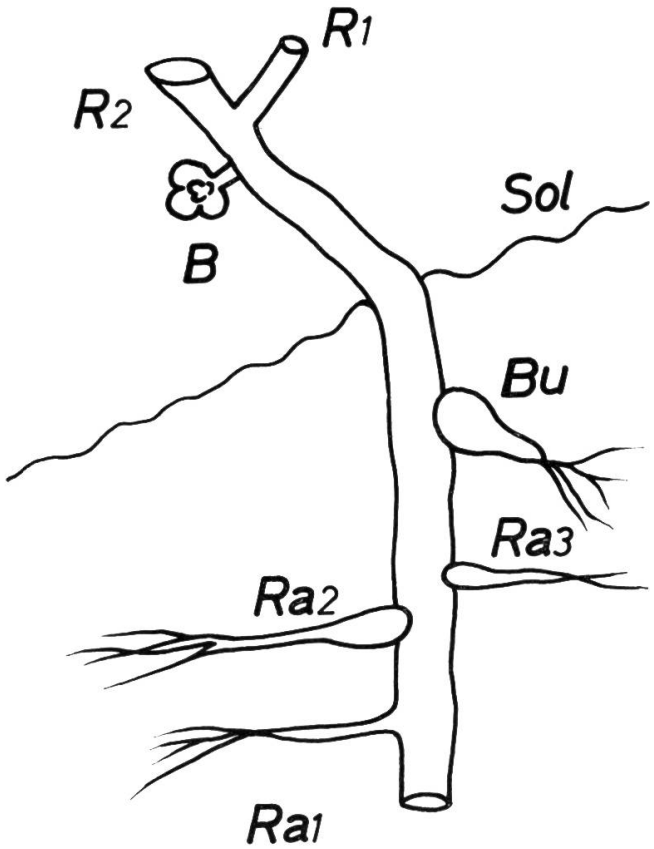

FIG. 30.

les apparences d'une bulbille (de *S. tuberiferum*, par exemple): une partie très renflée, ovoïde, pourvue de radicelles à la base et de mode d'insertion intermédiaire entre *E* et *G*; l'autre extrêmité effilée, également pourvue de radicelles mais aussi, semble-t-il, d'un début de tige. On voit ainsi qu'en une situation exceptionnelle de tige replantée les racines adventives peuvent prendre, en se développant des formes systématiques orientées non seulement vers les types d'insertion *D-E*, mais encore vers la production de bulbilles souterraines telles qu'on les rencontre chez le *Sedum tuberiferum*.

§ 9. *La catégorie IV: rameaux stériles mais peu ou pas de séparations axillaires. Sous-catégorie IV B: augmentation des séparations linéaires.*

Cette sous-catégorie IV *B*, reliée par tous les intermédiaires à la précédente, est caractérisée par un foisonnement de rejets rampants et radicants, moins fréquents ou exceptionnels en IV *A*, et par le développement des séparations linéaires, par nécroses ou à l'occasion par coupures nettes. Mais les séparations axillaires ne se développent que peu pour autant et il demeure donc une prédominance nette des séparations linéaires.

Voir le tableau II. *Remarques:*

La plupart de ces *Sedum* présentent un foisonnement de rejets rampants avec de nombreuses séparations linéaires par nécrose. Les relevés des trois premières espèces ont été pris en conditions normales. Par contre dans une chambre chauffée (hiver) un certain nombre de rameaux se dessèchent et les insertions *A-B* diminuent au profit des formes *D-E*. Il est cependant à noter la rareté des chutes malgré cette situation et, d'autre part, la nette prédominance des formes *D* sur celles de type *E*: il y a donc passage, en ces cas, de la catégorie IV *B* à la catégorie V *A* (cf. les réactions en chambre du *S. griseum*).

Le *S. moranense* du Mexique supporte des gels même sérieux (1962-1963) et fournit de multiples stolons épigés mais avec peu de séparations.

Le *S. spurium* var. *ibericum* (Stev. 1810 cf. la var. *alba* étudiée par Trautveller en 1876 et 1881) est nettement différent du type *spurium* qui appartient à la catégorie V *A*.

Le *S. floriferum* est voisin du *S. hybridum* L. que nous retrouverons à la frontière des catégories V *A* et V *B*: il en a les sépales linéaires et les rameaux secondaires non toujours florifères.

On reviendra au paragraphe 12 bis sur les *S. alfredii* et *bulbiferum*.

Le *Lenophyllum texanum* est intermédiaire entre les catégories IV *B* et V *A*.

Le *S. acre* mérite un examen détaillé, car le comportement de ses rejets rampants fournit un bon exemple de transition entre ce que nous avons constaté au niveau des racines et ce que nous verrons des rameaux aériens, ainsi qu'entre les modes de séparations linéaires et axillaires (ceux-ci se présentent dans le cas particulier *in statu nascendi* pour ce qui est des rameaux issus des rejets radicants).

A commencer par les racines, on y trouve les modes habituels de séparation linéaire ainsi que les travées orthogonales (fig. 31), celles-ci assez fréquentes et donnant également lieu à nécroses ou coupures.

Quant aux parties épigées de la plante, il est indispensable pour la clarté de l'analyse d'y distinguer les secteurs suivants: *a)* les rejets rampants primaires; *b)* leurs ramifications rampantes (rejets secondaires mais eux-mêmes d'abord couchés sur le sol et radicants); *c)* les rameaux secondaires (ou tertiaires, etc.) dressés, c'est-à-dire issus en vertical des parties horizontales *a* et *b*. Il n'y a pas lieu de considérer un secteur *d)* formé des tiges principales non couchées, car chez le *S. acre* il est impos-

Tableau II. Catégorie IV B

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*	*A-B*	*D-F*	*N*
S. nanifolium Fröderstr.	90	0	1	5	3	1	14	4	2	0	0	80	16	120
S. liebmannianum Hemsl.	44	0	0	5	0	0	8	2	1	0	0	82	18	60
S. cupressoides Hemsl.	81	0	14	0	0	0	5	0	0	0	0	95	5	100
S. moranense HBK.	253	27	0	12	0	0	8	0	0	0	0	97	3	300
S. acre L.	786	51	8	16	4	4	107	15	4	3	2	86	13	1000
S. spurium M.B. var. *ibericum* Stev.	208	10	1	18	1	6	7	1	2	0	5	92	4	259
S. floriferum Praeg.	62	4	11	8	3	4	11	3	0	0	0	80	13	106
S. alfredii Hance	39	1	0	0	0	1	6	3	0	0	0	80	18	50
S. bulbiferum Mak.	19	2	0	3	0	0	6	2	0	0	0	75	25	32
Altamiranoa elongata Rose	58	0	0	2	0	0	7	1	0	0	1	87	11	69
Lenophyllum texanum Claus.	30	4	0	8	2	0	12	4	0	0	0	70	23	60
Moyennes:												81	14	

sible de dissocier nettement ces tiges, toujours radicantes au départ, des rejets rampants en général (voir, par exemple, la fig. 143 de Praeger et les pl. XXXV-XXXIX de Fröderström, Part. 3).

a) Les rejets rampants primaires (et c'est aussi le cas des secondaires couchés, indépendamment de leurs points d'insertion) donnent lieu à de multiples séparations linéaires, qui constituent le principal mode de reproduction végétative de cette espèce (et de la catégorie IV *B* en général). Ces séparations, qui s'effectuent donc non pas au point d'origine des rejets, mais au cours de leurs trajets, s'effectuent de quatre manières: (1) Par dessication locale (le rejet s'amincit puis se casse). (2) Par coupure nette sans rétrécissement, analogue à ce qui résulte de la cassure d'un rameau après insertion du type *D*: la figure 32 représente ainsi

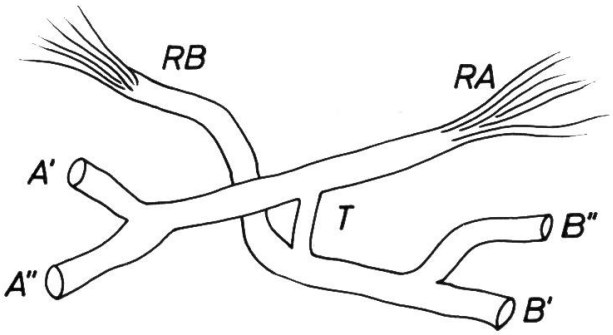

FIG. 31. — RA, racine A (principale) des tiges A′ et A″. – T, travée. – B′ et B″, tiges issues de T. – RB, racines de B′ et B″.

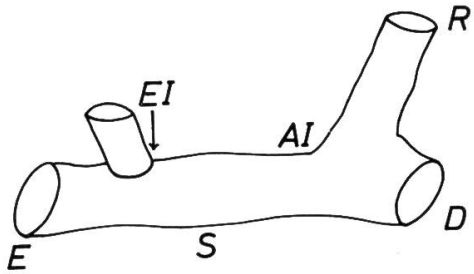

FIG. 32.

un court segment de rejet rampant trouvé coupé aux deux extrémités [1] dont l'une (désignée par D) correspond à ce cas 2. (3) Par coupure nette, avec rétrécissement, correspondant à un type *E* d'insertion (voir la fig. 32 sous E). (4) Par coupure nette, rétrécissement et dessication partielle, correspondant au mode *E* II d'insertion lorsqu'il s'agit de rameaux secondaires. On voit ainsi, et cela est instructif, que les rejets principaux se partagent linéairement selon des modes de coupure correspondant aux types d'insertion des rameaux secondaires, couchés ou dressés.

b) Quant aux rejets secondaires (rameaux rampants issus des rejets primaires et demeurant eux-mêmes couchés sur le sol et radicants), ils donnent lieu soit à des séparations linéaires analogues aux précédentes, soit à la production de ramifications couchées. Examinons donc celles-ci du point de vue de leurs modes de liaison et d'insertion, pouvant conduire soit à une absence de séparation aux point d'insertion (cas de beaucoup le plus fréquent pour cette espèce et la catégorie V), soit à des séparations qui seront alors axillaires (mais en horizontal par opposition aux rameaux dressés: voir sous C). Les modes de liaison suivants ont été observés: (1) Les modes *A-B* (voir les fig. 1-4 et les fig. 33-34 aux points A), de beaucoup les plus fréquents et ne donnant pas lieu à des séparations. (2) Les modes *C*, rares, avec début de fente (fig. 5 et 6). (3) Les modes *D-G*, rares, préparant une séparation (voir la fig. 32 au point *E* du rameau). (4) Enfin un mode de liaison intéressant, parce qu'il reproduit, en ramifications couchées, le processus des travées déjà analysé au niveau des racines (fig. 22-25). On constate, en effet, sur les figures 33-34 qu'un rejet rampant ramifié I est relié à un autre rejet II par

[1] Les segments complémentaires se trouvaient dans son prolongement: il ne s'agissait donc pas d'un rameau secondaire cassé au point d'insertion.

l'intermédiaire d'un rameau secondaire T issu de I et qui s'est ramifié en II. Or, le rejet II ayant poussé ses racine est devenant indépendant de I, le rameau T en est réduit au rôle de simple travée, destinée à aboutir à une séparation. Effectivement la travée T de la figure 34 est en voie de se résorber par nécrose. Quant à celle de la figure 33, elle est encore reliée au rejet I par une insertion, mais avec fente du type *D* (voir le point D sur la fig. 33), et elle a cédé à une légère manipulation (non intentionnelle) en donnant une coupure nette. Au total on constate ainsi que les liaisons et séparations axillaires couchées reproduisent les modes de liaison et de séparation déjà constatés au niveau des racines et des stolons souterrains puis à celui des rejets rampants principaux en leurs séparations linéaires.

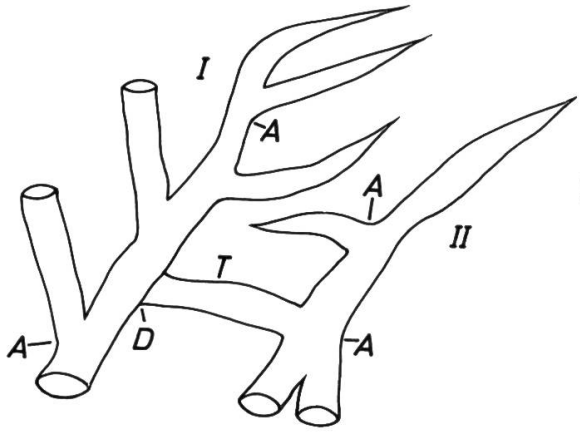

FIG. 33.

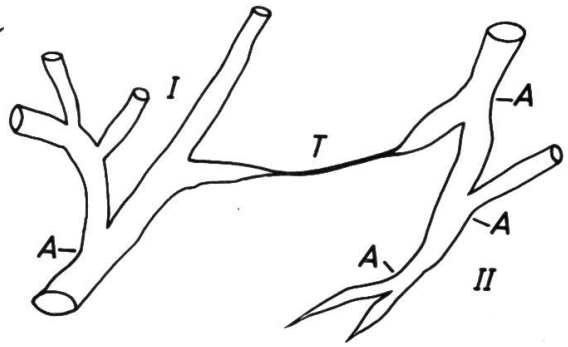

FIG. 34.

c) Pour ce qui est des rameaux stériles dressés (secondaires, tertiaires, etc.), on peut encore distinguer entre ceux qui sont directement issus des rejets rampants (primaires ou secondaires, etc.) et qui sont donc susceptibles de produire des racines adventives à leur point d'insertion, puisque celui-ci est au niveau du sol, et les rameaux que nous appelons « strictement aériens », c'est-à-dire qui n'ont plus de contact avec le sol. Les uns comme les autres donnent alors lieu aux modes d'insertion *A* à *G*, sans qu'il soit besoin d'insister.

Dès les réactions de cette catégorie IV *B* (dont le *Sedum acre* est très représentatif), on assiste donc à une série de transferts: (α) des modes de séparation linéaires aux modes axillaires (cf. sous *a* et *b*); (β) des séparations axillaires au niveau de la racine (travées) à celles des ramifications couchées (voir sous *b* et fig. 33-34); (γ) des séparations axillaires couchées de type *D-G* aux séparations axillaires des rameaux dressés, directement issus des rejets rampants; et (δ) de ces dernières séparations axillaires à celles des rameaux « strictement aériens ». Ces transferts se trouveront en abondance et sous une forme systématique dans les catégories V et VI. Mais il importait de les signaler dès le cas de la catégorie IV *B*, puisqu'ici les séparations linéaires sont encore fortement prépondérantes. Il était donc d'un intérêt évident de constater que, dès les formes relativement rares (et demeurant à leurs débuts) des séparations axillaires de rameaux secondaires aériens, elles ne surgissent pas *ex nihilo* mais procèdent pas à pas à partir des séparations linéaires et axillaires des racines, puis des rameaux rampants.

Si nous faisons maintenant la statistique des modes d'insertion relevés sur tous les rameaux stériles, secondaires et tertiaires, dépendant des rejets rampants ou

déjà dressés, nous obtenons, sur 1000 rameaux d'individus recueillis à Genève, en Savoie, au Valais, à Aix-en-Provence, à Anvers, à Louvain, en Hongrie, etc., le 86,1 % d'insertions de types *A-B*; 12,9 % de types *E-F*; 0,8 % de types *C* et 0,2 % de type *G*. A titre de comparaison, nous trouvons 88 % de types *A-B* à Genève, 85 % à Monnetier (Salève), 84 % à la Pointe des Brasses (Hte-Savoie), 85 % à Anvers, 83 % en Valais de 900 à 1000 m, 84 et 89 % en Hongrie, etc., les extrêmes étant de 75 % (Aix) et 94 %. On constate donc une nette prédominance des insertions sans rainures (*A-B*) sur celles qui rendent possible une séparation, ce qui confirme le fait que les divisions servant à la reproduction végétative de cette espèce sont surtout de caractère linéaire. (Il eût été intéressant d'effectuer une statistique sur ces séparations linéaires, mais on ne voit pas trop ce que l'on pourrait alors dénombrer, car si les insertions axillaires sont discontinues et dénombrables, un segment linéaire peut en principe se scinder n'importe où, donc en un nombre infini de points).

Seulement, si le *Sedum acre* sous ses formes typiques et subtypiques obéit ainsi à des lois relativement constantes, il n'en est plus de même de ses variétés, étudiées récemment par S. Priszter (1963). Nous avons pu, grâce à cet aimable collègue, cultiver certaines de ces variétés. Les var. *microphyllum* Stoj. et *almadii* Prisz. sont conformes à la règle (90 % et 78 % d'insertions *A-B*, mais sur une cinquantaine seulement de rameaux). Par contre la var. *majus* Mast semble donner une majorité d'insertions de type *D-E* (60 % ?) et la var. *krajinae* Dom. également (65 % ? mais il s'agit peut-être d'une sous-espèce ou d'une bonne espèce ?). Or, ces var. *majus* et *krajinae* ont des tiges sensiblement plus épaisses que le type *acre*, tandis que les tiges des var. *almadii* ou *microphyllum* sont aussi, ou plus minces que celles du type *acre*. Il est donc possible que les séparations orthogonales augmentent chez le *S. acre* avec l'épaisseur des tiges. Ce phénomène, (bien que contraire à ce que l'on observe chez les *S. album*, *montanum*, etc., où les formes à grosses tiges sont en général plus couchées et augmentent en insertions de type *A-B*), signifierait que, quand les formes de *S. acre* sont plus dressées et moins rampantes, ce qui est le cas des *majus* et *krajinae* à tiges plus solides, elles s'engagent dans la direction de la catégorie VI.

§ 10. *La catégorie V: rameaux stériles et rejets radicants avec présentation moyenne des séparations linéaires et axillaires. Sous-catégorie V A: prédominance des D sur les E.*

En cette catégorie V se situent la majorité des *Genuina*, appartenant aussi bien aux *Kyphocarpia* qu'aux *Orthocarpia* de Fröderström. Mais il s'agit d'espèces à parties rampantes et radicantes aussi bien que dressées, ce qui explique l'équilibre entre les séparations linéaires et axillaires, par opposition à la catégorie VII où ces dernières l'emportent systématiquement. D'autre part, la différence entre les deux sous-catégories V *A* et V *B* n'est que de degré, la première présentant moins d'insertions de type *D-F* que la seconde. Mais, s'il y a intérêt à tenir compte de ces différences quantitatives, c'est qu'elles s'accompagnent de différences qualitatives dignes de remarque. En effet, de la catégorie IV, où les insertions de forme *A-B* sont de 80 à 97 % et celles de forme *D-F* de 12 à 3 % à la catégorie VII *B* où les premières sont de

3 à 7% et les secondes de 85 à 93%, on assiste à une évolution presque continue du détail des insertions *D-F*, dans le sens d'une diminution relative des formes *D*, avec fente mais sans rétrécissement et d'une augmentation corrélative des formes *E* avec fente et rétrécissement. C'est ainsi que dans la catégorie IV presque tous les types *D-F* sont des *D*, tandis qu'en VII *B* presque tous les *D-F* sont des *E*.

Or, c'est au sein des catégories V et VI, où la proportion des insertions de formes *D-F* augmente de la première à la seconde, que la substitution d'une majorité de *E* à une majorité de *D* se produit: presque tous les *Sedum* de la catégorie VI, qui ont de 80 à 90% et plus d'insertion *D-F* fournissent un net excédent de formes *E*. Au contraire, au sein de la catégorie V on assiste à une lutte d'influence entre les *E* et les *D*. Il peut donc être utile de subdiviser encore cette catégorie V en deux sous-ensembles, l'un V *A* où les insertions de forme *D* prédominent encore sur les *E* comme dans la catégorie IV, et l'autre V *B* où les formes *E* l'emportent comme en VI. Le premier sous-ensemble contient surtout de petites expèces comme les *Sedum sexangulare*, *magellense* et *anglicum* et le second des expèces moyennes comme les *S. spurium*, *reflexum*, *anopetalum montanum* et *album*.

Voir le tableau III. *Remarques:*

Les deux premiers de ces *Sedum* font la transition entre les catégories IV *B* et V *A*, tandis que les deux derniers sont plus variables. La var. *polonicum* (reçue à Cluj) comporte 8 ou 9 angles et non pas 6 ou 7 comme le type *sexangulare*.

Les données fournies sur le *S. anglicum* concernent des exemplaires des Pyrénées et de Bretagne mais nous avons transplanté à Genève (où elle a conservé ses caractères) une forme subspontanée des rocailles granitiques du Jardin botanique de Bronx (New York) que l'on peut appeler *nanum*: taille et feuilles réduites de moitié, celles-ci de couleur vert-clair et non pas foncées comme le type, et distribution $A = 6$, C I $= 2$, $D = 9$, E I $= 12$, E II $= 9$ et $G = 12$, soit 12% seulement d'insertions *A-B* et 60% de *E-F* (+24% de *G* issues de *E*). Il y a donc là passage à la catégorie V *B*.

Les *S. neglectum* proviennent de Dalmatie et la subsp. *sopianae* de sa localité originale (Mont-Mecsec à Pecs en Hongrie) que nous a aimablement indiquée son parrain, le professeur Priszter à Budapest. Le *S. hirsutum* provient de Coimbra (Prof. A. Fernandes) et le *winkleri* du sud de l'Espagne. Le *S. chrysanthum* (non *chrysastrum*) nous a été remis par un jardin botanique des USA.

A propos de ces trois dernières espèces à rosettes, il peut être intéressant d'examiner le cas du *Sedum* à formes de joubarbes, à commencer par les modes de séparations des stolons du *S. Jacquemontii* Fröd. (*Sempervivella alba* Stapf, etc.) du Népal. On trouve de ces stolons sur tout le parcours de la tige (voir la fig. 35 dont les feuilles ont été enlevées sauf au sommet et où l'on voit la tige, les racines R et les stolons S): il en est qui partent à mi-hauteur de la tige (S 1), d'autres à l'intérieur ou à la base de la rosette (S 2) et d'autres des racines elles-mêmes (S 3 issu de la racine R 2 et en-dessous des racines R 1). Or, ou bien les stolons sont encore fixés (insertions de type *A*), ou bien ils donnent lieu à une séparation linéaire par nécrose en un point quelconque ou par cassure plus ou moins franche, ou bien ils se séparent à leur point d'origine (séparation axillaire) après avoir présenté un mode d'insertion

Tableau III. Catégorie V A

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*	*A-B*	*D-F*	*N*
S. havardii Rose	51	5	0	8	2	0	27	6	0	0	1	64	33	100
S. sexangulare L. var. *polonicum*	42	13	3	3	2	0	21	6	0	0	0	67	30	90
S. sexangulare L. type	385	33	3	18	13	2	277	27	27	3	12	55	42	800
S. magellense Ten.	63	14	0	8	2	2	57	29	3	2	0	47	50	170
S. gracile Mey.	10	0	0	7	0	0	23	6	5	0	0	33	67	51
S. anglicum Huds.	43	5	2	4	0	2	49	17	6	0	12	38	51	140
S. neglectum Ten.	13	2	1	2	0	0	21	8	3	0	0	36	64	50
S. neglectum Ten. subsp. *sopianae* Prisz.	21	0	0	11	1	2	32	7	4	0	1	40	53	80
S. hakonense Mak.	26	9	2	1	0	0	31	1	0	0	0	54	46	70
S. lancerottense Murr.	32	1	0	1	0	0	35	11	0	0	0	42	57	80
S. compactum Rose	20	2	3	4	1	0	15	4	0	0	1	58	38	50
S. wrightii Gray	18	0	3	2	0	0	14	7	0	0	1	51	46	45
S. hirsutum All.	25	0	0	1	0	1	24	14	5	0	0	37	61	70
S. winkleri (Willk.) Woll. Dod.	7	0	0	4	0	0	15	6	0	0	2	32	61	34
S. chrysanthum Hamet	12	3	0	0	0	0	12	3	0	0	0	50	50	50
S. cormiferum Claus.	32	0	0	0	0	0	17	1	0	0	0	64	36	80
S. retusum Hemsl.	45	0	1	1	1	5	45	7	0	0	0	44	49	105
Moyennes:												47	49	

D, donnant lieu à une cassure nette. Sur un grand nombre de stolons examinés, qui sont toujours très minces, nous n'avons trouvé que des formes d'insertions *A* et *D*: environ 40% de *A* et 60% de *D*, mais avec naturellement des variations sensibles selon l'âge et l'état de la plante.

S'il n'existait que de tels stolons il faudrait classer cette espèce dans la catégorie II. Mais, sans qu'ils soient fréquents, on observe en plus la formation de rameaux secondaires sur les tiges principales (sans parler des rameaux florifères qui sont eux-mêmes axillaires): la figure 36 montre ainsi une tige pourvue de deux rameaux (l'un et l'autre de formes d'insertion *D*) et d'un disque d'abscission plat Da, et non pas en forme de cratère qui témoigne également d'une forme *D* et non pas *E*. Nous n'avons pu disposer d'assez d'individus pour une statistique, mais, à cet égard, nous avons observé des formes *A*, *D* et *E* d'insertion, mais, semble-t-il, avec prédominance nette de *D*.

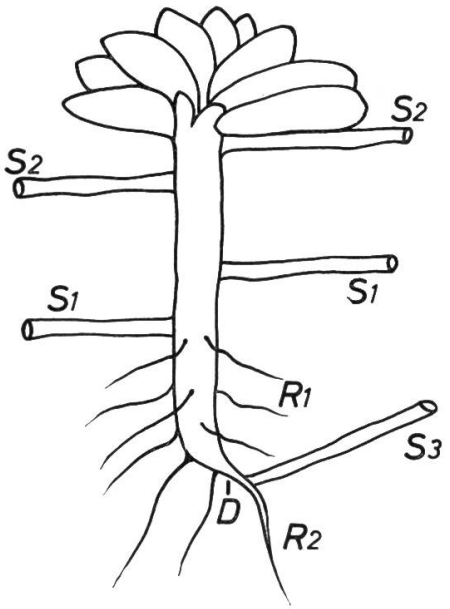

FIG. 35.

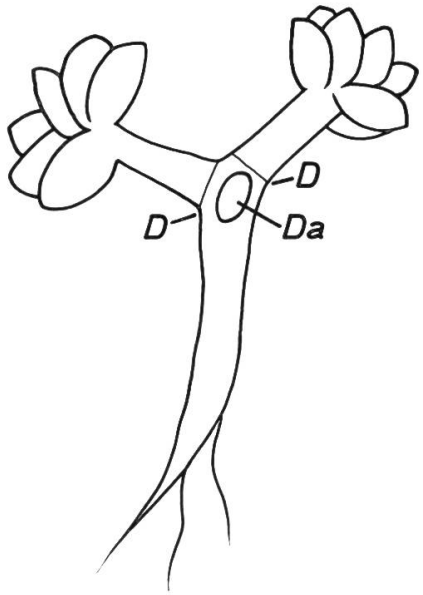

FIG. 36.

