

Zeitschrift: Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 2 (1924-1928)
Heft: 4

Artikel: Le Parahéliotropisme : exposé critique général et recherches spéciales sur le Robinier faux-acacia
Autor: Meylan, Suzanne
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-248663>

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: 28.11.2025

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

Le Parahéliotropisme

*Exposé critique général et recherches spéciales sur
le Robinier faux-acacia*

PAR

Suzanne MEYLAN

AVANT-PROPOS

Relativement à l'étude de
la nature, aucun objet quel-
conque n'est à dédaigner.
(LAMARCK, Phil. zool.)

Ces recherches sont une contribution à l'étude des mouvements que l'insolation provoque chez les plantes à feuilles mobiles. Remarqués déjà des naturalistes anciens, décrits et soumis à l'expérimentation par les savants — BONNET, par exemple, — qui, au XVIII^e siècle, ouvraient la voie à la physiologie végétale moderne, aujourd'hui d'observation banale, ces mouvements n'en demeurent pas moins, sous plus d'un rapport, énigmatiques. Parmi les réactions motrices des plantes, il n'en est pas de plus anciennement connues, mais aussi il en est peu qui le soient plus mal.

En 1858, PLANCHON (75) exprimait à la Société botanique de France son étonnement de ce qu'un phénomène aussi curieux que la « sieste » à laquelle les plantes sommeillantes s'abandonnent sous l'influence des rayons solaires intéressât si peu les physiologistes. Vingt ans plus tard, en note de la traduction qu'il donnait de l'ouvrage de DARWIN, *The power of movement in plants*, HECKEL (23, p. 449) s'étonnait à son tour du peu de place qu'y occupe la description de ce phénomène. Depuis lors, il n'a paru, que nous sachions, aucun travail où il ait été étudié pour lui-même et dans sa généra-

lité. Les brèves remarques que PFEFFER (72) et DARWIN (23) lui ont consacrées dans leurs ouvrages contemporains, par ailleurs riches de suggestions, n'ont pas éveillé la curiosité des chercheurs. En revanche, les affinités qu'ont avec la nyctinastie d'une part, le phototropisme d'autre part, les mouvements en question — affinités qui expliquent la double désignation de sommeil diurne et de parahéliotropisme — ont conduit de nombreux auteurs à aborder incidemment ce sujet; mais ils l'ont fait sur la base d'observations incomplètes et le plus souvent sans se préoccuper des idées d'autrui. Aussi leurs opinions sont-elles disparates et contradictoires. Nous croyons, et nous espérons montrer par les questions soulevées au cours de ce travail, qu'il n'est pas indifférent, pour l'avancement de problèmes connexes qui fixent aujourd'hui l'attention des spécialistes, que cette lacune signalée de longue date subsiste, ou qu'elle disparaisse.

Si pour la combler des observations étendues, plus précises que celles dont on s'est trop longtemps satisfait, sont nécessaires, il ne l'est pas moins, pensons-nous, de confronter les opinions si divergentes des auteurs qu'on ne trouve rassemblées nulle part. C'est pourquoi nous introduisons ces recherches spéciales par un exposé complet du problème général auquel elles se rattachent. L'étude que nous faisons de la bibliographie nous a paru d'autant moins superflue qu'on publie en français fort peu de travaux sur ces questions; et encore témoignent-ils d'une information par trop insuffisante des résultats acquis, au cours d'un demi-siècle, dans ce domaine, intéressant entre tous, de la physiologie végétale (cf. 24; 33).

De cette étude, tout un programme de recherches se dégage, dont nous nous sommes proposé une partie très restreinte. Quiconque a suivi le progrès depuis vingt ans de nos connaissances, en ce qui concerne les mouvements des plantes, conviendra que l'étude approfondie d'espèces choisies y a contribué davantage que l'observation comparative, souvent superficielle. Qu'on ne s'étonne donc pas de voir nos recherches limitées à une seule espèce, d'ailleurs représentative d'un groupe nombreux, et que plusieurs avantages, parmi lesquels celui d'avoir été beaucoup étudiée jusqu'ici n'est pas le moindre, désignent plus spécialement au choix.

Notre sujet même ainsi limité, la brièveté de la saison pendant laquelle le robinier se prête aux observations — c'est

là un sérieux inconvénient de l'espèce choisie — et certaines difficultés d'ordre technique ne nous ont pas permis de l'épuiser: aussi ne pouvons-nous donner qu'une solution approximative des questions que nous nous proposons de résoudre. Peut-être les résultats obtenus engageront-ils quelque physiologiste à poursuivre cette étude avec des moyens perfectionnés.

*

* *

A M. le professeur A. MAILLEFER, pour les encouragements qu'il m'a donnés et l'intérêt avec lequel il a suivi ces recherches entreprises sous sa direction; à M. le professeur E. WILCZEK, directeur du laboratoire de botanique, dont j'ai eu le privilège d'être l'assistante; à M. le professeur A. PERRIER, directeur du laboratoire de physique, dont les conseils m'ont été précieux et à la grande obligeance de qui je dois d'avoir pu adopter des méthodes de travail pour lesquelles nos laboratoires de biologie ne sont pas encore outillés; à M. J. BRIQUET, directeur du Conservatoire botanique de Genève, qui a fort aimablement facilité mes recherches bibliographiques, je tiens à exprimer ici ma profonde gratitude.

CHAPITRE PREMIER

Sommeil diurne ou parahéliotropisme ?

Sous le nom tantôt de sommeil diurne, tantôt de parahéliotropisme, on désigne ces mouvements, aboutissant à une attitude caractéristique, qu'on observe chez les plantes à feuilles mobiles exposées à l'insolation. La persistance de ces deux noms, également suggérés, nous l'allons voir, par l'observation immédiate, est une démonstration suffisante de l'incertitude où l'on est encore aujourd'hui touchant la nature réelle du phénomène; et ceci nous paraît être la conséquence de son caractère déconcertant, plus encore que du peu d'attention qu'on lui a voué.

La classification des mouvements des plantes supérieures, qui sont des déplacements d'organes par rapport au corps fixé de la plante, repose essentiellement sur la direction qu'ont ces mouvements tant par rapport à l'agent extérieur qui les provoque (s'il est dirigé), que par rapport aux parties immobiles. Considérons de ce point de vue les mouvements en question, que sans préjuger de leur nature nous appellerons parahéliotropiques, et les autres mouvements dont on les a parfois rapprochés, dans les deux groupes des Légumineuses et des Oxalidées, où ils apparaissent presque exclusivement.

Si l'on néglige les mouvements latéraux et les rotations qui modifient plus ou moins, chez beaucoup d'espèces, le mouvement principal de redressement ou d'abaissement des feuilles (ou folioles) par rapport à leur axe, on peut répartir les espèces selon trois types:

Type 1. — Feuilles ou folioles se redressant (l'axe étant supposé vertical ou horizontal suivant le cas envisagé) dans le mouvement de sommeil (nyctinastie), ou après irritation mécanique; mouvement parahéliotropique de même direction, donc positif¹. Exemple: foliole du *Mimosa pudica*.

Type 2. — Feuilles ou folioles s'abaissant dans le mouvement de sommeil, ou après irritation mécanique; mouvement parahéliotropique de même direction, donc négatif. Exemple: foliole de l'*Oxalis Acetosella*.

¹ Par rapport au soleil suivant la convention habituelle.

Type 3. — Feuilles ou folioles s'abaissant dans le mouvement de sommeil, ou après irritation mécanique; mouvement parahéliotropique de direction opposée, donc positif. Exemple: foliole du *Robinia Pseudacacia* ¹.

On voit apparaître immédiatement la principale difficulté que soulève l'interprétation du phénomène: non seulement les mouvements parahéliotropiques s'effectuent, comme les mouvements nyctinastiques ou seismonastiques, dans des directions opposées, suivant l'espèce considérée, mais surtout les directions de ces trois sortes de mouvements ne sont pas liées entre elles d'une manière unique. Si, comme HANSGIRG (40) l'a mis en évidence en dressant la liste des espèces à feuilles mobiles connues, le mouvement nyctinastique (de sommeil) et le mouvement seismonastique coïncident toujours, le mouvement parahéliotropique, suivant l'espèce considérée, tantôt coïncide avec les deux autres, tantôt est de direction opposée.

L'observation suggère tout naturellement l'assimilation à la nyctinastie des mouvements que l'insolation provoque chez les espèces des deux premiers types. Le mouvement de sommeil, qui survient le soir, et celui que l'insolation détermine dans la journée, puisqu'alors les feuilles prennent leur position nocturne, ne diffèrent apparemment que dans leur rapidité. L'expression de *sommeil diurne*, appliquée à l'attitude de ces feuilles au soleil, s'explique sans plus. Mais est-il légitime de l'appliquer à l'attitude diamétralement opposée des feuilles chez les espèces du type 3? Qu'on ne l'ait pas fait tout d'abord, nous en trouvons la preuve dans plusieurs passages d'auteurs anciens (cf. HILL, 42, p. 24; DUTROCHET 26, p. 512), en particulier dans cette affirmation d'HOFFMANN (43, p. 310): « La plupart des végétaux sommeillent pendant la nuit, tandis qu'un petit nombre seulement d'espèces présentent ce phénomène pendant le jour. » ROYER (82, p. 374) partageait encore cette opinion et reprochait à PLANCHON (75, p. 469) d'appeler sommeil diurne, chez le *Robinia* par exemple, un état de veille exagérée. Il suffit toutefois de remarquer que cette exagération de l'état de veille apparaît, chez les espèces du type 3, dans les conditions mêmes où s'observe, en plein jour, chez celles des deux premiers types, la position nocturne, pour compren-

¹ Le 4^e type concevable qui serait au type 1 ce que le type 3 est au type 2 n'est pas représenté. En revanche, on peut citer des cas intermédiaires (cf. SUESSENGUTH 101, p. 38; ROYER 82, page 374).

dre que l'on ait bientôt étendu à l'ensemble des mouvements considérés la notion de sommeil diurne.

Cependant, moins frappés de l'analogie que les mouvements des feuilles provoqués par l'insolation présentent avec leurs mouvements de sommeil, d'autres observateurs leur ont reconnu en revanche un caractère qui les apparente aux phénomènes d'héliotropisme. En effet, chez les Légumineuses, et plus spécialement celles du type 3, les mouvements étudiés, plus compliqués que nous ne les avons décrits, tendent à orienter les limbes parallèlement à la direction de la lumière. Le terme de *parahéliotropisme*¹, appliqué aux mouvements envisagés, rend compte de cette observation. Admise par DARWIN² (23, p. 449), et depuis lors consacrée par l'usage, la synonymie des deux termes dissimule une question non résolue: les mouvements des feuilles que provoque l'insolation sont-ils des mouvements d'orientation (parahéliotropisme), ou au contraire des courbures nastiques comparables aux mouvements de sommeil (sommeil diurne)?

Cette question n'a pu se poser qu'une fois la distinction établie entre diverses formes de mouvements des plantes; mais très tôt des expériences ont été instituées pour répondre à cette autre question: à laquelle, parmi les actions possibles des rayons solaires, faut-il attribuer les mouvements des feuilles? Et comme la réponse qu'ils donnent à cette question, pour ce qui concerne en particulier les mouvements que nous envisageons, détermine souvent l'opinion des auteurs sur le premier point, ainsi qu'il ressortira de l'étude que nous allons faire de la bibliographie: comme aussi les plantes qui réagissent fortement à l'insolation, le *Mimosa* et le *Robinia* par exemple, ont été souvent utilisées dans ces expériences, il peut n'être pas sans intérêt de rappeler les conclusions qu'en ont tirées les anciens auteurs.

*

* *

Selon BONNET (11, 1754), l'humidité provoque le sommeil, la chaleur, le réveil des feuilles; selon HOFFMANN (43, 1849),

¹ Les auteurs allemands emploient l'expression de « parahéliotropische Bewegungen » (cf. JOST, 44, p. 385), mais désignent en général la position parahéliotropique par le terme de « Profilstellung » (cf. JOST, 45, II p. 371).

² On ne rencontre pas le terme de parahéliotropisme chez les auteurs antérieurs consultés. PFEFFER admet aussi la synonymie des deux termes (cf. 73, II p. 485 en note.)

la chaleur seule joue un rôle dans leurs mouvements, mais tandis que BONNET (l. c. p. 142) reconnaît que « la chaleur du soleil est beaucoup plus efficace que celle de l'air », HOFFMANN (l. c. p. 329) affirme que « la lumière n'influe sur ces phénomènes qu'en tant qu'elle contient elle-même des rayons calorifères ». Au contraire, HILL (42, 1753), de CANDOLLE (19, 1832), DUTROCHET (26, 1837), FÉE (29, 1858), PLANCHON (75, 1858) et RATCHINSKY (79, 1858) considèrent la lumière comme l'agent prépondérant ou exclusif de ces mouvements. « Je me suis convaincu, déclare HILL (l. c. p. 43), que le degré d'élévation et d'expansion des feuilles (il s'agit d'un *Abrus*) est exactement proportionné au degré de la lumière et qu'elles en dépendent entièrement. » Il est intéressant de trouver exprimée aussi nettement, et en opposition avec l'opinion contemporaine de BONNET, cette conclusion à laquelle OLTMANN (69, 1892) sera conduit cent cinquante ans plus tard par l'examen des mouvements des folioles du *Robinia*.

A côté de la chaleur et de la lumière, ROYER (82, 1868) et BATALIN (5, 1873) font intervenir la turgescence, qui d'ailleurs varie avec les deux agents considérés, mais dépend aussi directement des conditions d'humidité. Selon ROYER (l. c. p. 366) « le concours simultané de ces trois causes est nécessaire pour produire une veille parfaite, mais il suffit que l'une d'elles fasse défaut pour que le sommeil se déclare ».

Dès lors, si l'on a fait appel à d'autres agents pour expliquer certains mouvements des feuilles, on s'en tient, pour ce qui concerne ceux que nous étudions, aux trois causes que ROYER prend en considération. Avec cet auteur et avec PFEFFER (71, 1873; 72¹, 1875), on admettra pendant longtemps que si la chaleur joue le rôle principal dans les mouvements des pièces florales, elle n'a qu'une influence négligeable, comparée à celle de la lumière, sur les mouvements des feuilles.

Les auteurs cités plus haut abordent en physiciens plutôt qu'en physiologistes le problème du mécanisme interne de ces mouvements. A leur point de vue, la chaleur ou la lumière modifient directement la tension des tissus en agissant sur leurs propriétés physiques ou chimiques. En principe, l'articulation motrice serait formée de deux tissus capables de se

¹ On trouve dans cet ouvrage un historique complet de la question des mouvements des feuilles; nous ne citons ici que les auteurs que nous avons pu consulter.

contracter ou de s'étendre inégalement (souvent on attribue un rôle actif aux fibres et vaisseaux centraux). L'héliotropisme, dont on ne connaît que la forme positive, s'explique aisément comme le résultat de l'action extérieure plus forte du côté tourné vers le soleil.

Les quelques botanistes français qui se sont occupés de ces questions continuent la ligne de leurs prédécesseurs. BERT (6, 1878) croit pouvoir expliquer à la fois les mouvements périodiques des feuilles et l'héliotropisme par l'action immédiate de la lumière sur la teneur en glucose des tissus et les modifications de la tension qui en résultent. LECLERC DU SABLON (53, 1890), qui ne prend pas en considération les cas où la position des feuilles au soleil est opposée à leur position nocturne, prétend expliquer le sommeil nocturne par le ralentissement de la transpiration et le sommeil diurne par son accélération excessive, en faisant intervenir les propriétés d'élasticité et d'imbibition des parois cellulaires, qu'il suppose inégales dans les moitiés antagonistes des articulations. ZEPFEL (117, 1922) fait appel à des considérations du même ordre pour rendre compte du mécanisme de l'orientation des feuilles.

Bien différente est la conception, devenue classique, que les travaux de SACHS, DARWIN et PFEFFER ont répandue. Selon cette conception, à laquelle on a reproché avec raison d'admettre à priori une complication extrême des phénomènes (cf. BLAAUW, 7, p. 159; 1909), les réactions motrices des plantes mettent en jeu des manifestations de l'irritabilité, que l'on estimait appartenir en propre au règne animal, et peut-être à la *Sensitive*, exclusivement (mouvements d'irritation).

De ce point de vue, des questions nouvelles se posent, ou prennent une importance qu'elles n'ont pas d'un point de vue différent. L'expérience ne doit plus seulement établir quel agent extérieur (*Reizmittel*) est la cause d'un mouvement, mais encore de quelle manière il induit l'excitation (*Reizanlass*); en outre, si l'excitation est induite directement dans l'organe moteur, ou bien par l'intermédiaire d'un organe sensible. Dans le cas particulier, le pétiole intervient-il seul, ou bien exécute-t-il des mouvements commandés par le limbe? On distingue dès lors les mouvements par réaction de croissance des mouvements par variation de turgescence, les courbures simples, ou *nasties*, des mouvements d'orientation, ou *tropismes*

(cf. PFEFFER, 72 p. 1, 1875; 73, II p. 356 sq.; 23, 113, 88, 87, 78, 65, 45).

Dès lors, comment la question du sommeil diurne se présente-t-elle ? En raison d'expériences jugées concluantes de COHN (21, p. 58, 1859), BATALIN (4, p. 246, 1871) et PFEFFER (71, p. 76, 1873), sur lesquelles nous aurons à revenir, beaucoup d'auteurs considèrent la lumière comme l'agent unique du phénomène. D'accord sur la question de l'agent excitateur, ils se séparent en revanche, comme dans le problème général du phototropisme, sur la question du mode d'excitation.

PFEFFER consacre à notre sujet quelques pages seulement de ses *Periodische Bewegungen* (1875), mais qui renferment des observations intéressantes. Qu'on expose à la lumière la face supérieure, la face inférieure ou l'un des flancs d'une foliole de Légumineuse, on obtient toujours, d'après lui, un mouvement dirigé vers la source, donc positif; et l'on en doit conclure qu'il s'agit de mouvements « ausschliesslich durch einseitig stärkere Beleuchtung bedingt » (l. c. p. 63). Au contraire, les folioles d'un *Oxalis* s'abaissent quel que soit le côté exposé à la lumière; d'où il suit que ses mouvements sont « durch den Effekt allseitiger Helligkeitszunahme, nicht aber durch einseitig stärkere Beleuchtung bedingt » (l. c. p. 62). Il y aurait donc lieu d'établir une distinction nette entre les courbures nastiques des Oxalidées (type 2) et les mouvements héliotropiques des Légumineuses (types 1 et 3). PFEFFER attire aussi l'attention sur un caractère par lequel le sommeil diurne et le sommeil nocturne, généralement identifiés, se distinguent l'un de l'autre chez l'*Oxalis*: comme la réaction seismonastique, et à l'inverse du mouvement de sommeil vrai, le mouvement de sommeil diurne s'accompagne de relaxation du renflement moteur; mais tandis que la relaxation est passagère, lorsqu'elle est consécutive à une secousse, elle est durable quand l'insolation la provoque. Enfin, nous retiendrons que dans un travail antérieur (71, p. 76, 1873), PFEFFER signale l'intérêt que pourrait présenter l'étude expérimentale de ces réactions, puisqu'elles paraissent reposer sur le même mécanisme chez les Oxalidées et les Légumineuses du type 1, et sur un mécanisme différent chez les Légumineuses du type 3. Si nous nous rappelons que plus haut nous avons vu PFEF-

FER opposer les mouvements héliotropiques des Légumineuses aux mouvements nastiques des Oxalidées, ce rapprochement nous fait entrevoir aussitôt la difficulté du problème.