Le *Sedum indicum* (Decaisne) Hamet var. *yunnanense* (Franch.) Hamet (*Sinocrassula yunnanensis*, etc.) ne comporte pas de stolons, mais ses tiges, en général complètement masquées par les feuilles des rosettes, donnent fréquemment naissance à des rameaux secondaires qui engendrent de nouvelles rosettes en général serrées contre la rosette principale et ne s'en détachant pas toujours. Nous avons noté, mais sur trop peu d'exemplaires pour une statistique, des modes d'insertion *A*, *D* et *E*, mais, en plus, des segmentations linéaires sur les rameaux secondaires et qui étaient du type *E*, ce qui a facilité naturellement l'abscission de la nouvelle rosette en développement. Les rameaux florifères sont tous de forme *A* I d'insertion.

Mais le mode de reproduction végétative de beaucoup le plus fécond, en cette espèce sans stolons, est la régénérescence à partir des feuilles tombées, car elles se séparent avec une grande facilité.

Le *Sedum glabrum* (Rose) Praeg. peut aussi être situé ici (mais avec doute, faute, comme pour la précédente, de justifications statistiques suffisantes). Nous n'en parlons donc également que dans le but de montrer la généralité des processus communs à tous les *Sedum*, même ceux qui présentent une forme de joubarbe. Nous relevons donc, au sein de la rosette des *S. glabrum*, des rameaux secondaires issus de la tige principale, et même des tertiaires, donnant lieu à de nouvelles rosettes qui semblent se dissocier plus facilement que dans l'espèce asiatique précédente: les insertions notées sont de type *A*, *B* II, *D* et *E* (avec semble-t-il prédominance de *D*). Nous retrouvons en outre un ou deux resserrements le long de ces courts rameaux qui sont de type *B* II mais pouvant conduire à des types *E* et à des séparations linéaires. La chute des feuilles demeure néanmoins le processus dominant.

Le *Sedum spinosum* (L.) Willd. (placé par sa fleur à tour de rôle dans les *Cotyledon*, les *Crassula*, les *Umbilicus*, les *Sempervivum* et les *Orostachys*) provient du Plateau de Pamir, etc., et se porte fort bien au Valais et y fleurit à l'occasion. Il pousse des rosettes marginales par le moyen de rameaux secondaires au sein desquels nous avons noté des insertions de types *A* à *E* avec une belle travée (la rosette secondaire était déjà pourvue d'une forte racine tout en demeurant fixée à la tige principale par une travée déjà un peu mobile en son insertion).

Chez les *Sedum ebracteatum* Moc. et Sess., *versadense* Thoms. (à feuilles orbiculaires ou rétuses), *hemsleyanum* Rose. etc., il s'y ajoute que des rameaux secondaires peuvent sortir de la tige, lorsque la rosette pousse en hauteur: modes d'adhésion *A*, *D* et *E*. Sous la rosette de *S. hemsleyanum* les parties hypogées consistent en tubercules dont les formes d'adhésion sont *B* II ou *E*.

Notons enfin que les *S. cormiferum* Claus. et *retusum* Hemsl., situés à la fin du tableau de cette catégorie V *A* sont difficiles à classer, mais d'autant plus intéressants. A l'état subligneux et normal, le premier est intermédiaire entre les catégories IV et V, mais dès que sa situation se complique (dessication, étiolement relatif en chambre) l'abondance des insertions *D* le rattache nettement à la présente catégorie. Quant au *S. retusum*, il convient sans doute de le situer au terme de cette catégorie V *A* parce qu'il fait la transition entre V *A* et la catégorie VII elle-même, sans être typique d'aucune des deux ni des catégories intermédiaires. De la catégorie V *A* il présente une nette prédominance des insertions de forme *D* sur les formes *E* (avec au moins 50% de formes *D-E*, ce qui exclut la catégorie IV). Mais, étant à tiges subligneuses et dressées, il ne fournit pas (sauf rares exceptions possibles) de rejets rampants et radicants, ce qui est contraire aux règles des catégories V-VI. D'autre part, dans les situations où il atteint le 85% d'insertions *D-E*, ce qui le rapproche de la catégorie VII, il conserve sa majorité d'insertions de type *D*, ce qui est contraire aux habitudes de cette catégorie. Il ne reste donc qu'à y voir un terme de passage.

Nous l'avons d'abord élevé en chambre (voir « Chambre 1 ») puis, de mai à octobre en plein air, (voir « Jardin 1 ») puis à nouveau en chambre (« voir Chambre 2 ») où a retrouvé ses caractères antérieurs au lieu de conserver ceux de jardin; a été ensuite remis en plein air (voir « Jardin 2 »)

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*
Jardin 1 . . .	27	0	0	0	0	5	27	6	0	0	0
Chambre 1 .	2	0	0	0	0	1	12	5	0	0	0
Chambre 2 .	10	0	0	3	1	1	39	6	0	0	0
Jardin 2 . . .	18	0	1	1	1	0	18	1	0	0	0

La forme de plein air comporte donc 41 à 50% d'insertions *A-B* contre 47,5 à 50% de *D-F* et correspond ainsi aux normes de la catégorie V *A*, à part les rejets rampants et les séparations linéaires. En chambre, au contraire, et sous l'effet probable de la dessication et de l'étiolement, les insertions *A-B* tombent à 10-21% et les insertions *E-F* montent à 75-85%, mais avec forte prépondérance de la forme *D* (lesquelles n'affectent guère en plein air que les jeunes rameaux).

On voit ainsi que le comportement du *Sedum retusum* est bien différent de celui du *S. griseum* dont les tiges sont également subligneuses, quoiqu'un peu plus minces, et qu'il rappelle plutôt celui des *S. nanifolium*, *liebmannianum* et *cupressoides*, qui passent en chambre de la catégorie IV à la catégorie V *A*. Notons en outre que ces changements de catégorie en passant du plein air à la chambre ou l'inverse ne sont pas entièrement générales: nous n'avons pas relevé ce processus chez les *S. guatemalense*, *stahlii*, *alfredii*, etc.

§ 11. *La catégorie V: rameaux stériles et rejets radicants avec représentation moyenne des séparations linéaires et orthogonales. Sous-catégorie V B: prédominance des insertions E sur les D.*

La seule différence entre cette sous-catégorie V *B* et la précédente est l'accroissement des insertions de type *E* par rapport à celles de type *D*. Il est possible que cette différence demeure sans signification, étant données la variabilité individuelle que nous avons constatée chez les *S. liebmannianum*, *cupressoides*, etc. et la variabilité écologique selon les milieux occupés par des races diverses ou identiques que nous constaterons chez les *S. album* et *montanum*. Mais il est en outre possible que cette variation du rapport entre les *D* et les *E* soit en relation avec celles du rapport (également susceptible de variations) entre les insertions de type *A-B* et *D-F*, ce qui reste à établir. En ce dernier cas, les variations constatées ne s'opposeraient pas à la classification proposée et soulèveraient simplement un problème intéressant de plus.

Voir le tableau IV. *Remarques:*

Le *S. hybridum* qui, comme on le sait, n'a rien d'un hybride, est intéressant à plusieurs égards pour notre étude. Tout d'abord, c'est une des seules espèces du groupe *Aizoon* à présenter de façon constante des rameaux stériles et à conserver ses feuilles et ses tiges en hiver. En second lieu, ses tiges comportent une certaine segmentation, moins nette que chez le *S. spurium*, mais suffisante pour donner lieu à des séparations linéaires: voir, par exemple, la planche 49 (Part. 2) de Fröderström (une figure de cette planche photographie précisément une coupure à la frontière de l'un des segments). Mais, de sa parenté avec les *Aizoon* de notre catégorie I *B* et surtout avec ceux de la catégorie II *B* (car l'*hybridum* présente de nombreux stolons et rameaux souterrains, avec séparations linéaires, travées, etc.) il ne résulte pas que le *S. hybridum*,

Tableau IV. Catégorie V B

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*	*A-B*	*D-F*	*N*
S. hybridum L.	42	1	8	11	2	8	26	19	18	3	12	41	44	150
S. spurium M. Bieb.	74	10	4	15	4	6	16	51	16	1	3	51	42	250
S. hillebrandii Fenzl	33	66	15	10	1	0	36	86	8	1	1	48	51	257
S. reflexum L.	290	19	30	78	10	30	90	119	56	28	5	55	39	755
S. elegans Lej.	32	0	2	8	0	2	12	56	8	0	0	35	63	120
S. anopetalum DC.	51	10	9	9	6	11	108	108	59	12	3	21	76	376
S. montanum Perr. et Song.	268	1	13	106	17	38	84	163	129	9	24	45	45	852
S. album L.	707	29	8	207	48	26	243	492	263	9	45	45	48	2077
S. album L. var. *murale*	7	0	0	5	0	0	6	20	8	2	0	25	75	48
S. rubrotinctum Claus.	41	0	0	14	0	2	12	21	9	1	0	55	43	100
S. commixtum Hutch.	20	0	0	4	0	0	10	12	0	0	1	51	46	47
S. oaxacanum Rose	66	0	0	36	0	5	46	44	20	1	2	46	50	220
S. australe Rose	21	0	0	3	1	0	12	10	8	0	0	43	54	55
S. obcordatum Claus.	34	1	0	7	0	2	17	34	5	0	0	42	56	100
S. japonicum Sieb.	60	0	15	15	0	2	46	30	16	10	6	45	51	200
S. leucocarpum Franchet	20	0	0	0	0	0	8	22	10	0	0	33	66	60
Moyennes :												42	53	

avec ses rejets rampants et ses segmentations, s'en tienne à la catégorie IV *B* comme le *S. ibericum*: l'examen des insertions de ses rameaux secondaires en fait un représentant typique de la catégorie V *B*, avec répartition à peu près égale des modes d'insertion *A-B* et *D-F*.

Les racines du *S. spurium* Bieb présentent les modes habituels de séparation et il est inutile d'y revenir. Par contre ses tiges principales aussi bien que les rameaux soulèvent un problème non discuté jusqu'ici. (1) D'une part, ces tiges sont segmentées, c'est-à-dire que, à des intervalles moyens de 1-2 cm, on observe une rainure circulaire, aux points où se situent l'insertion des feuilles et celle des rameaux secondaires. En lui-même ce fait n'est pas nouveau, car on l'observe déjà chez les *S. sieboldii* (mais pas *cauticolum*, ni *ewersii*, etc.) et *aizoides*, pour l'insertion des feuilles, mais sans provoquer de cassures des tiges principales. (2) D'autre part, et ceci est nouveau, le *S. spurium* (nous retrouverons la même situation chez les *S. sarmentosum*, *divergens*, etc.) présente souvent des cassures et séparations au niveau de ces rainures-frontières et, ce qui est bien plus intéressant, à l'occasion de segmentations plus serrées (jusqu'à 1-2 mm) dont les frontières légèrement fendues ne coïncident plus avec l'insertion des feuilles. Il y a donc là un nouveau mode de séparation linéaire qui est à analyser, d'autant plus qu'il intéresse les tiges principales et pas seulement les rameaux secondaires.

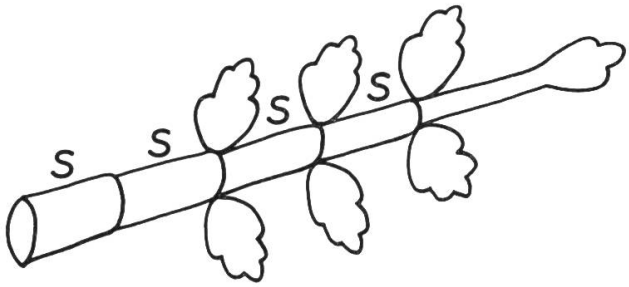

FIG. 37.

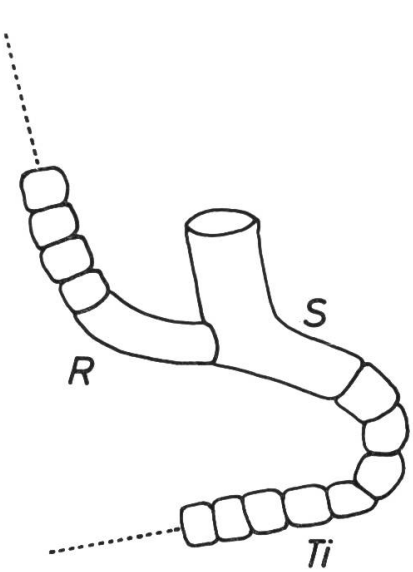

FIG. 38.

Les figures 37 et 38 fournissent un exemple de la distinction entre ces deux formes de segmentation. La première (1) que nous appellerons « segmentation de croissance » est représentée en S sur les figures 37 et 38, avec rainures correspondant à l'insertion des feuilles, et peut donner lieu, mais exceptionnellement, à des coupures aux séparations. Au contraire les « segments de séparation » sont figurés sur la figure 38 et ne marquent plus les étapes de la croissance, mais la tendance inverse à la séparation (nous en avons compté jusqu'à 13 serrés sur la tige principale Ti de la fig. 38, où

le rameau R en compte lui-même 14 !). Les coupures qu'ils occasionnent sont si fréquentes que nous en avons dénombré 22 au sein d'une touffe de *S. spurium* tenant dans la paume de la main et, lorsque l'on cherche à plier une tige du type de la figure 38, les rainures entre segments qui se creusent souvent en forme de fentes plus ou moins profondes, donnent lieu à des cassures nettes, à surface brillante, comme c'est le cas des insertions de type *E* I pour ce qui est des rameaux secondaires.

On voit ainsi que les tiges principales du *S. spurium* présentent déjà des modes de séparation qui préfigurent de près les modes d'insertion de type *D-F* des rameaux secondaires, couchés ou dressés, ce qui fournit les conditions d'un transfert des séparations linéaires aux séparations axillaires. Quant à celles-ci, on peut distinguer comme nous l'avons vu chez le *S. acre* (§ 9), les ramifications couchées et les rameaux dressés, tous deux présentant les modes *A-G* d'insertion. Mais, avant la statistique,

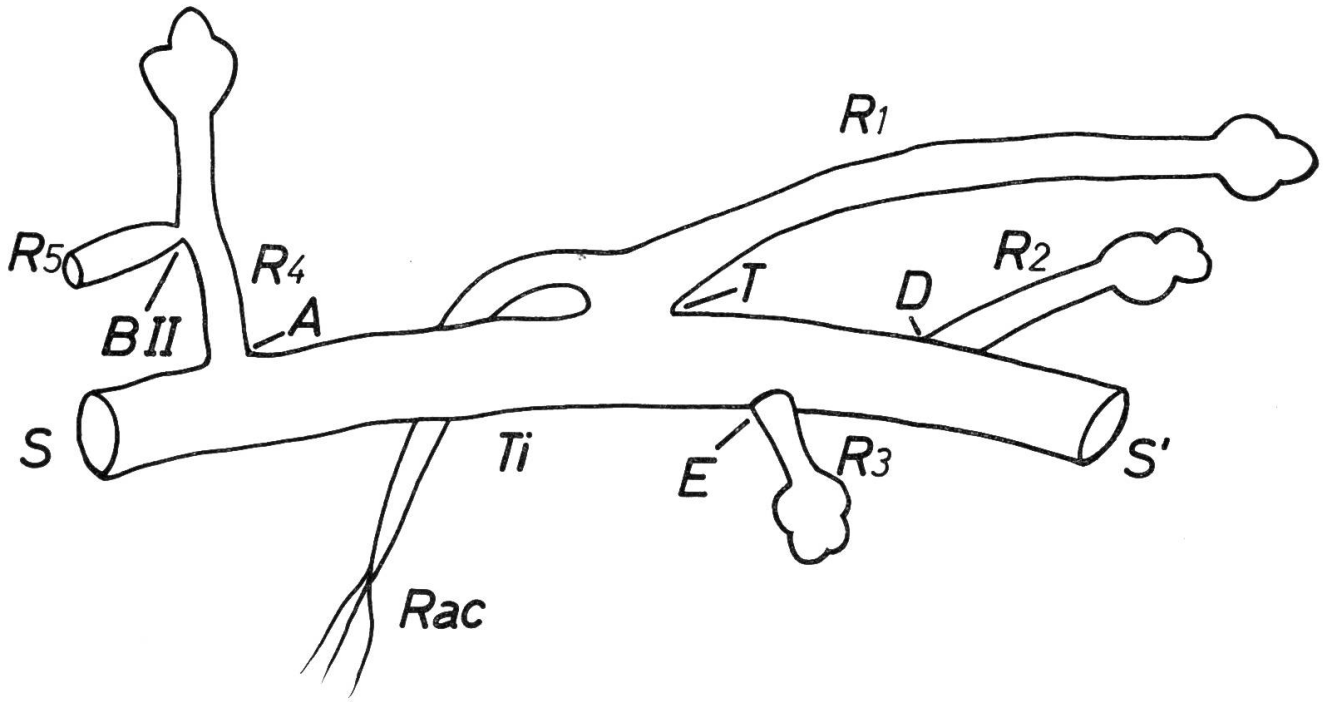

FIG. 39. — Ti, tige principale. – S et S', ses coupures spontanées. – T, travée reliant R1 à Ti. – R1, rameau second issu de la travée. – Rac, ses racines. – R2 à R5, autres rameaux secondaires et tertiaires. – *A*, *B* II, *D*, *E*, leurs modes d'insertion.

notons encore que les ramifications couchées donnent fréquemment lieu au mécanisme des travées: un beau cas en est représenté sur la figure 39, dont tous les éléments sont étalés sur le sol (Ti et T) ou dressés (R 1 à R 5), seule la racine Rac de R 1 étant hypogée.

Le *S. hillebrandii* Fenzl, espèce d'Europe orientale (Roumanie, Hongrie) et bien distincte des *S. acre* et *sexangulare*, est difficile à classer dans nos catégories, parce que ses bourgeons tombent abondamment jusqu'à un certain âge (ce qui évoque la catégorie VI *B*), après quoi les tiges deviennent plus épaisses et subligneuses, et les rameaux ne se séparent plus guère, ce qui évoque la catégorie IV.

Il convient maintenant d'examiner d'un peu près le groupe du *S. reflexum* à cause de l'importance qu'aura pour nous le *S. nicaeense*. Le bel ouvrage de Fröderström paraît simplifier un peu trop les choses en ne retenant du groupe *Rupestria* que les trois espèces *nicaeense*, *reflexum*, (ou *rupestre*) et *pruinatum* (plus naturellement l'*amplexicaule* qui est bien distinct), et en fusionnant l'*ochroleucum* et l'*anopetalum* à titre de seule variété du *nicaeense*. Il est vrai que la systématique de ce groupe est réellement peu claire. Pour éviter toute équivoque nous nous en tiendrons donc aux grandes lignes suivantes [1] (mis à part le *S. pruinatum* sans doute spécial au Portugal):

Pétales obtus			*S. nicaeense (altissimum)*
Pétales pointus	Inflorescence non recourbée (en boutons)	Pétales dressés, blanchâtres	*S. anopetalum*
		Pétales étalés, jaunes	*S. montanum* [2]
	Inflorescence recourbée (en boutons)	Rameaux stériles en cône renversé	*S. elegans (fosterianum)*
		Rameaux stériles non en cône renversé	*S. reflexum (rupestre)*

Or, du point de vue qui nous occupe en cette étude, le grand intérêt de ces cinq *Sedum* si voisins, est la différence qui sépare le *S. nicaeense*, exemple typique de la catégorie VII à chutes systématiques des rameaux secondaires, des quatre autres formes, singulièrement variables et intermédiaires entre les catégories V *B* et VI *A*. Il vaut donc la peine de les analyser en détail, de manière à préparer l'analyse des réactions nettement anticipatrices dont témoigne le *S. nicaeense*.

A commencer par le *S. reflexum* (y compris le *S. rupestre* qui n'en est qu'une forme glauque à feuilles un peu plus courtes et épaisses), nous trouvons sur 755 rameaux d'exemplaires recueillis aux environs de Genève le 55,2% de types *A-B*; 5,2% de type *C*; 38,8% de types *D-F* et 0,6% de type *G*. Les stations extrêmes sont 23 et 73% pour les formes *A-B* d'insertion et de 61% et 23% pour les formes *D-F* (même deux stations sous le Salève). La variabilité est donc considérable. Des exemplaires de la Dobroudja (*Sedum rupestre*) ont donné 40% pour *A-B* et 46% pour *D-F*; d'autres recueillis près du lac Balaton (où l'espèce est subspontanée) ont fourni 47% d'insertions *A-B* et 39% de *D-F*. Des spécimens de Belgique et des Cévennes donnent des résultats analogues.

La variabilité peut même être surprenante à quelques mètres de distance. Nous avons observé dans une station bien exposée (rochers) une population donnant 93% d'insertions *A-B* et 5% de *D-F*; mais à deux mètres de là, la même race (ou le même mélange) donnait des exemplaires plus petits, visiblement moins favorisés par un encombrement d'herbes et moins de lumiière, avec 48% d'insertions *A-B* et 35% de *D-F*.

---

[1] Sans entrer dans le détail des formes de pédicelles florifères incurvés ou dressés (par opposition à l'inflorescence entière lorsqu'elle est en boutons) ou des poils à la base des étamines, deux caractères donnant lieu à des variations inextricables quand on les met en relation avec ceux dont nous nous contentons ici.

[2] Ou *ochroleucum* Chaix var. *montanum* par opposition à *ochroleucum* var. *anopetalum*.

Le *S. elegans* Lej. (*forsterianum* Sm.) est une espèce méridionale également très variable. Quelques exemplaires récoltés près de Coimbra par le professeur A. Fernandes nous ont donné 85% d'insertions *A-B*, 10% de *C* et 5% seulement de *D-E*. Par contre, quelques spécimens reçus au Jardin alpin de Paris, grâce à l'amabilité de Mlle Erkova qui les avait ensemencés au moyen de graines issues précisément du Jardin botanique de Coimbra, nous ont fourni les proportions presque inverses: 63% de *D-F* et 37% d'*A-B*. Des exemplaires reçus à Gand ont même présenté 90% d'insertions *D-F* et 10% d'*A-B*.

Le *S. anopetalum* DC. est en général bien distinct du *S. nicaeense*, bien qu'on les trouve constamment côte à côte dans les mêmes stations du Midi. Il existe certes des intermédiaires et l'on a signalé des hybridations, mais dans la grande majorité des cas on n'éprouve pas de doute à les distinguer. Aux environs d'Aix-en-Provence, on trouve 21% d'insertions de formes *A-B* et 76,3% de formes *D-F*: en moyenne le *S. anopetalum* donne donc des réactions intermédiaires entre celles du *reflexum* et celles du *nicaeense*, ce dernier présentant seulement 3 à 5% d'insertions *A-B* et plus de 90% d'insertions *D-F*. L'*anopetalum* est même plus proche de l'espèce méridionale que de l'autre, mais la question est d'établir les parts respectives du milieu et de l'espèce. Nous disposons à cet égard de deux sources d'information: les *S. anopetalum* de Veyrier (station parmi les plus septentrionales de ce *Sedum*) et les élevages à Genève d'exemplaires méridionaux. Sur 110 rameaux d'exemplaires de Veyrier (sous I) et sur 70 rameaux d'individus ramenés d'Aix mais ayant passé plus de deux ans en notre jardin de Genève (sous II) nous trouvons:

I (Veyrier)	57 *A* I	3 *C* I	6 *C* II	18 *D*	15 *E* I	7 *E* II	et	4 *F*
II (Genève	30 *A* I	3 *B* I	3 *B* II	1 *C* I	6 *D*	18 *E* I	et	12 *E* II

soit 50 à 51% d'insertions *A-B*, 40 à 47% de *D-E*. On voit que, dans les mêmes conditions de milieu que constitue notre jardin à Genève le *S. anopetalum* s'est fortement éloigné de la distribution propre au *Sedum nicaeense*, dont il sera question au paragraphe 14.

Sedum montanum Perr. et Song. Nous désignerons ainsi la forme appelée *S. ochroleucum* subsp. ou var *montanum* par ceux qui baptisent l'espèce précédente *ochroleucum* subsp. ou var. *anopetalum*. Nous procédons de la sorte sans vouloir décider (est-ce d'ailleurs décidable?) s'il s'agit de deux espèces, sous-espèces ou variétés, et peut-être simplement pour avoir particulièrement fréquenté ce *S. montanum* au Valais, d'où l'*anopetalum* est absent et où le *reflexum* est confiné en quelques rares stations de plaine.

Voici d'abord une statistique des formes d'insertion portant sur 852 rameaux cueillis en-dessous de 1800 m (Haut-Valais et Mayens-de-Sion) et sur 808 rameaux analysés sur des exemplaires de 1800 à 2200 m (entre le Bietschthal et le Baltschiedertal):

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*
800-1800 m	268	1	13	106	17	38	84	163	129	9	24
1800-2900 m	460	53	6	189	15	21	18	26	11	5	4

Les moyennes sont alors de 45,4% d'insertions *A-B* et 45,1% d'insertions *D-F* en-dessous de 1800 m et de 87% d'insertions *A-B* contre 7,5% d'insertions *D-F*[1] en-dessus de 1800 m ! Si cette loi était générale cela simplifierait notre travail, mais disons tout de suite que chez le *S. album* nous trouverons exactement le contraire...

Au-dessus de 1800 m, le *S. montanum* varie peu: sur cinq localités différentes nous trouvons des écarts de 75% à 92% d'insertions *A-B* et de 3,5 à 22% d'insertions *D-F*. Par contre, en dessous de 1800 m, les variations vont de 22 à 65% pour les insertions *A-B* (sauf une station à 77% mais à 1470 m à Bietschien en compagnie du *S. alpestre* dans des conditions de fond de vallée particulièrement rudes [2] et une station à 80% dans la mousse dont nous reparlerons); pour les insertions *D-F* l'écart va de 72% à 30% (sauf 15% à Bietschi et 10% dans la mousse).

Les racines et rejets rampants présentent tous les modes de séparation notés jusqu'ici, y compris de belles travées, observées à 2200 m.

Notons encore qu'au mois de janvier, en Valais à 900 m, nous avons trouvé quelques touffes de *S. montanum* qui, sur 244 rameaux recensés, présentaient 156 chutes (formes *D* et surtout *E*). L'ensemble comportait 28,2% d'insertions *A-B* et 70,2% de *D-F* (surtout *E*). Pour vérifier s'il s'agissait là d'un effet de la saison, nous avons analysé deux ou trois ensembles de touffes, à quelque distance du premier. L'un ne présentait que 12 chutes sur 76 rameaux et l'autre 6 chutes sur 40 rameaux. Les indices d'insertions étaient de 47,3 et 52,5% de *A-B* et de 52,7 et 47,5% de *D-F* (avec dans les deux cas prédominance des *E*). Rien ne permettait de distinguer ces ensembles, du point de vue de l'âge, de la taille ou de la santé des individus récoltés. Le nombre des chutes du premier ensemble semble donc dû à des processus réactionnels très locaux et qui, au jugé, pourraient tenir à une dessication légèrement supérieure (couche de terre moins épaisse et plus sèche, les trois ensembles ayant été récoltés sur des murs retenant le bord inférieur de prés).