Nous ne possédons pas d'étude originale de SACHS sur cette question; mais il insiste dans son traité de physiologie végétale (88, 1887) sur la différence fondamentale qui distingue les courbures nastiques des feuilles, provoquées par les variations de l'intensité lumineuse, de leurs courbures héliotropiques, dans lesquelles la direction même de la lumière joue le rôle d'excitant. Il signale (l. c. p. 647) l'analogie remarquable de leurs mouvements parahéliotropiques avec les déplacements à l'intérieur des cellules et suivant la direction de la lumière des grains de chlorophylle, dont l'étude a été faite par STAHL (97, 1880).

Selon OLTMANNS (69, p. 231, 1892) les mouvements des feuilles que provoque l'exposition au soleil dépendent à la fois de la direction et de l'intensité de la lumière, comme en général toutes les réactions connues sous le nom d'héliotropisme; ce sont des mouvements « photométriques ». Contre DE VRIES (108, 1871) et WIESNER (112, 1882), OLTMANNS admet, avec NOLL (67; 1885) et VÖCHTING (106, 1889), que les organes dorsiventraux, et en particulier les feuilles, sont doués d'une propriété spéciale (*Plagiophototropie*, l. c. pp. 251, 257), en vertu de laquelle ils se disposent de manière à recevoir sous un angle déterminé une lumière d'intensité donnée. Cette propriété se manifeste d'une manière typique dans la feuille du *Robinia Pseudacacia* qu'il a plus spécialement étudiée: « Das Blatt lässt Licht von bestimmter Intensität unter einem genau definirten Winkel auf sich wirken. », avec cette restriction importante: « Der Lichteinfallswinkel hängt wieder von der Stimmung der Blätter ab » (l. c. p. 238). L'intensité lumineuse est-elle inférieure à une certaine limite, les folioles s'abaissent (mouvement nyctitropique); cette limite est-elle atteinte, elles se disposent dans le même plan de part et d'autre du rachis (position de veille); de là, elles s'élèvent progressivement avec l'intensité lumineuse jusqu'à se toucher par leurs faces supérieures (position parahéliotropique), et conservent cette position aussi longtemps que l'intensité lumineuse n'est pas inférieure à une seconde limite. Il y a continuité entre le mouvement de réveil et le mouvement parahéliotropique comme entre les intensités lumineuses qui les conditionnent (cf. HILL,

42, 1753). Les mouvements des Oxalidées ne sont pas envisagés dans cette étude; nous en pouvons conclure qu'OLTMANNs les considère comme d'une autre nature.

A l'appui des conclusions de PFEFFER et OLTMANNS sur les mouvements des folioles des Légumineuses, il convient de citer les observations, faites sur les genres les plus divers, qui permettent à HANSGIRG (41, 1893) d'affirmer que les mouvements parahéliotropiques orientent les folioles d'une manière caractéristique par rapport au soleil: « So kann man auch an *Robinia* sich leicht überzeugen, dass die sogenannten paraheliotropischen Bewegungen der Blätter ausschliesslich durch besondere Reizbarkeit gegen einseitig stärkere Beleuchtung bedingt sind » (l. c. p. 121). Les mouvements correspondants chez les Oxalidées lui paraissent être une forme aberrante des mêmes réactions dont il ne donne aucune explication particulière.

Quoique WIESNER (112; 1882) exclue les mouvements étudiés de la notion d'héliotropisme, parce qu'il en restreint l'extension aux mouvements par réaction de croissance, c'est encore selon lui la lumière directe du soleil qui les provoque. Aussi n'hésitons-nous pas, malgré sa conception plus mécaniste de l'héliotropisme (113; 1881), à le ranger dans la ligne des auteurs que nous venons d'analyser. Au type « euphotométrique » des feuilles que la croissance, modifiée par les forces extérieures, fixe dans la position susceptible de leur assurer la meilleure utilisation de la lumière diffuse disponible, WIESNER oppose le type « panphotométrique » des feuilles qui sont « wie das Blatt von *Robinia* selbst im ausgewachsenen Zustande befähigt, dem starken Sonnenlicht auszuweichen, und im diffusen Lichte sich auszubreiten » (114, p. 3; 1899). La réaction parahéliotropique serait une adaptation assurant la protection de la chlorophylle contre l'action destructrice de la lumière intense, que ses propres expériences (confirmées par WEISS, 109) sur de jeunes feuilles de *Robinia* (111, 115, pp. 142 sq.) ont mises en évidence. La plupart des auteurs qui ont envisagé la question du point de vue téléologique partagent cette opinion; d'autres voient en outre dans la réaction parahéliotropique un dispositif modérateur de la transpiration. (STAHL, 98, p. 91, 1897; BÜRGERSTEIN, 18, p. 216; 1904).

Des considérations du même ordre ont conduit EWART (28, 1897) à l'étude des mouvements parahéliotropiques chez les espèces tropicales. Il en distingue deux sortes: les uns, actifs

(types 1 et 3), les autres, passifs, conséquence d'une perte de turgescence excessive (type 2). Ses observations, qui portent essentiellement sur des espèces du type 1, et en particulier le *Mimosa pudica*, contredisent celles de PFEFFER sur un point important: la direction des mouvements provoqués serait invariable, quel que soit le côté exposé à la lumière. Mais SAXTON (89, p. 138: 1923) lui objecte qu'il n'en est certainement pas de même chez les nombreuses espèces tropicales du type 3, dont la position parahéliotropique, qui est pour ainsi dire la position normale de veille sous le climat de l'Inde, est toujours liée à la direction de la lumière. Plus catégorique qu'EWART, SUESSENGUTH (101, 1922) conteste absolument aux mouvements parahéliotropiques le caractère de mouvements d'orientation, chez les Légumineuses aussi bien que chez les Oxalidées.

Dans la vaste synthèse¹ des mouvements des plantes à laquelle aboutissent les recherches de BOSE et de ses élèves (12, 1906; 14, 1918-1921), le parahéliotropisme a sa place et se trouve expliqué d'une manière heureuse (14, pp. 381-387). Cette explication fait appel à deux principes: les articulations motrices sont formées de moitiés (supérieure et inférieure) inégalement excitable; la conductibilité des tissus pour l'excitation varie d'une espèce à l'autre. Les types 1 et 2 que nous avons distingués sont constitués par les espèces à conductibilité transversale forte. Le mouvement que détermine un éclaircissement unilatéral est de direction invariable, par rapport au rachis foliaire, parce que le côté distal (par rapport à la source de lumière) plus excitable, et excité par conduction transversale, l'emporte toujours sur le côté proximal. Si l'on compare la foliole du *Mimosa pudica* (type 1) à celle de l'*Averrhoa carambola* (type 2), les mouvements sont de direction opposée parce que dans le premier cas la moitié supérieure de l'articulation, la moitié inférieure dans le second, est la plus excitable. Au type 3 appartiennent les espèces à conductibilité transversale faible (*Robinia Pseudacacia*), chez lesquelles le mouvement héliotropique est par conséquent toujours positif. Qu'il s'agisse de mouvements d'orientation, BOSE en voit la démon-

¹ Les mouvements provoqués chez les plantes obéiraient à une même loi: « All the induced movements of plants under environmental changes are definite effects of direct and indirect stimulation » (13, p. 393; 1919). « Direct application of stimulus induces contraction; indirect application gives rise to expansion » (l. c. p. 397). Cette synthèse, il est vrai, ne paraît réussir qu'au prix d'une simplification forcée des phénomènes.

tration dans la torsion positive qu'on obtient en exposant à la lumière le flanc de l'articulation, même chez les espèces des deux premiers types, dans les mouvements parahéliotropiques desquelles l'influence de la direction de la lumière n'est pas visible.

Sur un point, l'opinion de BOSE s'oppose à celle de tous les auteurs qui ont étudié la question: non seulement il attribue aux radiations calorifiques un effet héliotropique très marqué (14, pp. 247, 412), mais surtout il affirme que « the tropic effect of thermal radiation takes place in opposition to that of rise of temperature » (l. c. p. 412), tandis que dans la mesure où d'autres auteurs attribuent aux radiations calorifiques quelque influence, elles la devraient, pensent-ils, à leur action thermique. Tout au contraire, les expériences déjà citées de PFEFFER (71, p. 76), celles plus complètes d'OLTMANN (69, p. 237) qui a étudié l'action des différentes régions du spectre, isolées au moyen d'écrans absorbants; celles enfin de MACFARLANE (59, p. 179; 1895), qui se proposait de vérifier par la même méthode l'opinion opposée, aboutissent à dénier toute influence aux radiations calorifiques sur les mouvements étudiés et à en rechercher la cause dans l'action des régions bleue et violette du spectre.

Comme on en peut juger, les défenseurs de l'opinion selon laquelle la lumière seule détermine les mouvements parahéliotropiques sont nombreux, et l'on compte parmi eux la plupart des autorités en la matière. L'idée que la chaleur y intervient aussi a cependant conservé des partisans. Il convient de rappeler ici des observations anciennes, longtemps oubliées, mais qui devaient trouver une confirmation dans les recherches de JOST (44, 1898). BONNET (11, p. 99) avait réussi à provoquer le réveil, et même le sommeil diurne des folioles du *Robinia Pseud-acacia* en approchant d'elles, le soir, une bougie ou un fer chaud. La même expérience était répétée avec succès, sur deux *Oxalis*, par HOFFMANN (43, p. 322), qui faisait d'autre part cette remarque: « La chaleur occasionne le réveil des plantes, mais d'un autre côté la prolongation de son action, ou bien un excès de chaleur, même transitoire, produisent le sommeil » (l. c. p. 324). ROYER, à qui l'expérience de BONNET n'avait pas réussi (82, p. 366), obtenait en revanche le réveil, ou même la veille exagérée de folioles placées dans un four obscur, sans toutefois parvenir à prolonger cet état. Des mouvements con-

sécutifs à des variations de température étaient signalés par MILLARDET (66, 1869) chez le *Mimosa pudica*, par DARWIN (23, p. 337), chez l'*Averrhoa bilimbi*, par PFEFFER (71, I pp. 76-78), chez l'*Oxalis Acetosella*. Mais PFEFFER les distinguait pour deux raisons de ceux qui aboutissent à l'état de sommeil diurne : les mouvements en question ne s'accompagnent pas de relaxation du renflement moteur ; le sommeil diurne se produit encore sous l'action des rayons solaires ayant traversé une couche d'eau glacée et en concurrence avec une baisse de température autour de la plante. La même expérience, faite sur un *Gleditschia*, conduisait cependant POW (76, 1879) à la conclusion opposée : le mouvement de sommeil diurne serait la conséquence de l'échauffement par les rayons du soleil. En élevant la température ambiante, il constatait que les folioles se réveillent, puis reviennent à la position de sommeil lorsque la température monte au delà d'un certain degré. D'autre part, WILSON (116), dont la « hot sun position » n'est pas autre chose que la position parahéliotropique des folioles, concluait de ses observations sur de nombreuses espèces, et en particulier le *Melilotus alba*, « that these hot sun positions are not dependent on light alone, but that the heat rays play a very important part in them » (l. c., p. 72).

Le mérite revient à JOST (44, 1898) d'avoir montré l'importance des réactions thermonastiques des feuilles, et à KOSANIN (49, 1905) d'en avoir établi la généralité. Conduit par ses recherches sur les mouvements thermonastiques des pièces florales à étudier l'influence des variations de température sur les feuilles mobiles, JOST constatait que des variations de température fortes et brusques provoquent chez elles des mouvements dont la direction coïncide avec celle des mouvements parahéliotropiques. Ainsi, chez les plantes du type 3 « wird die durch diffuses Licht oder mässige Temperatursteigerung eingeleitete Bewegung bei rascher Steigerung der Lichtintensität oder der Temperatur einfach fortgesetzt, man kann also keine sichere Grenze ziehen, wo die nyctitropische Wirkung des Lichtes aufhört und die parahéliotropische beginnt. Entsprechendes gilt für die Wirkung der Temperatursteigerung » (l. c. p. 385). Manquant de preuves expérimentales, JOST ne pouvait conclure à l'identité des mouvements parahéliotropiques et des mouvements thermonastiques ou photonastiques, mais il la jugeait vraisemblable, tout en convenant que chez certaines es-

pèces la direction de la lumière paraît jouer un rôle dans la réaction parahéliotropique. KOSANIN (49, 1905) a étendu et confirmé les observations de JOST, mais n'a pu le dépasser dans ses conclusions, comme il ressort du passage suivant: « In diesem Sinne ist jedenfalls Jost's Vermutung berechtigt, dass die Profilstellung der Blätter dieser Pflanze¹ am Lichte nicht immer eine heliotropische, von der Lichtrichtung bedingte Reaktion sein muss, sondern vielmehr die Folge einer zu hohen Temperatur sein kann » (l. c. p. 24). Tandis que, d'après JOST (44, p. 385), c'est la vitesse de variation de la température ou de l'éclairement qui lorsqu'elle dépasse un certain degré détermine le sommeil diurne, il existe, d'après KOSANIN (l. c., p. 50), un optimum de la température et de l'éclairement, et toute variation de ces facteurs qui les fait dépasser cet optimum² entraîne l'apparition du sommeil diurne.

De même que JOST, GOEBEL (37, p. 509; 1924) s'élève contre l'opinion selon laquelle les mouvements étudiés sont, chez toutes les espèces, une forme d'héliotropisme: « Dass man die Bewegungen des Tagesschlafs bei Pflanzen wie *Biophytum* teilweise noch als heliotropische bezeichnet ist gewiss nicht berechtigt. Es handelt sich um keine Orientierungsbewegung, sondern um eine ungleiche Beeinflussbarkeit der zwei Gelenkpolsterhälften durch das Licht, gleichgültig von welcher Richtung dies einfällt... »; mais il n'en est pas toujours ainsi: « Anders ist es bei *Robinia*, *Erythrina indica* und *Clitoria ternatea*³, bei denen die Richtung der Blättchen keineswegs stets vertikal ist, vielmehr mit der des stärksten Lichtes zusammenfällt. Wir haben also zweierlei Fälle zu unterscheiden. Die Bewegung der Blättchen nach oben dürfte stets eine hygronastische sein, dazu kann sich aber eine photonastische gesellen (diese offenbar nur in wenigen Fällen⁴). »

¹ Il s'agit du *Robinia Pseudacacia*.

² WIESNER donne une mesure de cet optimum pour ce qui concerne le *Robinia*: « Die Blättchen beginnen sich im Sommer zu erheben, wenn die Lichtintensität etwa ein Drittel der maximalen Intensität des Gesamtlichtes erreicht hat, und erreichen die Profilstellung etwa bei der doppelten Intensität (115, p. 143). STECKBECK (99, p. 191) constate que les folioles prennent la position parahéliotropique au-dessus de 30 à 32° C.

³ GOEBEL s'en réfère à BOSE (12, p. 629).

⁴ Le sens de ce passage n'est pas clair. Si comme nous le pensons la dernière phrase se rapporte au cas du *Robinia* et qu'on doive l'opposer au cas du *Biophytum*, c'est « phototropische » et non « photonastische » qu'on attendrait. D'ailleurs, la définition que GOEBEL donne des tropismes et des nasties s'écarte de celle qui est reçue (l. c. p. 9). De même sa manière de comprendre l'hygro-

Ce qui nous frappe surtout dans l'opinion de GOEBEL, c'est le rôle secondaire qu'il attribue à la lumière, et l'importance du rôle qu'il reconnaît à l'humidité dans la production du sommeil diurne. Quelques auteurs seulement, et de moindre autorité, ont attribué à ce facteur une certaine influence — WILSON (116, p. 72), par exemple, sur la « hot sun position » des Légumineuses; ULRICH (105, p. 240), sur les mouvements correspondants chez les Oxalidées —; d'autres envisagent les mouvements étudiés comme les effets d'une transpiration exagérée, pour ne pas dire de la simple évaporation.

KRAUS (52; 1879) opposait la « schlaffe Tagesstellung » à la « pralle Abendstellung » (l. c. p. 60). Dans son hypothèse, les feuilles conservent aussi longtemps que les renflements moteurs sont turgescents la capacité de s'orienter sous l'action de la lumière, mais la perdent si leur turgescence s'abaisse au delà d'un certain degré: « So verschwindet die Empfindlichkeit gegen Licht.... Sie verhalten sich, ...wie beim Verwelken überhaupt ». En faisant intervenir la tendance qu'a l'un des côtés du renflement moteur à l'emporter sur l'autre (hyponastie et épinnastie de de VRIES), et en supposant cette propriété constante chez les plantes des types 1 (hyponastiques) et 2 (épinnastiques), variable chez celles du type 3 (épinnastiques aussi longtemps que la turgescence dépasse un certain degré); il réussit à rendre compte des diverses formes du sommeil diurne.

Pour terminer, nous rappellerons, dans le même ordre d'idées, l'opinion d'EWART (28, p. 448) sur les mouvements des Oxalidées, et celle de LECLERC DU SABLON (53, p. 339), déjà citées; enfin, l'explication très particulière que GATES (34, 1916) donne des « xerofotic movements » (mouvements parahéliotropiques) des Légumineuses et des Oxalidées: « Xerofotic movements are paratonic movements, caused by unequal drying effects in direct sunlight, manifested by an upward bend in

nastie n'est pas conforme à la définition classique: « Feuchtigkeit als Reiz wirkend » (cf. 48, p. 313), comme il ressort du passage suivant: « Man könnte vermuten, dass die photonastische Reizbarkeit eigentlich mit der hygronastischen zusammenfalle, indem die erstere auf einer durch das Licht bedingten Transpirationssteigerung beruhe » (l. c. p. 508). Le terme d'hygronastie n'est pas plus à sa place ici que ne le serait celui de photonastie dans le cas où l'on aurait reconnu que la lumière n'agit sur la position des feuilles que par l'intermédiaire de la transpiration (cf. note 45, II p. 373). Qu'il y ait alors une véritable irritation des cellules stomatiques, le mouvement de la feuille n'en serait pas moins qu'une répercussion indirecte. Enfin, il ne semble pas que toutes les réactions décrites par l'auteur comme hygronastiques soient de même nature (cf. 36, 37).

leaflets or a curling upward of the blade » (l. c. p. 406). « No amount of heat or rapid transpiration is sufficient to cause the xerofotic movement unless there is also a difference in turgidity caused by one sided illumination » (l. c. p. 399). Cette explication est intéressante en ce sens qu'elle fait dépendre les mouvements de la dissymétrie de l'action de la lumière directe sur les articulations.

*

* *

En résumé, les opinions divergent, tant sur la cause extérieure que sur la nature des mouvements parahéliotropiques. On admet qu'ils résultent de l'action de l'un des agents lumière, chaleur et humidité, ou de leurs actions combinées. On les considère comme des mouvements soit tropistiques, soit nastiques, soit même passifs. En tenant compte de ces deux points de vue, et sous réserve des nuances qu'une classification sommaire ne saurait respecter, on peut répartir les auteurs en trois groupes :

I. SACHS, PFEFFER (types 1 et 3), WIESNER, OLTMANNS (types 1 et 3), HANSRIG, BOSE admettent qu'il s'agit de phototropisme ;

II. PFEFFER (type 2), EWART (types 1 et 3), JOST, KOSANIN, SUESSENGUTH, de photonastie ou de thermonastie ;

III. KRAUS, LECLERC DU SABLON, EWART (type 2), GATES, GOEBEL, de mouvements soit actifs, soit passifs résultant d'une perte d'eau excessive par transpiration ou évaporation.

*

* *

Les arguments à l'appui de ces différentes opinions sont d'inégale valeur. Dans le troisième groupe, on avance des suppositions fondées sur des analogies, plutôt que des faits. L'explication que GOEBEL donne du sommeil diurne attend d'être prouvée : « den Tagesschlaf, von dem übrigens wohl noch festzustellen sein dürfte, ob er nicht auf durch intensive Licht bedingter Transpirationssteigerung beruht » (37, p. 555). Cette hypothèse est légitime, puisque la lumière accélère fortement transpiration ; mais on peut aujourd'hui lui opposer tant de faits qu'on s'étonne de la voir proposer à nouveau comme explication unique du sommeil diurne. La structure du renflement moteur n'est pas favorable à une transpiration rapide

et jusqu'ici on n'a pas constaté de parallélisme entre les réactions stomatiques et les mouvements des feuilles (cf. SUESSENGUTH, 101, p. 49). Des feuilles dont on a supprimé le limbe — les blessures étant recouvertes d'un vernis imperméable — et obturé les stomates, poursuivent leurs mouvements normaux. (cf. SUESSENGUTH, l. c. p. 49 et PFEFFER, 71, I p. 76). Le sommeil diurne se produit encore lorsqu'on expose au soleil des feuilles submergées. Cette expérience, faite déjà par BONNET (11, p. 106) a été mainte fois confirmée. MACFARLANE (59, p. 145) remarque aussi que, contrairement à ce qu'on attendrait, les mouvements parahéliotropiques de feuilles placées dans un air agité et chaud, à l'ombre, sont moins accusés que ceux de feuilles placées au soleil, dans un air frais et calme. Enfin, d'après KOSANIN (49, p. 47), le sommeil diurne peut se produire par réaction thermonastique sans relaxation du renflement moteur.

Plus souvent défendues, les autres thèses sont aussi mieux fondées. C'est essentiellement la question contestée de l'orientation héliotropique des feuilles dans l'état de sommeil diurne qui divise les auteurs. Tous ceux en effet qui en affirment la réalité attribuent les mouvements étudiés à l'action de la lumière seule; ceux au contraire, pour qui l'action analogue de la chaleur ne fait aucun doute, ou bien nient cette orientation, ou bien la reconnaissent comme un phénomène très exceptionnel.

Remarquons tout d'abord qu'à supposer l'orientation héliotropique des feuilles indiscutable, cela n'exclurait pas l'hypothèse d'un effet thermotropique, ou simplement d'un inégal dessèchement des côtés du renflement moteur. L'explication donnée par GATES (34, 1916) des « xerofotic movements » est un exemple de ce type simpliste d'interprétation. Mais parmi les explications qu'on a données du parahéliotropisme, aucune ne prend en considération la possibilité d'un effet thermotropique des rayons solaires. Tous les auteurs pensent-ils donc avec JOST (44, p. 385) que cette supposition est absurde, parce que « von einer Richtung bei der Einwirkung der Temperatur keine Rede sein kann »? Nous ne voyons pas de raison théorique qui permette d'exclure à priori cette hypothèse. En effet, si l'on admet avec SACHS, dont la théorie compte encore des partisans, que le phototropisme implique la perception par la plante de la direction de la lumière, on peut concevoir une

action analogue de la chaleur rayonnante; on parlera dans ce cas encore de phototropisme, au sens large du terme qu'a défini COLLANDER (22, p. 10), ou avec BOSE de radiothermotropisme (14, II p. 410). Admet-on avec OLTMANNS que l'organe perçoit la différence d'éclairement entre ses côtés opposés, aucune raison n'exclut qu'il soit capable également de percevoir une différence de température. A plus forte raison n'y a-t-il plus lieu de distinguer sous ce rapport entre la chaleur et la lumière, si l'on admet avec BLAAUW que la courbure phototropique résulte de l'inégalité, sur les côtés opposés de l'organe, de l'action directe de la lumière sur les cellules.

Les conditions spéciales du problème n'excluent pas davantage la supposition qu'un effet thermotropique puisse intervenir. On sait que les parties vertes des plantes absorbent fortement l'infra-rouge (61) et que la température d'une feuille au soleil peut excéder de plusieurs degrés C celle de l'air ambiant (10). On peut donc admettre que le renflement moteur s'échauffe, et qu'il s'échauffe inégalement. Sans doute la différence de température supposée doit être faible, étant donné les dimensions de l'organe et la conductibilité thermique des tissus; mais si l'on se souvient que la différence de température minimum susceptible de déterminer une courbure thermotropique de croissance est très faible (0,2° C ; cf. 45, II p. 334), elle n'apparaît nullement négligeable. PFEFFER (73, II p. 485, en note), d'ailleurs, a songé à cette possibilité, mais il a cru devoir l'écarter: « Le résultat n'est pas produit par un échauffement unilatéral, puisqu'on peut l'obtenir avec des objets submergés. » De cette constatation, comme aussi des expériences de COHN (21, p. 58), BATALIN (4, p. 246) et PFEFFER lui-même (71, I p. 76), où l'on voit les rayons du soleil provoquer les mouvements habituels même au travers d'une couche d'eau glacée, il résulte, et l'on peut considérer aujourd'hui comme établi, que les rayons lumineux à eux seuls, indépendamment de toute action thermique, peuvent provoquer les mouvements parahéliotropiques. Mais il ne suit pas de là nécessairement que les radiations calorifiques, dans les conditions naturelles, n'y aient aucune part. Outre le résultat contradictoire des expériences de POPOW (76), et la preuve directe qu'apporte BOSE¹ (14, pp. 247, 412) d'une action tro-

¹ Il est vrai que d'après BOSE il ne s'agit pas d'une action thermique.

pistique des radiations infra-rouges, comparable à celle de la lumière, il faut remarquer que les expériences d'OLTMANN (69) sur le *Robinia*, et de MACFARLANE (59) sur des *Oxalis*, quoique à l'appui de cette conclusion, ne sont pas aussi démonstratives qu'on le prétend.

Le rapport entre l'intensité de la lumière et l'écartement des folioles apparaissait à OLTMANNS si étroit qu'il n'a procédé à des expériences de contrôle que par scrupule d'exactitude: « Obwohl niemand daran zweifeln dürfte, dass die geschilderten Bewegungen durch die leuchtenden, nicht aber durch die Wärmestrahlen hervorgerufen werden, habe ich doch eine Reihe von Kontrollversuchen in dieser Richtung angestellt, die das zu erwartende Resultat gaben, dass die Blätter hinter parallelwandigen Wassergefässen und bei constanter Temperatur die Lichtbewegungen zeigten, im Schatten einer Iod-Schwefelkohlenstofflösung dagegen sich zurückkrümmten » (l. c. p. 237). Ainsi donc, les rayons calorifiques non seulement seraient incapables de faire prendre aux folioles la position parahéliotropique, mais ils ne pourraient même pas les maintenir dans la position de veille. Ce résultat surprend si l'on se souvient que depuis lors les expériences de JOST (44) et KOSANIN (49) ont montré qu'en élevant la température on peut faire prendre la position de veille à des folioles maintenues à l'obscurité. On peut en outre objecter que dans l'expérience décrite l'action de la lumière directe s'ajoute à celle de la lumière diffuse, tandis qu'en laissant pénétrer jusqu'à la plante les radiations calorifiques seulement on la supprime. Or, dans les conditions naturelles, les mouvements parahéliotropiques s'observent lorsque des feuilles exposées à la lumière diffuse sont en outre exposées au soleil. Ainsi devrait-on procéder pour comparer les effets de la partie calorifique et de la partie lumineuse du spectre. L'observation faite par KOSANIN (l. c. p. 23), qu'un minimum d'intensité lumineuse suffit pour qu'on puisse provoquer le sommeil diurne par réaction thermonastique, donne lieu de supposer qu'on obtiendrait alors un résultat différent. La question du rôle que peut avoir la chaleur dans le phénomène du parahéliotropisme reste donc ouverte.

Aujourd'hui l'opinion selon laquelle les mouvements étudiés sont des réactions photonastiques ou thermonastiques tend à prévaloir. Les auteurs qui la partagent contestent les obser-

vations qui tendraient à prouver que les feuilles ne sont pas indifférentes à la direction de la lumière. Mais plusieurs ne réservent-ils pas la possibilité d'une action tropistique de la lumière, parce que l'orientation héliotropique leur paraît incontestable chez certaines espèces, et qu'ils ne savent en rendre compte d'une autre manière? Pour trancher entre les affirmations contradictoires qu'on rencontre dans les travaux les plus récents (cf. 101, 14), de nouvelles observations sont indispensables.

Les arguments positifs à l'appui de cette opinion sont également insuffisants. Sans doute les travaux de JOST (44) et KOSANIN (49) ont-ils mis en évidence la capacité de réaction thermonastique des feuilles, et la possibilité de provoquer le sommeil diurne par élévation de la température; mais des expériences parallèles, démontrant qu'on peut aussi le provoquer en exposant les feuilles à une lumière diffuse d'intensité suffisamment élevée, font défaut. PFEFFER (73)¹ a signalé cette lacune, et nous ignorons qu'elle ait été comblée depuis lors. En revanche, plusieurs auteurs insistent, en particulier pour ce qui concerne le *Robinia*, sur le fait que l'exposition au soleil, c'est-à-dire à un éclairage dissymétrique, est la condition nécessaire des mouvements parahéliotropiques (PFEFFER, 72, p. 60; HANSRIG, 41, p. 121; PANTANELLI, 70, p. 216).

A défaut d'arguments décisifs, la question de la nature des réactions parahéliotropiques demeure pendante; nous n'en voulons pour preuve que l'opinion hésitante de JOST dans la récente édition de ses classiques *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie* (45 II, 1924). Décrits à la page 308 parmi les réactions phototropiques, les mouvements parahéliotropiques des folioles du *Robinia* sont rappelés à la page 371, où l'auteur déclare qu'il s'agit plutôt de réactions photonastiques ou thermonastiques. Quoique peu disposé, comme on en peut juger, à abandonner l'hypothèse qu'il formulait voici trente ans (44, p. 385), JOST paraît cependant porté à la modifier en ce sens qu'il reconnaîtrait l'existence d'un parahéliotropisme distinct du sommeil diurne, réactions dont les mouvements étudiés pourraient être une combinaison: « Es wird zugleich Aufgabe der-

¹ « Des études critiques suffisamment développées manquent sur cette question. Les expériences dans lesquelles on a provoqué des mouvements chez les feuilles par l'action unilatérale du soleil ne répondent pas à cette question » (l. c. p. 483 en note).

selben (weiterer Untersuchungen) sein müssen, den Tagesschlaf schärfer als das jetzt möglich ist, von der phototropischen Profilstellung zu unterscheiden. Es ist ja durchaus nicht ausgeschlossen, dass manche Profilstellungen auch durch Kombination von Phototropismus und Nyktinastie bedingt sind » (45, II p. 373).

Mais il ne semble pas que d'une façon générale les idées progressent dans le sens d'une distinction plus stricte des diverses formes aujourd'hui reconnues de réactions motrices des plantes. Tout au contraire, plusieurs théories modernes, et en particulier celle de BLAAUW, en nous ramenant à des conceptions plus simples, tendent à effacer les distinctions laborieusement établies par l'école allemande (cf. 45, II p. 416; 14, II pp. 378 et 547; 37, p. 9). La question que nous avons posée au début de cette étude, — sommeil diurne ou parahéliotropisme? — se résoudra peut-être en une question de mots; mais précisément parce qu'elle nous amène à examiner la valeur des notions de tropisme et de nastie, elle est aujourd'hui d'un grand intérêt.

On pourrait penser, comme plusieurs auteurs y ont été conduits (PFEFFER, EWART; v. s. p. 181), que les mouvements provoqués par l'insolation sont de nature différente chez les différents types d'espèces que nous avons distingués, et que les opinions se contredisent dans la mesure où l'on prétend découvrir de l'unité sous la diversité réelle des apparences. Cette hypothèse ne peut être écartée sans plus, et l'on ne pourra considérer la question comme résolue que lorsqu'on aura étudié systématiquement les réactions parahéliotropiques chez des espèces appartenant aux trois types distingués plus haut.

Mais à ne considérer que les observations relatives à la même espèce, les contradictions apparaissent nombreuses. L'exemple du *Robinia Pseudacacia*, dont la plupart des auteurs illustrent l'exposé de leur point de vue, et qui par conséquent joue dans la question un rôle important, est sous ce rapport caractéristique. Une étude nouvelle de ses mouvements parahéliotropiques s'impose.

Indépendamment de l'intérêt qu'elles présentent en vue d'une meilleure compréhension du parahéliotropisme, des observations de ce genre sont encore désirables en ce sens que par comparaison avec des phénomènes mieux étudiés, comme les courbures que la pesanteur ou la lumière déterminent chez les

organes en voie de croissance, nous n'avons des mouvements par variation de turgescence qu'une connaissance incomplète et retardataire.

Nous nous sommes donc proposé de rechercher l'origine des contradictions signalées, de déterminer l'importance relative des rôles de la lumière et de la chaleur dans la production des mouvements parahéliotropiques, de serrer de plus près la question de la nature de ces réactions. Dans ce but, nous avons fait l'analyse des mouvements provoqués avec la précision que comportaient les moyens dont nous disposions. Nos recherches se distinguent par là des observations antérieures, presque exclusivement d'ordre qualitatif, et plus spécialement en ce sens que la marche des réactions a été déterminée avec soin. On verra par l'exposé qui suit que de là précisément se dégagent des conclusions intéressantes.

CHAPITRE II

L'orientation héliotropique.

Dans les conditions naturelles, la position des folioles du robinier est-elle ou non liée à celle du soleil? L'orientation héliotropique est-elle ou non la règle? C'est la question que nous allons tout d'abord examiner.

Afin d'éviter des longueurs et toute ambiguïté, nous convenons de désigner comme suit les positions caractéristiques des folioles:

S, position de sommeil nocturne: les folioles sont disposées perpendiculairement au plan de la feuille, du côté morphologiquement inférieur.

V, position de veille: les folioles opposées sont dans le prolongement l'une de l'autre, dans le plan de la feuille.

S', position de sommeil diurne: les folioles sont disposées perpendiculairement au plan de la feuille, du côté morphologiquement supérieur.

P, position parahéliotropique: les folioles sont rapprochées par paires du côté supérieur; la bissectrice de l'angle que forment leurs nervures médianes coïncide avec la direction du soleil.

*
* *
*

Examinons au matin un robinier bien exposé à la lumière, mais que le soleil n'atteint pas encore. Sur les branches supérieures, les folioles ont pris la position *V*; sur celles qui sont dirigées vers le nord ou l'ouest, comme aussi sur les inférieures, les folioles ont conservé ou quittent à peine la position *S*. Mais que le soleil agisse sur la plante un quart d'heure seulement, son aspect en est aussitôt modifié.

Au premier examen, un observateur non prévenu sera frappé par l'orientation uniforme des folioles, dressées sur leurs axes. Si le ciel est clair, elles paraîtront s'immobiliser dans leur nouvelle position; mais on se convaincra sans peine, en les observant avec soin, que les angles formés par les paires suc-

cessives qui s'ouvraient le matin vers l'est, s'ouvrent à midi vers le zénith, et le soir vers l'ouest. Les folioles suivent donc la course du soleil. Si le ciel est nuageux, elles oscillent entre les positions V et S' , et ne prennent la position P que si le soleil reste suffisamment découvert; s'il n'apparaît que pendant de courts instants, elles s'immobilisent dans une position intermédiaire, qui varie suivant les conditions dans lesquelles les alternances d'ombre et de lumière les ont placées. A supposer enfin que le ciel demeure couvert, elles prennent le matin, et conservent le jour durant, une position intermédiaire entre S et V , ou même dépassent, mais de peu, la position V . La répétition trop fréquente du passage de l'ombre au soleil, ou une température trop basse, ou encore trop d'humidité dans l'air, diminuent leur capacité de se mouvoir, et par conséquent de s'orienter.

Non seulement il est facile de constater que les folioles prennent au soleil la position P , mais encore leurs mouvements sont assez lents pour qu'on se rende compte de la manière dont s'opère l'orientation. Nous considérerons deux cas limites. Supposons tout d'abord une feuille de direction nord-sud, dans le plan horizontal, qui se trouve brusquement exposée au soleil sous un angle par exemple de 45° . On constate que les folioles d'une paire, disposées dans le prolongement l'une de l'autre, donc également éclairées, commencent par effectuer un mouvement de même amplitude, mais qui les amène, l'une, à faire face au soleil, l'autre, à lui tourner le dos. La bissectrice de l'angle qu'elles délimitent est alors décalée vers l'ouest par rapport à la direction du soleil: les folioles le précèdent dans sa course. A mesure que le soleil s'élève, on voit le décalage disparaître et le mouvement aboutir à la position P . Le soir, un décalage de sens inverse apparaît entre le mouvement du soleil et celui des folioles; la bissectrice est décalée vers l'est: les folioles suivent, avec un certain retard, la course du soleil.

On peut apprécier facilement le sens de l'écart en repérant à l'aide d'aiguilles sur un cercle gradué, dont le centre coïncide avec l'axe de la feuille, la direction du soleil, et celles des folioles. Dans les déterminations que nous avons faites, cet écart était de 10° - 20° ; mais les conditions requises pour faire de telles mesures (air parfaitement calme, temps clair, orientation favorable des feuilles) sont si rarement réalisées

que nous avons renoncé à en déterminer l'ordre de grandeur.

Un phénomène analogue d'orientation est décrit par GOEBEL (37, p. 549) chez trois Légumineuses, dont les folioles suivent la course du soleil « also morgens nach Osten, abends nach Westen gerichtet sind. » D'après EWART (28, p. 450), chez le *Mimosa pudica*, la bissectrice de l'angle formé par les directions des folioles coïncide aussi avec la direction du soleil; mais les folioles se seraient déplacées d'un angle égal par rapport au plan de symétrie de la feuille; l'orientation leur serait communiquée passivement par la torsion du renflement moteur de l'axe diahéliotropique qui les porte. Nous sommes au contraire en mesure d'affirmer que chez le *Robinia Pseud-acacia* l'orientation résulte effectivement de l'inégale amplitude des mouvements exécutés par les folioles de chaque paire.