Sedum album L. Cette espèce est comme les précédentes d'une grande variabilité. Voici la distribution des formes d'insertion sur 2077 rameaux d'individus récoltés en-dessous de 1800 m dans le Haut-Valais et 908 rameaux observés entre 1800 et 2200 m :

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*
800-1800 m	707	29	8	207	48	26	243	492	263	9	45
1800-2200 m	31	0	1	50	2	2	19	185	602	11	5

Pour le groupe 800-1800 m on a donc 45,7% d'insertions *A-B* et 48,4% de *D-F*. Au-dessus de 1800 m les insertions sans fente tombent au contraire à 9% et les insertions *D-F* montent à 90% [3]. La réaction est donc juste l'inverse de celle du *S. montanum*. Par exemple, nous avons compté sur un espace de 60-70 dm² à 2000 m 302 chutes spontanées de rameaux secondaires de *S. album* et sur un même espace de 8×8 dm 9 chutes pour le *S. montanum*.

---

[1] On remarque que dans les stations (> 1800 m) où les modes d'insertion *D-F* sont peu représentés le type *D* atteint la moitié des types *E*, tandis que dans les station (< 1800 m) où ils sont bien représentés, le type *D* n'atteint pas le tiers des types *E*I et *E*II réunis.

[2] Près de la limite des arbres.

[3] On note que corrélativement le rapport des insertions *D* aux *E* passe de 243/755 à 19/787 !

Au-dessus de 1800 m les stations s'échelonnent entre 2% et 24% d'insertions *A-B* et entre 76 et 95% d'insertions *D-F*, tandis qu'en-dessous de 1800 m on observe de 6% à 73% d'insertions *A-B* et de 26 à 93% d'insertions *D-F*. Voici, à titre de comparaison, la répartition des stations valaisannes des *S. album* et *montanum* [1]:

		⩽10%	11-29%	30-49%	50-69%	70-89%	⩾90%
A-B	*S. album* <1800 m . .	8(2)	16(4)	28(7)	32(8)	12(3)	4(1)
A-B	*S. album* >1800 m . .	33(8)	66(4)	0	0	0	0
D-F	*S. album* <1800 m . .	4(1)	12(3)	40(10)	24(6)	12(3)	8(2)
D-F	*S. album* >1800 m . .	0	0	0	0	50(3)	50(3)
A-B	*S. montanum* <1800 m	0	28(4)	36(5)	28(4)	7(1)	0
A-B	*S. montanum* >1800 m	0	0	0	0	80(4)	20(1)
D-F	*S. montanum* <1800 m	0	14(2)	28(4)	36(5)	21(3)	0
D-F	*S. montanum* >1800 m	60(3)	40(2)	0	0	0	0

On voit que le *S. album* est plus variable que le *montanum* en-dessous de 1800 m tout en oscillant autour des mêmes moyennes (moitié-moitié pour *AB* et *DF*), tandis qu'au-dessus de 1800 m les directions sont divergentes. Mais, dans les deux cas, il semble que les insertions de types *A-B* prédominent quand les tiges sont plus épaisses et plus solides, ce qui est le cas des *S. montanum* d'altitude qui, à 2200 m présentent de gros rejets rampants radicants jusqu'à 25 cm de l'origine avec tiges principales souvent bien plus grosses que les rameaux secondaires. Par contre, c'est plutôt aux basses altitudes que le *S. album* donne des exemplaires à grosses et longues tiges, étalées sur des roches ou des murs avec relativement peu de chutes. Nous avons ainsi relevé aux environs de Veyrier et de Collonges-sous-Salève, ainsi qu'à Monnetier, des stations de 60, 66, 69 et 71,5% d'insertions *A-B* (environ 800 rameaux non comptés dans les statistiques précédentes) et de 25, 26, 33 et 34% d'insertions *D-F* (cela n'empêche pas qu'en des stations voisines on trouve aussi sur 500 autres rameaux 27,5 à 38% d'insertions *A-B* et 57 à 72,5% d'insertions *D-F*). En altitude, par contre, le *S. album* présente ordinairement des tiges minces et plus courtes, et des rejets rampants pouvant se séparer comme les rameaux, mais linéairement et avec parfois des segmentations proprement dites (fig. 40 dont la partie *b* représente une segmentation sur le rameau secondaire lui-même).

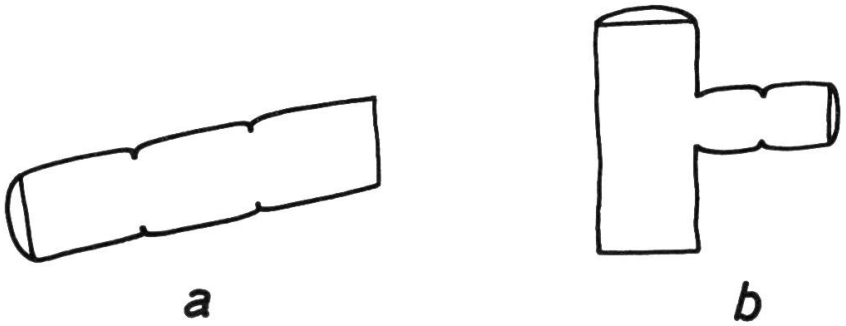

FIG. 40.

[1] En pour-cent des stations. Entre parenthèses les nombres absolus.

Nous avons en outre observé une situation instructive où les réactions des *S. album* et *montanum* se sont montrées entièrement convergentes. Il s'agissait là (900 m) d'un mur en plein soleil, couvert d'une mousse épaisse, de telle sorte que seules les feuilles des *Sedum* étaient visibles, les tiges, les rejets rampants et les points d'insertion des rameaux demeurant cachés par la mousse. Or, en ces conditions le *S. album* a donné 70% d'insertions *A-B* et 12% de *D-F* (11% de types *C* et 6% *G*) et le *S. montanum* 80% d'insertions *A-B* et 10% de *D-F* (5% de types *C* et de *G*). Il semble donc que, immobilisés par la mousse et en partie privés de lumière, ces exemplaires aient réagi dans le cas des deux espèces par une prédominance des séparations linéaires (racines et rejets) sur les séparations orthogonales, à la manière des *Sedum* de catégorie IV.

En bref, le *S. album* présente une variabilité qui s'étend des catégories IV *B* à VI *A*. En situations normales il est bien représentatif des réactions de la catégorie V *B* mais en plus variables. En conditions exceptionnelles (comme celle de la mousse), il réagit comme dans la catégorie IV *B*, par prédominance des séparations linéaires. En altitude par contre, il réagit comme en VI *A* avec renforcement des séparations à la fois orthogonales et linéaires (ces dernières surtout sur les rejets rampants mais aussi sur les racines, qui présentent tous les modes de séparation décrits jusqu'ici au niveau hypogé). La différence essentielle qui sépare cette espèce du *S. montanum* en altitude tient donc, d'une part, à sa plasticité légèrement supérieure, mais surtout d'autre part, au fait que *S. montanum* développe curieusement des plantes individuellement plus robustes vers 2000 m, avec de grosses et longues tiges rampantes: d'où une prédominance nette des séparations linéaires et donc une régression vers la catégorie IV *B*.

En effet, plus le *S. album* s'élève en altitude et plus il se présente sous la forme de petites plantes rampantes, dont la taille des nombreuses tiges et des feuilles ne dépasse guère celle du *S. atratum*. A la Rote Kuh, par exemple, on trouve le *S. album* jusqu'à 2300 m avec *S. atratum*, *Artemisia laxa*, *Silene acaulis* et *Saxifrage oppositifolia*, et ses touffes présentent alors une taille minuscule et de très nombreuses chutes.

Notons en outre que dès 1500-1700 m, et de plus en plus à partir de 1900-2000m, ces *Sedum album* appartiennent à la var. *murale*; cette forme souvent cultivée a été trouvée par Priszter à l'état spontané en Hongrie et sa distribution y coïncide avec celle d'exemplaires reçus de Mlle Erkova au Jardin alpin du Muséum à Paris (voir le tableau IV).

§ 12. *Catégorie VI: rameaux stériles et rejets rampants avec forte représentation des séparations linéaires et axillaires. Sous-catégorie VI A: pas de segmentation systématique des tiges.*

Cet ensemble VI, est formé d'espèces qui atteignent environ 90% de types *D-F* d'insertions et peuvent par conséquent être considérées comme se préparant systématiquement à la chute des rameaux stériles, qui devient effectivement très fréquente grâce à cette anticipation morphogénétique. Ce caractère est commun aux catégories VI et VII, mais leur différence est la suivante: en la catégorie VII cette séparation

des rameaux aériens ne s'accompagne plus d'une coupure des tiges au niveau des rejets rampants (VII *A*) et marque même une forte régression dans la formation de rejets radicants (VII *B*), de telle sorte que le système des chutes aériennes perd finalement tout contact avec les incitations au niveau du sol; la catégorie VI conserve au contraire étroitement ce contact grâce aux processus qui caractérisent ces rejets rampants et radicants. En effet, non seulement les espèces de cet ensemble VI présentent un grand foisonnement de tels rejets, mais encore les tiges rampantes donnent lieu à des séparations et coupures systématiques, soit par segmentation proprement dite soit par amincissement et dessication, de telle sorte que la chute des rameaux aériens fait encore partie d'un comportement d'ensemble intéressant toutes les régions de la plante.

Pour faciliter l'analyse, nous subdiviserons, d'un tel point de vue, cette catégorie VI en deux sous-catégories VI *A* et VI *B*. La sous-classe VI *A* ne comprend que des espèces dont les séparations de tiges, quoique systématiques, s'effectuent surtout par dessication et nécrose locale: *S. amplexicaule*, *alpestre*, *micranthum*, *lydium*, *ternatum*, etc. La sous-classe VI *B* comprend par contre des espèces dont les tiges mêmes sont segmentées, par « segmentation de séparation » avec rainures plus ou moins profondes marquant les frontières entre les segments et correspondant aux modes *D*, *E* et *F* d'insertions: tels sont les *S. dasyphyllum*, *sarmentosum*, *lineare*, *divergens*, *stoloniferum*, etc.

Les espèces qui suivent ne présentent donc pas de tiges segmentées à proprement parler, mais donnent lieu à des séparations linéaires à peu près aussi fréquentes que dans le groupe VI *B* (2) au niveau des rejets rampants primaires ou secondaires, par coupures nettes ou nécrose après dessication et amincissement.

Voir le tableau V. *Remarques:*

Le *S. Stahlii* peut devenir subligneux; en ce cas les formes d'insertions *A-B* augmentent et ce *Sedum* tend alors vers la catégorie V. Il n'en perd pas moins ses feuilles pour autant, qui bourgeonnent sitôt tombées sur le sol: J. A. Yarbrough, qui a étudié ce phénomène (1936) l'attribue à un effet de régénération.

Le *S. micranthum* est bien distinct du type *album*. Le *S. athoum* Boiss. semble une variété de (ou voisine de) *micranthum*. Quelques rameaux nous ont donné 1 *A* I, 3 *D*, 12 *E* I et 4 *E* II.

Les insertions *E* du *S. rosulatum* (de l'Himalaya) ne sont pas toujours très typiques et à l'état jeune ne présentent qu'un rétrécissement léger qui augmente avec l'âge. Nombreuses chutes et quelques séparations linéaires.

Le *S. alpestre* est plus commun au Valais qu'on ne le dit, mais souvent très localisé. Il descend jusqu'à 1470 m au Bietschtal.

Les *S. lydium* et *glaucum* fournissent de nombreuses chutes de rameaux et séparations linéaires. Le *S. borissovae* (d'Ukraine) également.

Le *S. amplexicaule* DC. est intéressant par son comportement très régulier en été: sitôt les chaleurs venues il semble se dessécher, sauf les tiges florifères, ses feuilles s'appliquent contre la tige et jaunissent tout en s'imbriquant étroitement au lieu de tomber. Il en résulte une sorte de tubercule écailleux, brunâtre ou jaunâtre et d'apparence sèche, à l'extrêmité des tiges et rameaux, qui s'amincissent eux-mêmes

Tableau V. Catégorie VI A

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*	*A-B*	*D-F*	*N*
S. stahlii Sol.	10	0	0	6	0	0	14	32	18	0	0	20	80	80
S. album L. subsp. *micranthum* Bart. var. *chloroticum* Praeg.	7	1	0	9	0	2	18	172	9	2	3	8	91	223
S. rosulatum Edgw.	3	0	1	2	0	0	26	34	0	0	0	9	91	66
S. alpestre Vill.	7	1	0	3	0	0	22	260	112	5	12	2,6	94,5	422
S. pallidum M. Bieb.	10	1	0	1	3	2	13	36	24	7	3	12	80	100
S. lydium Boiss.	2	0	0	0	0	0	31	27	20	0	0	2,5	97,5	80
S. lydium Boiss. var. *glaucum*	7	0	0	5	0	0	36	57	90	3	2	6	92	200
S. kostovii Stef.	3	0	0	1	0	2	14	39	16	0	0	5	92	75
S. borissovae Balk.	3	0	0	0	0	0	11	44	20	2	0	4	96	80
S. stribrnyi Vel.	4	0	0	3	0	0	9	32	35	0	0	9	91	83
S. sartorianum Boiss.	1	0	1	0	0	0	4	35	9	0	0	4	96	50
S. amplexicaule DC.	18	5	0	2	0	1	50	63	108	2	1	10	89	250
S. oreganum Nutt.	8	1	0	6	0	4	52	77	119	30	3	5	93	300
S. oreganense Wats.	8	0	5	0	1	0	10	54	31	1	0	12	87	110
S. nevii Gray	6	0	0	2	0	0	5	28	15	4	0	13	86	60
S. potosinum Rose	3	0	0	3	0	0	6	81	25	1	1	5	94	120
S. guatemalense Hemsl.	6	0	0	4	0	0	8	30	19	3	4	13	81	74
S. polytrichoides Hemsl.	8	0	0	0	0	0	8	48	12	4	0	10	90	80
S. oryzifolium Mak.	8	0	0	0	0	0	5	15	12	0	0	20	80	40
S. chauveaudii Hamet	1	0	0	3	0	0	3	9	3	1	0	20	80	20
S. ambiflorum Claus.	2	0	0	1	0	0	2	21	3	0	1	10	86	30
S. nagasakianum Hamet	1	0	0	1	1	0	4	38	13	2	0	3	95	60
S. longipes Rose	0	0	0	1	0	0	2	27	0	0	0	4	94	30
S. longipes Rose var. *rosulare*	2	0	0	1	0	0	4	45	0	2	1	5	92	55
S. rupicolum Claus.	2	0	0	1	0	0	5	39	1	1	1	6	92	50
S. gypsicolum Boiss. & Reut.	3	0	0	2	0	0	7	27	16	2	0	9	91	57
S. diffusum Wats.	1	0	0	0	0	0	3	11	3	1	1	5	90	20
Moyennes:												8,5	89,6	

en produisant souvent des séparations linéaires par dessication. La plante semble ainsi perdue, en particulier les segments séparés linéairement (fig. 41), mais le tout se ranime en automne, les segments discontinus et leurs tubercules ont pris racines et ceux-ci se couvrent eux-mêmes de jeunes feuilles. Quant aux liaisons orthogonales, elles donnent également lieu à des séparations (nombreuses chutes) et correspondent aux modes d'adhésion indiqués au tableau IV (sur 250 rameaux).

Le *S. guatemalense* donne lieu à de nombreuses chutes de feuilles avec bourgeonnement. Très rampant, il donne peu de séparations linéaires, mais les rameaux dressés issus des tiges couchées s'enracinent et se détachent par passage des insertions *E* à *F* et à *G*. Il arrive aussi qu'il y ait passage direct des modes *A* à *G* (voir la fig. 42).

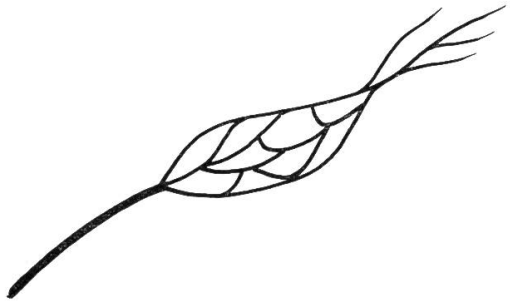

FIG. 41. — Tubercule écailleux d'apparence sèche avec son segment de la tige nécrosée.

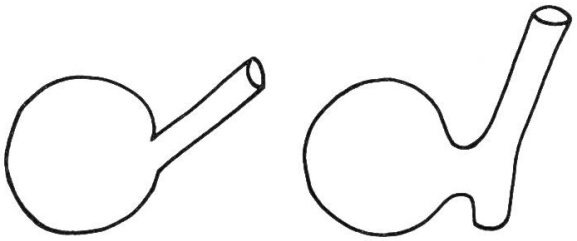

FIG. 42.

Le *S. rupicolum* des rochers siliceux de Washington est à tiges très longues, rampantes et radicantes.

Le *S. stribrnyi* indiqué dans le tableau provient de Macédoine. De nombreux bourgeons et petits rameaux se détachent lors de chaque manipulation. Mais M. Priszter se demande, en attendant une révision générale des *Sedum* balkaniques que nous attendons de son talent, si ces formes de Macédoine ne sont pas à rattacher au *S. sartorianum* Boiss., le vrai *S. stribrnyi* étant alors la forme plus grande et non rampante que nous retrouverons dans la catégorie VII.

§ 12 bis. *Le classement des espèces asiatiques* (Sedum alfredii, bulbiferum, japonicum *et* leucocarpum *dans les catégories IV B-VI A.*

Les formes asiatiques courantes dont nous parlerons sous VI *B* (*S. sarmentosum* et *lineare*) sont remarquables par le fait que les insertions *A-B* ne s'y rencontrent guère qu'au début de la croissance et qu'ensuite on assiste à d'innombrables séparations sur le mode *E* et à d'aussi nombreuses séparations linéaires dues aux segmentations des tiges et aboutissant souvent chez le *S. lineare* à une rupture générale de *toutes* les tiges, dès leur point d'origine, qui tombent au hasard et s'enracinent dans la suite. Il semble que ce mélange de séparations axillaires (*E-F*) et linéaires corresponde à une tendance assez générale chez certaines espèces asiatiques, même sans que leurs tiges soient régulièrement segmentées, ce qui conduirait sans plus à les classer dans la catégorie VI *A*. Mais un examen attentif de nombreuses plantes de *S. alfredii*, *bulbiferum*, *japonicum* et *leucocarpum* nous a

montré que la situation n'est pas si simple et qu'elle dépend sous des formes variables de l'état de vigueur et de développement plus ou moins normal des touffes cultivées, même en plein air. A faire les comparaisons, on constate, en effet, qu'il existe deux stratégies extrêmes, avec toutes sortes de fluctuations: (1) le *S. alfredii* se comporte lors de tailles moyennes (et feuilles relativement flexibles) comme un *sarmentosum*, avec coupures multiples de tiges (nécroses ou coupures nettes) et nombreuses chutes de rameaux, tandis que de gros exemplaires de taille double, à feuilles épaisses et résistantes et à grosses tiges solides donnent une distribution de type V *A*. (2) Le *S. japonicum* au contraire, est du type V *B* en conditions moyennes et VI *A* en plein développement. Il y a donc là des variations réactionnelles d'un certain intérêt, plus comparables à celles des *S. album* et *montanum* étudiés au paragraphe 11 qu'aux variations des *S. griseum*, *retusum*, *oaxacanum*, etc. lors des passages de la chambre en plein air ou l'inverse. Mais comme il faudrait ici travailler sur les terrains d'origine de ces espèces et non pas en culture à Genève, nous ne savons pas où les classer quant à leurs types dominants et nous nous bornerons à transcrire ici les observations faites:

Sedum alfredii Hance. Quelques boutures ramenées de Berkeley (Californie) en mars 1964 ont prospéré en chambre et en plein air, mais avec une taille moyenne, des feuilles relativement flexibles et de nombreuses segmentations de tiges. Certaines des plantes obtenues ont passé l'hiver en chambre, d'autres en plein air et en octobre 1965 nous trouvons encore en plein air plusieurs pots de cette même forme de grandeur moyenne. Sur 65 rameaux nous avons 2 *B* II, 4 *D*, 54 *E* I et 5 *E* II, soit 3% d'insertions *A-B* (aucun *A* I) et 97% d'insertion *D-F* avec prédominance nette des *E*. Les tiges rampantes donnent lieu à de multiples séparations, par nécroses ou coupures nettes. Il s'agit donc nettement d'une distribution de catégorie VI *A* tendant vers VI *B*. Par contre, en des pots situés juste à côté des précédents et enterrés comme eux (même terre noire avec un peu de sable et de tourbe), a crû un certain nombre de plantes à grosses tiges, à feuilles plus grandes et très charnues, de taille générale à peu près double, qui ont donné sur 50 rameaux 39 *A* I, 1 *A* II, 1 *C* II, 6 *D* et 3 *E* I.

Un des rameaux à insertion *E* I était un bourgeon, tombé rapidement. Lors de manipulations pour les relever il arrive que des tiges se cassent accidentellement, mais de façon nette (quoique sans segmentations). Aucune trace de nécrose comme chez les exemplaires précédents. Cette distribution est donc assez clairement de catégorie IV *B* (80% d'insertions *A-B* et 18% de *D-F*), ce qui donne à penser qu'on doit pouvoir trouver des variations de catégories IV *A*, V *A* et *B* et VI *A* selon les milieux et les possibilités réactionnelles des individus, à moins qu'il s'agisse de deux variétés comme chez les *S. spurium* et *ibericum*.

Sedum bulbiferum Mak. La situation de cette intéressante espèce, que Fröderström considère comme une veriété de l'*alfredii*, est encore plus complexe à cause de la formation de bulbilles ou plus précisément de jeunes rameaux caulinaires comparables, mais en plus systématique, à ceux du *S. hillebrandii* d'Europe orientale.

On peut alors distinguer trois formes de distributions, mais qui tiennent moins à la plus ou moins grande taille de la plante adulte, comme on vient de le voir dans le cas du *S. alfredii* type, qu'à des stades de développement.

En cours de croissance et avant la formation des bulbilles, on trouve une distribution de catégorie IV *B*: 19 *A* I, 2 *A* II, 3 *B* II et 2 *E* I, soit 75% d'insertions

A-B et 25% de *D-E* avec 2 *D* pour 1 *E*. Par contre au moment de la chute des bourgeons caulinaires on observe une distribution de catégorie VI *A*: 6 *A* I, 3 *D*, 24 *E* I 7 *E* II et 3 *F*. Les bubillles tombées au sol sont de type *E* I ou *E* II.

Enfin il arrive que des exemplaires chargés de bulbilles sèchent après la floraison et présentent alors l'allure de *Sedum* annuels, sauf qu'elles ont produit en plus ces petits bourgeons stériles chargés de la reproduction végétative de cette espèce ou sous-espèce: en ce cas on retrouve les multiples insertions *A* I, *A* II ou *B* II de la première distribution.

Sedum japonicum Sieb. et var. *Senanense* Mak. Cette espèce asiatique est extrêmement variable et ressemble à cet égard au *S. album*. Les variations que nous avons notées tiennent sans doute à la fois au stade de développement des touffes examinées, comme pour la dernière espèce, et à la vigueur des plantes, comme pour le *S. alfredii*. Mais dans le cas particulier, les exemplaires les plus prospères s'engagent dans la direction de la catégorie VI *A*, tandis qu'on a vu l'inverse pour le *S. alfredii* (contradiction qui ne saurait plus nous étonner depuis ce que nous ont montré les *S. album* et *montanum*).

Lors de la première année de nos cultures (jusqu'à la dernière pour une partie d'entre elles), nous trouvons une distribution de forme V *B* peu nette (voisine de V *A*). Les jeunes pousses fournissent des insertions qui ressemblent aux formes *A* II fréquentes chez les espèces annuelles, mais qui se transforment rapidement en formes *D* et *E*. On observe de longues tiges flexibles, rampantes et radicantes, avec un foisonnement de rameaux secondaires dressés et une certaine fréquence de séparations linéaires par nécrose, qui n'excluent pas, d'ailleurs, les chutes fréquentes de rameaux et bourgeons. On trouve même des tiges de 8 à 10 rameaux entièrement sèches sauf un ou deux rameaux bien vivants mais reliés à la tige par des filaments nécrosés, ou encore des tiges sèches dont l'extrémité reste verte. Sur 200 rameaux nous avons 60-*A* I, 15 *B* I, 15 *B* II, 2 *C* II, 46 *D*, 30 *E* I, 16 *E* II, 10 *F* et 6 *G*, soit 45% d'insertions *A B* et 51% de *D-F* (catégorie V *B*).

Par contre l'année suivante des individus bien développés, avec beaucoup moins de nécroses ont donné sur 80 rameaux: 3 *A* I, 6 *D*, 39 *E* I, 30 *E* II et 2 *F*, soit 4% d'insertions *A-B* et 96% de *D-F* (surtout *E*), ce qui est une distribution typique de la catégorie VI *A*.

Sedum leucocarpum Franch. (= *Sedum variicolor* Praeger). Cette autre espèce asiatique a fourni une évolution analogue à la précédente. Ses tiges en partie ligneuses présentent quelques segmentations irrégulières et de nombreuses coupures linéaires. Comme l'a remarqué Praeger, une partie des feuilles tombent en automne et il pousse de nouveaux bourgeons à partir de la racine et sur les tiges rampantes ou dressées. Nous avons trouvé en octobre 1964 sur 60 rameaux 20 *A* I, 8 *D*, 22 *E* I et 10 *E* II. soit 33% d'insertions *A-B* et 66% de *D-E* (catégorie V *B*).

En janvier 1965 quelques plantes rentrées en chambre depuis 3 mois ont donné sur 40 rameaux environ les mêmes proportions: $^1/_3$ contre $^2/_3$ et 1 *D* pour 4 *E*. Par contre les individus demeurés en plein air (avec gel jusqu'à —12°) ont présenté une distribution de catégorie VI *A*. En octobre 1965 nous trouvons sur l'ensemble de nos cultures 5 *A* I, 2 *A* II, 4 *C* II, 11 *D*, 76 *E* I, 48 *E* II et 4 *F*, soit 3% d'insertions *A-B* et 92% de *D-F* (catégorie VI *A*).

§ 13. *Catégorie VI: forte représentation des séparations linéaires et axillaires. Sous-catégorie VI B: nombreuses segmentations de séparation.*

Les espèces qui suivent ne présentent pas toutes des segmentations de croissance (c'est cependant le cas des *S. sarmentosum* et *lineare*, etc.) mais d'abondantes segmentations de séparation donnant lieu à des cassures.

Voir le tableau VI. *Remarques:*

Le *S. montregalense* Balb. 1804 (*cruciatum* Desf. 1829), dont nous devons de beaux exemplaires des Pyrénées au professeur Cl. Favarger présentent des segmentations de séparation qui donnent lieu à de nombreuses cassures: nous en avons compté 44 sur quelques touffes portant 242 rameaux, et ces cassures affectent aussi bien les rameaux stériles, même prêts à tomber (fig. 43*b*) que les tiges primaires. Il y a souvent aussi séparations par amincissement et dessication. Les formes *E* d'insertion sont malaisées à distinguer les formes *D*: dans les cas classés *E* il y a toujours rétrécissement, mais souvent sans le renflement qui l'accompagne à l'ordinaire au début du rameau.

Le *S. dasyphyllum* abonde en séparations linéaires au niveau des racines (qui fournissent par ailleurs des travées) et surtout à celui des rejets rampants. L'originalité du *S. dasyphyllum* est à cet égard la fréquence des tiges primaires et secondaires segmentées, non pas seulement par des « segments de croissance » au sens que nous avons défini pour le *S. spurium* (fig. 37) mais à celui des « segments de séparation » (fig. 38). Or, tous deux existent chez *dasyphyllum*, mais distribués très irrégulièrement avec possibilité ou réalisation fréquente de cassures aux points frontières. La figure 44 représente une combinaison observée avec une tige principale T sur laquelle

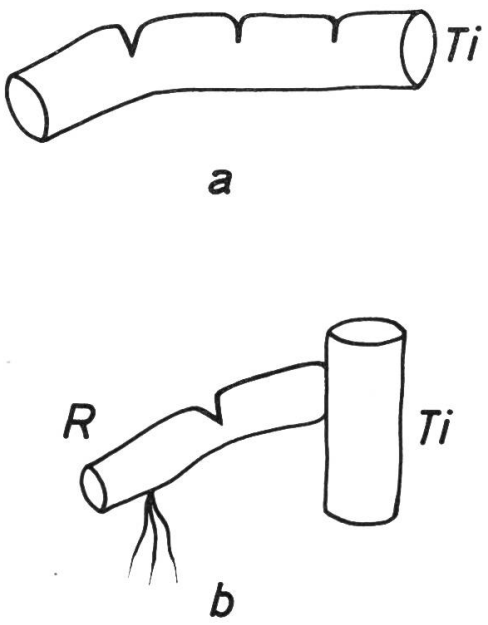

FIG. 43.

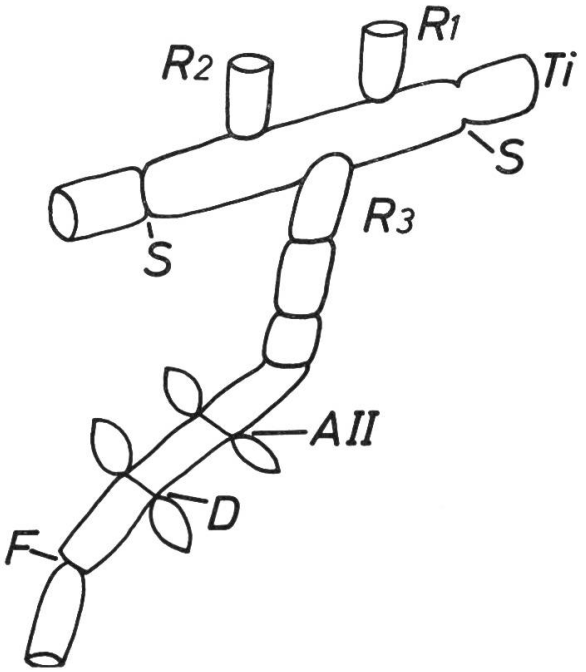

FIG. 44.

Tableau VI. Catégorie VI B

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*	*A-B*	*D-F*	*N*
S. montregalense Balb.	7	7	0	6	0	0	62	100	65	2	0	5,4	94,6	242
S. dasyphyllum L.	26	0	0	7	0	5	25	201	122	8	6	8	89	400
S. dasyphyllum L. var *Sündermannii* Praeg.	3	0	0	0	0	0	3	18	15	0	0	8	92	39
S. sarmentosum Bunge	4	0	0	2	0	0	8	110	20	30	0	4	96	174
S. lineare Thumb.	3	0	0	0	0	0	10	48	37	2	0	3	97	100
S. mexicanum Brit.	13	0	0	4	0	0	14	115	48	4	2	8,5	90,5	200
S. debile Wats.	4	2	0	0	0	0	22	64	14	0	0	6	94	106
S. stoloniferum Gmel.	1	3	0	3	0	0	9	93	7	3	1	6	93	120
S. divergens Wats.	2	0	2	4	0	3	9	51	45	12	9	6	85	137
S. makinoi Max.	2	0	0	1	0	0	4	50	26	2	0	4	96	85
S. ternatum Mich.	5	0	0	2	0	0	7	30	18	18	0	9	91	80
S. rhodocarpum Rose	2	0	0	0	0	0	2	29	13	4	0	4	96	50
Moyennes :												6	92	

on voit deux débuts de segmentation S. Il s'y greffe trois rameaux secondaires R_1-R_3, dont le troisième est fortement segmenté par des segments de croissance (fente aux points d'insertion des feuilles et cassure en F) et par des segments de séparation (rainures en Ra).

Ces fentes et rainures présentent elles-mêmes, bien qu'il s'agisse de séparations linéaires, des modes de jonction semblables aux modes d'insertion des rameaux: formes *A* II (simples rainures), *D* (fentes circulaires), *E* (fentes avec rétrécissement) et *F* (début de cassure).

A ces modes de séparation déjà nombreux et abondamment réalisés s'ajoute chez le *dasyphyllum* une chute continuelle de feuilles, comme dans le cas bien connu du *S. stahlii:* or, ces feuilles bourgeonnent fort bien et il nous est arrivé d'obtenir 17 plantules pour 17 feuilles. On se demande pourquoi le *S. dasyphyllum* n'est donc pas plus répandu. La raison (et du même coup peut-être la raison de son abondante reproduction végétative) en est sans doute qu'il est très fragile et facilement étouffé par n'importe quel concurrent, d'où, entre autres, ses habitudes rupicoles. Mais quand on lui laisse une place convenable, même en pleine terre, il foisonne très rapidement, quitte à disparaître avec le retour des mauvaises herbes.

La var. *glanduliferum* que nous avons reçu de l'Anti-Atlas (Maroc) est plus grosse et mieux fournie en feuilles, et semble appartenir aussi à la catégorie VI *B*.

Le *S. sarmentosum*, curieuse espèce chinoise, bat sans doute, avec son proche parent le *S. lineare*, tous les records de la fréquence des séparations de type *D-G* aussi bien que des séparations linéaires, parce qu'il est segmenté en toutes ses parties et que, ses tiges étant toutes rampantes, du moins initialement, il ne se répand guère sur le sol qu'en se cassant sans cesse: il est, par exemple, impossible d'en transplanter une touffe sans provoquer une série de coupures. Seules les grandes plantes enracinées dans des fissures et à tiges pendantes conservent leurs tiges principales sans cassures à l'origine, mais elles n'en perdent pas moins pour autant leurs rameaux secondaires, qui glissent alors le long des pentes. Voici (fig. 45) un exemple de cette structuration:

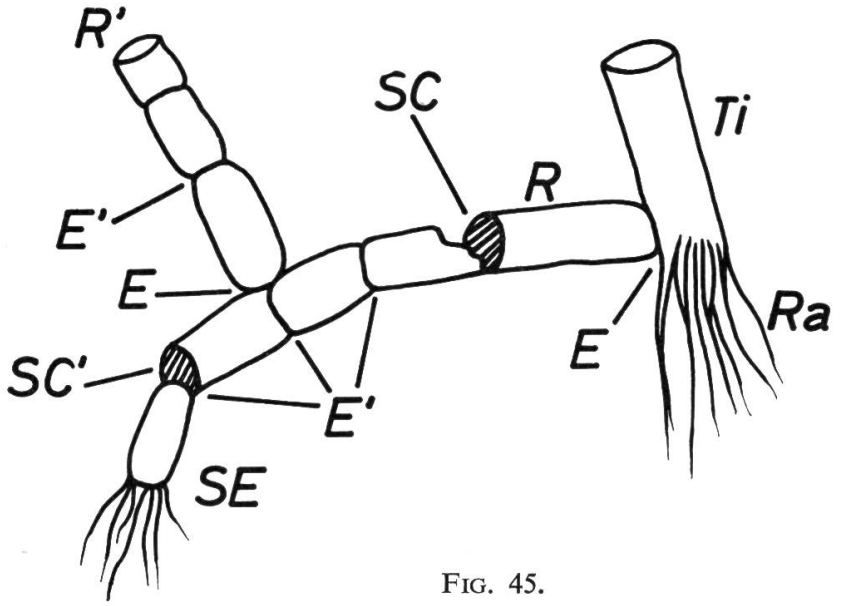

FIG. 45.

la tige Ti sort de ses racines en produisant dès le départ un rameau secondaire R inséré sur le mode *E:* dès le premier segment de croissance S il y a cassure (SC) mais sans rupture totale; suivent des segments de séparation E′ reliés sur le mode *E* (rétrécissement et fente comme au point d'insertion), et dès la seconde fente sort un rameau tertiaire R′ (insertion *E*); puis suivent des segments de croissance, avec nouvelle cassure en SC′ et nouvelle fente de forme *E* en SE (et racine à ce segment).

Le comportement du *S. lineare* est le même mais avec un peu plus d'insertions *D*. Au début de nos cultures, nous avions l'impression d'un échec systématique parce que les tiges se coupaient au niveau des racines et que les rameaux secondaires demeuraient peu sur les tiges primaires. Mais les unes comme les autres ne s'en portaient pas plus mal et nous avons fini par avoir pendant les étés quelques plantes stables, pour ainsi dire « provisoirement enracinées », leur développement se continuant tant par coupures que par croissance. En hiver les tiges coupées demeurent souvent sur le sol, sans feuilles ni racines, puis prospèrent au printemps.

Chez le *S. mexicanum* Brit., on retrouve un grand nombre de segmentations de croissance et de séparation, avec cassures multiples et reprises surprenantes de segments de tiges en voie de dessication.

§ 14. *Catégorie VII: Prédominance des séparations axillaires.*

Cette dernière catégorie est celle dans laquelle la chute des rameaux secondaires aériens l'emporte résolument sur les séparations linéaires. La plupart de ces espèces ont un habitus dressé, comme les *S. nicaense*, *stenopetalum* (Syn. *S. douglasii*), *lanceolatum*, *multiceps*, etc. D'autres restent en partie couchés comme le *S. spathulifolium*, mais avec séparations axillaires dominant de beaucoup les séparations linéaires. Parmi les dressés, certains présentent encore une part de rejets radicants, mais d'autres de moins en moins. Ces faits montrent qu'il existe naturellement des intermédiaires entre les catégories VI et VII et que toute coupure demeure artificielle: il n'en reste pas moins que, en définissant cette catégorie par une prédominance croissante des séparations axillaires, on se réfère à un caractère observable, qui est le nombre élevé des chutes spontanées de rameaux. D'autre part, l'existence d'intermédiaires parle en faveur de l'hypothèse que nous défendrons dans la suite: celle d'un transfert des processus de séparation, conduisant des niveaux hypogés ou épigé-rampants aux niveaux strictement aériens.

Voir le tableau VII. *Remarques:*

Le *S. spathulifolium* fait la transition entre les catégories VI A et VII: il s'étale sur le sol en rameaux rampants et parfois radicants ou se dresse par rameaux individuels ou en faisceaux à formes de parasols. Néanmoins il y a peu de séparations linéaires tant sont fréquentes les chutes des rameaux eux-mêmes.

Le *S. pruinatum* est rarement représenté correctement dans les jardins botaniques. Les exemplaires que M. Priszter a bien voulu me remettre ne sont pas très typiques

Tableau VII. Catégorie VII

	A I	*A* II	*B* I	*B* II	*C* I	*C* II	*D*	*E* I	*E* II	*F*	*G*	*A-B*	*D-F*	*N*
S. spathulifolium Hook.	2	0	0	0	0	0	4	51	60	9	4	1,5	95	130
S. pruinatum Brot.	3	0	0	0	0	0	3	30	24	0	0	5	95	60
S. multicaule Wall.	2	0	0	3	0	0	2	31	12	0	0	10	90	50
S. nicaeense All.	15	0	1	6	2	20	40	478	126	49	13	3	92	750
S. stenopetalum Pursh (*douglassii* Hook.)	4	0	0	1	0	0	10	68	15	12	0	4	96	110
S. stenopetalum P. subsp. *radiatum* Wats.	2	0	0	0	0	0	4	36	18	0	0	3	96	60
S. lanceolatum Torr. (*stenopetalum* auct.)	1	0	0	0	0	0	3	42	4	0	0	2	98	50
S. stribrnyi Vel. f. *major*	0	0	0	3	0	0	3	31	12	0	1	6	94	50
S treleasii Rose	2	0	0	2	0	0	2	32	11	1	0	8	92	50
S. chursilianum	2	0	0	0	1	1	4	13	0	0	0	5	81	21
S. multiceps Coss. et Dur. . . .	4	0	0	2	1	3	6	72	0	0	2	7	86	90
Moyennes :												4	92	

quant à leur inflorescence (trois rameaux florifères, tiges filiformes, peu garnies sauf aux extrémités). La distribution des insertions est nettement de catégorie VII, et malgré l'habitus en partie rampant je n'ai guère noté de séparations linéaires. On se trouve donc, comme pour l'espèce précédente, en présence d'une situation intermédiaire entre les catégories VI *A* et VII.

Le *S. multicaule* Wall. de l'Himalaya, que nous devons au Jardin botanique de Nainital dans les Indes, fait la transition entre les catégories VI *B* et VII (par opposition aux précédents, intermédiaires entre VI *A* et VII). De la sous-catégorie VI *B* il présente, en effet, certaines semi-segmentations, non pas tout le long des tiges, mais à l'origine des principales, pouvant aller jusqu'à quelques séparations linéaires, mais peu fréquentes. Quant aux rameaux secondaires, ils sont typiques de la catégorie VII par leur position dressée.

Sedum nicaeense All. (syn. *S. altissimum* Poir., *sediforme* Jac.). Cette espèce, si voisine des *S. anopetalum*, *reflexum*, etc., présente des réactions sensiblement différentes au point de vue des modes de séparation.

Pour ce qui est, d'abord des séparations linéaires, nous n'en avons pas observé de nettes, sur des centaines d'individus examinés. Certes, les tiges principales et rameaux secondaires sont fréquemment étalés sur le sol, mais parce que leur flexibilité les empêche de maintenir dressé plus d'un certain poids de feuilles charnues: seulement cette position couchée ne signifie pas qu'il s'agisse de rejets rampants au sens des stolons ou rejets radicants. Il est, en effet, relativement rare de trouver des tiges ou rameaux couchés de *Nicaeense* pourvus de racines adventives quand ils ne sont pas *déjà séparés* (par contre il va de soi que les rameaux tombés poussent immédiatement leurs racines adventives, non pas nécessairement, et même rarement, à leur extrémité mais sur tout leur parcours). Nous avons cependant observé quelques cas où un rameau couché et non encore séparé se munissait déjà de racines: or, en ces cas, la séparation qui a suivi n'a pas été linéaire, mais bien axillaire (donc localisée au point de l'insertion elle-même et non pas sur le parcours).

Comparé aux *Sedum reflexum*, *anopetalum* et *montanum* dont les tiges et rameaux couchés et non séparés (y compris ceux qui présentent des modes d'insertion *A-B*, sans distinction de fréquence avec les modes *D-G*) sont ordinairement couverts de racines adventives, le *Sedum nicaeense* doit donc être considéré comme ignorant tout mode linéaire de séparation au niveau du sol.

Quant à ses racines, on trouve, en déterrant au hasard les plus grosses plantes dans la nature (les exemples suivants proviennent de la Sainte-Victoire près d'Aix), deux sortes de dispositifs: (1) les premiers proviennent soit d'une graine, soit d'un bourgeon tombé jeune et sont caractérisés par un nœud de fibres (N sur la fig. 46) dont certaines sont très longues (F sur la fig. 46 s'enfonce jusqu'à 38 cm tandis que les tiges épigées n'atteignent que 15-20 cm). De ces fibres sortent les tiges dont certaines sont tombées en se séparant dès la base (S) et en laissant un cratère témoignant d'une forme *E* d'insertion, et dont d'autres ont perdu, peu au-dessus de leur point d'origine, des rameaux secondaires par séparation identique (S′). Un moignon dirigé vers le bas (et non pas vers le haut comme les tiges précédentes) semble correspondre à une ancienne travée (voir T sur la fig. 46), car, juste à côté de cette travée T et entre les filaments des racines, nous avons trouvé une plantule de 4 cm de haut, dont les radicelles prolongeaient directement la tige et qui portait dans la région

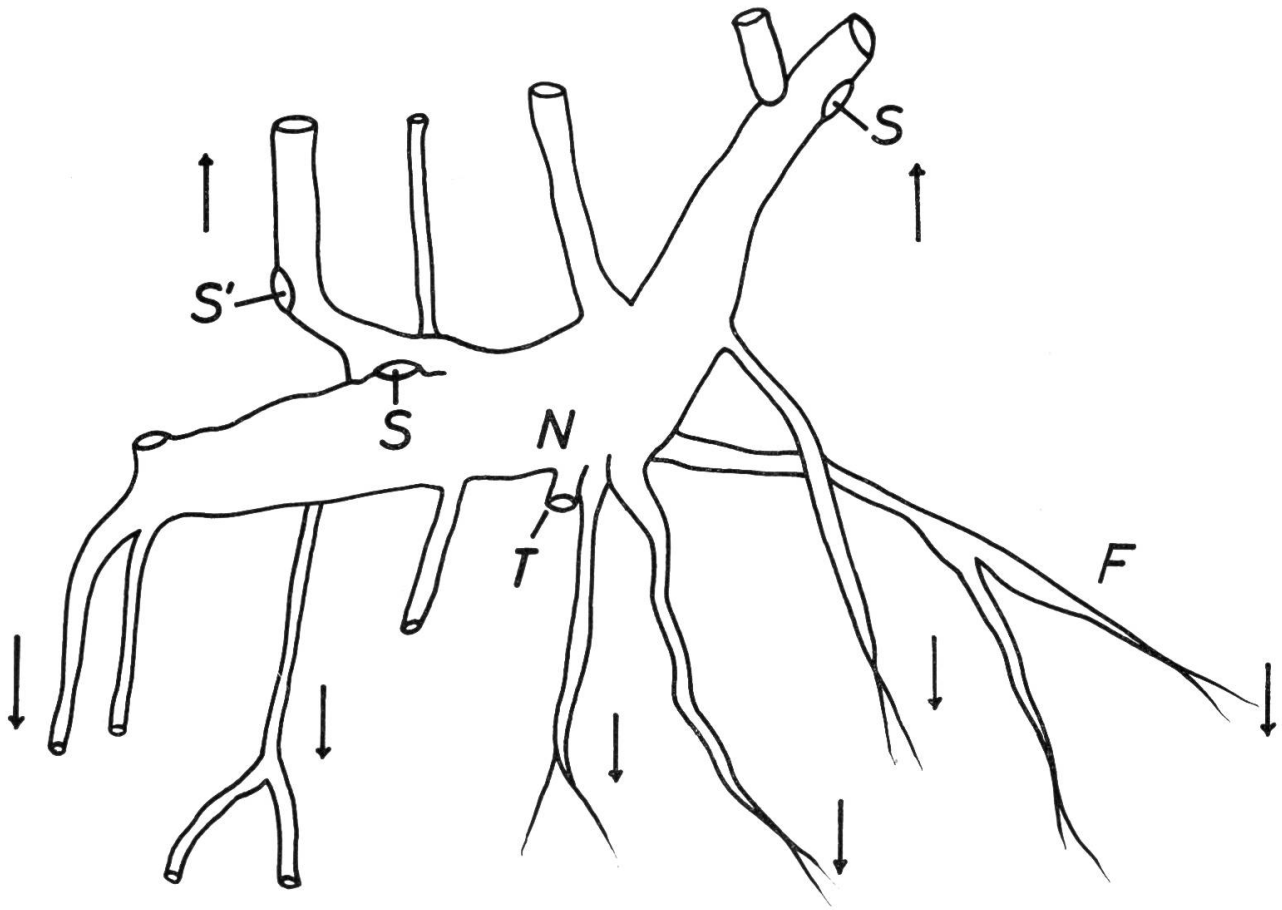

FIG. 46.

intermédiaire entre ces racines et cette tige un petit disque de séparation correspondant au moignon T.

Pour ce qui est maintenant de ces formes de liaisons axillaires, les réactions du *Sedum nicaeense* sont remarquables par leur régularité, comparée à la variabilité des *S. reflexum, anopetalum, montanum* et *elegans:* sur 750 rameaux [1] d'exemplaires recueillis à Aix-en-Provence, à Marseille, en Vaucluse, aux Baléares, au Portugal, au Maroc et en Grèce (Parnasse) ou encore cultivés à Genève et au Valais, nous trouvons que les insertions sans fente (*A-B*) atteignent le 2,9% seulement, les fentes partielles (*C*) le 2,9%, les détachements partiels *G* le 1,7% et les insertions avec fentes *D-F* le 92%. On constate de plus, et ce fait est remarquable, que, parmi les insertions *D-F*, les formes *D* restent rares, tandis que les fentes avec rétrécissement *E* atteignent le 78% du total général. Et cela n'est pas un effet de moyennes, car en chacune des stations étudiées, on retrouve les mêmes proportions, sans qu'il soit nécessaire de fournir ce détail.

[1] Ce nombre peut paraître insuffisant, mais nous avons eu entre les mains des centaines d'exemplaires aux fins de distinguer les var. *parvulum, medium* et *altissimum* et avons sans cesse contrôlé les modes d'insertion en vue de noter les exceptions éventuelles (voir la suite).

Il est par contre utile de préciser que ces modes d'adhésion sont spéciaux aux rameaux stériles et ne se retrouvent pas dans le cas des rameaux florifères, ce qui exclut un effet dû à la structure des tissus de la plante entière. Sur 200 rameaux florifères, il s'en est trouvé 200 à insertions de forme *A* I, tandis que l'on n'en trouve que les $^2/_5$ chez le *sieboldii*, et les $^2/_3$ chez le *tatarinowii* et chez l'*ewersii* (voir § 3).

Les rétrécissements observés dans le cas des insertions de forme *E* sont, d'autre part, plus ou moins profonds (fig. 47): la partie A bombée est plus ou moins large, suivie d'une partie plate B correspondant à la fente perpendiculaire plus ou moins

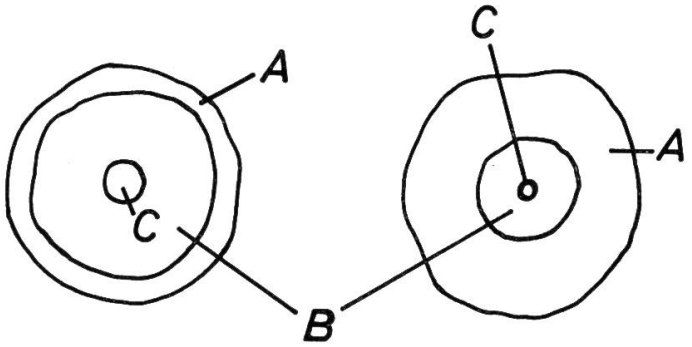

FIG. 47.

séchée, qui entoure elle-même le disque d'adhésion C ou partie vivante commune à la tige et au rameau stérile. Après la chute du rameau on observe souvent une sorte de cratère ou cupule (fig. 48*a*) avec cuvette brillante et lisse et, au fond, le disque d'adhésion. Le cratère est parfois bordé d'une protubérance (fig. 48*b*). Il est à noter que cette forme *E* d'adhésion s'observe déjà chez de jeunes rameaux. Chez les très jeunes il peut y avoir simple rétrécissement, avant toute fente (cf. forme II *B*) mais ces bourgeons s'élargissent souvent tôt après, avant de prendre leur largeur normale (provisoire): cf. figure 49.

FIG. 48.

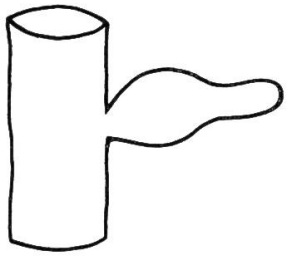

FIG. 49.

Ainsi structurés les rameaux stériles de *nicaeense* se séparent avec une fréquence remarquable. Il est impossible de transplanter une touffe de cette espèce sans provoquer par l'ébranlement une série de chutes. En revoyant tous les quelques jours les mêmes carreaux de culture nous constatons chaque fois quelques chutes nouvelles, et, semble-t-il, à toute saison. Nous avons bien souvent, également, déposé sur le sol une tige pourvue de rameaux secondaires et constaté ensuite la chute de certains

d'entre eux ou l'agrandissement de la fente. Il importe en outre de remarquer, et ceci a son importance, que les rameaux du *S. nicaeense* peuvent tomber à tout âge, de l'état de bourgeon jusqu'à des rameaux de 10-20 cm, tandis que, comme on l'a vu, plusieurs espèces connaissent la chute des bourgeons mais non plus celle de rameaux plus avancés.

Tout se passe donc comme si, chez cette espèce (comme chez toutes celles de la catégorie VII *B*), la chute des rameaux secondaires était préparée par leur morphologie, et comme si le mode d'insertion *E*, qui prédomine en ce cas si remarquablement, constituait le produit d'une réaction anticipatrice conduisant tôt ou tard à la séparation. La position « strictement aérienne » des rameaux, qui tombent sans contact avec le sol et sans que cette chute résulte de la généralisation d'un processus répandu à un niveau de rejets radicants, rend, en effet, nécessaire une telle anticipation, tandis que les séparations s'effectuant au plan des racines et des rejets radicants peuvent toujours résulter d'un simple effet de croissance en fonction de l'enracinement.