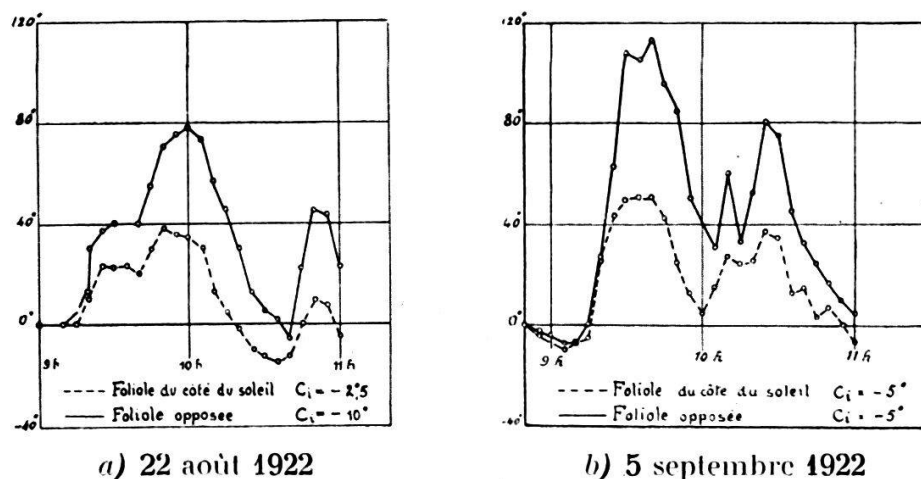


FIG. 1.

En abscisse, l'heure; en ordonnée, le déplacement angulaire des folioles, compté à partir de leur position initiale C_i .

Dans une série d'observations dont il sera question plus loin (ch. III), nous avons relevé à cinq minutes d'intervalle les positions successives de deux folioles opposées, sous l'action du soleil; l'axe étant maintenu fixe, on constate le plus souvent (les feuilles n'avaient pas toujours la même direction) une différence accusée entre les mouvements angulaires des deux folioles; elle peut être du simple au double, et c'est la foliole placée du côté d'où vient la lumière qui effectue le mouvement de moindre amplitude (fig. 1).

On s'explique la chose sans difficulté. Les rayons solaires communiquent d'abord aux folioles, placées dans le même plan, la même impulsion; mais tandis qu'elles se redressent,

l'angle d'incidence et l'intensité de la lumière augmentent pour celle qui fait face au soleil: elle tend à s'infléchir plus activement; pour l'autre, le contraire se produit; en outre, quand la position parallèle est dépassée, l'éclairement plus intense de la face dorsale, comme nous l'établissons plus loin, contribue à diminuer la courbure initiale. Ces conditions, jointes au déplacement du soleil, expliquent la disparition du décalage matinal; elles expliquent aussi, en intervertissant les rôles des folioles, le décalage de sens inverse observé le soir. Probablement — nous n'avons pas cherché à nous en assurer — les mouvements plus lents de l'axe de la feuille (cf. PANTANELLI, 70, p. 217) contribuent-ils à maintenir l'orientation exacte des folioles pendant la journée, lorsqu'elles ont atteint la limite de leur déplacement; mais d'une façon certaine, le mouvement

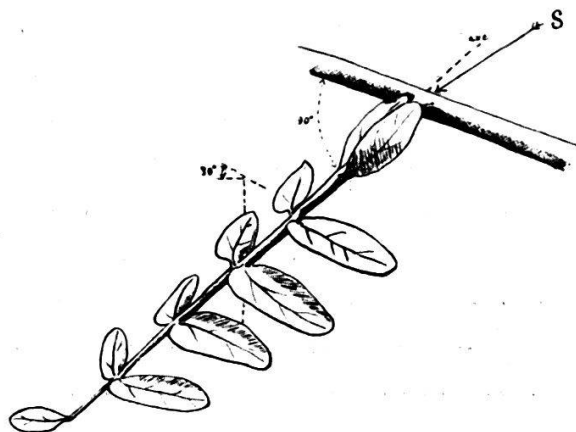


FIG. 2. — Croquis d'un cas typique d'orientation héliotropique des folioles, observé le 29 août 1922, à 9 h. — S, direction du soleil.

d'ensemble de la feuille ne joue pas chez cette espèce le rôle important qu'Ewart lui attribue chez le *Mimosa*.

Et maintenant, considérons le cas d'une feuille, brusquement exposée au soleil, dont l'axe soit parallèle aux rayons; dans ces conditions, les renflements moteurs sont fortement éclairés sur le flanc. On voit alors les folioles pivoter d'un certain angle autour de leur direction initiale dans le plan de la feuille, et disposer leur limbe normalement aux rayons, puis rapidement passer à la position *P*; mais les angles aigus que forment les folioles opposées et l'amplitude de la rotation diminuent de l'extrémité (base ou sommet) de la feuille qui pointe vers le soleil à l'autre: on remarque alors que les paires successives se portent ombre. La *fig. 2* représente un cas

intéressant observé au laboratoire (cf. ch. III). Les folioles de la première paire ont tourné de 90° et sont venues s'appliquer contre l'axe; puis, le soleil étant brusquement masqué par un mur, nous avons vu s'effacer successivement la courbure, puis la torsion des renflements moteurs. D'après OLT-MANNS (69, p. 282), on n'observe jamais sur une feuille placée dans la direction du soleil le rapprochement des folioles par leurs faces supérieures; mais celles-ci se disposent en jalousies, inclinées d'un angle variable suivant l'intensité de la lumière qui les frappe. L'observation que nous venons de rapporter contredit directement cette affirmation.

Les deux modes d'orientation: par courbure, lorsque le renflement moteur est éclairé de face, par torsion, lorsqu'il l'est par le côté, peuvent se combiner à tous les degrés, de telle sorte que le rapprochement des folioles par leurs faces supérieures, caractéristique de la position *P*, peut se faire dans des plans différents. Quand la lumière tombe parallèlement à la nervure principale des folioles, et par suite n'exerce sur elles aucune action directrice, le renflement moteur primaire, éclairé par le côté, peut en se tordant disposer les limbes obliquement par rapport à la direction de la lumière; les conditions d'un mouvement d'orientation sont alors réalisées¹.

L'observation attentive des folioles du *Robinia Pseudacacia* exposées au soleil nous permet donc de confirmer l'opinion des auteurs du premier groupe qui ont étudié cette espèce (cf. HANSRIG, 40, p. 121; BOSE, 12, p. 639). Pourvu que l'éclairement soit continu, *les folioles ont au soleil la position parahéliotropique*. Mais comme les courbures et les torsions exigent un certain temps, l'orientation exacte n'est réalisée que peu à peu, en quelque sorte par tâtonnement.

*

* *

On observe souvent, sur la même feuille (*fig. 3*), des folioles en position *S* ou *V*, tandis que leurs voisines ont la position *P* caractéristique. On remarque alors que leur renflement moteur

¹ PANTANELLI (70, p. 217) admet que la foliole terminale est orientée passivement par l'axe de la feuille. Nous ne nous sommes pas occupée de ses déplacements, plus amples, puisqu'aucune foliole opposée n'y met obstacle; mais nous avons tout lieu de croire qu'elle réagit comme les folioles paires dont elle a la structure, c'est-à-dire, puisqu'elle est dans la prolongation de l'axe, par courbure lorsque celles-là se tordent, et vice-versa.

est à l'ombre. De cette constatation toujours et mainte fois confirmée, on peut conclure que *l'excitation est induite directement dans l'organe moteur*. La réunion dans le même organe des fonctions sensitive et motrice n'étant pas considérée comme générale, en particulier pour ce qui concerne les feuil-



FIG. 3. — Croquis montrant la relation entre les positions des folioles et la répartition de la lumière. S, direction du soleil (21 juillet 1922, à 17 h.)

les (cf. VÖCHTING, 106; ALBRECHT, 1; HABERLANDT, 39, p. 534; SIERP, 94, p. 399; SUESSENGUTH, 101, p. 39; PFEFFER, 74, p. 268), nous avons voulu vérifier cette conclusion par des expériences.

Après ablation du limbe, les mouvements de courbure au moins (il devient difficile d'apprécier une torsion) se poursuivent pendant plusieurs jours. L'éclairement artificiel du limbe seul ou de l'articulation seule confirme ce qu'on observe en plein air. Si l'on place une feuille coupée sur le trajet des rayons d'une lampe à arc, en interceptant la lumière de telle sorte que seuls les renflements moteurs d'une paire de folioles soient éclairés, les folioles de cette paire prennent rapidement la position S' , tandis que les autres conservent les positions intermédiaires entre S et V qu'elles avaient, ou bien se déplacent faiblement dans le même sens que les premières, probablement en raison de l'élévation de la température. L'expérience inverse aboutit au résultat qu'on peut attendre. Si l'on projette sur les renflements moteurs d'une seule paire de folioles l'ombre d'un petit écran, ces folioles restent immobiles, ou presque, tandis que les autres ne tardent pas à prendre la position S' .

Ces expériences n'ont pas été faites avec une précision telle que nous puissions affirmer sans réserve que le limbe n'exerce aucune action directrice sur le renflement moteur; elles prouvent du moins que si une influence de cette nature s'exerce entre les deux organes, elle n'a qu'une importance très secon-

daire. La constance des résultats obtenus, quelles que soient les conditions d'éclairement du limbe, est un fort argument contre l'hypothèse en vertu de laquelle il dirigerait les réactions du renflement moteur. De plus, nous n'avons observé, chez le *Robinia*, aucun signe extérieur d'une conduction longitudinale des excitations d'une paire de folioles à ses voisines, et sur ce point, nous pouvons affirmer avec OLTMANN (69, p. 237) que *les folioles réagissent indépendamment l'une de l'autre* (dans la mesure où elles ne se portent pas ombre et ne se gênent pas l'une l'autre dans leurs mouvements).

Observées en plein air, les folioles de l'*Amorpha californica* et du *Wistaria sinensis* sont entièrement comparables à celles du *Robinia* sous le rapport des rôles du limbe et du renflement moteur; il en est de même, d'après EWART (28, p. 451) des folioles du *Mimosa pudica*.

*

* *

Nous avons vu comment réagissent les folioles dont le côté supérieur ou l'un des flancs est exposé au soleil. Que se passe-t-il si l'on dirige la lumière sur la face inférieure? BONNET (11, p. 99) déjà avait eu la curiosité d'en faire l'essai, mais s'exprime de manière équivoque sur la direction du mouvement observé. PFEFFER (72, p. 63; 73, II p. 554), HANS-GIRG (41, p. 121) et BOSE (12, p. 629) disent avoir obtenu dans ces conditions un mouvement héliotropique positif (donc la position S des folioles). SUESSENGUTH (101, p. 39, 1922) conteste ce résultat, et prétend qu'éclairées par dessous les folioles du *Robinia* se meuvent vers la position S'. D'autre part, PANTANELLI (70, p. 216-217) a remarqué que le retournement à 180° de rameaux horizontaux entraîne une perturbation des mouvements journaliers; les folioles n'atteignent plus les positions extrêmes S et S' « *ma oscillano sempre attorno a una posizione obliqua ligia alla gravità... questa pianta e geonittitropica...*¹ » vale a dire le sue foliole compiono il loro movimento sol quando il lato superiore del rachide foliare guarda lo zenith ». Cette affirmation nous inspirant quelque doute, nous avons jugé utile de la contrôler en même temps que les observations contradictoires que nous venons de rappeler.

En ce qui concerne la position S', PANTANELLI lui-même

¹ Cf. FISCHER (30, 1890).

reconnaît qu'elle n'apparaît qu'au soleil, puisque les folioles conservent à la lumière diffuse « per quanto forte » (l. c. p. 216) la position *V*. Or sur les rameaux retournés, la face supérieure des renflements moteurs ne peut être exposée au soleil; bien plus, si l'éclairement plus fort de la face inférieure a pour conséquence un mouvement vers la position *S*, comme plusieurs auteurs l'affirment, point n'est besoin, semble-t-il, d'expliquer par l'intervention de la pesanteur que les folioles ne puissent plus atteindre la position *S'*. Avant de conclure, PANTANELLI aurait dû faire l'expérience élémentaire que de CANDOLLE déjà (19, p. 848) recommandait aux savants préoccupés des causes du retournement naturel des feuilles: rétablir, pour une feuille retournée, les conditions normales d'éclairement.

Nous avons donc observé en plein air, sur de jeunes robiniers, les mouvements de folioles placées dans les conditions suivantes:

1 ^o	position normale;	éclairage renversé.
2 ^o	» renversée:	» normal rétabli.
3 ^o	» renversée:	» renversé.
4 ^o	» normale:	» double (sur les 2 faces).
5 ^o	» renversée:	» double.

Un écran de carton noir pouvant être disposé de manière à faire ombre sur une paire de folioles, un petit miroir plan pour réfléchir la lumière du soleil, un cercle gradué pour évaluer l'écart entre les folioles opposées suffisent pour ces observations. Les autres paires de folioles de la même feuille jouent alors le rôle de témoins. On doit en outre prendre la précaution d'observer les mouvements à partir d'une position d'équilibre. En retournant un rameau, on détermine en effet un mouvement de sens $V \Rightarrow S$ des folioles précédemment éclairées du côté supérieur; ce mouvement peut prêter à confusion avec une courbure géotropique ou positivement héliotropique. Il faut enfin tenir compte, dans l'interprétation des résultats, des réactions thermonastiques nullement négligeables, de direction $S \Rightarrow S'$, qui peuvent intervenir lorsqu'on modifie l'éclairement de la feuille. Faute de s'entourer de ces précautions, on s'expose à obtenir des résultats contradictoires.

Ces diverses expériences, fréquemment répétées, ont donné des résultats nets que l'on peut résumer comme suit:

1^o Une feuille en position normale est exposée au soleil; l'écran protège une paire de folioles qu'on éclaire par dessous au moyen du miroir. Tout d'abord, un faible mouvement négatif (c'est-à-dire dirigé vers le côté non éclairé) se dessine; mais au cours d'une heure environ, un mouvement positif lui succède, qui peut aboutir à la position *S*. Ce mouvement est tardif, comparé à celui des folioles témoins qui atteignent très tôt la position *P*. Le mouvement négatif qu'on observe tout d'abord est d'autant plus accusé que la position initiale des folioles est plus voisine de *S*. [*Exemple*: 12 juin 1924; position initiale voisine de *V*; une heure après, les folioles observées forment du côté inférieur de l'axe un angle de 85°; les autres, des angles voisins de 50° du côté supérieur.]

2^o Une feuille préalablement retournée est traitée comme dans l'expérience précédente. Comme il était à prévoir, les folioles dont la face inférieure est abritée par l'écran se meuvent rapidement vers le miroir et prennent une position intermédiaire entre *V* et *S'*, normale par rapport aux conditions d'éclairement. Les folioles témoins gardent la position *V*, ou la dépassent vers *S'* (celles-là sont éclairées aussi par réflexion). [*Exemple*: 1^{er} juin 1924; rameau retourné à 11 h., à l'ombre; à 12 h., quelques folioles éclairées latéralement pivotent; les autres ont la position *V*; à 12 h. 30 m., toutes ont dépassé la position *V* vers *S* (mouvement de sommeil ou courbure géotropique); à 13 h. 30 m., on éclaire au moyen du miroir les folioles qui ont gardé leurs positions. En 15 minutes, celles que l'écran abrite prennent la position *S'*; les autres, qui reçoivent de la lumière sur les deux faces, ont repris la position *V*, ou l'ont dépassée vers *S'*.]

3^o On expose au soleil une feuille préalablement retournée, dont les folioles ont des positions comprises entre *V* et *S*. Tout d'abord, on observe un mouvement négatif, d'autant plus accusé que la position initiale est plus voisine de *S*; puis il change de sens et devient fortement positif après un temps variable (donc aboutit à la position *S*). Les folioles témoins qu'un écran protège gardent leur position initiale. Tout se passe respectivement comme dans les conditions 1^o; un nouvel exemple serait superflu.

4^o et 5^o Les folioles témoins, dans les expériences précédentes, nous ont déjà renseignés sur les conséquences de l'éclai-

rage simultané des deux faces de la feuille. Il y a lieu de distinguer deux cas, suivant que la face inférieure (morphologiquement parlant) est moins éclairée (lumière réfléchie; 4°) ou plus éclairée (lumière directe; 5°) que la supérieure. Dans les deux cas, le passage de la lumière diffuse aux nouvelles conditions d'éclairement a pour effet un mouvement vers S' . On obtient rapidement, dans les conditions 4°, la position S' habituelle; le déplacement du soleil ne permet pas d'observer si, après un intervalle de temps suffisant, un mouvement de sens inverse se produirait. Dans les conditions 5°, on obtient au moins la position V , qui parfois même est dépassée vers S' ; mais les folioles dont la face inférieure est exposée au soleil ne tardent pas à souffrir d'un excès de transpiration: le limbe perd sa rigidité et n'est plus un indicateur précis du degré de courbure du pétiole.

Si l'on éclaire non plus simultanément, mais successivement, les deux faces des folioles, les résultats sont différents, suivant qu'on se place dans les conditions 4° ou 5°: 4° Plaçons un miroir sous une feuille exposée au soleil, et dont les folioles ont une position P . Nous observons, au moins pendant un certain temps, un rapprochement plus accentué vers la position S' . [*Exemple*: 15 juin 1924. A 15 h. 15 min., une paire de folioles formaient, au soleil, un angle de 55° du côté supérieur; elles formaient une heure plus tard, éclairées sur les deux faces, un angle de 45°.] Dans quelques cas cependant, nous avons observé ensuite une inversion du mouvement. [Par exemple, des folioles s'écartèrent après une heure au moins jusqu'à former un angle de 155°, leur écartement initial étant de 100°.] 5° Lorsqu'au soleil les folioles d'une feuille retournée ont déjà pris une position orientée voisine de S , plaçons aussi sous la feuille un miroir. Nous obtenons toujours en revanche un mouvement vers S' , et qui peut même dépasser la position V .

De ces observations, les conclusions suivantes se dégagent:

a) *Qu'on éclaire la face supérieure ou la face inférieure du renflement moteur, on obtient en règle générale un mouvement dirigé vers la source, donc positif (fig. 2, 4). Ce mouvement peut être précédé d'un mouvement négatif plus faible lorsque la face inférieure est exposée à la lumière.* Des mesures exactes pourront seules établir s'il s'agit d'un mouvement héliotropique négatif, ou d'une réaction thermonastique, qui aurait dans ce cas même direction. Probablement l'explication

du mouvement observé dans les conditions 4^o doit-elle être cherchée dans l'intervention d'une réaction thermonastique, jointe au fait que la face inférieure est alors la moins éclairée.

Nos observations sur ce point confirment donc celles de PFEFFER, HANSGIRG et BOSE. Ces auteurs ont bien spécifié, en parlant de réactions héliotropiques, que la face supérieure ou la face inférieure de la feuille était seule éclairée. SUESSENGUTH (101, p. 39), qui conteste l'exactitude des observations de PFEFFER, les seules qu'il cite d'ailleurs, dit simplement ceci: « Bei *Robinia* ist eine Umkehrwirkung im oben gegebenen Sinne nicht erkennbar, die höhere Lichtintensität vergrößert vielmehr den Reizeffekt in derselben Richtung, die Blätter gehen nach oben zusammen statt nach abwärts umzukehren. » On remarquera que cette description correspond exactement à celle que nous avons donnée du mouvement obtenu dans les conditions 4^o; et ce sont bien celles dans lesquelles l'auteur doit s'être placé, puisqu'il parle de « höhere Lichtintensität ». SUESSENGUTH oppose donc à tort aux observations exactes de PFEFFER des observations qui ne leur sont pas comparables. De plus, son affirmation est trop générale; le mouvement dont il parle ne s'observe pas toujours, et la position nouvelle des folioles n'est généralement pas définitive.

b) Les folioles se comportent de la manière que nous avons indiquée, quelle que soit l'orientation des feuilles (horizontale, verticale ou oblique); qu'elles aient été retournées peu avant l'expérience ou depuis plus d'un jour, ou qu'elles aient leur position normale. Nous concluons donc, en opposition avec PANTANELLI, que la capacité de réaction héliotropique des folioles du *Robinia* n'est pas modifiée par le retournement des feuilles (fig. 4).