Notons enfin que les phénomènes sont communs aux différentes variétés du *S. nicaeense*, sauf à une seule (à notre connaissance) dont le caractère partiellement ligneux entraîne une régression dans la direction de la catégorie IV. On connaît, en effet, de cette espèce des variétés de forme ou de taille: une variété à larges feuilles (var. *latifolium*), d'autres de tailles moyennes ou très réduites (que nous avons appelées « *medium* » et « *parvulum* »), etc. Toutes ces formes ont présenté les mêmes distributions statistiques. Par contre, M. Daniel Bovet nous a rapporté du Palatin à Rome, une curieuse variété à feuilles vertes et non glauques, à parties inférieures ligneuses et qui gèle à quelques degrés sous zéro (contrairement aux plantes ramenées d'Aix ou de Marseille, mais comme celles des Baléares). Or, sous sa forme ligneuse, cette f. *frutescens* a donné 90% d'insertions de type *A-B* contre 10% de *D-F*, tandis qu'en culture les individus obtenus ne sont qu'à moitié ligneux, les parties supérieures cessant de l'être: en ce cas seuls les rameaux lignifiés ont des insertions de type *A-B*, d'où 63 *A* I, 1 *A* II, 2 *B* I, 1 *B* II, 5 *C* I, 1 *C* II, 18 *D*, 20 *E* I et 1 *G*, soit 59% de *A-B* et 34,9% de *D-E*.

Quelques exemplaires des environs d'Aix, également quasi-ligneux et, chose curieuse, à feuilles panachées, les unes vertes et les autres glauques, ont fourni de même 22% d'insertions *A-B* (15 rameaux lignifiés) et 75% d'insertions *D-F* (parties non ligneuses). L'année suivante, les rameaux tombés précédemment ont donné des individus non ligneux à 95% de rameaux de types *E-F* d'insertions, conformément à la règle.

Il est donc important de retenir que les réactions ordinaires du *Sedum nicaeense* ne sont pas entièrement déterminées de façon héréditaire et qu'il reste une petite marge de variation même chez une espèce en général aussi constante.

Quant à la couleur verte de la var. *frutescens*, il peut être intéressant de noter, en marge de notre sujet, la petite observation suivante. On sait que les *S. reflexum*, *anopetalum* et *montanum* sont tantôt verts, tantôt glauques et que certaines expériences ont montré le peu de rôle que jouait à cet égard l'exposition à la lumière. Or, nos *nicaeense* d'Ibiza (Baléares) ont partiellement gelé à Genève durant l'hiver 1962-63 jusqu'à perdre toutes leurs feuilles, qui étaient d'un beau glauque tirant sur le rougeâtre. Mais les individus non détruits ont ensuite fourni des feuilles uniformément vertes,

les unes vert-pâle et d'autres du même vert que la variété romaine. On peut donc se demander si le gel n'est point ici déterminant. Ajoutons que les *S. montanum* du Valais sont presqu'uniformément glauques, sauf une certaine proportion d'exemplaires vivant dans des bois clairsemés entre 1600 et 1800 m (mais ceux de 2000-2200 m au-dessus des forêts sont à nouveau glauques): température et lumière combinées?

Sedum stenopetalum Pursh (= *S. Douglasii* Hooker). Comme l'a montré R. T. Clausen (*Cact. Succ. J.* 20. 1948 : 74-77) le *S. stenopetalum* original de Pursh (herbier de Philadelphie) n'est autre que l'espèce baptisée ultérieurement *S. Douglasii* par Hooker, tandis que le *Sedum* appelé communément *stenopetalum* se confond avec le *S. lanceolatum* de Torrey.

Cette espèce est déjà citée par Praeger avec le *S. nicaeense* comme laissant tomber et rouler ses rameaux secondaires.

Sedum lanceolatum Tor. (*stenopetalum* auct.). Cette espèce assez polymorphe constitue, du point de vue de son habitus, l'équivalent américain des « *Rupestria* ». Sous sa forme normale, que Clausen appelle subsp. *typicum*, elle présente d'abondantes chutes de bourgeons et sur 50 rameaux, nous trouvons la distribution indiquée au tableau et qui est typique de la catégorie VII. Par contre, nous possédons deux plantes (dont l'une était étiquetée *S. arizonae*) qui sont subligneuses, à feuilles plus minces et plus pâles, et qui ont donné 26 *A* I, 1 *D* et 4 *E* I (les rameaux de forme *E* sont encore des bourgeons à tige non lignifiée). C'est donc là l'équivalent des *S. nicaeense* lignifiés dont il a été question plus haut.

Sedum stribrnyi Vel. (II). Nous devons à l'obligeance de M. St. Priszter un très beau *Sedum* recueilli sur le Mont-Parnasse, dont l'habitus ressemble à celui d'un *S. nicaeense* mais à feuilles non mucronées. Priszter qui avait songé à une espèce nouvelle, pense actuellement, après avoir examiné la description originale de Velenovsky en 1092, que ces spécimens s'accordent avec la diagnose du *S. stribrnyi*.

Partie II: Essai d'interprétation

Après avoir cherché à présenter les faits essayons maintenant de les interpréter, en nous servant à l'occasion d'analogies avec les modèles que nous proposent la zoologie ou la psycho-neurologie.

§ 15. *Position des problèmes et définitions.*

I. Les données décrites au cours de la première partie comportent au moins trois variétés de liaisons causales:

1. Il y a d'abord des « enchaînements » d'événements dont chacun peut être considéré comme l'effet du précédent et la cause du suivant, ces notions de « précédent » et de « suivant » correspondant aux étapes de la succession temporelle. Telles sont, par exemple, les séries qui caractérisent les séparations des travées orthogonales au niveau des racines ou encore les séparations axillaires des rameaux

secondaires au niveau des rejets rampants. En de tels cas, on peut schématiser les événements comme suit: un premier événement α est la croissance d'un rameau, en fonction du développement de la plante mère entière; un second événement β en résulte qui est la production de racines adventives à la base de ce rameau; un troisième événement γ qui procéde de β est l'indépendance progressive du rameau qui, s'alimentant par les racines (β) en même temps que par la tige ou le tronc dont il est issu, peut alors (quatrième événement δ) dégager sa base sous la forme d'une insertion de type *G* (fig. 10) sans ou avec travée (fig. 22 à 26); un cinquième événement ε est enfin la séparation du rameau, par rupture ou nécrose de la travée ou dessication de la zone d'adhésion, du fait que l'indépendance γ est suffisante et que ces échanges s'interrompent donc avec la tige ou le tronc de la plante mère.

2. On peut concevoir, en second lieu, des séries au cours desquelles il n'y a plus enchaînement strict parce que le hasard intervient pour une part plus ou moins grande au cours des événements. Le hasard consiste d'ailleurs, comme on le sait depuis Cournot, en une interférence ou un mélange de séries causales indépendantes de telle sorte que ce cas (2) ne consiste qu'en une complication du cas (1) sans sortir du domaine des enchaînements successifs. Dans le champ qui nous intéresse, le hasard se manifestera sous la forme de chutes ou séparations accidentelles, et il est probable que c'est fréquemment le cas pour les catégories IV à V *A*, en particulier pour ce qui est de la chute des bourgeons. Admettons, par exemple (ce qui semble conforme aux faits), que des bourgeons ne soient encore reliés à une tige que par une adhésion de type *A* II, c'est-à-dire avec une rainure qui peut ensuite, soit disparaître au profit d'une adhésion plus solide de type *A* I, soit se transformer en une fente de type *D:* la fragilité de l'adhésion du bourgeon peut se trouver alors sans rapport avec une tendance à la séparation tout en donnant lieu, mais avec une grande part de hasard, à des chutes lors d'ébranlements (pluie, vent, passage d'insectes, etc.). En ce cas la série causale qui aurait déterminé une croissance normale, sans séparation, a interféré avec des séries indépendantes (circonstances extérieures) et la chute est par conséquent accidentelle ou fortuite.

3. En troisième lieu nous sommes en présence de séries dans lesquelles il semble y avoir anticipations et non pas simplement enchaînements chronologiques successifs au sens des séries (1) ou (2). Par exemple, dans les réactions de la catégorie VII, la séparation des rameaux « strictement aériens » (= sans contact avec le sol) se produit avant qu'ils soient en état, par enracinement indépendant, de subvenir à leurs propres besoins et avant même qu'ils produisent en l'air des racines adventives nues; de plus cette chute est rendue possible par un mode d'adhésion (*E*) qui semble la préparer au moyen d'un système de fentes et de rétrécissements, car l'organisation de ce type *E* s'effectue avant que la séparation devienne imminente.

Notre problème principal est alors de savoir comment structurer causalement ces séries (3), c'est-à-dire comment interpréter les anticipations, ou préparations d'états ultérieurs avant que leurs conditions causales habituelles soient réalisées.

II. Pour traiter d'un tel problème, il pourrait sembler indispensable de commencer par choisir entre les trois grandes interprétations indiquées comme possibles dans l'introduction à cette étude:

1. Ou bien ces anticipations (série 3) ne sont dues qu'à l'information génétique des espèces en jeu, et cette information, pouvant varier d'ailleurs d'une espèce à l'autre, se traduirait par des actualisations dépendant de déclencheurs ou d'inhibiteurs se manifestant eux-mêmes au cours de la croissance. En ce premier cas, le problème de l'anticipation serait résolu d'avance, ou plutôt il rentrerait sans plus dans la grande question des anticipations morphogénétiques réglées héréditairement au cours du développement: nos modestes exemples ne constitueraient à cet égard qu'un cas particulier de faits bien connus et plus spectaculaires, comme les « coaptations » sur lesquelles a insisté Cuénot, les pièges à collet des *Dactylaria brochophaga*, champignons mangeurs de nématodes, les pièges ouverts de la *Dionaesa muscipula*, etc., sans revenir sur les bourgeons radicants des *Bryophyllum*, les bulbilles aériennes, etc.

2. Ou bien les abscissions que nous avons décrites ne dépendraient que de morphoses sans participation du sytème génétique, et le problème de l'anticipation demeurerait alors entier.

3. Ou bien, enfin, ces phénomènes relèveraient d'un système « épigénétique », au sens de Waddington, c'est-à-dire qu'ils résulteraient d'interactions réelles, au cours de la croissance, entre le système génétique et les actions du milieu, mais celles-ci jouant alors un rôle proprement causal sans que les anticipations puissent être attribuées, dans notre cas particulier des *Sedum*, à une préformation ou à une prédétermination génétique intégrales: en ce troisième cas, se poserait à nouveau le problème des informations sur lesquelles pourrait s'appuyer l'anticipation, ces informations n'étant plus exclusivement géniques.

Dans ce qui suit, nous adopterons la troisième de ces trois perspectives, et cela pour deux raisons, l'une de méthode et l'autre de probabilité quant à la manière dont se présentent les faits.

La première de ces raisons, qui est de pure méthode, tient au nombre d'inconnues que comportent les solutions 1, 2 et 3. A adopter la première de ces trois hypothèses, on se heurte, en effet, au redoutable problème de la formation des variations adaptatives héréditaires, et, si ce problème est actuellement susceptible de solutions théoriques, on ne sait rien, en fait, ni du mode de production de ces variations héréditaires ni des facteurs réels et quantitatifs de la sélection en jeu, dès qu'il s'agit de certains cas particuliers bien délimités comme celui de nos *Sedum*. Avant d'invoquer de telles inconnues, il peut donc être utile, par méthode, de chercher s'il n'existe pas d'explications plus simples, ce qui ne signifierait pas *ipso facto* qu'elles soient plus vraies, mais tout au moins qu'elles soient possibles, et ce serait déjà là un point d'acquis. Quant à l'hypothèse n° 2, qui réduirait tous nos processus d'abscission à des morphoses exclusivement situationnelles en écartant tout facteur génétique, elle fait intervenir également deux inconnues majeures, dont l'une sous une forme négative, et il est donc dangereux par méthode de partir de telles suppositions. L'hypothèse n° 3 par contre, en admettant l'existence d'interactions entre l'activité synthétique des gènes, au cours de la croissance, et les influences positives ou négatives du milieu, semble au premier abord multiplier les inconnues et cumuler par conséquent les inconvénients des deux premières en faisant appel simultanément au génome et au milieu: mais la notion d'interaction qu'elle utilise exprime avant tout la nature réactionnelle

des processus observables, de telle sorte que, à connaître simplement les *inputs* et les *outputs*, c'est-à-dire les stimuli du milieu et les réactions globales de l'organisme, même sans être renseignés sur les mécanismes internes de la « boîte noire » qui échappent encore à notre analyse, on peut déjà tenter une explication des mécanismes anticipateurs (série 3 sous I) à partir des informations dues aux séries simplement causales de départ (séries 1 et 2 sous I). A supposer que cette tentative d'interprétation se trouve cohérente, en elle-même et eu égard aux faits, ce serait déjà une acquisition que de savoir qu'elle est possible sur ce terrain du simple « comportement » (si l'on peut ainsi parler d'un végétal), et les explications ultérieures plus profondes pourraient en tenir compte.

La seconde raison que nous avons d'adopter à titre de fil conducteur l'hypothèse n° 3 est que, non seulement elle est dans la ligne de la pensée cybernétique la plus actuelle, mais encore elle s'accorde de façon assez étroite avec les faits recueillis (sans que ceux-ci suffisent naturellement à en démontrer la légitimité). Les multiples catégories I-VII que nous avons pu distinguer montrent assez, d'une part, que les réactions d'abscission varient selon les espèces et dépendent donc en partie de leur structure génétique. Mais le fait qu'une même espèce puisse varier considérablement à ce point de vue de la chute des rameaux semble indiquer qu'il s'agit là davantage de « réponses » de l'organisme en développement aux incitations du milieu que de l'expression de caractères préformés se manifestant ou non selon que certains facteurs extérieurs leur servent de détecteurs. Rien n'est plus difficile, assurément, que de décider, en présence d'un caractère pouvant se présenter ou ne pas se manifester, s'il était préformé ou s'il relève d'un constructivisme actuel et fonctionnel, et c'est sans doute là le problème central de tout développement (en psychologie comme en biologie). Et même lorsque l'apparition de ce caractère est liée à un facteur extérieur bien déterminé, rien n'est plus difficile que de décider si le rôle de ce facteur est celui d'un simple déclencheur ou d'un agent proprement causal. Mais il existe tout de même des critères qui, sans être entièrement décisifs, fournissent la possibilité de jugement de probabilité: c'est entre autres celui du tout ou rien et des transformations lentes et progressives. Lorsque la floraison d'une espèce est déclenchée par certaines conditions de lumière, les fleurs se forment tout entières si les conditions sont remplies, en nombre plus ou moins abondant, il est vrai, mais chacune en général en sa structure totale jusqu'à la chute des graines, ou bien elles ne se forment pas du tout [1]: il y a donc tout ou rien, et l'on peut alors considérer l'appareil floral comme préformé en tant que totalité, même si l'apport énergétique extérieur joue un rôle de condition nécessaire d'achèvement. Si l'on peut soutenir, étant donné ce caractère nécessaire des facteurs extérieurs, que la floraison elle-même présente un caractère réactionnel, c'est à la manière des réflexes, dont les « réponses » sont entièrement programmées héréditairement et dont seul le stimulus est externe. Au contraire de l'abscission d'un rameau secondaire stérile du *Sedum* on ne peut pas dire qu'elle se produit ou ne se produit pas selon une loi de tout ou rien, et cela pour deux raisons:

La première est que, entre l'absence d'abscission et de toute préparation à cet égard (mode *A* I d'insertion) et l'abscission spontanée résultant des formes *E* I, *E* II

[1] Et encore cela n'est-il pas si certain: cf. les travaux récents sur les *Solanum*, les *Sinapis*, etc.

et *F* d'insertion, il existe de nombreux intermédiaires (formes *B*, *C* et *D* d'insertion) qui témoignent ainsi de l'existence de *degrés* dans l'effectuation et éventuellement dans la préparation du processus. La seconde raison, qui s'oriente dans le même sens est que, même dans le cas des espèces où prédominent les insertions de forme *E-F* et où les chutes sont très nombreuses (catégorie VII), on retrouve les formes *A-D* d'insertion sans qu'elles atteignent le niveau *E-F*. D'ailleurs tous les rameaux insérés selon les modes *E-F* ne se séparent pas nécessairement et à ce stade ultime on retrouve encore des degrés quant à la probabilité de chute au lieu d'un simple tout ou rien.

Cela étant, il ne semble donc plus que l'on soit en présence d'une programmation intégralement héréditaire: la « réponse » même, au lieu de procéder par tout ou rien, semble en partie acquise (à la manière des réflexes conditionnés par opposition aux réflexes absolus) et c'est pourquoi il paraît plus sage de se placer dans l'hypothèse d'une construction épigénétique ou d'un « épigénotype » (expression due à Mayr, s'inspirant de Waddington) plutôt que de se situer d'emblée dans la perspective d'une pure préformation génétique.

S'il en est ainsi, le problème prend alors tout son sens de rechercher si entre les séries causales simples par enchaînement strict des causes et des effets (série n° 1 sous I) et les séries anticipatrices (série n° 3 sous I), on peut trouver ou non une suite d'intermédiaires. Si tel est bien le cas, cela confirmerait non seulement le caractère graduel, et non pas de tout ou rien, de nos mécanismes d'abscission, et renforcerait donc l'hypothèse épigénétique, mais encore, sur ce terrain du développement épigénétique, cela tendrait à suggérer la possibilité de transferts des enchaînements de type causal simple (observables aux niveaux hypogés et à celui des rameaux rampants), aux séries anticipatrices elles-mêmes (niveaux « strictement aériens »), ce qui reviendrait à expliquer l'anticipation par des informations antérieures de nature causale simple et non plus anticipatrice et c'est là précisément notre but.

Nous reviendrons plus loin sur cette notion de « transfert », introduite en botanique sous le nom de « transference of function » par E. J. H. Corner dès 1949, et sur sa signification épigénétique. Mais examinons auparavant (III-V) les trois types possibles d'explications de l'anticipation: le hasard, la finalité ou une complication des séries causales par court-circuitage ou par organisation en boucles (feedbacks, réseaux cycliques, etc.).

III. On peut d'abord toujours invoquer le hasard, ce qui revient à supprimer le fait de l'anticipation: production d'un organe *x* par hasard, puis utilisation fortuite après coup. Dans cette perspective, nos rameaux stériles de *Sedum* se sépareraient sans relation avec la reproduction végétative, celle-ci se produisant parce que, les *Sedum* étant — par hasard — des plantes grasses, les chutes de leurs rameaux n'entraîne pas leur mort mais permet une reprise de leur croissance; et les insertions de type *D-G* se formeraient sans relation avec les séparations ultérieures, celles-ci se produisant pour des causes accidentelles externes, de même que les adhésions avec fentes et rétrécissement pour des causes accidentelles internes.

Bien entendu, le hasard joue un rôle partout, et, dans notre cas particulier, il convient de réserver sa part, ce que nous venons de faire pour certains de nos faits (I, sous 2). Mais nous nous refusons à tout attribuer au hasard, pour les deux

raisons complémentaires suivantes. *a)* Cela reste une explication trop facile et gratuite, tant que l'on ne justifie pas au moyen d'un modèle probabiliste précis le détail des interprétations avec une convergence suffisante entre les faits et le calcul [1]. Or, la probabilité d'obtenir une adaptation anticipatrice par un simple brassage aléatoire est sans doute aussi faible que celle, dont parle Emile Borel, d'aboutir aux poèmes de Victor Hugo en confiant une machine à écrire à des singes s'amusant à taper dessus. *b)* Si toute adaptation résulte d'une sélection après coup (fondée sur les réussites et les échecs) à partir de variations fortuites, notre système nerveux, notre cerveau et la pensée logico-mathématique tout entière sont à englober dans ce schéma, de telle sorte que sa suite de nos raisonnements comme les objections de nos lecteurs perdraient *ipso facto* toute valeur démonstrative intrinsèque.

IV. L'interprétation finaliste semble alors s'imposer, pour autant qu'on se laisse enfermer dans cette alternative d'une simplification étonnante dont sont victimes tant d'auteurs éminents (à commencer par Cuénot dans cet ouvrage, pourtant si riche de contenu, qu'il a intitulé « Invention et finalité en biologie » [2]): ou le hasard, ou la finalité. En particulier, l'existence seule de réactions anticipatrices semble, à beaucoup d'esprits distingués, impliquer nécessairement une perspective finaliste (ainsi que, pour Cuénot, les idées elles-mêmes d'utilité et de besoin).

A examiner les emplois que recouvre la notion de finalité, aussi bien pour beaucoup d'antifinalistes que pour les finalistes eux-mêmes, on s'aperçoit qu'il en existe au moins cinq de distincts, tout le problème étant alors de décider si ces significations sont indépendantes ou nécessairement liées: ce sont les idées (1) de direction, (2) d'utilité fonctionnelle, (3) d'adaptation, (4) d'anticipation et (5) d'intention ou de plan préétabli.

1. La notion de direction est souvent interprétée en un sens finaliste du fait qu'un acte intentionnel est toujours dirigé. Lorsqu'une variation adaptative se produit non pas brusquement mais par étapes successives, la direction dont témoigne cette succession d'étapes paraît à certains esprits un argument de plus en faveur de la finalité en plus de l'adaptation elle-même. Mais il est clair que si l'on définit une direction par la notion mathématique de vection, ou simplement sous la forme d'un changement ordonné (en se référant alors à l'idée logico-mathématique d'ordre), elle ne présente rien d'incompatible avec une explication causale ou probabiliste, notamment sous la forme d'un processus d'équilibration. C'est ainsi que l'augmentation nécessaire de l'entropie, exprimée par le deuxième principe de la thermodynamique, constitue un processus « dirigé », sans impliquer pour autant la moindre finalité. Dans le domaine de la vie, un processus dirigé d'équilibration relève en général de mécanismes bien plus complexes, caractérisés par des autorégulations. Mais l'autorégulation peut s'expliquer causalement et cybernétiquement, sans qu'il soit besoin pour autant de recourir à des interprétations finalistes.

---

[1] Ce que l'on fait couramment en génétique mathématique à l'échelle des mutations quelconques, mais la génétique expérimentale n'a encore que peu atteint le domaine des adaptations spécialisées.

[2] Flammarion 1941 (épuisé).

2. La notion d'*utilité* n'a effectivement aucun sens pour un système physico-chimique non cyclique, ou rien n'est utile ni inutile. Supposons au contraire un système causal d'ordre cyclique tel que:

$$\text{Prop. (1) } A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow \ldots \rightarrow Z \rightarrow A$$

(et telle est bien la forme la plus générale des organisations biologiques ou mentales, si l'on fait abstraction de toutes les différenciations). On dira, en ce cas, d'une variation A 2 modifiant l'élément A, qu'elle est nuisible si elle interrompt le cycle 1 prop. (1) et qu'elle est utile si elle conserve les connexions sous une forme $A\ 2 \rightarrow B \rightarrow C \ldots \rightarrow A\ 2$ soit en les renforçant soit en les maintenant par ailleurs inchangées (auquel cas on peut aussi l'appeler indifférente). Ces notions sont donc exprimables en terme de seule causalité dès le moment où le système comporte un cycle fermé.

3. La notion d'*adaptation* dérive de la précédente, en complétant le cycle (1) par l'intervention d'éléments A', B', etc. appartenant au milieu et dont l'intégration se trouve être nécessaire à la fermeture du cycle (1):

$$\text{Prop. (2) } (A \times A') \rightarrow B; (B \times B') \rightarrow C; \ldots (Z \times Z') \rightarrow A.$$

En ce cas, on dira qu'une variation A 2 est adaptative si, modifiant le caractère A, elle permet de rencontrer dans le milieu les éléments A' 2 nécessaires à la conservation du cycle (et cela surtout si les éléments A' 2 ayant été substitués dans le milieu à A', le cycle initial n'aurait pu se maintenir sans la variation de A en A 2). Ici encore la notion d'adaptation peut donc s'exprimer en terme de causalité sans recours nécessaire à l'idée de plan préétabli.

4. Nous ne proposons pas encore de schéma pour la notion d'*anticipation* [1], puisque c'est là notre problème. Contentons-nous donc de fournir un exemple bien connu de réaction anticipatrice reposant sur de pures connexions causales: c'est le cas du réflexe conditionné de Pavlov. Un excitant α produit la réaction β dans un réflexe absolu (par exemple le contact avec la nourriture déclenche la salivation), tandis qu'un excitant γ (un son) produit normalement des réactions quelconques δ: mais si γ est associé à α par un nombre de répétitions suffisantes, γ déclenche alors la réaction β en l'absence même de α: en ce cas chacun s'accorde à dire que le chien, salivant β au son de la cloche (γ) anticipe le contact avec la nourriture (α). L'anticipation résulte ici d'une sorte de mécanisme croisé ou de court-circuitage, relevant du seul mécanisme causal des réflexes absolus et du conditionnement et elle se reconnaît au comportement de l'animal sans hypothèses sur la conscience (la salivation diminue progressivement si le son de la cloche n'est pas suivi par la nourriture), donc sans finalité. Notre problème sera de même celui des interprétations causales possibles des anticipations morphogénétiques des *Sedum* sans qu'il y ait nécessairement recours *a priori* à la finalité.

---

[1] Pour sa définition, rappelons simplement ce que Cuénot (: 21) appelle la « loi d'anticipation dans le développement, en vertu de laquelle les mécanismes s'édifient chez l'embryon ou bien avant que l'organisme en ait besoin ».

5. Reste l'idée spécifique d'*intention* ou de *plan préétabli*, dont les finalistes jugent qu'elle est impliquée par les trois significations précédentes (suivis en cela par beaucoup d'antifinalistes), tandis qu'elle en est logiquement et causalement distincte.

L'idée d'intention ou de plan suppose, en effet, l'une ou l'autre (ou les deux) des conditions suivantes: ou bien une conscience qui se représente un but à atteindre et dirige l'action en conséquence, ou bien une action causale des états à venir sur les états présents.

Ce n'est pas ici le lieu de chercher si, sur le terrain psychologique, l'intentionnalité et la poursuite d'un but conscient impliquent l'existence d'une « cause finale » ou si elles ne constituent que la prise de conscience d'un processus d'équilibration, l'idée de cause finale résultant alors, même sur ce terrain, d'une confusion entre l'implication consciente et la causalité physiologique. Notons seulement que les biologistes finalistes qui se refusent avec raison d'admettre cette absurdité d'une détermination du présent par l'avenir en sont alors réduits, comme Cuénot, à attribuer « à la cellule germinale une sorte d'intelligence combinatrice, un pouvoir immanent équivalent à l'intentionnalité qui se trouve à la base de l'outil humain » (: 222), bref un psychoïde comme disait von Uexküll. On se trouve alors en présence de ce paradoxe inquiétant, reflet de l'insuffisance actuelle des recherches interdisciplinaires, que des biologistes en viennent à invoquer l'« intelligence » comme une cause proprement dite alors que les psychologues ont cessé depuis longtemps d'y voir une « faculté » agissant causalement et s'efforcent de l'expliquer par des mécanismes d'équilibration remontant de proche en proche à leurs formes sensori-motrices et à des régulations organiques, dont ils attendent l'explication de la cybernétique et... de la biologie.

Quant à une détermination du présent par l'avenir, il va de soi que ce n'est là qu'une manière crûment précritique de traduire le fait même de l'anticipation, dont il s'agirait au contraire de fournir un modèle causal intelligible.