FIG. 4. — Croquis montrant l'orientation héliotropique des folioles sur une feuille retournée. S, direction du soleil. (11 août 1923, le matin).

Les raisons pour lesquelles les folioles de feuilles retournées n'atteignent plus la position S' sont, comme nous le prévoyions, d'abord le fait que la face supérieure ne peut plus être éclairée directement par le soleil; ensuite, qu'un éclairage intense de la face inférieure a pour effet (comme sur la face supérieure dans les conditions normales) une forte courbure positive, c'est-à-dire fait se mouvoir les folioles vers la position S .

Qu'en est-il alors du mouvement nyctinastique, d'après PANTANELLI également modifié par le géotropisme? Lorsque les folioles d'une feuille retournée ont pris au soleil des positions orientées voisines de S (comme P par rapport à S'), qui est alors l'équivalent de la position S' dans les conditions normales, non seulement le soir venu elles conservent leurs positions, mais encore elles dépassent de beaucoup la position S , et s'entre-joignent du côté inférieur (morphologiquement parlant) du rachis foliaire. Au matin, elles s'écartent et prennent des positions intermédiaires entre S et V qu'elles conservent, à la lumière diffuse, ou bien reprennent, au soleil, la position S . L'amplitude du mouvement nyctinastique n'est guère diminuée, si l'on tient compte de la courbure excessive des articulations pendant la nuit, et du fait que l'éclairement est constamment plus intense du côté inférieur que dans les conditions normales. Cette courbure excessive, dont nous avons parlé, et qu'on n'observe pas dans des conditions normales, nous paraît être la seule conséquence du renversement de l'action géotropique.

On constate aisément que le *Wistaria sinensis* se comporte, sous ce rapport, de la même manière que le *Robinia*. Chez ces deux plantes, le retournement n'a donc pas pour conséquence le renversement du mouvement nyctinastique ou des réactions photonastiques, comme c'est le cas, d'après PFEFFER (72, p. 141) et LEPESCHKIN (57, p. 353), chez le *Phaseolus multiflorus*, classé déjà par FISCHER (30) parmi les plantes « géonyctitropiques », et comme ce serait, d'après BOSE (14, II p. 567), la règle toute générale; mais seulement les positions limites du mouvement nyctinastique sont déplacées d'un certain angle par rapport aux limites normales.

c) Il résulte encore de là que si la lumière agit de la même manière sur les deux faces du renflement moteur, puisque le mouvement observé est toujours positif, le côté supérieur réa-

git plus fortement, est plus excitable. On le reconnaît à l'apparition tardive du mouvement positif, lorsque la face inférieure de la feuille est tournée vers la lumière; mais surtout, puisque ce retard pourrait alors s'expliquer comme la conséquence de l'intervention d'une réaction thermonastique opposée, à la différence entre les réactions qu'on observe dans les conditions 4° et 5°. Bien que la réaction thermonastique supposée soit alors la même dans les deux cas, le mouvement est fortement accusé dans la direction $S \Rightarrow S'$, même quand le côté inférieur est le mieux éclairé.

Nous avons vu que les folioles éclairées sur un flanc tournent vers la lumière leur face supérieure. En disant que le côté supérieur de l'articulation est le plus excitable, nous sommes donc en contradiction avec la loi générale des torsions qu'énonce BOSE (14, II p. 403): « An anisotropic organ, when laterally excited by any stimulus, undergoes torsion by which the less excitable side is made to face the stimulus. » Si la loi énoncée s'applique en effet au renflement moteur primaire du *Mimosa pudica* que l'auteur a utilisé pour ses expériences sur les torsions, elle n'en est pas moins l'une de ces généralisations arbitraires, dont les propres observations de l'auteur démontrent par ailleurs l'inexactitude, et que l'on regrette de trouver aussi nombreuses dans une œuvre sous tant de rapports imposante. Nous lisons en effet, dans le même ouvrage, ces deux affirmations, toujours s'agissant du *Mimosa*: « The torsional response under light places the upper surface of the leaf or leaflets at right angles to light » (l. c. p. 402) et: « in *Mimosa* leaflet it is the upper surface of the pulvinule that is more excitable » (l. c. p. 384). Tout commentaire serait superflu. Si l'on a tout lieu de croire que la première partie de la loi énoncée est exacte, la seconde est manifestement erronée.

Et maintenant, dégageons de ces observations¹ une conclusion générale.

¹ En dehors des observations rapportées qui concernent notre sujet, nous avons observé sur les feuilles retournées des courbures et des torsions, ramenant à leur position normale les folioles encore en voie de croissance; dans certains cas même, les folioles s'étant fortement courbées autour du rachis que les renflements moteurs, presque fermés sur eux-mêmes, entouraient comme des anneaux, le mouvement nyctinastique était devenu impossible lorsque la feuille eut repris sa position normale. Enfin, en maintenant des rameaux dans une position anormale, nous avons provoqué, chez les feuilles en pleine croissance, l'apparition de nombreuses folioles supplémentaires, jusqu'à 3 au même niveau.

*

* *

A la question que nous posons au début de ce chapitre, nous répondons par l'affirmative: *les folioles du Robinia Pseud-acacia, au soleil, ont une orientation héliotropique caractérisée.* Nous ne pouvons donc souscrire à ce qu'en dit JOST (45, II p. 371): « Es soll aber nicht unerwähnt bleiben, dass manchmal diese Profilstellung (*P*) im Freien nicht die Beziehungen zum Licht aufweist, die sie als phototropische Reaktion haben müsste, so dass wir vermuten, die Profilstellung von *Robinia* sei vielleicht von der Lichtrichtung ganz unabhängig und nur die Folge einer zu hohen Temperatur oder einer zu hohen Lichtintensität. » Tout au contraire, nous affirmons que *les folioles du Robinia réagissent à la lumière directe du soleil par un mouvement héliotropique positif, quelle que soit la face éclairée* (sous réserve des cas où la lumière est intermittente ou trop faible). En ce sens, la position des folioles en plein air dépend incontestablement de la direction de la lumière; et s'il est légitime de supposer que l'augmentation générale de l'intensité lumineuse et l'élévation de la température modifient aussi cette position, on doit cependant reconnaître que l'action dissymétrique des rayons solaires l'emporte de beaucoup sur elles.

Si la direction des mouvements que provoque un excitant dirigé est un critérium suffisant de leur nature tropistique, --- plusieurs auteurs n'en connaissent pas d'autre --- nous sommes donc fondés à considérer les mouvements étudiés, chez le *Robinia*, comme de nature héliotropique.

Mais on admet en général que la capacité que possède un organe végétal de réagir par une orientation caractéristique à une excitation dirigée est liée à une sensibilité spéciale, en vertu de laquelle l'organe se déplace jusqu'à ce qu'il soit en équilibre avec l'excitant, c'est-à-dire aussi, puisque ces réactions sont réputées utiles, jusqu'à ce qu'il soit vis-à-vis de lui dans des conditions plus favorables. Telle la « Plagiophototropie » dont OLTMANN (69, pp. 231, 257) doue les folioles du *Robinia*. PFEFFER, de même, le donne à entendre dans plusieurs passages: « L'augmentation de l'éclairement unilatéral fait passer les folioles *diatropes* de *Robinia*, etc., à une position *parallélophototrope* » (73, II p. 546), ou encore: « Chez beaucoup de feuilles photométriques, l'augmentation de l'intensité lumineuse (à la lumière directe du soleil) détermine une élé-

vation, un abaissement ou une rotation, de telle sorte que les rayons, au lieu d'être perpendiculaires à la face supérieure de la feuille *comme dans des conditions d'éclairement favorables*, font un angle plus ou moins aigu avec elle. Ce fait s'observe très bien chez les feuilles pennées du *Robinia Pseudacacia* » (l. c. p. 685).

La torsion qu'on observe lorsque l'articulation est éclairée par le côté, et qui aboutit à placer la face supérieure du limbe normalement à la lumière, paraît être une manifestation par excellence du diatropisme. Cependant deux arguments peuvent être avancés contre l'existence de cette propriété. Celui d'abord que ROYER déjà opposait à RATCHINSKY pour réfuter sa théorie en vertu de laquelle les folioles s'incurveraient vers la lumière: « Ainsi, quand une feuille d'Acacia rose (*Robinia hispida*) reçoit latéralement les rayons du soleil levant, tous les pétiolules se redressent, ceux d'un rang en regardant le soleil, ceux de l'autre en lui tournant le dos » (82, p. 372). C'est le décalage matinal que nous avons signalé. Tout autre est le comportement (cf. JOST, 45, II p. 306) des feuilles qui, insérées l'une sur le côté éclairé d'une tige, l'autre sur le côté opposé, croissent de telle sorte que leur face supérieure soit tournée vers la lumière, l'une en devenant convexe du côté supérieur, l'autre en devenant concave du même côté. On objectera que nous parlons de phénomènes différents; c'est exact, mais alors on a tort de parler dans les deux cas de diatropisme. On objectera d'autre part que, dans les conditions auxquelles nous faisons allusion, l'intensité lumineuse est déjà trop élevée, que de diatropes les folioles sont devenues parallélotropes. Mais alors, pourquoi la même intensité lumineuse lorsqu'elle agit sur le flanc de l'articulation produit-elle une torsion qui expose la foliole normalement aux rayons? Pourquoi les folioles quittent-elles, dans ces conditions défavorables, cette autre « Profilstellung » qui laisse glisser la lumière intense à leur surface, pour se placer normalement à cette lumière, et rectifier ensuite par une courbure leur orientation défectueuse?

Le second argument est fourni par le mode de réaction des folioles éclairées par dessous. Parlant du mouvement phototropique positif qu'on obtient en éclairant la face inférieure d'une feuille plagiohéliotropique dorsiventrale, PFEFFER dit ceci: « On peut ici employer l'expression de mouvement de

direction positif, mais on ne doit pas oublier que la réaction phototropique a pour but la position plagiophototrope normale et qu'elle se poursuit jusqu'à ce que cette orientation soit atteinte » (73, II p. 554). Réservant le cas des feuilles qui croissent encore, nous avons vu que, chez le *Robinia* (ou l'*Amorpha*, ou le *Wistaria*), le mouvement des folioles éclairées par dessous seulement se poursuit parfois jusqu'à la position parallèle à la lumière, mais ne la dépasse pas, de telle sorte que leur face supérieure n'est pas ramenée à la lumière; c'est aussi ce qu'on observe sur les feuilles retournées qui ont atteint leur plein développement.

On peut enfin invoquer contre l'existence d'un diatropisme ou d'un plagiotropisme le fait que les mouvements dépendent en première ligne, sinon exclusivement, des conditions d'éclairement du renflement moteur; c'est le cas chez le *Robinia*, et d'après la bibliographie le cas général pour ce qui concerne les feuilles articulées (cf. DUTROCHET, 26, p. 499; KRABBE, 50, p. 256; MACFARLANE, 59, p. 145; OLTMANNS, 69, p. 234; EWART, 28, p. 451). Il est évident que des mouvements qui dépendent de la manière dont l'articulation est éclairée ne placent pas toujours le limbe dans des conditions d'éclairement favorables.

On a beaucoup discuté, et on discute encore¹ sur l'existence du diatropisme (ou héliotropisme transversal) des feuilles « euphotométriques » dont les réactions ne s'expliquent pourtant pas aisément en dehors de cette hypothèse. Mais, dans le cas des feuilles articulées, les mots de diatropisme, plagiotropisme, parallélotropisme recouvrent-ils autre chose que la pure et simple description des mouvements? Nous ne le croyons pas; aussi leur refusons-nous la valeur d'une explication. Cette explication, c'est dans la structure même de l'articulation qu'il convient de la chercher. Pour expliquer les divers degrés de courbure, il suffit d'admettre que l'action exercée par la lumière varie avec son intensité, ce que l'on peut vérifier expérimentalement. Quant aux torsions, la question est plus difficile à résoudre; et comme nous n'en avons pas fait d'étude spéciale, nous nous bornerons au rappel de quelques opinions.

SCHWENDENER (90, 1897) ne voit pas d'objection théorique à l'idée qu'une torsion puisse résulter d'une modification

¹ Pour la bibliographie et sa discussion cf. SIERP, 96, 1915.

de la turgescence (l. c. p. 256) : pour l'expliquer, il suffit en effet de supposer une certaine structure de l'organe qui en détruit la symétrie apparente. Une démonstration directe des propriétés structurales des pétioles, liées à leur capacité de se tordre, et par conséquent d'orienter les feuilles, est fournie par les expériences de ZAEPFEL (117, p. 119).

Lorsqu'on fend longitudinalement un pétiole en deux parties (supérieure et inférieure), et qu'on les plonge dans l'eau, toutes deux se courbent vers l'extérieur, mais l'inférieure plus activement. Si le pétiole est fendu en deux moitiés symétriques, gauche et droite, les deux s'écartent et deviennent concaves vers l'extérieur, mais en même temps se tordent : « On voit alors les deux moitiés du limbe, entraînées par les deux moitiés du pétiole, s'écarter et pivoter. Leurs faces supérieures s'orientent respectivement vers l'extérieur, leurs faces inférieures se disposent au contraire l'une vers l'autre. » Enfin, si l'on lie à son symétrique resté dans l'air un demi-pétiole gorgé d'eau « l'ensemble se courbe et se gauchit sous l'action du demi-pétiole plus riche en eau ». La structure des pétioles et les déplacements de l'eau dans ces organes rendraient compte du mécanisme de l'orientation. Il ne nous appartient pas de discuter cette théorie. Nous remarquerons seulement que la torsion provoquée par la lumière est dirigée vers le côté du pétiole qui devient le moins turgescent, et non comme l'auteur le pense du côté le plus riche en eau.

BOSCH (14, II p. 397) cherche aussi à expliquer les torsions par la structure des renflements moteurs ; mais son modèle, « an artificial pulvinus consisting of a compound strip, the upper half of which is ebonite and lower half the more contractile stretched India rubber » ne saurait nous satisfaire, puisque le sens de la torsion que produit un éclairage latéral dépend ici de la place occupée par la substance qui subit le plus fort retrait (la demi-articulation la plus excitable), et qu'en réalité — les propres observations de l'auteur en font foi — ce n'est pas la position relative des moitiés inégalement excitables de l'articulation qui détermine le sens des torsions héliotropiques. Chez le *Mimosa*, en effet, le renflement moteur principal, dont la moitié inférieure est la plus excitable, et celui de la foliole, dont la moitié supérieure est la plus excitable, orientent l'un et l'autre la face supérieure de l'organe vers

la lumière. C'est là le cas normal, le fait général qui est à la base de la notion de diaphototropisme.

Il semble donc qu'on doive chercher l'explication des torsions héliotropiques dans la structure dissymétrique et les propriétés communes à *tous* les renflements moteurs.

CHAPITRE III

Expériences préliminaires.

On se souvient que si plusieurs auteurs contestent aux mouvements étudiés le caractère de mouvements d'orientation, c'est en raison de l'analogie qu'ils présentent avec ceux qu'un brusque échauffement détermine. D'autre part, pendant les jours chauds, on observe souvent, à l'ombre, des positions des folioles intermédiaires entre les positions *V* et *S'*. Dans quelle mesure la chaleur intervient-elle, à côté de la lumière, dans les mouvements étudiés? La partie expérimentale de ce travail est consacrée à l'examen de cette question.

Technique.

*Matériel*¹. — Les observations ont été faites exclusivement sur six jeunes robiniers provenant d'un semis et cultivés dans des caisses transportables. En 1922, les arbustes étaient placés sur une terrasse attenante au laboratoire, où ils étaient exposés de 8 h. à 17 h. au soleil, et à la forte reverbération de murs blanchis et de toits de verre. Dès le printemps 1923, ils ont été transportés au jardin botanique. A défaut d'une serre, ou d'un local pouvant en tenir lieu, il n'y avait d'autre ressource, pour uniformiser les dispositions des feuilles (« Stimmung »), variables d'un jour à l'autre comme les conditions météorologiques, que d'introduire dans le laboratoire, la veille, au soir, les objets qui devaient être observés le lendemain. Le matin, on trouvait les folioles dans des positions intermédiaires entre *S* et *V*, qu'elles conservaient si la température ne s'élevait pas de bonne heure au delà de 25° C. La périodicité journalière est donc particulièrement fugace chez le *Robinia* (cf. JOST, 44, p. 383). Si variable qu'ait été le sort antérieur des feuilles observées, ce n'est pas le seul facteur dont dépende la variabilité des observations, puisque des divergences assez fortes apparaissent dans les réactions des folioles d'une même feuille, ou même d'une paire.

¹ Les indications techniques générales données au début de ce chapitre sont valables, sauf réserve expresse, pour l'ensemble des expériences.

Nous avons procédé par observations individuelles, afin d'obtenir dans chaque cas un diagramme du mouvement qui permit de l'analyser. Manquant d'appareils enregistreurs et régulateurs, nous n'avons pu augmenter le nombre des observations à proportion de la variabilité du matériel; pour la même raison, nous n'avons pas fait usage de témoins.

Méthode des feuilles coupées. — Une série excepté, toutes les observations ont été faites sur des feuilles coupées. Il convient de justifier l'emploi de ce procédé dont les avantages sont évidents. On l'a adopté fréquemment, soit dans l'étude des mouvements des feuilles et des pièces florales (cf. 11, 26, 72, 44, 49, 12, 14), soit dans les recherches sur les fonctions nutritives (cf. 10, et aussi FRIEDEL J.: L'assimilation chlorophyllienne aux basses pressions, thèse, Paris, 1902; recherches faites en particulier sur le *Robinia Pseudacacia*). La vitalité d'une feuille n'est pas immédiatement atteinte lorsqu'on la détache de la plante, et si l'on prend soin de faire sous l'eau une section franche, l'absorption suit un certain temps encore son cours normal.

Lorsqu'il s'agit d'étudier sur des feuilles coupées des mouvements, on peut à juste titre objecter qu'une excitation traumatique peut alors interférer avec l'excitation dont on se propose de déterminer l'effet. Mais GOEBEL (36, p. 76), qui s'est occupé plus spécialement des excitations consécutives à des blessures, a constaté que le *Robinia Pseudacacia* y est relativement peu sensible. On évite d'ailleurs l'interférence des réactions en donnant à la feuille un temps de repos suffisant avant de l'utiliser. En règle générale, les feuilles n'ont été mises en observation que le lendemain du sectionnement.

Au point de vue de leur capacité de réaction, les feuilles coupées se comportent comme les feuilles normales, avec une sensibilité quelque peu atténuée; mais l'état antérieur ne se rétablit plus après une irritation violente. Aussi n'avons-nous pas employé la même feuille pour deux observations. L'irritabilité aux chocs persiste deux ou trois jours; c'est un indicateur utile de l'état physiologique des feuilles un certain temps avant, et immédiatement après une expérience.