Au total, l'idée de finalité recouvre donc deux sortes de réalités bien distinctes: un ensemble de faits authentiques (direction, utilité fonctionnelle, adaptation et anticipation), conçus avec raison comme irréductibles au hasard, mais qui sont indépendants des notions d'intention ou de but conscient; et un système d'interprétation tendant précisément à assimiler ces faits à une intentionnalité consciente (ou « inconsciente » mais de forme « psychique »), au lieu de voir en celle-ci le dernier terme d'une évolution et non pas sa cause première.

Il reste donc à nous entendre sur le vocabulaire qu'il s'agit d'employer, puisque le concept de finalité recouvre des faits que nous retiendrons et des interprétations que nous écarterons. Conformément à l'usage, nous appellerons finalisme la théorie ou l'attitude selon laquelle l'utilité finale d'un processus suffit à en expliquer la présence, en vertu de la notion aristotélicienne des « causes finales »; ce qui revient à considérer l'explication finaliste comme irréductible aux explications causales ou probabilistes et comme se référant à une causalité mentale ou psychique, dont on ne se sent pas obligé de fournir l'analyse parce que l'on croit en posséder une intuition directe par introspection. Nous appellerons au contraire, et suivant l'usage actuel, « téléonomiques » les théories ou attitudes théoriques qui retiennent les faits subsumés par le concept de finalité mais considèrent leur description comme dénuée de valeur

explicative tant qu'on ne leur a pas fait correspondre une explication causale (modèles déterministes ou probabilistes et en général cybernétiques) [1]. La notion de finalité demeure en elle-même neutre et peut être utilisée soit par le finalisme soit par la téléonomie, mais, pour éviter les équivoques encore multiples aujourd'hui, nous n'employerons les termes (considérés comme synonymes) de finalité et de téléologie que dans le sens où les utilise le finalisme (c'est-à-dire que nous en ferons la critique), tandis que, nous plaçant au point de vue téléonomique, nous n'utiliserons comme valables que les termes plus détaillés d'utilité fonctionnelle, d'adaptation, d'anticipation, etc.

V. Si l'idée d'anticipation n'implique pas en elle-même celle de finalité, il nous reste à en chercher un modèle causal ni finaliste ni aléatoire, et à confronter dans ce qui suit les faits avec ce modèle pour décider des avantages respectifs de son emploi ou de recours aux causes finales (dont nous voyons simplement pour l'instant qu'elles ne sont pas nécessaires, mais non pas encore qu'elles sont inadéquates).

Le principe de ce modèle sera le suivant. En partant d'un « enchaînement » causal (voir I sous 1) à étapes temporelles successives $\alpha \rightarrow \beta \rightarrow \gamma \ldots$ on peut aboutir, en cas d'action en retour des effets sur les causes $\alpha \leftarrow \beta$, etc., à l'organisation d'un système dont les éléments α, β, etc., deviennent interdépendants et par conséquent affranchis de la condition d'une succession temporelle univoquement déterminée. La formation d'un tel système serait en particulier favorisée en cas de transfert ou de transposition de l'enchaînement causal initial d'un secteur à un autre de la hiérarchie de l'organisme. En nous inspirant du cas des réflexes conditionnés (voir III sous 3), mais en situant le conditionnement dans son contexte plus général d'utilité fonctionnelle (donc des besoins et de leur réduction) nous appellerons « schèmes » de tels systèmes à la fois transposables et à éléments interdépendants (voir plus loin des définitions plus précises). C'est alors l'existence de tels schèmes qui rend possible l'anticipation, puisque le développement de l'un des éléments du système peut entraîner celui d'autres, indépendemment de l'ordre de succession initial des enchaînements dont est issu ce schème.

L'hypothèse interprétative étant ainsi esquissée, il s'agit de la mettre en forme en réexaminant la portée des faits décrits au cours de la partie I, à commencer par la signification des catégories de complexité croissante I-VII du point de vue de l'absence ou de la présence des rameaux secondaires stériles (§ 16) et du point de vue des modes de séparation aux niveaux des racines, des rejets rampants et des rameaux aériens (§ 17). La question centrale pour notre modèle est, en effet, d'établir s'il se produit des transferts d'un de ces niveaux aux autres ou si cela n'est qu'une vue de l'esprit s'appuyant sur des classements artificiels.

§ 16. *La signification des catégories I-VII du point de vue de la formation des rameaux secondaires stériles.*

L'examen des catégories I-VII donne lieu à une première considération intéressante et qui est indépendante de cette classification, tout en la justifiant en partie pour ce qui est des situations intermédiaires:

[1] En prévoyant naturellement leurs applications à la causalité mentale elle-même.

I. Les *Sedum* pérennants qui ne présentent pas de rameaux stériles secondaires sont, en effet, de façon générale ceux qui possèdent de grosses racines ou de gros rhizomes (sensiblement plus épais que les tiges aériennes) et qui, par ailleurs, perdent leurs tiges en hiver (avec poussées de bourgeons sortant à peine de terre et donnant de nouvelles tiges au printemps). Tels sont les *Rhodiola* (*Rhodiola* et *Chamaerhodiola*), les *Telephium* sect. *Telephium*, la plupart des *Chamaetelephium* (*Sedum sieboldii*, *tatarinowii*, *cauticolum*, etc. mais pas *ewersii*, *anacampseros* ni *cyaneum*) et certaines espèces du groupe *Aizoon* (*S. aizoon*, *maximoviczii*, *ellacombianum*, *selskianum*, *middendorffianum* mais pas *hybridum* ni *floriferum*, qui possèdent des rameaux stériles et ne perdent pas toutes leurs tiges en hiver). Ce sont donc toutes les espèces des catégories I et II. Dans le langage de Raunkiær ce sont des hémicryptophytes *H* (parfois même presque cryptophytes *C*).

Les *Sedum* possesseurs de rameaux secondaires stériles sont au contraire les espèces pérennantes dont les racines (ou s'il y en a, les rhizomes) sont plus modestes (de diamètre égal ou inférieur à celui des tiges), et dont les tiges se conservent en hiver avec une partie au moins de leurs feuilles ou avec de nombreux bourgeons caulinaires. Telles sont les espèces des catégories IV à VII et des variétés de la catégorie III (annuelles) qui deviennent pérennantes. Dans le langage de Raunkiær, ce sont des chamaephytes *Ch* et en certains cas presque des phanérophytes *Ph*.

On aperçoit immédiatement la signification fonctionnelle de cette distinction. Les espèces à parties hypogées fortement développées, charnues ou tubéreuses présentent une adaptation spécialisée à l'hibernation, autant d'ailleurs qu'à la sécheresse (et atteignent presque l'adaptation des géophytes [1], du moins dans le cas des *Rhodiola* à énormes rhizomes ou encore dans celui des *Telephium*) et il est donc naturel qu'elles puissent perdre leurs tiges en hiver, ou même après la floraison en cas de sécheresse excessive. Cette dessication des tiges constituant une première raison de l'absence de rameaux secondaires, il s'y ajoute que la vitalité des parties hypogées peut suffire à la reproduction végétative (par séparations souterraines, linéaires ou orthogonales), sans que cette dernière doive s'étendre à un système épigé de rameaux secondaires. Réciproquement, les espèces sans grands rhizomes et à racines moins développées auraient besoin de reproduction végétative au niveau aérien: d'où la formation de rameaux détachables et la pérennance des tiges principales, devenues nécessaires à la multiplication de ces rameaux secondaires.

Mais ces considérations fonctionnelles laissent encore ouverte la question causale du « comment » et, tant qu'on ne précise pas ce mécanisme causal, leur insuffisance est de ne pas expliquer pourquoi les espèces des catégories I et II ne cumulent pas les deux systèmes, ce que la vigueur de leurs racines ou de leurs rhizomes rendrait possible au lieu de s'y opposer, et ce que les *Sedum telephium* du Port-d'Alon nous ont montré exister à l'occasion.

---

[1] Cas particulier des Cryptophytes de Raunkiær. Notons à cet égard que le *S. roseum* habituellement hémicryptophyte, est parfois entièrement géophyte (les bourgeons ne sortant alors qu'au printemps). En outre, nous avons constaté des *S. telephium* recueillis au Valais à 1200 m en une station bien exposée au sud où ils sont hémicryptophytes et replantés à 1600 m avant un hiver assez rigoureux et presque sans neige jusqu'en mars, se sont comportés en géophytes (aucun bourgeon visible sur une dizaine de plantes sauf une). Il en a été de même du *S. aizoon*, transplanté de Genève à 1600 m.

L'interprétation générale [1] la plus probable, en accord avec la dimension fonctionnelle, est alors qu'il se produit un transfert graduel des processus hypogés sur les parties épigées de la plante, autrement dit que la production de ramifications secondaires, débutant sous terre, se généraliserait progressivement vers le haut. Or, c'est bien ce que semble suggérer l'examen des situations intermédiaires. Nous distinguerons à cet égard cinq étapes dans cette évolution par transfert, et elles correspondent précisément à nos catégories I *A*-II *B* et IV-VII:

1. La situation la plus élémentaire est celle de la sous-catégorie I *A* dans les cas (voir par exemple la fig. 12), où les ramifications hypogées sont presque toutes dirigées vers le bas ou à moins de 90° de la verticale, par opposition aux tiges (*A*, *A'*, *B* et *B'* sur la fig. 11), ce qui exclut donc tout autre ramification secondaire.

2. A l'étape suivante, qui fait la transition entre les catégories I *A* et I *B*, il s'ajoute aux caractères précédents des ramifications du rhizome en troncs ou caudex (A, B et C sur la fig. 50) orientés vers le haut. Ces troncs sont le point de départ des tiges (T) et portent la marque d'anciennes tiges (AT) avec croissance d'année en année. Mais il s'agit encore de ramifications hypogées du rhizome, la partie supérieure seule de ces troncs étant visible au-dessus du sol (par exemple *S. roseum*, etc.).

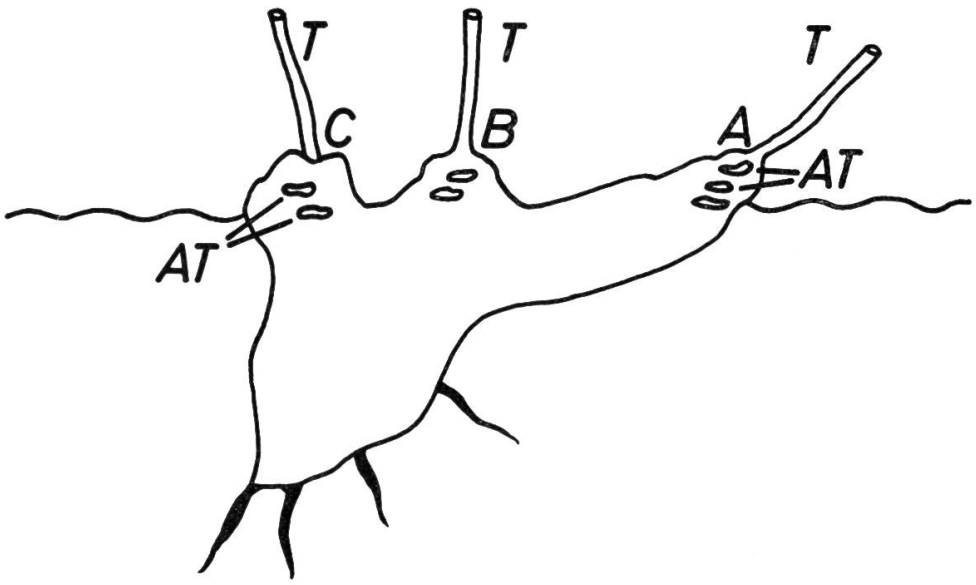

FIG. 50.

3. La troisième étape, qui couvre les catégories I *B* et II *A* (on pourrait à cet égard distinguer deux étapes ou sous-étapes, mais c'est inutile pour notre démonstration) est celle où l'on commence à observer des rameaux dirigés vers le haut et qui sont issus, soit de la partie souterraine des tiges (*S. kamtschaticum:* I *B*), soit des stolons souterrains (*S. crassipes:* II *A*). Dans les deux cas il s'agit d'un

[1] C'est-à-dire l'interprétation pouvant servir de cadre aux explication causales particulières.

début de production de rameaux secondaires pouvant rester stériles, mais d'un début hypogé. Cependant, nous avons noté au paragraphe 5 le cas du *S. cauticolum*, qui outre ces ramifications hypogées présente parfois (var. *pluricaule*) un certain nombre de rameaux secondaires stériles naissant peu au-dessus du sol.

4. Avec la quatrième étape (II *B*: *S. middendorffianum* var. *diffusum*) nous assistons, d'une part, à un progrès des ramifications hypogées (rameaux stériles secondaires ou même tertiaires débutant sous terre avec orientation vers le haut à partir d'éléments eux-mêmes déjà dressés) et, d'autre part, à une ébauche de ces rejets rampants qui, dès l'espèce voisine *S. hybridum* (catégorie VI), engendreront les premiers rameaux secondaires aériens systématiques.

5. Vient enfin cette prolifération des rameaux aériens qui caractérise les catégories IV-VII, ainsi que les variétés pérennantes des espèces annuelles de la catégorie III.

Il paraît donc difficile de ne pas voir dans la production des rameaux secondaires stériles aériens le résultat d'un transfert progressif partant de la région des racines et des rhizomes et aboutissant à la région épigée par l'intermédiaire des stolons souterrains puis des rejets rampants; et le tout en corrélation étroite avec une diminution graduelle de volume de ces rhizomes ou même des racines. C'est le début de ce transfert que nous ont montré de façon spectaculaire les *S. telephium* de Port-d'Alon.

On pourrait certes supposer un transfert orienté en sens inverse et qui, aux dépens des ramifications aériennes, en viendrait à la production de rhizomes volumineux et de racines tubéreuses. Pour discuter de ce problème du choix entre les deux directions possibles du transfert (problème que nous retrouverons en des termes analogues au § 17) il convient d'abord de ne pas séparer les deux questions de la production causale des parties de la plante (rhizomes, etc., ou rameaux stériles aériens) et de leur signification fonctionnelle, car chez les Crassulacées les ramifications aériennes jouent un rôle adaptatif analogue à celui des proliférations hypogées puisque les rameaux se détachant (ou même les rampants) constituent des organes essentiels de reproduction végétative.

Cette correspondance fonctionnelle est en premier lieu attestée par la corrélation inverse dont nous sommes partis et que confirme encore la succession des étapes (1)-(5): lorsque se multiplient les ramifications aériennes (étape 5) les racines et rhizomes sont réduits en proportion tandis qu'aux étapes initiales (1)-(2) les rapports sont renversés. En second lieu, il est intéressant que, chez les variétés pérennantes des espèces annuelles à faibles racines, il y a aussitôt production de rameaux stériles à formes *D-E* d'insertions, en même temps que de rejets rampants. En troisième lieu, il est frappant de constater qu'aux étapes intermédiaires (3)-(4), on obtient, en bouturant des tiges sans racines, la production de petits rameaux aériens, comme par une suppléance remédiant à cette absence momentanée de racines: nous en avons observé de tels chez les *S. aizoon*, *kamtschaticum*, *middendorffianum*, *aizoides* et *ellacombianum*. On en rencontre d'ailleurs aussi parfois sans bouturage et peu au-dessus du sol chez les mêmes espèces, ce qui semble alors témoigner d'un début de transfert des ramifications hypogées aux régions proches du sol, comme dans le cas de la variété horticole *pluricaule* du *S. cauticolum*, mais

d'un transfert qui doit sans doute présenter des raisons d'ordre réactionnel puisqu'il est exceptionnel en ce qui concerne les espèces.

Or, si l'on accepte cette correspondance fonctionnelle ou adaptative entre les ramifications épigées des *Sedum* et leurs proliférations hypogées, il est plus probable que le transfert se produit de bas en haut plutôt que de haut en bas pour cette raison que de très nombreuses familles présentent une production systématique de très gros rhizomes, etc. (Iridacées, Liliacées, etc.) et de stolons souterrains, tandis que les ramifications aériennes servant à la reproduction végétative sont exceptionnelles et trouvent chez les Crassulacées une extension à certains égards particulière.

On répondra peut-être que le problème est en ce cas lié à celui de la crassulescence elle-même. Cela ne fait aucun doute, mais il s'agit alors d'une question bien plus vaste encore que celle dont cette étude cherche à cerner les contours. Si l'on tient néanmoins à soulever un tel problème, il convient sans doute de commencer par s'interroger sur les quelques points suivants: l'équivalent de la crassulescence dans les familles ne présentant pas, ou pas ordinairement, d'espèces à feuilles succulentes n'est-il pas à chercher dans la direction des rhizomes, des tubercules, etc., et des productions hypogées charnues ou tubéreuses? L'exemple des géophytes n'est-il pas de nature à suggérer de telles comparaisons? Et, d'une manière générale, la crassulescence elle-même ne révèle-t-elle pas d'un transfert des processus hypogés aux parties épigées de l'organisme si, dans les genres de stations où elle s'est développée, le sol contient ou du moins conserve un peu plus d'humidité que l'air?

En attendant que l'on puisse s'orienter en de telles directions revenons du problème déjà trop général de la production des rameaux secondaires stériles à la question plus délimitée de la formation et du transfert des mécanismes de séparation (§ 17).

II. Mais auparavant, il convient encore de justifier l'emploi de cette notion d'un transfert, et cela particulièrement dans l'hypothèse d'un « système épigénétique ». La notion du transfert a été introduite en botanique en 1949 par E. J. H. Corner, de Cambridge, sous le nom de « transference of function » [1] et il la définit comme suit (1958 : 33): « La comparaison systématique de plantes, et probablement d'animaux, montre qu'une propriété qui apparaît en un organe, tissu ou couche de cellules en un cas peut se présenter également en d'autres cas en d'autres parties de l'organisme. La propriété est la même, mais le lieu de son développement a été changé ».

Mais assurément, une telle notion prend un tout autre sens dans l'hypothèse d'une entière prédétermination génétique de toutes les variations, même phénotypiques, et dans celle d'un système épigénétique au sein duquel s'élaborent des constructions nouvelles, c'est-à-dire non préformées, et par interaction entre les influences du milieu et l'activité synthétique du génome, celle-ci acquérant dans cette perspective la pleine signification de « réponse ».

---

[1] Voir aussi les travaux de Agnes Arber, également à Cambridge.

Dans l'hypothèse d'une préformation génétique intégrale, la notion du transfert ne présente en fait guère de signification, ou plutôt elle ne signifie exactement que ce qui suit. Un caractère *a* apparaissant normalement en un territoire *A*, pourrait en principe se former n'importe où, en *B*, *C*, *D*, etc., étant donnée la totipotence du système génétique dont les représentants occupent tout l'organisme: si le caractère *a* n'apparaît qu'en *A* et non pas en *B*, etc., ce serait donc qu'en *B*, en *C*, etc.., il est inhibé par des facteurs contraires. En cas de « transfert » de *a* en *B*, *C* ou *D*, etc., cela signifierait donc que l'inhibition a été levée sur ce nouvel emplacement, mais non pas qu'un mécanisme d'abord particulier à *A* s'est ensuite déplacé sur *B* ou sur *C*, etc.

Dans l'hypothèse d'un système épigénétique, au contraire, on pourrait admettre que les interactions entre le génome et les actions extérieures produisent d'abord en *A* le caractère *a:* en cas de transfert de *A* sur *B*, etc., on serait donc conduit à supposer que la construction de *a* en *A* a facilité une construction analogue de *a* en *B* ou en *C*, etc. et cette facilitation supposerait alors le déplacement réel d'un processus constructeur du territoire *A* au territoire *B*, etc. Ce déplacement n'impliquerait d'ailleurs pas nécessairement un mouvement ou une marche à travers le *soma*, ce qui serait à la fois inutile et bien difficile à imaginer: il signifierait simplement et concrètement que le système génétique, ayant fourni en *A* sous l'action de certains facteurs externes une « réponse » *a*, fournirait alors plus facilement une même « réponse » *a* en *B*, en *C*, etc., si des facteurs extérieurs analogues provoquent ses réactions sur ces nouveaux territoires. En ce cas le déplacement que suppose l'idée de transfert serait essentiellement de nature temporelle ou spatio-temporelle et exprimerait sans plus la généralisation, mais active et réactionnelle, d'une « réponse » initiale *a* du génome (en *A*) sous forme de réponses *a* analogues en *B*, *C*, etc. L'idée de « schèmes de réactions » (annoncée sous I et sur laquelle nous reviendrons) reposerait en ce cas sur cette capacité de généralisation des réponses au sein des interactions entre le milieu et l'activité synthétique du génome durant le développement.

Comme on le voit la différence entre ces deux interprétations préformiste ou épigénétique du transfert n'est qu'une différence d'accent, mais assez essentielle quant à l'interprétation du fonctionnement: dans l'hypothèse de la préformation génétique, le génome peut tout d'avance sauf qu'il est freiné en certains points (*B*, *C*, *D*, etc.), par des inhibitions, tandis que dans l'hypothèse épigénétique, il construit ses « réponses » en interaction avec le milieu. Seulement comme, dans la première hypothèse, les inhibitions et surtout la levée de ces inhibitions, dépendent assurément en partie du milieu, toute la nuance se réduit à ceci que, pour le préformisme, le génome est totipotent mais uniquement en principe et peut-être inhibé comme favorisé par le milieu en chaque manifestation particulière, tandis que, dans l'hypothèse épigénétique, ses constructions sont successives en tant que réponses fournies en interaction vers le milieu [1]. Etant donné le caractère très progressif du transfert

[1] Les interactions entre le milieu et l'information génétique au cours de l'épigenèse sont d'ailleurs d'autant plus complexes, que, en plus du milieu extérieur qui peut déjà varier notablement au cours de la croissance, il convient de considérer, comme nous le rappelle notre collègue F. Chodat, que le milieu intérieur varie davantage encore au cours de ce développement: « Les contraintes internes réciproques — allant des interférences d'information géniques au sein du

que nous allons décrire aux paragraphes 17-19 nous continuerons donc de nous placer dans la perspective épigénétique, en tant que nous offrant un tableau plus fonctionnel du développement, au lieu de faire appel aux inconnues des inhibitions et de leurs levées, d'autant plus difficiles à interpréter toutes deux que les étapes du transfert seront nombreuses et resteront très graduelles.

§ 17. *La signification des catégories I-VII du point de vue des transferts éventuels des mécanismes de séparations.*

I. Les catégories I *A* à VII *B* comportent une certaine ordination hiérarchique et cependant elles ne correspondent que très partiellement à un ordre de filiations phylétiques: telle est la situation intéressante en présence de laquelle nous nous trouvons. Nous appellerons ordination hiérarchique une succession d'étapes *a*, *b*, *c*,..., telles que les caractères apparus en *b* n'abolissent pas mais conservent ceux de l'étape *a*, etc. Or, une telle ordination semble exister en fonction des caractères suivants:

a	=	séparations linéaires (et semi-axillaires)	au niveau des racines et des rhizomes
b	=	séparations axillaires	au niveau des racines et des rhizomes
c	=	séparations linéaires	au niveau des stolons souterrains
d	=	séparations axillaires	au niveau des stolons souterrains
e	=	séparations linéaires	au niveau des rejets rampants
f	=	séparations axillaires	au niveau des rejets rampants
g	=	séparations linéaires	au niveau des rameaux strictement aériens
h	=	séparations axillaires	au niveau des rameaux strictement aériens

On peut, en effet, établir la hiérarchie suivante (entre parenthèses, les caractères pouvant n'être pas ou n'être que faiblement représentés).:

a	=	catégorie I *A*	
ab	=	catégorie I *B*	
a(b)c	=	catégorie II *A*	dans le cas du *S. crassipes* et *linearifolium*, faisant parfois la transition avec *abcd*.
abcd	=	catégorie II *A*	dans le cas du *S. cauticolum*
abcde	=	catégorie II *B*	dans le cas du *S. middendorffianum* var. *diffusum*, avec possibilité de *ab(cd)e* en d'autres cas
abcdef	=	catégorie IV	avec possibilité de *abcdef(g)* (*S. acre*, etc.).
abcdefgh	=	catégorie V-VI	ou *ab(cd)efgh* (par exemple *S. montregalense* (fig. 43*b*)).
ab(cdefg)h	=	catégorie VII	par spécialisation [1].

---

cytoplasme aux corrélation d'organes au sein de l'être total — par leur variété et l'amplitude de leurs écarts, exercent une influence morphogène qui dépasse largement celle du monde ambiant, relativement plus constant. Le résultat auquel conduisent les diverses opérations de l'épigenèse mériterait d'être considéré comme une « endoadaptation » (*in litt.*). Or, qui dit adaptation, dit réponses et généralisation possible des réponses: c'est cette généralisation que nous appelons transfert.

[1] On constate que s'il n'y a pas de séparation linéaire sans séparations axillaires aux niveaux des rameaux strictement aériens (et des tiges dressées), la réciproque n'est pas vraie et on peut avoir *h* sans *g*. Au contraire aux niveaux hypogés et à celui des rejets rampants les séparations linéaires précèdent peut-être les axillaires et sont plus fréquentes qu'elles en bien des cas, tandis que dans la catégorie VII les séparations axillaires l'emportent de beaucoup et même quasi-exclusivement.

La catégorie III ne figure pas dans ce tableau, à moins de la situer au rang 0 (= pas de séparations systématiques à aucun niveau hypogé ou épigé dans le cas des formes annuelles).

Seulement cet ordre hiérarchique ne correspond qu'en partie à l'ordre phylétique, pour autant que celui-ci soit connu. Sans doute les catégories I et II comprennent-elles essentiellement des *Sedum* des groupes *Rhodiola*, *Telephium* et *Aizoon*, que l'on situe ordinairement avant les « *Genuina* » surtout représentés dans les catégories IV-VII. Mais les premiers sont-ils phylétiquement plus anciens, ou sont-ils en régression ? D'autre part, le *S. hybridum* (groupe *Aizoon*) passe en catégorie V *B* Quant aux catégories IV-VII (sans parler de III), elles se distribuent sans grand rapport avec les parentés phylétiques, une même espèce comme le *S. spurium* pouvant être à cheval sur deux catégories (le type en V *B* et la var. *ibericum* en IV *B*).