Les feuilles ont été choisies d'après leur couleur et leur taille, indices approximatifs de leur âge, le robinier offrant cet avantage de pousser de nouvelles feuilles pendant toute la saison.

Disposition des feuilles pour les expériences. — La feuille coupée, le pétiole était passé à travers un bouchon fermant un petit bocal de verre rempli d'eau; un tampon d'ouate permet-

taut de maintenir le pétiole vertical sans le comprimer. Les feuilles étant observées dans la position verticale, l'action géotropique s'exerçait ainsi toujours de la même manière, et également, sur le côté supérieur et sur le côté inférieur des articulations des folioles. En outre, les folioles se déplaçant horizontalement, l'influence perturbatrice de leur poids, constatée dans quelques essais préliminaires, ne pouvait pas influencer sur l'amplitude des mouvements observés.

Mesure des réactions. — Le but que nous nous proposons nous engageait à rechercher une méthode commode pouvant être utilisée dans des conditions variées, plutôt que d'une précision disproportionnée à la variabilité d'un matériel d'observation peu homogène. Nous mesurons donc les réactions non pas à la courbure de l'articulation, qui en serait la mesure exacte, mais comme on le fait habituellement, au mouvement angulaire qu'exécute la foliole observée autour du pétiole principal pris comme axe. Le limbe mince, de forme plane et régulière, en moyenne d'une longueur de 3-4 cm., a les qualités requises d'un indicateur pour le repérage des positions sur un cercle gradué. Il ne lui manque que la parfaite rigidité. Les mesures d'angles se faisaient au moyen de disques de verre gradués. La graduation, faite à l'encre de Chine sur une feuille de celluloïde, était collée sur le bord du disque au moyen d'une solution de celluloïde dans l'acétate d'amyle. L'objet était transparent, ne déformait pas les images, et permettait de repérer aisément les positions des folioles, même dans une demi-obscurité (la graduation était alors prolongée sur un anneau de bristol). Les divisions de 10° étaient menées jusqu'au centre; la pointe d'une foliole de dimensions moyennes se déplaçait le long des subdivisions. Celles-ci étaient de $2,5^\circ$, d'où une approximation de $1,25^\circ$ pour la valeur angulaire déterminée, dans les conditions les plus favorables (nervure médiane de la foliole rectiligne). Avant chaque expérience le disque était placé sur un support normalement au rachis de la feuille, dont la section coïncidait avec le centre de la graduation (l'extrémité supérieure de la feuille était toujours supprimée).

La graduation était faite de 0° - 90° dans chaque quadrant, et la ligne 90° - 90° était placée aussi bien que possible dans le plan de symétrie de la feuille. *Pour caractériser la position d'une foliole, nous avons choisi l'angle C, complémentaire de celui que fait la direction de la foliole avec le plan de symétrie de la feuille, et le comptons positivement (sens $V \Rightarrow S'$) et négativement (sens $V \Rightarrow S$) à partir de la ligne 0° - 0° (position V).*

Chaque foliole, avons-nous dit, réagit indépendamment de

ses voisines. En réalité, les folioles d'une paire peuvent agir directement l'une sur l'autre, soit en se portant ombre, soit en se gênant l'une l'autre dans leurs mouvements, soit en modifiant la quantité d'eau disponible; on ne sait pas d'ailleurs quelle perturbation la suppression de l'une pourrait introduire, sans qu'on s'en doute, dans les mouvements de l'autre. Il était donc tout indiqué de conserver au moins une paire de folioles.

Le repérage des positions des deux folioles à intervalles de 5 minutes (plus rarement de 10) a donné de bons résultats, et permis d'obtenir un diagramme suffisamment précis des mouvements. Chaque tableau numérique ou graphique représentant une réaction individuelle est donc la moyenne (C), quelquefois la somme (2 C), des résultats fournis par l'observation simultanée des deux folioles d'une paire. Quelques essais ont montré que l'avantage d'obtenir une moyenne de quatre nombres en observant deux paires de folioles simultanément est largement compensé par la difficulté des lectures que cela entraîne; aussi avons-nous généralement renoncé à le faire.

Résumé des observations.

Dans une première série d'observations, nous avons suivi d'une manière continue les mouvements des folioles et les fluctuations d'un rayonnement complet auxquelles elles étaient exposées.

Orienté vers l'est, le laboratoire ne permettait d'utiliser le soleil lui-même que pendant deux heures (de 8 h. à 10 h.). Un robinier était disposé près d'une large fenêtre ouverte, et des écrans disposés tout autour pour éviter les courants d'air violents.

Pour suivre les fluctuations du rayonnement, nous avons adopté la méthode thermo-électrique. Le corps absorbant était constitué par une mince plaque de cuivre, recouverte sur ses deux faces de noir de fumée, qui prenait en 30 sec. environ la température stationnaire correspondant à une intensité donnée du rayonnement. Un couple fer-constantan était soudé à la plaque; des fils de cuivre le reliaient, par l'intermédiaire de godets à Hg dans un bain de glace, à un galvanomètre à miroir, monté en shunt sur une faible résistance. On pouvait suivre continuellement les oscillations du galvanomètre en observant, selon la méthode habituelle, le déplacement d'un index lumineux sur une échelle translucide. Dans ces conditions, une

différence de température de 1° C entre les godets et la plaque correspondait à une déviation de 0,5 cm., l'étalonnement étant fait de manière sommaire, en plaçant la plaque dans une atmosphère chauffée au bain-marie, à diverses températures.

La place occupée par les appareils n'étant disponible que l'espace de deux mois, l'installation fut faite rapidement; de plus, le local se prêtait mal à des observations de ce genre: trépidations, courants d'air, instabilité de la température, tout concourait à amplifier les causes d'erreur contre lesquelles nous n'avions pu prendre des précautions suffisantes. L'approximation grossière de ces mesures n'autorise donc pas à tenir pour comparables, d'une expérience à l'autre, la température de la plaque absorbante et l'amplitude de ses fluctuations. Ces observations n'en fournissent pas moins des renseignements intéressants sur la rapidité avec laquelle ces fluctuations, dont elles indiquent au moins le sens, influent sur la position des folioles.

La saison (été 1922) ayant été avare de belles journées, l'observation au soleil n'a été répétée que 15 fois, et 7 fois seulement par un temps clair et chaud. En revanche, nous avons étudié de la même manière, sur des feuilles coupées, l'action du rayonnement d'une forte lampe à arc (30 amp.), utilisée sans lentilles, et à réglage automatique. L'intensité était modifiée en déplaçant la feuille et le dispositif thermo-électrique, disposés symétriquement sur un banc d'optique (19 observations).

*

* *

Qu'il s'agisse de l'une ou de l'autre série d'observations (fig. 5 à 8), la concordance entre les fluctuations du rayonnement et les déplacements des folioles qui y sont exposées est remarquable. Si la première courbe (rayonnement) compte plusieurs maxima et minima nettement séparés, on en compte autant dans la seconde (réaction), mais de moins en moins distincts à mesure que l'expérience se prolonge. Par rapport à ceux de la première courbe, les maxima et minima de la courbe de réaction sont fortement décalés, car le mouvement imprimé aux folioles exige du temps pour s'accomplir; mais les deux courbes s'infléchissent en même temps, ou presque. Quand les fluctuations du rayonnement sont trop rapides, elles se traduisent seulement par un ralentissement ou une accélération transitoire du mouvement. Toute augmentation d'intensité du

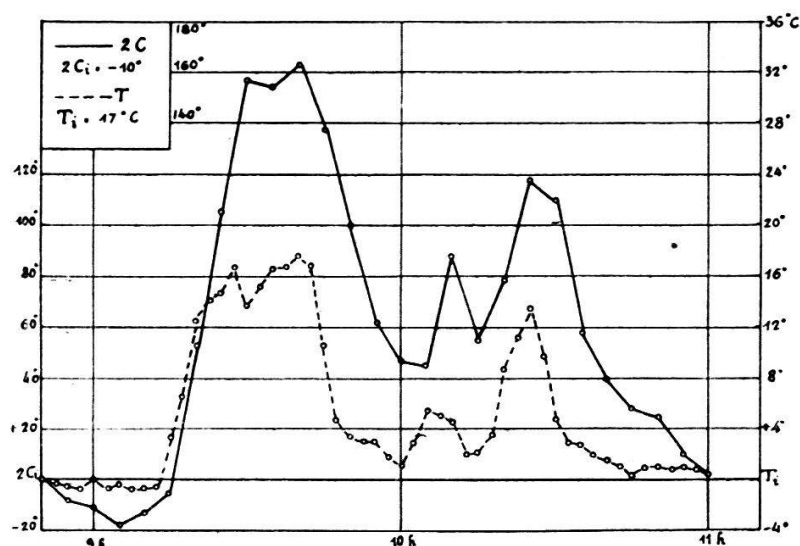


FIG. 5. — (29 août 1922, cf. fig. 1a).

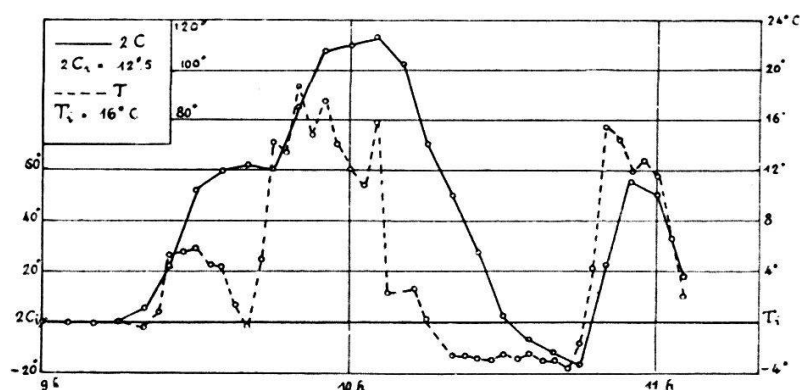


FIG. 6. — (5 septembre 1922, cf. fig. 1b).

Fig. 5-6. — Exposition au soleil. T , variation de température indiquée par le dispositif thermo-électrique. $2C$, variation du supplément de l'écart angulaire des folioles en fonction du temps.

rayonnement imprime aux folioles un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$ (donc de réveil), toute diminution, un mouvement de direction opposée. Le mouvement est continu dans les deux sens; la position V n'apparaît pas comme une limite entre deux phases distinctes du mouvement. Au soleil, la position V a été dépassée 9 fois sur 15. Le passage d'un nuage suffit pour déclencher un mouvement de direction $S' \Rightarrow S$; si la disparition du soleil se prolonge, la position V est dépassée, et le mouvement aboutit souvent à une position plus voisine de S que la position initiale (changement de disposition).

Ce que nous avons dit s'applique aussi aux mouvements des folioles éclairées par l'arc électrique (fig. 7 et 8). Mais les feuilles coupées sont un matériel plus variable; en outre,

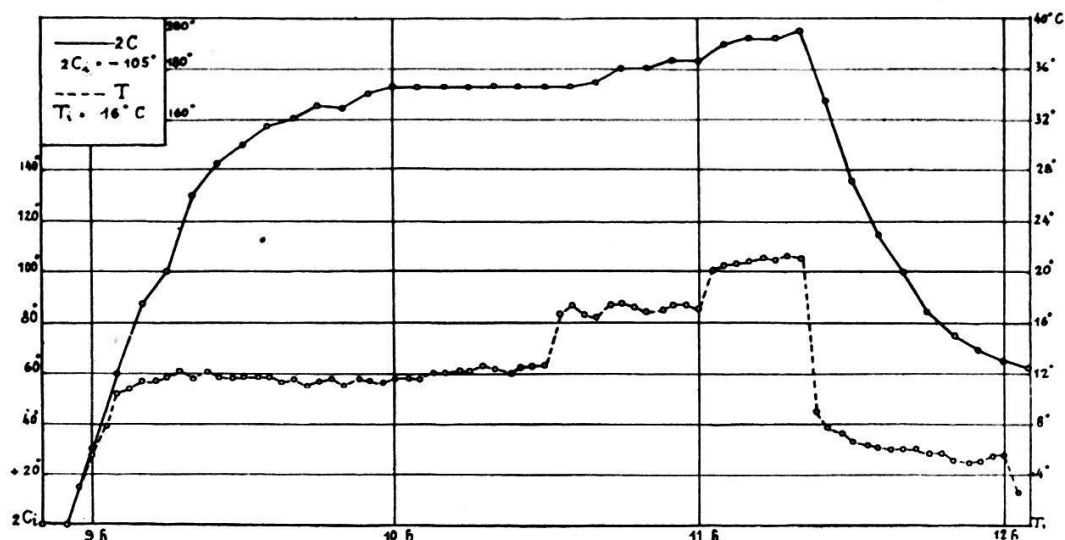


FIG. 7. — (22 août 1922).

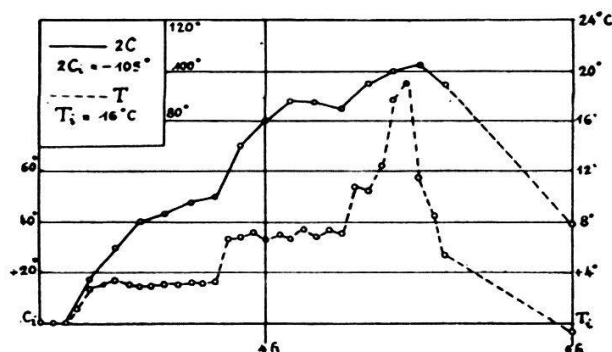


FIG. 8. — (5 septembre 1922).

Fig. 7-8. — Exposition à la lumière de l'arc électrique. T , $2C$, cf. fig. 5-6.

l'échauffement excessif au voisinage de l'arc est un obstacle dans les expériences prolongées. La réaction est en moyenne plus lente à se manifester que chez des feuilles encore attachées à la plante, au soleil; mais elle était visible, dans la plupart des cas, 5 minutes après l'allumage, et toujours dès le premier quart d'heure. Lorsqu'on maintient assez longtemps un état stationnaire (*fig. 7*), les folioles prennent sans oscillations une position d'équilibre. La vitesse du mouvement provoqué par la cessation de cet état varie avec celui-ci et sa durée; en général, la capacité de réagir est diminuée, à première vue en raison d'une baisse excessive de la turgescence que le retour à des conditions plus favorables ne peut immédiatement réparer.

La position V a été dépassée vers S' dans 12 cas sur 19, après une excitation, ou plusieurs excitations consécutives; le

rayonnement de l'arc réussit donc à provoquer le sommeil diurne aussi bien que celui du soleil. On remarque aussi que le mouvement de direction $S' \Rightarrow S$, provoqué à l'extinction, est plus rapide quand on éloigne la feuille de la lampe: l'effet des radiations calorifiques apparaît ainsi non négligeable.

Nous concluons de ces observations que *les folioles du Robinia Pseudacacia exposées à un rayonnement complet direct sont capables de réagir par un changement de position à toute variation importante de ce rayonnement*, et sur ce point encore nous confirmons l'affirmation d'OLTMANN (69, p. 238) qui disait d'elles: « Jede Veränderung der Lichtintensität beantworten sie mit einer Veränderung der Stellung ihrer Spreite. »

*
* *
*

En plaçant sous des feuilles un récipient contenant de l'eau chaude, ou une résistance électrique, on voit les folioles exécuter un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$, souvent de grande amplitude et qui, comme BONNET (11, p. 99) l'avait déjà observé, peut se produire même le soir, en opposition avec le mouvement nyctinastique. Les mouvements thermonastiques de feuilles normales ainsi constatés, nous avons expérimenté exclusivement sur des feuilles coupées, dont une ou deux paires de folioles étaient conservées, suivant que l'observation se faisait à l'obscurité ou à la lumière.

Dans le premier cas, la feuille était placée dans un bocal cylindrique, dont l'un des disques gradués décrits formait le couvercle; il était lui-même disposé dans un récipient à parois thermiquement isolantes qui contenait un bain d'eau, dont la température était élevée au moyen d'un bouilleur, ou par circulation d'eau chaude. Pour repérer les positions des folioles, une forte lampe $1\frac{1}{2}$ watt placée au-dessus du bocal était allumée un instant.

Les observations parallèles, à la lumière, se faisaient près d'une fenêtre, à l'est. La feuille était disposée sur le fond surélevé d'une cloche de verre à double paroi, renversée, et chauffée par circulation d'eau. Les positions des folioles étaient repérées au moyen d'un disque gradué posé sur la plaque de verre qui servait de couvercle. Une buée ternissant le verre dès que la température s'élevait à un certain niveau, nous avons travaillé en espace déshydraté par CaCl_2 anhydre. Quel-

ques expériences de contrôle ont été faites en remplissant d'eau l'espace où était placée la feuille.

*
* *

Comme dans les observations précédemment décrites, la concordance entre le mouvement des folioles et la variation de température qu'on provoque est très satisfaisante (fig. 9-12).

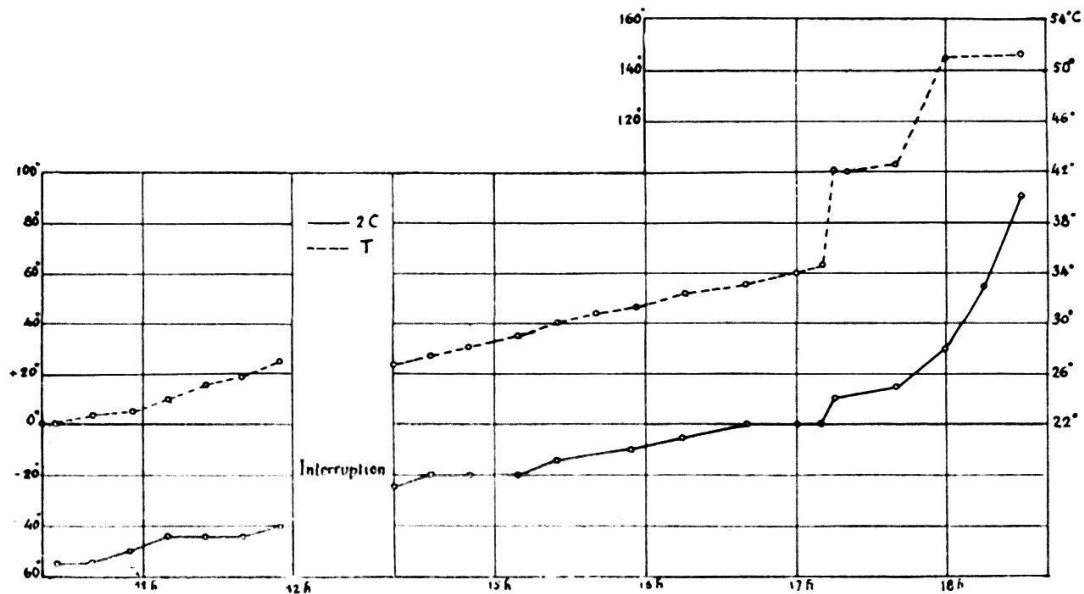


FIG. 9. — (28 juin 1922).

A l'obscurité. T, variation de la température ambiante. 2 C, variation du $\frac{1}{2}$ supplément de l'écart angulaire des folioles, en fonction du temps.

Une élévation de température détermine un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$, et vice versa. Ce mouvement est uniforme si la vitesse de variation de la température est constante et faible; tout changement de cette vitesse se traduit par une inflexion correspondante de la courbe de réaction, immédiate, ou, le plus souvent, retardée. Le retard est le plus considérable lorsqu'on refroidit brusquement après une forte élévation de la température; la réaction est alors non seulement tardive, mais beaucoup plus lente que le mouvement de sens inverse auquel elle succède. La cause en est visiblement la même qu'après exposition prolongée à la lumière de l'arc: une perte de turgescence excessive, manifestée par un fléchissement des folioles, que le retour à des conditions normales ne répare que lentement.

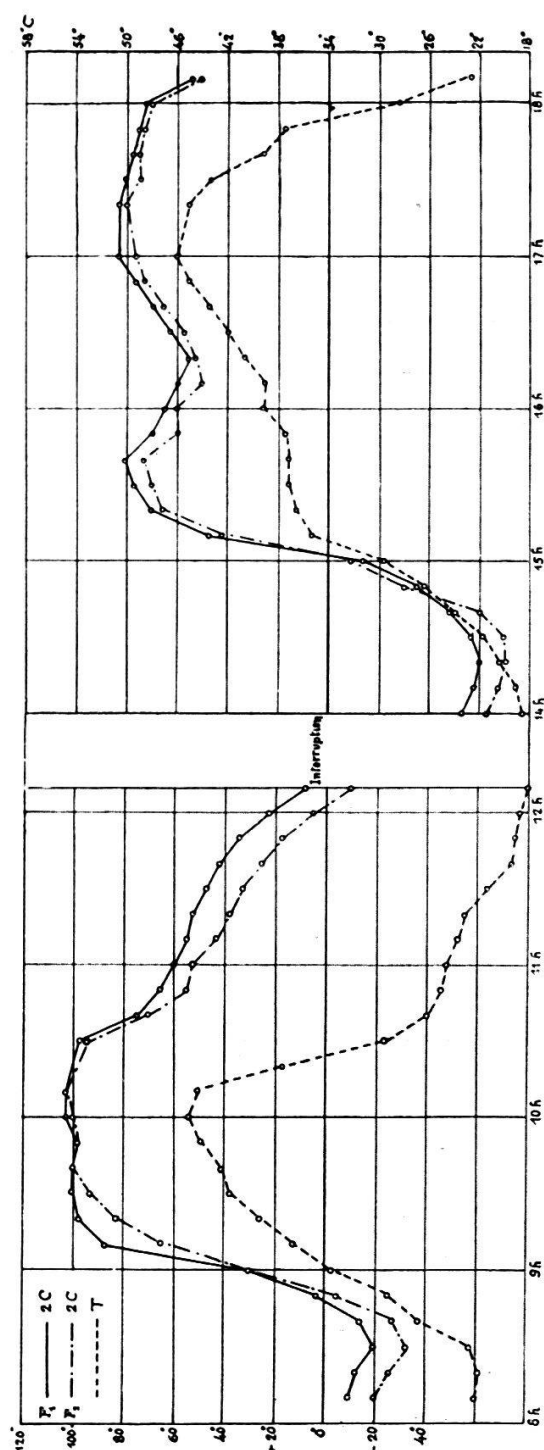


FIG. 10. — (9 août 1922).

A la lumière diffuse. T, 2 C, cf. fig. 9. Observation simultanée de deux paires de folioles.

Deux paires de folioles observées simultanément ont des mouvements concordants, bien que souvent inégaux en amplitude. Le parallélisme est parfois réalisé jusqu'en de faibles oscillations, auxquelles ne correspondent pas des oscillations du même ordre de la température (en particulier esquisse d'un mouvement de direction $S' \Rightarrow S$ précédant la réaction normale), mais dont ces observations sommaires ne permettent pas de rechercher l'origine.

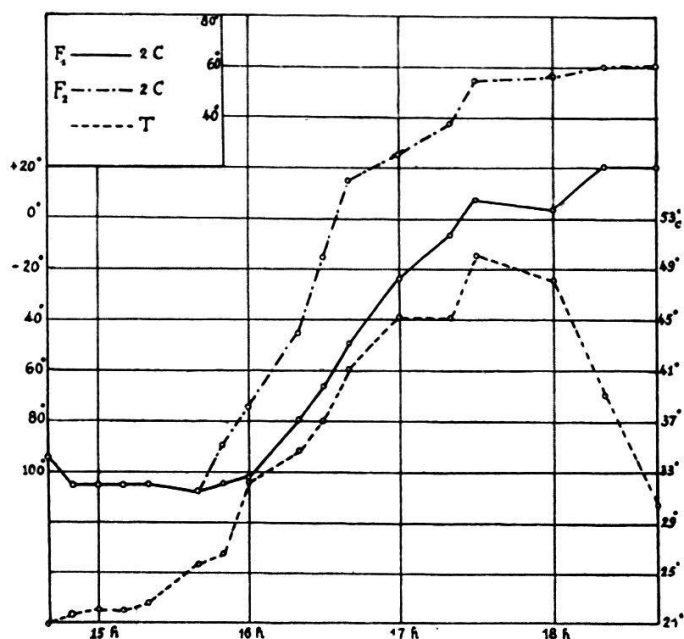


FIG. 11. — (7 août 1922).

A l'obscurité. Observation simultanée de deux paires de folioles.

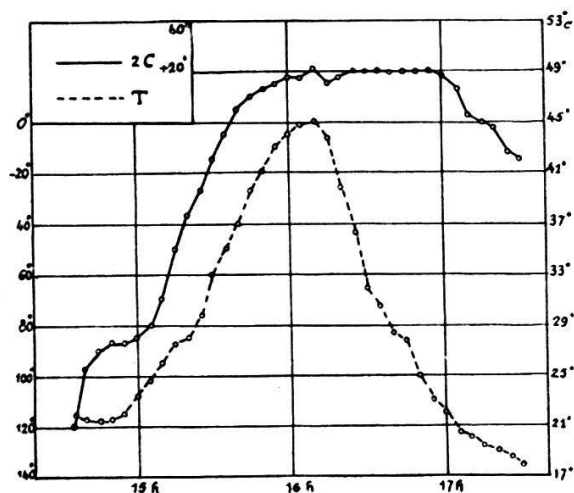


FIG. 12. — (20 septembre 1922).

A la lumière diffuse, feuille submergée. T, 2 C, cf. fig. 9.

L'expérience se faisait en général pendant une demi-journée; mais le mouvement des folioles peut être un jour durant l'expression fidèle de la variation de la température ambiante (fig. 10).

Si maintenant nous comparons ces observations sous le rapport de la fréquence des cas où la position V a été dépassée, nous trouvons qu'elle l'a été seulement dans 5 cas sur 20 à l'obscurité (chaque paire de folioles comptant pour 1 cas), mais parfois de beaucoup ($C = +30^\circ$, $+60^\circ$), tandis qu'à la lumière diffuse la proportion est de 19 cas sur 25. La lumière diffuse favorise donc l'apparition du sommeil diurne. Est-ce à dire que les réactions thermonastiques soient alors plus fortes qu'à l'obscurité?

Il faut d'abord tenir compte du fait qu'en raison même du dispositif, nous ne pouvions provoquer à la lumière diffuse que des variations relativement rapides de la température ($2-4^\circ\text{C}/10\text{ min.}$), et c'est précisément dans les cas où la vitesse de variation de la température, faible généralement, atteignait cette grandeur (env. $2^\circ\text{C}/10\text{ min.}$) que la position V a été dépassée à l'obscurité. Considérons le rapport de l'amplitude du mouvement à la variation correspondante de la température, dans tous les cas où les courbes peuvent être décomposées en

tronçons bien délimités; ce rapport mesure approximativement la capacité de réaction thermonastique. Très voisin, le plus souvent, pour deux paires de folioles de la même feuille, il peut cependant diverger, même dans ce cas, de 20 %; aussi varie-t-il fortement d'une observation à l'autre, puisque le traitement antérieur, la température initiale et la vitesse de variation de la température sont alors différents. Comme il ne paraît pas lié systématiquement à l'une ou l'autre de ces variables, admettons (ce que des expériences ultérieures confirment) que l'amplitude de la réaction dépend en première ligne de l'étendue de la variation de température. Le rapport étudié oscille entre des valeurs du même ordre de grandeur dans les deux séries d'observations. Sa valeur moyenne est de $3,3^\circ \text{ d'angle}/^\circ\text{C} \pm 0,6$ pour les 11 feuilles traitées à l'obscurité, et de $2,5 \pm 0,4$, pour les 10 feuilles traitées à la lumière. Cette différence fût-elle significative, il en faudrait conclure que les réactions thermonastiques sont plus fortes à l'obscurité, bien que le sommeil diurne s'observe alors moins fréquemment. L'apparente contradiction s'explique, dès que l'on tient compte des positions initiale des folioles. Ci moyen est de -45° à l'obscurité et de -20° à la lumière, et si, à la lumière, l'élévation de la température n'a pas toujours déplacé les folioles jusqu'au delà de la initiales des folioles. Ci moyen est de -45° à l'obscurité et de voit par l'exemple suivant:

	Ci	Variation de T	T finale	Cf	Var. de C Var. de T
1 ^{re} paire de folioles	$\begin{cases} -52,5^\circ \\ -62,5^\circ \end{cases}$	+ 21° C	44,5° C	$\begin{cases} -12,5^\circ \\ -32,5^\circ \end{cases}$	4,5
2 ^e " " "	$\begin{cases} -10,0^\circ \\ -15,0^\circ \end{cases}$	+ 23° C	45,0° C	$\begin{cases} +102,5^\circ \\ +100,0^\circ \end{cases}$	5,5

De là nous concluons que *la capacité de réaction thermonastique est la même à l'obscurité et à la lumière diffuse.*

KOSANIN (49, p. 23) trouve: « dass die Blätter von *Robinia* im Dunkel durch die Temperatur von 30° - 35° nur in horizontaler Tagesstellung erhalten werden können. Sie gehen also bei Erwärmen nicht über die normale Lichtstellung hinaus, wie es die Blätter von *Phaseolus* tun... Sie nehmen bei Temperaturen über 30° C selbst in sehr diffuser Beleuchtung eine der Profilstellung ähnliche Lage ein. » Puisque nous n'avons pas observé, comme KOSANIN, la position d'équilibre des folioles à température constante prolongée, mais seulement les réactions de transition, nous nous bornerons à remarquer qu'on

peut provoquer le sommeil diurne à l'obscurité, au moins comme état transitoire, en élevant assez haut et continuellement la température, et qu'on ne réussit pas toujours à le provoquer à la lumière, même lorsque la température dépasse 30° C. La lumière influe sur la position initiale, et par suite aussi sur la position finale des folioles, mais non sur leur capacité de réaction thermonastique.

KOSANIN observait des feuilles placées dans un espace saturé d'eau, nous, dans un espace déshydraté. Il est possible que dans ces conditions on provoque plus aisément le sommeil diurne. Cependant, les expériences de contrôle que nous avons faites montrent que l'humidité n'a qu'une influence secondaire sur ces réactions. Les feuilles submergées se comportent comme dans l'air sec lorsqu'on élève la température; le rapport défini plus haut est encore du même ordre de grandeur. En revanche, elles perdent rapidement leur capacité de réagir: au lieu de réagir par un mouvement de direction $S' \Rightarrow S$, lorsqu'on les soumet ensuite à un brusque refroidissement, elles demeurent immobiles, après quelques oscillations, autour d'une position voisine de V , comme si le séjour dans l'eau égalisait définitivement la turgescence à l'intérieur du renflement moteur (*fig. 12*).

*
* *
*

De ces premières expériences, il ressort que *les variations de la température ou du rayonnement naturel sont fidèlement reproduites par les mouvements des folioles*. Les amplitudes de réaction les plus fortes que nous ayons observées étaient, dans une série comme dans l'autre, de 100° à 120°, à partir de positions intermédiaires entre S et V . Ces réactions utilisent donc presque toute l'amplitude possible de mouvement; ce ne sont pas de faibles oscillations qui viendraient se superposer à la période journalière. Bien au contraire, les mouvements des folioles du *Robinia* paraissent être sous la dépendance immédiate et constante des changements qui surviennent dans leur milieu, dépendance dont la disparition rapide de la périodicité nyctémérale apparaît comme le complément nécessaire.

L'exposition de la face supérieure des folioles à un éclairage intense, et l'élévation de la température provoquent des mouvements de même direction et dont les amplitudes sont comparables. Nous y reviendrons à la fin du chapitre suivant.

CHAPITRE IV

Comparaison directe des effets de variations brusques de l'éclairement unilatéral et de la température (Série A).

La courte série d'expériences (mai-juin 1923; 22 exp.) que nous résumons ici avait pour but de nous renseigner sur le sens des mouvements provoqués par des variations successives ou simultanées, et d'étendue variable, de l'éclairement unilatéral et de la température (conditions naturelles d'apparition des mouvements étudiés). Les résultats sont nets et confirment les observations préliminaires; aussi avons-nous jugé superflu de poursuivre ces observations.

Il importait de connaître les variations de la température de la feuille observée au cours d'une expérience — dans les expériences faites sur cette question on ne s'en est pas préoccupé — et de mettre en évidence l'action d'un changement de l'éclairement unilatéral sans variation simultanée de la température.

Technique.

Détermination de la température des feuilles. — Nous avons procédé par mesure thermo-électrique¹. La principale difficulté qu'en rencontrait l'application dans le cas spécial

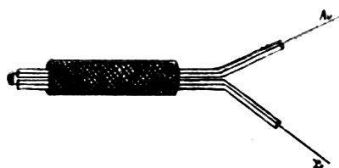


FIG. 13.

résidait dans les dimensions minuscules des organes, et le risque d'irriter la feuille en disposant l'appareil pour l'observation.

Le dispositif construit dans ce but consistait en un couple Au . Pt, métaux choisis parce qu'ils ne s'altèrent pas, pro-

¹ L'emploi de cette méthode se généralise en physiologie végétale, plus spécialement dans la détermination de la température des feuilles, (Cf. 6, 10, 43, 96, MAXIMOW, Jahrb. f. w. Bot. 1914).

duisent une force électromotrice suffisante et ont l'avantage de se laisser souder à l'arc. Guidés par des tubes de verre (*fig. 13*), les fils, de 0,3 cm. de diamètre, étaient aplatis à leur extrémité, puis soudés. La soudure, disposée en hauteur, avait 2 mm. de haut, une épaisseur minime, et était limée jusqu'à devenir tranchante. Ce thermomètre était fixé à un statif, avec latitude de déplacement horizontal et vertical. Une glissoire permettait d'en approcher délicatement le bocal sur lequel était montée la feuille à observer, et d'introduire la soudure dans une incision faite préalablement au scalpel dans le rachis de la feuille, au-dessus du niveau d'insertion des folioles, à la distance suffisante (env. 1 cm.) pour que leurs mouvements n'en fussent pas gênés. Le fil d'Au et le fil de Pt aboutissaient à des éprouvettes, d'où des fils de Cu les reliaient au galvanomètre (Au et Cu, soudés à l'arc, dans du pétrole; Pt et Cu, dans du Hg). Les éprouvettes étaient immergées dans un bain d'eau chambrée, protégé contre les variations de température, et dont un thermomètre au $1/10^{\circ}$ (réservoir au niveau des éprouvettes) indiquait la température. Les déviations du galvanomètre étaient observées comme dans les expériences préliminaires. Un commutateur à bornes de Cu permettait de renverser le sens du courant et de prendre la moyenne des déviations symétriques; on pouvait aussi souvent qu'on le voulait reprendre le 0 en mettant le galvanomètre en court-circuit. L'amortissement des oscillations et la sensibilité voulue ont été obtenus en combinant en shunt et série des résistances de manganine.

Les appareils étaient soigneusement fixés et isolés à la paraffine, ainsi que les fils; les contacts hétérogènes enveloppés d'ouate. L'installation, montée dans un laboratoire du sous-sol de l'Ecole de Physique, attenant au jardin botanique, s'est maintenue en parfait état pendant la durée des observations (séries A, B, C, D).

La graduation a été faite empiriquement, par comparaison avec un thermomètre étalon du laboratoire de physique; les deux thermomètres étaient alors immergés dans des bains d'eau dont la température variait dans les limites utilisées (de 10°C à 40°C). L'échelle du thermomètre étalon coïncidait avec celle du thermomètre qui donnait la température du bain froid dans la région utilisée (14°C à 22°C). Dans ces conditions, une déviation de l'index lumineux de 1 mm. correspondait, en moyenne, à une différence de température de $0,1^{\circ}\text{C}$ entre les soudures.

Appareil de chauffage. — Il s'agissait de porter rapidement la température de la feuille à un niveau donné, puis de l'y

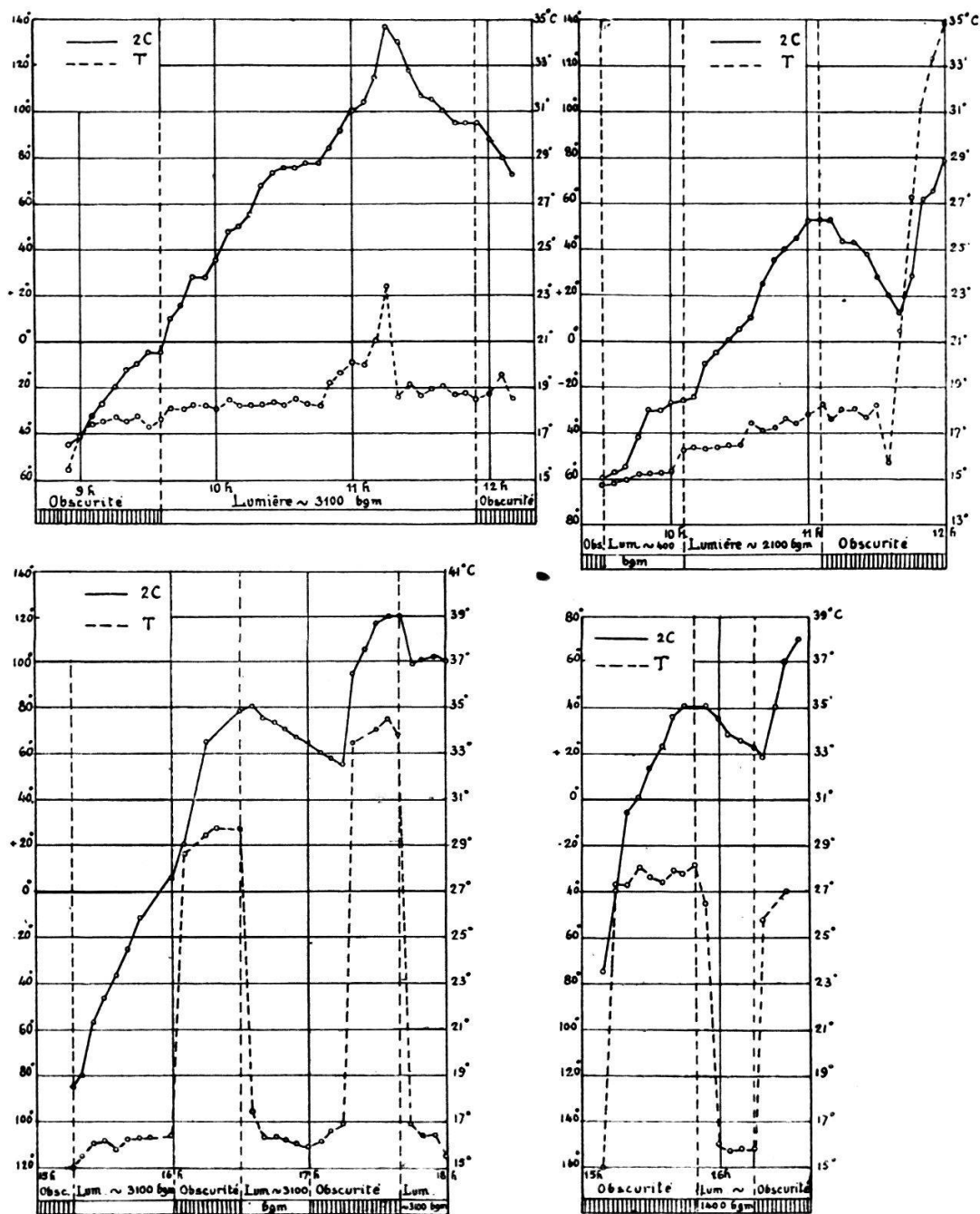
maintenir. A cet effet, nous avons utilisé une spirale de maillechort parcourue par le courant de deux accumulateurs en tension, qu'un rhéostat à curseur permettait de régler à volonté. La spirale, de fil fin, était enroulée sur un anneau de verre de 1,5 cm. de diamètre, interrompu pour qu'on pût passer au travers l'axe de la feuille et le placer au centre, et fixé par une tige de verre à un statif. L'anneau était placé à env. 1,5 cm. en dessous du niveau d'insertion des folioles, et à angle droit avec le thermomètre, ce dernier étant lui-même dans le plan de symétrie de la feuille (*fig. 16*). L'inégalité d'échauffement qui pouvait résulter de la dissymétrie du radiateur est sans importance, puisque les deux folioles interviennent dans la moyenne d'une réaction et que la température mesurée est celle de la région intermédiaire.