Et surtout, nous avons pu remarquer de surprenantes variations, non pas seulement au sein d'une même espèce ou d'une même variété, mais encore parfois sur de mêmes individus transportés d'un milieu en un autre. C'est ainsi que les *Sedum obcordatum*, *oaxacanum*, *retusum*, *griseum*, etc., qui en serre (d'où nous les avons reçus), puis en une chambre chauffée, ont présenté des formes de catégories VII ou VI *A*, ont passé aux catégories V *B* et même V *A* au cours de quelques mois d'été en un jardin. Les *S. album* et *montanum* varient étonnamment selon les milieux et nous avons constaté chez les *S. nicaeense* et *anopetalum* de Rome ou d'Aix-en-Provence, des variations aussi grandes lors de leur transplantation à Genève [1]. Il est vrai que ces variations sont loin d'être générales et que la plupart des espèces mexicaines, asiatiques ou européennes ont conservé leur catégorie en passant de notre chambre d'élevage à notre jardin ou vice-versa [2]. Mais les variations indiquées existent et prouvent à elles-seules que les catégories trouvées constituent

---

Il est difficile d'attribuer ces faits aux vitesses du développement ontogénétique, (par exemple: linéaires = tardives et axillaires = précoces), car dans la catégorie VII les tiges sont plus ou moins pérennantes comme en IV-VI et les séparations linéaires, au moins aussi précoces que les autres en I-VI, auraient donc tout le temps de se produire. Attribuer l'absence de séparations linéaires en VII à une meilleure vascularisation des tiges dressées, par opposition aux rejets rampants de IV B à VI, ne rendrait pas compte de l'abondance des séparations axillaires. Il semble ainsi simplement que les séparations linéaires soient favorisées par un contact avec le sol grâce aux racines adventives (*a*, *c* et *e*) et que, au niveau des rameaux strictement aériens (= sans contact avec le sol), les séparations axillaires soient facilitées du fait que la séparation porte sur deux éléments d'emblée distincts: le rameau et la tige, tandis qu'une tige dressée a moins de raisons de se segmenter qu'une tige rampante ou à moitié couchée. Quoi qu'il en soit, le tableau semble bien indiquer un transfert des possibilités de séparation linéaire sur les séparations axillaires, en même temps qu'un transfert général des séparations hypogées aux épigées par l'intermédiaire des rejets rampants.

[1] Il s'y ajoute la possibilité de variations saisonnières, que nous n'avons pas encore pu mettre en évidence mais qui n'en existent peut-être pas moins pour autant, et les variations selon l'âge de la plante en se rappelant que les diverses parties d'une même plante et encore d'une même tige n'ont pas le même âge stadial (les parties supérieures, quoique plus jeunes chronologiquement, appartenant à un stade plus avancé).

[2] En outre, et il importe d'y insister, les variations existantes ne sont pas quelconques et chaque espèce comporte son amplitude propre de variabilité, ou, comme on dit en génétique contemporaine, sa « norme de réaction ». C'est pourquoi, malgré cette variabilité, nos catégories conservent leur signification réactionnelle et la conserveraient même si, en d'autres milieux, chacune de nos espèces en changeait plus ou moins: c'est l'ensemble de ces réactions et leurs fréquences qu'il faudrait pouvoir connaître (ce que nous avons commencé à esquisser pour les *S. album*, *montanum* et *nicaeense*) et non pas seulement un sondage pris en des conditions trop locales et souvent artificielles.

en partie des niveaux de structuration dépendant du fonctionnement et non pas, ou pas seulement, des caractères spécifiques ou raciaux. Autrement dit, selon les conditions, une population donnée peut s'orienter soit dans la direction des séparations axillaires, ou encore simplement linéaires, (types *D-F*), soit dans la direction d'une consolidation de ses tiges et rameaux (types *A-B*) et alors les individus se modifient en passant par certaines étapes, parcourues en un sens ou dans le sens contraire: nos catégories correspondraient ainsi à de telles étapes, qu'elles soient liées à un équilibre relativement stable pour une espèce donnée, ou au contraire à des paliers d'équilibre momentanés et dépendant pour une part du milieu et des conditions causales encore inconnues liées à cette situation écologique. Il en résulte que l'ordination hiérarchique dont nous croyons discerner la présence dans le tableau précédent n'exprime pas (ou pas uniquement) un système de filiations phylétiques, mais seulement les étapes d'une construction susceptible d'accélérations, même brusques, de régressions et de court-circuitages. Parmi les accélérations, il faut citer avant tout les *S. viviparum* et *verticillatum* qui, issus du *telephium* de catégorie I en arrivent à une chute systématique de bourgeons comme en catégorie VI (et cf. encore les variations étudiées du *S. telephium* au Port-d'Alon.) Parmi les court-circuitages figurent les cas d'étapes brûlées comme les cas *ab(cdefg)h* qui caractérisent la catégorie VII.

Cette situation est-elle de nature à exclure des transferts du linéaire à l'axillaire et des parties hypogées de la plante aux parties rampantes et supérieures? Nullement et nous serions même portés à dire: au contraire. En effet, dans le cas d'une correspondance étroite entre l'ordination hiérarchique en cause et les filiations phylétiques, on se trouverait en présence d'une sorte d'orthogenèse dont les caractères relèveraient alors davantage des mécanismes génétiques que des processus réactionnels plus variables. La diversité des comportements observés semble au contraire témoigner de la nécessité de faire face à des circonstances multiples, dépendant aussi bien du milieu que des variations héréditaires, en partie fortuites, des espèces considérées: d'où, en certains cas, l'utilité de brûler des étapes et, en d'autres, de s'en tenir aux solutions les plus simples. Il semble donc que, indépendamment des caractères héréditaires les plus généraux et indispensables des espèces, il existe un secteur réactionnel d'utilité non pas essentielle mais adjuvante, qui est celui de la reproduction végétative et que, sur ce terrain, la marge des solutions demeure plus variable et plus souple, d'où la situation décrite plus haut.

II. Mais les solutions adoptées par les différentes espèces ne s'improvisent pas *ex nihilo*. Quand Cuénot nous parle d'« inventions » dans les variations adaptatives, il ne s'interroge peut-être pas assez sur les conditions de toute invention, humaine comme organique. Or, l'invention résulte toujours d'une combinaison certes nouvelle (synthèse et dépassement), mais d'éléments déjà connus ou donnés antérieurement: l'invention consiste donc d'abord à transférer un mécanisme d'un domaine à un autre, et, avant de trouver du neuf, l'être vivant s'en tient à ce transfert, s'il est suffisant pour répondre aux besoins.

C'est donc bien dans la direction du transfert des réactions de séparation qu'il faut nous orienter, en prenant d'ailleurs le terme de transfert dans son acceptation la plus élémentaire, qui est celle d'une simple généralisation de la réaction ou réponse.

Un exemple bien connu est instructif à cet égard, en particulier pour le cas des *Sedum:* celui des bulbilles axillaires du *Lilium bulbiferum* L. Il est d'abord remarquable que cette production de bulbilles ne soit pas générale chez cette espèce, mais n'apparaisse que dans le cas de la subsp. *bulbiferum* (L.) Baker, par opposition à la subsp. *croceum* (Chaix) Arc., qui n'en a pas (cette production limitée rappelle le cas de nos *Sedum viviparum* et *verticillatum*, qui présentent des bourgeons axillaires séparables, tandis que les *S. telephium*, *maximum*, etc., n'en ont pas) [1]. En second lieu, il est clair (et ceci précisément d'autant plus qu'il s'agit d'une production limitée), que ces bulbilles ne tombent pas du ciel et doivent trouver leur origine dans les circonstances antérieures de l'histoire de l'espèce: or, les faits que ces *Lilium* n'on pas de rameaux stériles et que leurs bulbes souterrains se divisent en bulbilles, sont hautement significatifs, et conduisent à considérer la production des bulbilles aériennes du *Lilium bulbiferum* comme le résultat du transfert d'un processus en partie réactionnel se déroulant normalement au niveau hypogé.

C'est d'un transfert analogue que nous allons faire l'hypothèse à propos des modes de séparation des rameaux stériles détachables chez les *Sedum*. Mais, ceux-ci ne possédant pas de bulbes et présentant des racines en général fibreuses (ou parfois tubéreuses), les mécanismes de séparation hypogés susceptibles d'être transférés aux niveaux épigés ne seront relatifs qu'aux séparations linéaires et orthogonales rappelées dans le tableau précédent.

Seulement, comme il ne s'agit donc plus de bulbilles, c'est-à-dire d'un cas où la direction du transfert (du bas vers le haut) est bien claire [2], mais exclusivement de tiges et de rameaux pouvant prendre naissance en n'importe quelle région de la plante, il reste, avant de chercher à préciser les détails, à se demander pour quelles raisons il vaut mieux supposer des transferts dans le sens du tableau précédent, c'est-à-dire de la racine aux rameaux aériens, que de suivre l'ordre inverse ou de partir de la partie médiane (rejets rampants) pour admettre des transferts complémentaires orientés à la fois vers le haut et vers le bas ?

La première raison est qu'une ordination hiérarchique détermine précisément son propre sens d'orientation en montrant comment les caractères s'ajoutent les uns aux autres au lieu de se succéder au hasard, et cela en fonction des distributions réelles: comme tout *Sedum* a des racines, tandis qu'il n'a pas pour autant de stolons, de rejets ou de rameaux stériles, il est donc indiqué de chercher le point de départ des séparations dans la situation la plus générale et non pas dans les ensembles de plus en plus spéciaux.

Il demeure, bien entendu, la possibilité logique que tout ait débuté au niveau des rameaux pour transférer leurs caractères aux rejets rampants, et avant que ceux-ci se perdent à leur tour, aux racines elles-mêmes [3]. Mais, en plus des multiples hypothèses supplémentaires que de tels transferts du haut vers le bas exigeraient, l'inconvénient majeur d'une telle interprétation serait de laisser sans aucune explication les anticipations morphogénétiques dont témoigne la catégorie VII, tandis que

---

[1] Sauf exceptions comme au Port-d'Alon.

[2] Rappelons qu'il existe cependant des bulbilles hypogées chez certains *Sedum* comme le *S. tuberiferum* Stof. et Stef., du groupe des *S. acre* et *mite* et que nous avons noté une bulbille assez nette dans le cas d'une tige replantée de *S. ewersii* Ledeb. (fig. 30).

[3] Ce qui constituerait une évolution régressive, relevant de la loi de Dollo.

l'avantage de l'hypohtèse des transferts dans l'ordre de succession indiqué par le tableau des hiérarchies est précisément de permettre une telle explication. Seulement c'est justement parce qu'elles la suggèrent avec quelque facilité que nous devions nous en méfier et examiner, comme on vient de le faire, les autres directions possibles.

III. Supposons donc, à titre d'hypothèse, la possibilité d'une série de transferts à effets convergents: (1) des séparations linéaires aux séparations axillaires, ce qui s'observe dès la racine (catég. I *B*) puis à tous les niveaux que nous avons distingués jusqu'à la catégorie VI *B* inclusivement (avec ensuite spécialisation dans le mode axillaire aérien en VII); (2) des séparations propres à la racine à celles des stolons souterrains, des rejets rampants et finalement des rameaux strictement aériens; (3) il s'y ajoute, dans le détail, les transferts particuliers des rameaux couchés aux rameaux dressés issus des rejets rampants, que nous avons cru pouvoir noter, par exemple à propos du *Sedum acre* (catégorie IV *B*). Or, sans être généraux ces derniers transferts sont très instructifs en montrant à la fois la possibilité de telles généralisations (et même leur quasi-certitude puisqu'observées à l'intérieur d'une seule et même espèce) et leur caractère très graduel (elles ne s'étendent effectivement que peu, dans la catégorie IV, aux rameaux stériles « strictement aériens »).

La question du transfert, dans le cas particulier des réactions de séparation des rameaux stériles de nos *Sedum*, nous paraît, en effet, se poser comme suit. Ces réactions étant de nature anticipatrice, pour ce qui est de leurs formes terminales (rameaux aériens avec modes d'insertion *E*) il ne reste une fois exclu le hasard que deux moyens d'expliquer cette anticipation: ou un pouvoir vital et finaliste d'anticiper la satisfaction des besoins de l'espèce, ou une interprétation causale fondée sur des « informations » antérieures, c'est-à-dire sur un transfert à partir de niveaux (ceux de la racine, des stolons ou des rejets rampants) où les mécanismes de séparation ne supposent encore aucune anticipation, étant déterminés causalement par la croissance même qui se fait alors en contact avec le sol et grâce à la production de radicelles susceptibles de fonctionner immédiatement. Or, dans l'hypothèse d'un pouvoir finaliste, il n'est aucune raison pour que les processus d'insertion préparant la séparation (insertions de formes *D* et surtout *E*) ne se constituent que graduellement: leur besoin se faisant sentir dès qu'il y a production de rameaux « strictement aériens », on devrait donc relever dès ce niveau un pourcentage rela-relativement constant d'insertions de types *E*. Dans l'hypothèse d'un transfert, au contraire, on doit pouvoir mettre en évidence l'existence de tous les intermédiaires entre les paliers où les séparations s'effectuent surtout aux niveaux des racines ou rhizomes et des rejets rampants sans affecter encore systématiquement les rameaux aériens et les paliers où ceux-ci présentent (et cela même en l'absence de rejets radicants) les réactions anticipatrices à expliquer. Autrement dit, s'il y a transfert, il existe une grande probabilité pour qu'il ne soit que progressif ou même très progressif.

Or, l'existence de nos catégories et du tableau d'ordination hiérarchique exposé sous I parlent déjà fortement en faveur de ce caractère graduel. Mais il reste à examiner le détail de ces transformations et, ici encore, les faits semblent concluants.

Ce qui paraît l'indice le plus significatif à cet égard est que, une fois constitués les rameaux stériles aériens (catégories IV à VII), ne présentent nullement d'emblée

des mécanismes suffisants de chute, parce que l'élaboration des formes d'insertions les plus propices ne réussit que progressivement et selon deux voies complémentaires. Ce qui est, en effet frappant, c'est qu'elle s'effectue selon deux processus corrélatifs et tous deux graduels: la production des fentes ou rainures et celle des rétrécissements.

Rappelons d'abord que ces processus s'observent déjà au niveau des racines et à celui des séparations linéaires de tous genres. Mais il va de soi que, en ces domaines, lorsque des coupures nettes succèdent aux simples dessications ou nécroses, il s'agit surtout alors de coupures sans rétrécissement (correspondant à celles qui résulteront des modes d'insertion *D*), sauf quelques cas exceptionnels comme les tubercules resserrés du *S. telephium* (fig. 12 et 14). Il est cependant important de noter que dès les séparations linéaires, et même au niveau des racines, la forme avec rétrécissement (correspondant à *E*) se constitue parfois.

Lorsque l'on passe alors des rejets rampants aux rameaux strictement aériens, les deux processus observés se présentent comme suit (catégorie IV à VII):

1. Les modes d'insertion *D-F*, donc avec rainures circulaires indépendamment des rétrécissements, sont d'abord peu nombreux (catégorie IV), puis augmentent progressivement (V *A* et *B*, puis VI *A*) pour atteindre plus de 80 à 90% (catégories VI et VII).

2. Or, corrélativement et par étapes également, alors que rien n'y obligerait, sinon précisément en cas de transferts progressifs, ces formes *D-F* d'insertions débutent elles-mêmes par une prédominance du type *D* sans rétrécissement (catégories IV *A* à V *A*) pour faire primer ensuite seulement, et de plus en plus, le type *E* avec rétrécissement. Pour le montrer nous avons construit le tableau suivant, en calculant pour chaque catégorie, d'une part, le rapport des types *D-F* aux types *A-B* et, d'autre part, le rapport des types *E* et *F* au type *D*. Ces calculs ont été faits espèce par espèce [1] (119 en tout, en omettant celles dont les données numériques sont insuffisantes), puis mis en moyenne par catégories:

Tableau VIII. Corrélation par catégories entre les rapports DF/AB et EF/D

Catégories	N. d'espèces et var.	*DF/AB*	*EF/D*	
IV *A*	21	0,107	0,201	
IV *B*	11	0,176	0,273	
V *A*	17	1,13	0,35	
V *B*	16	1,32	2,71	(voir note [2])
VI *A*	27 (32)	15,2 (15,6)	7,7 (8,0)	(voir note [3])
VI *B*	12	18,5	12,0	
VII	10	27,0	17,2	

[1] En comptant chacune pour une unité, indépendamment du nombre des rameaux examinés, et en retenant les nombres relevés en plein air, pour les espèces qui ont varié en chambre.

[2] On constate que le passage (en cette colonne) de 0,31 en V *A* à 2,71 en V *B* revient à peu près à inverser les proportions entre les *D* et les *EF*, car 1 : 0,35 = 2,85.

[3] Le nombre de 27 espèces est celui du tableau V. On y a ajouté entre parenthèses cinq des relevés du paragraphe 12 bis concernant les *S. alfredii*, *bulbiferum*, *japonicum* et *leucocarpum* de catégorie VI *A* ainsi que le *S. anglicum* forma *nanum* dont il a été question au paragraphe 10.

Il convient d'abord, en présence de ce tableau d'apparence trop régulière, de rappeler le fait (et d'y insister à nouveau fortement) que les statistiques en jeu sont relatives à un seul milieu et que d'autres chercheurs travaillant en d'autres conditions pourraient fort bien trouver sur les mêmes espèces des résultats assez différents. Il s'y ajoute que les frontières entre les insertions *D* et *E-F*, peuvent être évaluées de façon également variable. Il est donc essentiel de ne pas attribuer à ces chiffres plus de valeur qu'ils n'en ont, chacun à part et de n'y voir que l'expression d'une relation globale que nous croyons seule valable, mais qui le demeure même s'il est impossible de la préciser avec exactitude dans le détail et même si chaque espèce reste susceptible de changer de catégorie selon les situations ambiantes: c'est que plus les insertions de type *D-F* se développent aux dépens des insertions *A-B* et plus les types *E-F* avec rétrécissements et rainures tendent eux-mêmes à augmenter aux dépens du type *D* (rainures sans rétrécissement visible).

On dira peut-être que cette relation entre l'augmentation progressive des insertions *E-F* par rapport aux *D* et l'accroissement des *D-F* par rapport aux *A-B* va de soi puisque nous avons souvent vu qu'une même touffe, en croissant ou en changeant de milieu peut voir ses insertions *A* se transformer en *D* puis les *D* en *E*. Mais il restait à vérifier cette corrélation ordinale sur nos catégories elles-mêmes et c'est sur ce point qu'elle devient plus surprenante, car, à moins d'un transfert progressif, on comprend mal pourquoi il n'y aurait pas simplement polarisation générale sur les formes *A* et les formes *E* d'insertions, avec quelques intermédiaires *C* et *D* indépendamment de toute répartition en catégories, donc en proportions égales pour toutes les catégories.

Or, on constate au contraire que le rapport des insertions avec rainures *D-F* aux insertions sans rainures *A-B* augmente progressivement des catégories IV à VII. Il est vrai que nous avons construit nous-mêmes les catégories par un groupement des espèces en fonction, entre autres, de ce caractère. Il n'en reste pas moins que ce groupement progressif a été possible tout en portant sur des variations essentiellement réactionnelles, et qu'il se traduit par des distinctions observables entre les catégories principales IV, V, VI, VII. En outre, au fur et à mesure qu'augmentent proportionnellement les insertions avec rainures *(D-F)*, augmentent également, et très progressivement, les insertions avec rétrécissements *E* (rapports *E/D*). Autrement dit, au fur et à mesure que l'on passe des séparations linéaires aux séparations axillaires et de celles-ci, au niveau des rejets rampants, à celles qui caractérisent les rameaux « strictement aériens », le processus de séparation se spécialise et retient surtout, parmi les modèles antérieurs, ceux qui sont les plus efficaces (*E* I et *E* II). Sans constituer une preuve décisive en faveur d'un transfert, le caractère très progressif de cette double évolution nous semble fournir un indice particulièrement instructif.

Il s'y ajoute ceci. Dans le cas de la catégorie VI, où les séparations linéaires et axillaires sont toutes deux renforcées (par rapport à V), nous avons distingué deux sous-ensembles, selon que les tiges sont segmentées (VI *B*) ou qu'elles ne le sont pas (VI *A*). Or, quand elles le sont, les séparations linéaires qui en résultent prennent de préférence une forme avec rétrécissement comparable aux insertions *E:* il est alors remarquable de constater que, pour des rapports *DF/AB* sensiblement égaux, les rapports *E/D* sont de 12 de moyenne en VI *B* et de 8 de moyenne en VI *A*,

comme si les segmentations linéaires avec rétrécissement en VI *B* exerçaient une action ou se transféraient sur les modes de liaisons axillaires.

En bref, les modes d'insertion *E* qui préparent le mieux les séparations axillaires au niveau des rameaux « strictement aériens » ne se constituent que progressivement aux dépens du mode *D*, déjà anticipateur, et des modes *A-B*, qui ne le sont pas. Ou bien donc, il s'agit d'une néoformation impliquant peut-être en ce cas un certain finalisme, mais alors pourquoi n'est-elle pas immédiate et aussitôt généralisée ? Ou bien donc, il s'agit d'un transfert graduel et il nous reste maintenant à comprendre pourquoi et comment il peut en être ainsi.

§ 18. *Des transferts d'« enchaînements » causals aux « schèmes » à éléments interdépendants.*

Les séparations de racines. stolons, tiges et rameaux sont des processus réactionnels [1]. Mais on peut distinguer, chez le végétal comme chez l'animal, un certain nombre de variétés de réactions selon la part qu'y jouent les montages héréditaires et les liaisons construites en fonction des échanges avec la situation extérieure.

A l'un des pôles se situent les réactions innées dont le prototype animal est le réflexe. Si l'on généralise cette notion, indépendamment de la présence ou de l'absence d'un système nerveux, on peut appeler classe I de réactions celles qui présentent les deux caractères suivants: *a)* déclenchement périodique d'un montage héréditaire tout préparé et se déroulant de façon *ne variatur*; *b)* ce déclenchement est provoqué par des excitants externes spécifiques. Or, l'originalité de la plupart des faits de croissance chez le végétal, comparée à la croissance animale, est de présenter des réapparitions périodiques qui relèvent de cette classe I de réactions: tandis qu'un animal est en possession d'un système génital constitué une fois pour toutes, d'un nombre de pattes invariable, etc., un végétal voit sa floraison disparaître pour repousser annuellement sous le déclenchement d'excitants spécifiques (lumière, etc.), ou ne pas repousser (nos *Sedum anacampseros* n'ont par exemple donné aucune fleur en 1962 pas plus que ceux du Jardin botanique de Neuchâtel) [2]; il fournit un nombre de tiges qui peut varier grandement d'une année à l'autre, etc.

A l'autre pôle se situent les réactions élaborées de façon variable en fonction des échanges avec les données extérieures. Les exemples animaux sont le réflexe conditionné (voir § 15, III sous 3), les habitudes, etc. Cette classe II est caractérisée par la plasticité des réactions et par la variabilité des combinaisons possibles entre les excitants extérieurs. Il va donc de soi qu'on pourra distinguer des degrés multiples au sein de cette classe II ou, si l'on préfère, qu'on pourra trouver tous les intermédiaires entre la classe I et les formes extrêmes de II.

---

[1] Ce caractère de « réponse » peut encore donner lieu à bien des surprises. On a ainsi récemment cherché à attribuer les processus d'abscission à des actions ou régulations de caractère hormonal. Si le fait se confirmait et se révélait général, on pourrait peut-être un jour voir en de tels mécanismes hormonaux le correspondant végétal des régulations nerveuses et neurohormonales de l'animal.

[2] Communication du Professeur Favarger.

En outre, l'une des propriétés fondamentales de la classe II est, chez l'animal, la capacité de transferts ou généralisation. Un réflexe conditionné, une fois acquis, peut donner lieu à des généralisations de la réponse R ou à des transferts sur d'autres stimulus S' voisins du stimulus initial S (généralisation du stimulus) ou même à des généralisations combinées stimulus-réponse. Il n'y a pas de raison qu'il n'en soit pas également ainsi chez le végétal, la seule différence systématique tenant à la vitesse des réactions, plus ou moins grande chez l'animal et très ralentie chez le végétal (encore qu'il se produise parfois des accélérations dans le déclic et que, à vouloir observer le mode d'adhésion d'un rameau de *S. nicaeense*, on est souvent pris de vitesse par sa chute...).

Notons encore qu'en aucune de ces variétés de réactions, on ne peut réduire le processus au seul schéma « stimulus-réponse » $S \rightarrow R$, car le stimulus n'agit que s'il est enregistré par un organisme suffisamment sensibilisé à son égard, c'est-à-dire précisément disposé à fournir le type de réponse en fonction duquel le stimulus est assimilé ou discriminé. Il faut donc écrire le schéma $S \rightarrow R$ sous la forme $S \rightleftarrows R$ ou si l'on préfère $S\ (O)\ R$ ou $S(A)R$ où O est l'organisme et où A est l'assimilation ou incorporation du stimulus par l'organisme. On peut ainsi soutenir, comme le traduisait avec esprit un de nos collaborateurs, que « au commencement était la réponse ». En tout état de cause la formulation $S(O)R$ ou $S(A)R$ montre que, dès le départ, la réaction implique une activité de l'organisme, comportant une capacité de généralisation ou transfert, donc la constitution possible d'un *schème de réaction.*

Avant de préciser ces notions, ramarquons maintenant combien les réactions de nos *Sedum* sont typiques de la classe II, jusqu'aux frontières de la classe I. A l'une des extrémités, et presque dans la classe I, on peut situer les réactions de la catégorie VII qui rappellent les réflexes. Les chutes spectaculaires des rameaux stériles de *S. nicaeense* ou de *S. stenopetalum* (= *douglasii*) évoquent irrésistiblement, en effet, les réflexes d'autotomie relatifs aux pattes des crabes ou à la queue des lézards et des loirs, à cette différence près que la perte d'une patte ou d'une queue a lieu dans l'intérêt de l'animal possesseur et non pas de la partie lâchée, tandis que la chute du rameau de *Sedum* avantage ce rameau lui-même et non pas la plante-mère qui le sacrifie. En outre et surtout (et ceci n'est plus caractéristique de la classe I de réactions) ce ne sont pas *tous* les rameaux qui tombent, bien que, chez le *S. nicaeense*, on obtienne 92,4 % des modes d'insertion *D-G:* les chutes ne se produisent que dans une partie des rameaux qui présentent les insertions de formes *D-G* et il reste 3,2 % d'insertions sans fente *A-B* et 3,5 % de fentes partielles *C*. Quant aux catégories III à VI *B*, l'aspect le plus remarquable des réactions observées est leur variabilité. D'une part, les modes d'insertion *A-G* ne témoignent nullement d'une loi de tout ou rien, mais bien d'une progression dans les étapes de la séparation, avec fixation définitive possible à chaque étape. D'autre part, parmi les *Sedum* qui présentent des rameaux stériles (donc dès la catégorie III lorsque l'espèce annuelle devient pérennante), on trouve, comme l'a montré l'analyse détaillée, la plus grande variabilité de distributions d'une espèce à l'autre (souvent très voisines), d'une variété à l'autre de la même espèce ou d'une station à l'autre pour les mêmes espèces ou variétés.

Il est donc, nous semble-t-il, légitime de parler, au sujet de ces réactions multiples, de transferts proprement dits, au sens des *généralisations de réponses R.*

Nous ne savons malheureusement rien encore des généralisations-stimulus, faute de connaître le détail des facteurs *S* déclenchant les séparations progressives, mais cela ne nous empêche pas de constater l'extension graduelle du processus, tant d'une région à l'autre de la plante que dans la fréquence même des modes d'insertion *D* puis *E*. Cherchons donc à décrire les étapes de ces transferts, qui seront en même temps les étapes de la constitution des « schèmes de réaction », en nous contentant pour le moment de définir ceux-ci comme ce qui est généralisable au cours des transferts.

I. Les réactions les plus élémentaires, du point de vue du tableau hiérarchique du paragraphe 17, sont donc les séparations linéaires ou « intermédiaires » au niveau des racines et des rhizomes, séparations qui ne supposent encore comme telles aucun transfert. Or, ces réactions consistent en « enchaînements » de rapports de cause à effet ordonnés en fonction de successions temporelles et sans encore aucune anticipation (voir § 15 sous I 1). Certes il y a déjà des actions en retour des effets sur les causes, s'orientant ainsi dans la direction d'une causalité par interdépendance, mais ces actions en retour s'ordonnent elles-mêmes dans le temps. La série initiale peut donc être décrite schématiquement dans les termes suivants (en prenant comme exemples les fig. 12 *a* et *b*):

$$\text{Prop. (3)}\ \alpha \rightarrow \beta \rightarrow \gamma \rightarrow \delta \rightarrow \varepsilon$$

où α = croissance d'un fragment de racine (ici un tubercule) conduisant à la production d'un bourgeon (Bo sur la fig. 12 *b*) et d'une tige (B sur la fig. 12 *a*); β = production de nouvelles racines (fibres sur la fig. 12 *b* et petits tubercules en B sur la fig. 12 *a*); γ = indépendance croissante de ce nouvel ensemble (définissable par le moment où son alimentation propre l'emporte sur ce qu'il reçoit de la souche principale); δ = début de séparation (par dessication du tubercule de jointure sur la fig. 12 *a* et par resserrement ou segmentation en S sur la fig. 12 *b*, voir aussi les S en *a*), due à l'appauvrissement des échanges entre la nouvelle souche et la souche-mère; ε = séparation complète.

Dans le cas des séparations linéaires de stolons souterrains ou dans celui des rejets rampants, le processus est exactement le même, le segment qui se sépare ayant acquis, grâce à de nouvelles tiges et à de nouvelles racines, une indépendance suffisante pour déclencher les séparations, par dessications ou par coupures franches. Mais nous pouvons cependant déjà parler ici de généralisation en ce sens que le même processus se répète en des parties nouvelles de la plante. On dira peut-être que cette notion est inutile et qu'il s'agit simplement d'une pure répétition du même phénomène (= « les mêmes causes produisent les mêmes effets »), la généralisation ne se constituant donc que dans l'esprit de l'observateur et non pas dans la plante elle-même: lorsque l'eau d'un canal retrouve son niveau horizontal dans le bassin *B* après qu'on ait ouvert l'écluse le séparant du bassin *A*, on ne dira pas non plus qu'il y a généralisation ou transfert de la forme de l'eau en *A* à sa forme en *B* ! Mais la différence est que l'eau subit sans plus les pressions extérieures (c'est à elle que s'appliquerait le schéma *SR* non modifié !), tandis que la plante est un organisme actif, conservant son activité d'une situation à l'autre et que ses réponses

R en *S*(*O*)*R* procèdent ainsi de la même activité de *O* en deux situations différentes *S*, ce qui constitue par définition un début de généralisation [1].

II. Avec les séparations axillaires au niveau des racines, nous pouvons *a fortiori* parler d'une généralisation des réponses, ce qui constitue en ce cas un transfert des séparations linéaires. Or, la nouveauté est ici, dans le cas des travées (fig. 22-26) et à plus forte raison quand la tige se sépare directement sur les modes *F* et *G* en faisant l'économie d'une travée, que le processus, sans être encore nullement anticipateur, est cependant déjà quelque peu accéléré par rapport aux précédents. En effet, en situation habituelle, une tige qui sort d'une racine ne se sépare pas elle-même, mais demeure insérée dans un sous-ensemble de la souche, lequel se dissocie après avoir atteint une certaine grosseur, mais par voie de séparation linéaire. Au contraire, dans le cas des séparations axillaires au niveau de la racine, c'est une tige encore jeune qui pousse ses propres radicelles et se sépare à l'état de simple plantule. Lorsqu'il y a travée, c'est comme nous l'avons vu, que la plante-mère résiste à la séparation et, si la travée donne ensuite lieu à une coupure, c'est donc avec un retard par rapport aux séparations plus directes issues des formes *G* et *F*. Mais, même avec travée, le processus est donc accéléré par rapport aux séparations linéaires au niveau de la racine.

A part cette nouveauté, qui atteste donc à son tour l'existence d'un transfert ou généralisation-réponse, le processus est le même que dans la proposition (3), mais avec les significations suivantes: α = croissance d'une tige; β = production de radicelles dans le prolongement inférieur de la tige; γ = début d'indépendance marquée ou non par la production d'une travée; δ = début de séparation de la travée ou de la tige elle-même (sous une forme *G* ou *F*); ε = séparation complète.

Le processus reste identique au niveau des stolons souterrains.

III. Dans le cas des séparations axillaires au niveau des rejets rampants (et en nous rappelant une fois encore le détail des transferts distingués à propos du *S. acre* dans la catégorie V), nous assistons à de nouvelles accélérations, qui résultent de l'économie des travées, encore fréquentes pour ce qui est des séparations axillaires couchées, mais ne jouant plus de rôle pour les rameaux dressés issus directement des rejets rampants. Le processus est donc à nouveau conforme à la proposition (3) et il s'agit donc toujours d'un enchaînement à étapes successives sans anticipation, puisque les rameaux dressés qui se séparent sont en contact avec le sol par leur point d'origine où peuvent se développer des radicelles fonctionnant dans le sol avant toute séparation.

IV. Avant de tenter une explication des réactions anticipatrices propres aux niveaux ultérieurs, examinons maintenant la constitution du *schème de réaction* dont l'existence nous paraît permettre cette explication.

Nous appellerons « schème de réaction » (ou schème tout court) ce qui est généralisable dans une réaction complexe (c'est-à-dire formée de plusieurs éléments)

---

[1] S'il y avait simplement généralisation-stimulus (au sens de Hull) cela reviendrait aussi à un transfert puisqu'il faut, pour qu'il y ait réponse, que le stimulus soit intégré activement par l'organisme *O*.

au cours de ses transferts. Un schème est donc un ensemble organisé d'éléments interdépendants et utiles. Dire que ces éléments sont interdépendants signifie qu'il existe entre eux des connexions simultanées compatibles avec divers ordres temporels de production; dire que le schème est organisé, signifie que ses éléments sont coordonnés en un cycle [1] et dire qu'ils sont utiles signifie que le cycle ainsi formé s'insère dans les cycles généraux de l'organisme (prop. (1)-(2)) à titre de sous-ensemble d'un niveau hiérarchique quelconque.

Dans le cas particulier de nos réactions de séparation, le schème qui résulte de leurs transferts se constitue en deux temps. 1) Dès le départ, l'enchaînement causal ordonné dans le temps s'accompagne d'actions en retour des effets sur les causes: la production des racines (β) renforce la croissance initiale (α), l'indépendance croissante (γ) renforce le développement des racines (β) et le début de séparation (δ) renforce cette indépendance (γ) jusqu'au point où la séparation complète (ε) renforce le tout. Il y a donc là un début d'interdépendance que l'on peut symboliser par:

$$\text{Prop. (4)}\quad \alpha \rightleftarrows \beta \rightleftarrows \gamma \rightleftarrows \delta \rightleftarrows \varepsilon$$

2) Au cours des transferts se produisent successivement un certain nombre d'accélérations et de court-circuitages (économie des travées, production plus ou moins rapide ou tardive des racines adventives par rapport aux débuts de séparation) qui renforcent cette interdépendance ce qui revient à dire que le mécanisme même du transfert introduit une solidarité entre chacun des éléments et chacun des autres par des liaisons dues à la généralisation de l'ensemble comme tel (prop. (5)).

$$\text{Prop. (5)}\quad \alpha \rightleftarrows \beta,\ \alpha \rightleftarrows \gamma,\ \alpha \rightleftarrows \delta,\ \text{etc.};\ \beta \rightleftarrows \gamma,\ \beta \rightleftarrows \delta,\ \beta \rightleftarrows \varepsilon,\ \text{etc.};\ \gamma \rightleftarrows \delta,\ \gamma \rightleftarrows \varepsilon.\ \text{etc.}$$

On aperçoit ainsi que l'anticipation devient elle-même possible en tant que le terme final de la série est entraîné par les termes de départ.

Mais si nous pouvons considérer comme simple la situation ainsi décrite, c'est faute de connaître le détail complexe des effets proactifs et rétroactifs en jeu dans le processus d'ensemble. De façon générale, on peut concevoir un schème tel que celui de la proposition (5) comme résultant d'une relation $A \longrightarrow B$ (I) avec action en retour (II), puis liaison avec un nouvel effet B 2 (III), B 3 (V), etc., l'effet de départ A étant lui-même mis en action par des déclencheurs $-A$ 2 $-A$ 3, etc. le précédant de plus en plus dans l'enchaînement causal (IV et V): de là finalement le schème V bis (fig. 51). Seulement, comme nous ignorons le détail de ces interactions, nous nous en tenons à la proposition (5).

§ 19. *L'interprétation causale de l'anticipation et le finalisme.*

I. Tant que les réactions de séparation se produisent dans le sol ou à son niveau (rejets rampants), le déroulement causal des événements s'effectue conformément à un ordre de succession temporelle intelligible en fonction même de la série causale. Lorsqu'il s'agit de rameaux « strictement aériens », donc sans contact avec le sol, et surtout lorsque les espèces en jeu ne possèdent plus de rejets radicants

[1] Nous parlons ici d'un cycle relationnel et non pas temporel.

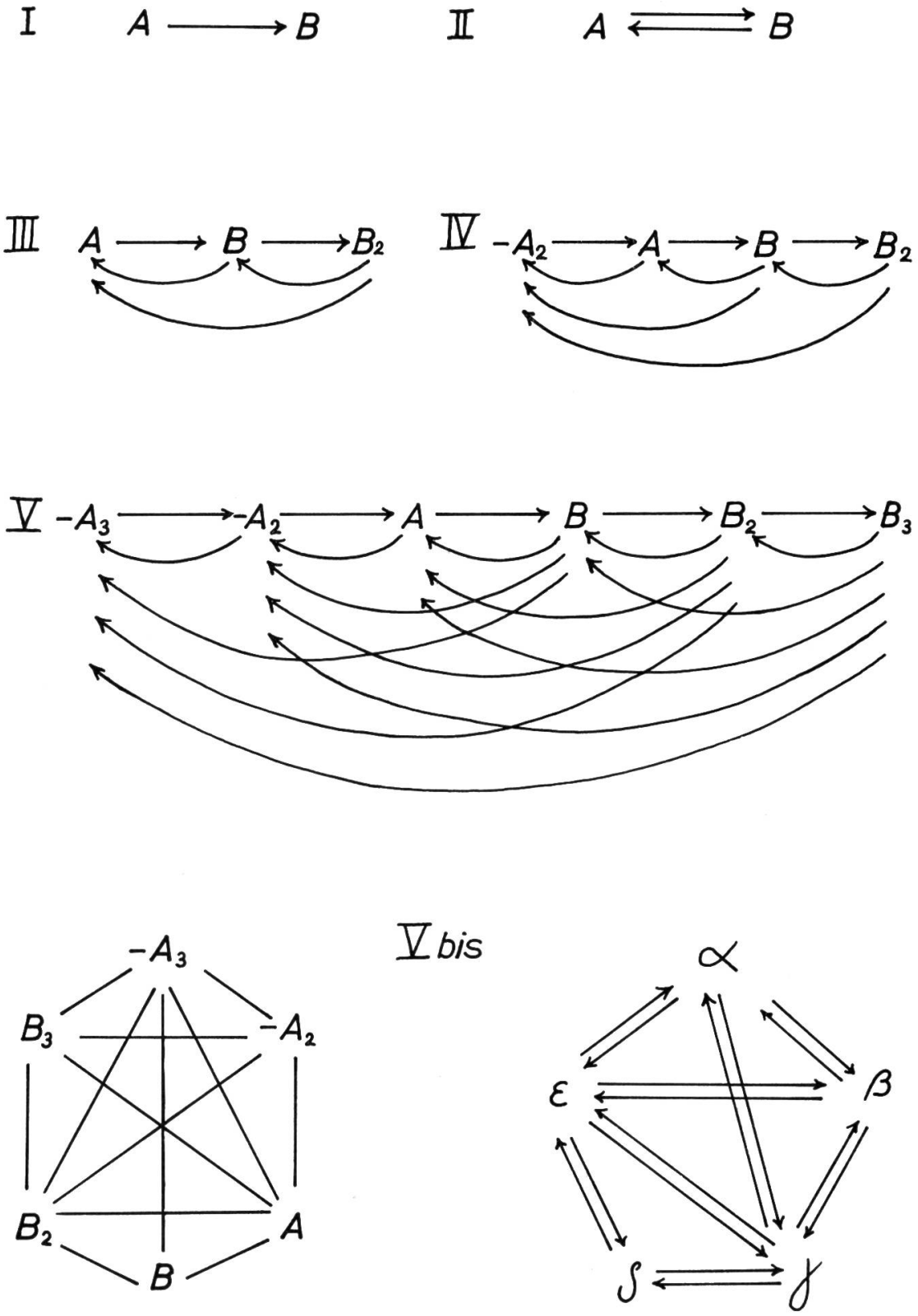
I
A
B
II
A
B
III
A
B
B2
IV
-A2
A
B
B2
V
-A3
-A2
A
B
B2
B3
V bis
-A3
B3
-A2
B2
A
B
α
ε
β
δ
γ

FIG. 51.

(catégorie VII) ce qui exclut une information transmise de ce niveau aux niveaux supérieurs, trois nouveautés impliquent l'intervention d'une certaine anticipation:

1. les rameaux tombent sans que leurs points d'insertion ou toute autre de leurs parties aient reçu une incitation émanant du sol, sur lequel aussitôt parvenus ils pousseront des racines.

2. Les modes d'insertion sont en grande majorité de type *E* (rétrécissements et fentes), comme si le rameau préparait sa séparation possible dès le début de sa croissance (alors qu'il peut ne pas tomber ou tomber à tout âge).

3. Les racines adventives poussant le long du rameau (et non pas seulement à son point d'insertion) apparaissent n'importe quand, après aussi bien qu'avant la chute, tandis que dans le cas des séparations (§ 18, I à III) s'effectuant sur ou sous le sol c'est le développement de ces racines qui semble favoriser la séparation.

Ces anticipations 1 et 2 sont ainsi conformes à ce qu'un finaliste modéré comme Cuénot appelle « la loi d'anticipation dans le développement », en particulier pour ce qui est des insertions *E* avec fentes et rétrécissements, mécanismes qui « s'édifient bien avant que l'organisme en ait besoin » [1].

Mais, dans le cas particulier de nos *Sedum*, même en ce qui concerne la catégorie VII, le processus anticipateur est aisé à expliquer, sans finalisme, pour autant qu'il est le résultat d'une suite de transferts nés d'un enchaînement causal strict et ayant abouti à l'élaboration d'un schème: les éléments d'un tel schème de réaction étant interdépendants, il suffit alors que le premier d'entre eux apparaisse, c'est-à-dire le début de croissance du rameau, soit aussitôt relié à tous les autres, pour que l'ébauche de séparation se trouve déclenchée en fonction de l'ensemble. S'il se manifeste bien avant la chute et même ordinairement avant l'apparition des racines adventives, c'est alors affaire de l'économie interne du développement que d'adopter la voie la moins coûteuse dans l'ordre des manifestations successives: notre problème n'était pas de trouver pourquoi il apparaît précocement, mais simplement d'expliquer comment il se fait qu'il puisse apparaître avant toute séparation effective, ce qui n'est pas identique.

Ainsi la réaction anticipatrice, dans le cas des rameaux, appartient à la même classe de phénomènes que l'anticipation dans le réflexe conditionné, cette anticipation s'expliquant dans les deux cas par l'élaboration des liaisons préalables; et, dans les deux cas, ces liaisons semblent liées à un schème, dont l'existence est simultanément de nature à répondre à une utilité fonctionnelle et à structurer les généralisations nécessaires.

Dans le domaine de l'intelligence, où les comportements anticipateurs sont de règle, l'anticipation est toujours fonction d'une information antérieure. Dans le domaine organique il n'est pas de raison qu'il en soit autrement, à cette différence près que les opérations de la pensée y sont remplacées (ou plus précisément précédées) par un jeu de régulations matérielles. Dans les cas les plus évolués ou les plus spécialisés, ces régulations s'effectuent grâce à des mécanismes de rétroaction ou feedbacks [2] qui permettent d'orienter les processus avec une précision

---

[1] *Loc. cit.* : 21.

[2] Voir la figure 51.

simulant la plus parfaite finalité. Dans les cas simples comme le nôtre, les rétroactions assurant l'anticipation sont représentées par une interdépendance élémentaire (schèmes) entre les différents moments du déroulement, initialement ordonnés selon un enchaînement à la fois causal et temporel.

II. La différence entre un tel mode d'explication et le mode finaliste tient essentiellement à ceci. Dans la perspective du finalisme, que Goblot appelle très justement la « causalité du besoin », l'utilité d'un caractère suffit à expliquer sa production et le but à atteindre constitue la cause elle-même des moyens servant à y parvenir. Dans la perspective que nous défendons, un système autorégulateur permet de définir causalement l'utilité ainsi que l'adaptation et, il explique l'anticipation par les liaisons préalablement élaborées grâce à cette organisation (des « schèmes » élémentaires aux autoguidages les plus perfectionnés), mais l'utilité n'est par elle-même cause de rien.

Il peut donc être intéressant de nous demander pour conclure si la perspective des causes finales aurait mieux éclairé nos phénomènes ou si au contraire elle conduit à soulever des problèmes en série, du type de la régression sans fin.

Supposons donc que les rameaux des *Sedum* se séparent du seul fait qu'il est utile qu'ils le fassent en vue de la reproduction végétative, et qu'ils présentent des modes d'adhésion adéquats du seul fait qu'ils sont préparés en vue de cette chute ultérieure. La première question qui se pose est assurément, alors, de comprendre pourquoi ils n'y parviennent pas tous. Partons donc du cas de la catégorie III, formée des *Sedum* annuels: la réponse sera sans doute qu'ils ne présentent pas de phénomènes de séparation parce qu'ils n'en ont pas besoin, étant annuels et réussissant donc parfaitement à survivre par reproduction sexuée et diffusion de leurs graines. Mais comme l'expérience montre que leurs rameaux artificiellement sectionnés repoussent une fois replantés on comprend mal pourquoi il n'y aurait pas utilité à ajouter la précaution d'une reproduction végétative à leur reproduction sexuée (comme c'est le cas de tous les autres *Sedum*). C'est parce qu'ils n'ont ni rameaux stériles ni racines suffisantes pour se diviser. Mais pourquoi n'en ont-ils pas, puisque cela leur serait utile, et surtout puisque presque chacune de ces espèces donne des variétés stables ou des formes occasionnelles pérennantes? C'est assurément parce que cette tendance vers l'état vivace [1] n'aboutit pas faute des conditions causales requises, et c'est là la première lacune systématique du finalisme: s'il parvient — trop facilement — à interpréter les réussites, il doit recourir à la causalité ordinaire pour en expliquer les limites.

Examinons en second lieu les cas si fréquents où des formes génétiquement très voisines présentent des différences notables de réaction: le *Sedum spurium* est de la catégorie V *B* et sa var. *ibericum* de la catégorie IV, le *S. sexangulare* et le *S. acre* se répartissent de même, le *S. dasyphyllum* est typique de VI *B* et son proche parent *brevifolium* demeure sans doute en IV, etc. Pourquoi donc ce qui est utile à *X* ne l'est plus à son descendant ou parent *Y*? Sans doute parce que les tiges du *S. ibericum* étant mieux segmentées, il lui suffit d'utiliser leurs séparations linéaires,

[1] Tendance vraisemblablement adaptative puisqu'elle a été signalée pour des espèces annuelles en climats rudes (*Poa annua*, etc.).

d'où sa situation en IV; parce que le *brevifolium* étant ligneux, sa position naturelle est en IV, etc. Ici à nouveau, dès qu'il faut préciser, la finalité se subordonne à la causalité, pour rendre compte non plus seulement des défauts de réussites, mais des variations mêmes sur le thème commun.

La téléologie, pourrait cependant présenter un sens acceptable, si elle parvenait à dégager des lois d'*optimum*. Au lieu de procéder d'un cas d'espèce à un autre, avec tout l'arbitraire que comporte cette pulvérisation des fins, et tous les compromis nécessaires pour interpréter les échecs, le finalisme triompherait sans doute s'il réussissait à fournir l'équivalent de la « loi de prégnance » de la « Gestalttheorie », sans même se situer d'emblée au niveau général du meilleur des mondes possibles, que Leibniz avait conçu avec sa profondeur habituelle comme le postulat indispensable de la finalité.

Dans le cas de nos *Sedum*, cet *optimum* existe: c'est le cas de la catégorie VI *B* où tous les modes de séparations sont renforcés à la fois. Oui, mais précisément cet optimum est limité à cette catégorie VI *B* et seule une analyse causale est de nature à rendre compte pourquoi il ne s'est pas généralisé à toutes les autres catégories.

III. En conclusion, si la biologie devait rester enfermée dans le dilemme de Cuénot — ou le hasard ou la finalité — il est évident que le finalisme serait justifié, car il met en évidence un nombre impressionnant de faits d'utilité fonctionnelle, d'adaptation et d'anticipation que le hasard ne saurait expliquer. Mais s'il existe une « téléonomie », comme disent certains auteurs (en ajoutant avec quelque malice qu'elle est à la téléologie ce que l'astronomie est à l'astrologie), dont le propos est d'expliquer cybernétiquement les autorégulations et de trouver ce qu'on appelle déjà « les équivalents mécaniques de la finalité », on peut d'ores et déjà prévoir que, dans l'alternative hasard-finalité comme en bien d'autres, c'est le troisième terme qui s'impose.

Mais le vrai problème est peut-être ailleurs, bien que, sauf Waddington [1], on n'ose guère en parler. Depuis qu'on a dû abandonner le lamarckisme, pour des raisons expérimentales bien connues, et tant qu'on ne disposait, pour expliquer la variation, que de mutations fortuites (avant les progrès réalisés par la génétique des populations, en particulier, les notions de recombinaisons génétiques et surtout de systèmes régulateurs inhérents au génome et au pool génétique) on demeurait dans l'incapacité de rendre compte des adaptations héréditaires au milieu lorsqu'il s'agissait, non pas d'une simple survie, mais d'organes spécialisés comme on en connaît tant (et en oubliant trop souvent les opérations mêmes de l'intelligence). Or, expliquer les adaptations spécialisées au milieu sans une action du milieu ou sans un système de constructions endogènes permettant une mise en correspondance détaillée avec le milieu, est assurément une gageure. L'astuce du vitalisme finaliste, et la vraie raison de son succès apparent, a été de fournir en bloc, mais sans y paraître dans le détail, une telle correspondance: l'« intelligence combinatrice » que Cuénot attribuait aux « substances germinales » n'avait pas d'autre fonction, en effet, que de scruter le milieu pour en connaître les exigences et pour répondre en fabricant

[1] C. H. Waddington, *The Strategy of the Genes*. London, Allen, ed. 1963.

les outils destinés à y faire face. A l'action physico-chimique du milieu sur la substance germinale, on substituait ainsi un échange mental, sans se douter qu'il soulève les mêmes problèmes et avec bien d'autres en plus. En un mot le finalisme est une façon déguisée de réintroduire l'action du milieu et c'est là sa force, car le problème subsiste, mais aussi sa faiblesse, car cette réintroduction demeure globale et verbale.

Plus précisément, le problème qui subsiste est le suivant: puisqu'il existe des appareils héréditaires différenciés en fonction du milieu, il en résulte, ou bien que le milieu ait agi directement sur les substances germinales, donc sur l'ADN, ce que l'on exclut, ou bien que le génome reçoive des informations de l'extérieur pendant toute la période où il commande la croissance. On sait, en effet, aujourd'hui qu'il comporte une organisation et des systèmes régulateurs: or, le propre des régulations est de fournir des informations sur les résultats du travail accompli. Et, ce qui est intéressant pour nous est qu'un feedback produit ses corrections soit à partir des résultats de l'action qu'il règle, soit à partir de l'action même en cours. Ce second cas suppose une anticipation, mais une fois de plus due à des informations antérieures, c'est-à-dire aux résultats habituels de cette action suffisamment répétée. Quel que soit donc le niveau où se produisent les anticipations, rien n'empêche de les concevoir sur le mode causal des systèmes autorégulateurs.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

CLAUSEN, R. T. 1948. A reinterpretation of Sedum stenopotalum and Sedum lanceolatum. *Cact. Succ. J. Amer.* 20, fig. 105-107.

CUÉNOT, L. 1941. *Invention et finalité en biologie.* Paris, Flammarion ed.

CORNER, E. J. H. 1958. Transference of functions. *J. Linn. Soc. London, Bot.* 56 : 33-40.

FRÖDERSTRÖM, H. 1936. *The genus Sedum, a systematic Essay.* Göteborg.

MATHON, C. C. & M. STROUN. 1960. *Lumière et floraison.* Paris, PFU ed.

— & M. STROUN. 1962. *Température et floraison.* Id.

PFEIFFER, H. 1928. Die Pflanzlichen Trennungsgewebe, in Linsbauer, *Handbuch der Pflanzenanatomie* 5. Berlin, Bornträger ed.

PIAGET, J. 1929. L'adaptation de la Limnaea stagnalis aux milieux lacustres de la Suisse romande. *Rev. Suisse Zool.* 36: 263-531.

— 1965. Notes sur des Limnaea stagnalis L. var lacustris Stud. élevées dans une mare du Plateau vaudois. *Ibid.* 72 : 769-787.

PRAEGER, R. Ll. 1920-1921. An account of the genus Sedum as found in cultivation. *J. Roy. Hort. Soc.* 46 : 1-314.

PRISZTER, SZ. & P. TÉTÉNYI. 1963. A Sedum acre L. valtozatossaga. *Botanikai Közlemémyek* 2 : 69-78.

WADDINGTON, C. H. 1957. *The Strategy of the Genes.* London, Allen & Unwin ed.