Les métaux du couple thermo-électrique étant d'excellents conducteurs, et placés à peu de distance au-dessus de la spirale chauffante, on pouvait supposer que de la chaleur se transmettait à la soudure par conduction; pour éviter cette source d'erreur, les fils ont été protégés au sortir des tubes de verre par un cône d'amiante appuyé contre la tige.

Réglage de la température. — En principe, le réglage du courant devait permettre de maintenir constante la température de la feuille pendant une durée quelconque. Pratiquement, deux obstacles rendaient ce réglage imparfait. D'abord, les courants d'air imprévisibles, qui se produisaient même quand le laboratoire restait fermé pendant plusieurs heures; nous y avons paré en disposant un écran autour de la feuille, mais comme on ne pouvait l'enfermer, puisqu'il fallait l'éclairer et repérer les positions des folioles, la protection n'était qu'à demi efficace; les courants de convection au voisinage de la lampe électrique étaient particulièrement désagréables. Mais la durée même des observations (2 h. à 4 h.) en était le principal obstacle. Avec quelque exercice, et plus encore de patience, on parvient à fournir l'effort d'attention qu'exigent l'observation continuelle, des heures durant, d'un index, et le maniement coordonné du curseur; mais on n'y réussit pas également tous les jours. Qu'on ajoute à cela l'obligation d'interrompre le réglage de 5 en 5 minutes, le temps de faire les lectures, on comprendra que nous n'ayons pas réussi à maintenir constante la température de la feuille. L'expression que nous employons cependant désigne en réalité une température oscillant aussi faiblement que possible (quelques dixièmes de degré C normalement) autour d'un niveau moyen.

a) 14 juin 1923.

b) 6 juin 1923.



c) 28 mai 1923.

d) 6 juin 1923.

FIG. 14.

Exemples d'expériences A. — T, température de la feuille ; 2C, écart angulaire des folioles, en fonction du temps.

Source de lumière. — Pour cette série d'expériences (A), nous avons utilisé une lampe Osram (Nitra, 200 w., 130 v.), à ampoule mi-dépolie, inclinée à 45°, sans écran ni condenseur, disposée avec la feuille sur un banc d'optique. La comparaison, très difficile d'ailleurs, avec l'étalon Hefner, par l'in-

termédiaire de lampes d'intensité faible, a donné 410 ± 25 H K sous 125 v. (soit env. 350 bg. d.).

Manière de procéder à une expérience. — Partant d'un état stationnaire (obscurité; température du laboratoire), nous soumettions une feuille à une série de variations simultanées ou successives de l'éclairement unilatéral¹, E, et de la température, T. Après chaque modification des conditions, nous les maintenions constantes, jusqu'à ce que le mouvement des folioles fût suffisamment ralenti pour qu'une nouvelle modification se traduisît par une accélération positive ou négative. L'état initial variait peu d'un cas à l'autre; toutes les expériences débutaient par une élévation de T, ou de E et T simultanément; ensuite, les variations de T et E se succédaient dans un ordre quelconque.

Résultats.

Les courbes représentatives des réactions, comme on en peut juger par celles que nous reproduisons à titre d'exemples (fig. 14), rappellent celles obtenues dans les expériences préliminaires: une variation des conditions se traduit par un coude; un état stationnaire, par un ralentissement d'allure tendant vers un palier.

Les résultats (élimination faite des cas défectueux: T instable, observation trop brève) sont consignés dans le tableau A moyennant quelques conventions:

— baisse		Réaction	+	de $S \Rightarrow S'$
+ augmentation	de T ou E		—	de $S' \Rightarrow S$.
()	conditions antérieures.		o,	pas de réaction visible.

On en peut tirer les conclusions suivantes:

Une élévation de la température à l'obscurité ou à éclaircissement (unilatéral) constant provoque un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$; une baisse de la température, un mouvement de direction opposée. A température constante, une augmentation de l'éclairement (unilatéral), ou le passage de l'obscurité à un éclaircissement donné, provoque un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$; une diminution, ou la suppression de cet éclaircissement, un mouvement de direction opposée.

¹ Face supérieure de la feuille exposée à la lumière.

Tableau A

Variation des conditions	(O; T ₁) + T	(E ₁ ; T ₁) + T	(E ₁ ; T ₁) - T	$\left(\begin{smallmatrix} O & T_1 \\ E_1 & T_1 \end{smallmatrix}\right)$ + E	(E ₁ ; T ₁) - E	(E ₁ ; T ₁) + T + E	(E ₁ ; T ₁) - T - E	(E ₁ ; T ₁) + T - E	(E ₁ ; T ₁) - T + E
Nombre de cas	23	8	6	10	11	7	2	5	11
Réaction	23 +	8 +	5-; 10?	10 +	5-; 50; 1 +	7 +	2 -	4+; 10	9-; 10 1 +

Tableau B

T ₂ - T ₁ degrés C.	+13 +11 +4 +9 +7	-14 -18 -12 -8 -8 -9 -4 -11 -9 -5
E ₂ - E ₁ I (350 bgm.)	-11 -4 -4 -4 -25	+11 +11 +4 +4 +4 +4 +4 +4 +4 +14
V ₂ - V ₁	+1,1 +3,0 +1,5 +1,2 0,0	-1,3 +4,5? -1,0 -1,8 0,0 -0,9 -0,9 -3,8? -0,5 -1,6 -1,1

Tableau C

(T ₂ - T ₁) + (E ₂ - E ₁)	V ₂ - V ₁	(T ₂ - T ₁) + (E ₂ - E ₁)	V ₂ - V ₁
+ 11° - 4 I	+ 3	- 11° + 4 I	- 3,8
+ 9° - 4 I	+ 1,2	- 9° + 4 I	- 1,0 (III)
+ 4° - 4 I	+ 1,5	- 4° + 4 I	- 0,9
+ 13° - 11 I	+ 1,1	- 14° + 11 I	- 1,3

Les résultats (E₁; T₁) - T et (E₁; T₁) - E ne concordent pas absolument avec les règles énoncées. Mais il faut remarquer qu'en raison même des conditions initiales, ces réactions-là étaient toujours consécutives à une réaction + T ou + E et que la capacité de réagir diminue avec la succession des excitations. Dans 4 des cas où R = 0, il s'agit d'excitations

postérieures à plusieurs autres; dans le cas où R est +, il y a eu tout d'abord une faible réaction négative, aussitôt effacée par la persistance de l'effet d'une forte excitation antérieure + E, puis + T. A notre avis, ces résultats n'infirment donc pas la règle générale.

Les règles énoncées plus haut sont confirmées par les résultats obtenus lorsque T et E varient simultanément et dans le même sens.

Pour comparer les effets de variations de T et E simultanées, mais de sens contraires, il est nécessaire de mesurer approximativement la réaction résultante. Cette mesure, nous la trouvons dans la différence des vitesses du mouvement avant et après le changement des conditions ($V_2 - V_1$), évaluées d'après les courbes de réaction.

Les résultats sont consignés dans le tableau B.

(Les conditions initiales expliquent le petit nombre de cas — T + E).

De ce tableau ressort d'abord la grande variabilité des nombres qui mesurent les réactions, variabilité qu'expliquent aussi bien la variabilité du traitement antérieur (succession différente des excitations) que la grossière approximation des vitesses mesurées. On s'étonne donc beaucoup de constater qu'à un cas douteux près *les réactions ont le signe des variations de température*, ce qui apparaît encore mieux si l'on groupe les résultats comparables (tab. C).

Comment s'expliquer ce résultat? Nous voyons deux manières d'en rendre compte. On peut supposer que la variation de T exerce une action immédiate, et la variation de E une action tardive qui ne s'est pas encore manifestée au moment où la réaction est mesurée. Ou bien, toute variation de T de 4° C, et plus, serait capable de compenser, et au delà, l'effet de variations de E allant de env. 1400 bgm. à env. 3800 bgm. Ni dans les expériences préliminaires, ni dans les cas où T seule ou E seul variait nous ne trouvons de preuve à l'appui de la première hypothèse; c'est donc à la seconde qu'il faut s'arrêter, quoique ce résultat soit surprenant.

Nous aurions pu nous proposer, en appliquant ainsi la méthode d'opposition, d'établir une échelle des compensations entre les effets de ces deux agents; mais comme nous n'y pouvions procéder que par tâtonnement, son application supposait une trop grande perte de temps. Il nous a paru préférable d'étudier

pour elles-mêmes les réactions que provoquent une brusque élévation de la température (série B) et l'exposition à un éclaircissement unilatéral (série D), puis d'en tirer indirectement le renseignement désiré.

Pour conclure provisoirement sur ce point, nous nous bornerons à constater, d'après les quelques résultats dont nous disposons, que *l'effet d'une variation de l'éclaircissement unilatéral* (de 0 à une valeur déterminée et réciproquement) *peut être compensé*, dans certaines conditions, *par celui d'une variation de température de sens opposé*. En outre, d'après les valeurs numériques, la variation de T dont l'effet neutralise ± 1400 bgm est probablement comprise entre $\pm 4^{\circ}$ C et $\pm 10^{\circ}$ C.

Remarquons enfin que la position V a été dépassée dans tous les cas (22) sauf un, à la suite d'une excitation ou de plusieurs excitations consécutives, à partir de positions intermédiaires entre S et V. Les C maximum observés varient de $+12,5^{\circ}$ à $+80^{\circ}$ (12 cas $C > +50^{\circ}$). Ces positions de sommeil diurne ne coïncident pas toujours avec une température élevée, ni avec un éclaircissement intense; mais d'une façon générale avec une température très élevée ($T > 30^{\circ}$ C) à l'obscurité, et une température quelconque, souvent basse ($T < 20^{\circ}$ C) sous une intensité d'éclaircissement > 1000 bgm.

*
* *
*

Ces observations confirment et précisent les conclusions du chapitre précédent. Elles montrent que les folioles réagissent aux variations d'éclaircissement, à température constante, mais tout aussi bien, à éclaircissement constant, aux variations de température. En outre, dans les limites étudiées, les deux agents provoquent des mouvements d'amplitude comparable et paraissent également capables de produire le sommeil diurne. Quoiqu'on admette, en général, que lorsque la sensibilité à la lumière et la sensibilité à la chaleur sont réunies, l'une l'emporte de beaucoup sur l'autre (cf. 73, II p. 475 et 493), — ce serait chez le *Robinia* la sensibilité à la lumière — on doit reconnaître que la foliole du *Robinia* est douée d'une sensibilité moyenne, aussi bien vis-à-vis de la chaleur que vis-à-vis de la lumière.

La concordance des effets de variations (« Uebergangsreiz ») de même sens de la température et de l'éclaircissement sur les mouvements des pièces florales et des feuilles mobiles (PFEF-

FER, 73, II pp. 212, 502; JOST, 44, p. 385; KOSANIN, 49, p. 50) est considérée aujourd'hui comme un fait acquis. A propos des observations que nous avons faites, nous n'aurions pas lieu d'attirer davantage l'attention sur ce point, si la thèse opposée n'était pas soutenue par BOSE avec une insistance qui fait impression.

Dans ses publications récentes, il généralise à l'extrême une affirmation, présentée déjà, mais plus discrètement, dans *Plant Response*: « The effect of rise of temperature is antagonistic to that of the stimulus of light » (14, III p. 865). On considère aujourd'hui la chaleur comme un adjuvant de la lumière, et réciproquement, dans la production des mouvements nyctinastiques: BOSE voit en eux deux facteurs antagonistes: « The movement of opening during the course of the day is due to the effect of light overpowering the effect of rise of temperature » (l. c., p. 544). Bien plus, le même antagonisme existerait entre l'effet du rayonnement infra-rouge comme tel et son effet thermique, dont il faudrait le distinguer: « The reactions to radiant heat and to conducted heat (rise of temperature) are of opposite character, radiation inducing contraction and rise of temperature expansion » (l. c. p. 307).

Cette opposition radicale entre la thèse classique et celle de BOSE repose sans doute sur des observations qui contredisent à première vue celles des auteurs cités plus haut, mais il faut dire aussi qu'il exprime sa thèse sous une forme plus générale qu'elle ne ressort de ses propres observations. Il paraît considérer comme une nécessité logique (14, II p. 411) la conformité entre l'action d'un agent physique comme tel et l'effet de ses variations, et ses observations lui donnent raison; tandis que JOST, devant le résultat de ses observations, contraire à ce que cette supposition logique fait prévoir, devait affirmer que « der Wechsel des Agens wirkt eben als Reiz und steht in gar keiner Beziehung zur Wirkung des Agens selbst » (44, p. 359). BOSE lui-même a fait d'autre part cette constatation. Il connaît un « thermal stimulus » (l. c. I p. 41) qui agit comme la lumière et les autres excitants. Cette excitation thermique qui consiste en « sudden variation of temperature » ou « application of heated wire », en quoi donc se distingue-t-elle d'une « rise of temperature »? Tantôt l'auteur range la « rise of temperature » parmi les excitants (l. c. pp. 304, 307), tantôt il l'exclut de cette notion (l. c. p. 312) pour

affirmer d'une manière toute générale que « the effect of stimulus is antagonistic to that of rise of temperature. » (cf. la définition p. 41 et le passage déjà cité p. 307). Il y a équivoque, et l'on peut dire que BOSE parle de « thermal stimulus » ou de « rise of temperature », sans se préoccuper de ses définitions, suivant que l'effet d'un échauffement est de même sens que celui de la lumière, ou de sens opposé (cf. l. c. p. 305 sq.).

Quant aux expériences sur lesquelles il fonde son opinion, elles ne sont pas décisives. Les cas décrits sont susceptibles d'être interprétés autrement, si l'on admet avec plusieurs auteurs que les mouvements photonastiques et thermonastiques se renversent, quand l'éclairement ou la température dépasse un certain degré. Ainsi, dans l'expérience 204 (l. c. p. 539), analogue aux nôtres, l'échauffement par un radiateur électrique a causé un mouvement de fermeture d'une foliole ouverte de *Cassia alata*; l'obscurcissement a produit le même effet. La conclusion, que l'élévation de la température et la lumière ont des effets opposés, ne s'impose pas. Tout d'abord, nous voudrions savoir quelle était la température, et si un éclairement intense n'aurait pas eu le même effet que l'obscurcissement, ce que l'on peut supposer étant donné les conditions initiales, et ce que l'on sait s'agissant des mouvements des folioles des *Mimosa* et des *Oxalis*. On peut faire la même objection à l'expérience 114 (l. c. p. 308).

L'expérience 156 (l. c. p. 411) ne démontre pas davantage l'antagonisme entre le radio-effet supposé et l'effet thermique du rayonnement calorifique. BOSE opère sur le renflement moteur primaire du *Mimosa*. Il éclaire la région de la tige opposée au point d'insertion d'une feuille; celle-ci se relève d'abord, puis s'abaisse d'un mouvement plus énergique. Le même effet s'observe en substituant au faisceau lumineux des radiations calorifiques. [« The source of radiation was a spiral of platinum wire heated short of incandescence by means of electric current », ce qui correspond à notre propre dispositif.] Si cette expérience démontre l'identité des effets des deux formes de l'énergie rayonnante, elle ne prouve pas que par élévation locale de la température (par « application of heated wire », par exemple) on ne puisse obtenir le même effet. Mais encore, l'auteur se borne à dire que « the responding pulvinus was completely shielded from temperature variation ». Serait-ce trop

exiger, dans une expérience qualifiée de cruciale, que l'on sache par quel moyen il s'en assurait? Le prétendu radio-effet ne serait-il pas peut-être tout simplement un effet thermotropique?

Quoi qu'il en soit, les expériences de BOSE seraient jusqu'ici les seules à établir l'existence de ce radio-effet. Récemment encore COLLANDER (22 p. 4), qui a distingué avec toute la netteté désirable les deux effets possibles des radiations calorifiques, a constaté que les courbures thermotropiques de jeunes tiges ou racines se produisent également bien, et dans la même direction, soit qu'on expose ces organes à être inégalement échauffés par conduction, soit qu'on fasse agir sur eux un rayonnement calorifique unilatéral; plus encore, ses expériences tendraient à prouver que le rayonnement calorifique produit un effet thermotropique dans la mesure où il crée, entre les côtés opposés de ces organes, une différence de température (l. c. p. 54).

Cette question nous intéresse directement puisque nous avons observé les mouvements de folioles échauffées par des radiations (il est vrai que dans ces expériences elles s'échauffaient aussi au contact de l'air chaud qui s'élevait autour du radiateur, ce qu'il faudrait éviter pour arriver à une conclusion rigoureuse), tandis que l'on a généralement provoqué les réactions thermonastiques par échauffement à l'étuve (44, 49). Il résulte des expériences préliminaires que, dans le cas particulier, l'échauffement lent à l'étuve (« rise of temperature ») et l'exposition à la lumière (unilatérale) ont des effets de même sens. L'antagonisme signalé par BOSE est certainement moins général qu'il ne le prétend. Il n'est donc pas surprenant que la chaleur rayonnante agisse dans le cas spécial comme la chaleur de conduction; on n'en peut par conséquent rien conclure quant à l'existence du radio-effet supposé.

La saison était trop avancée, lorsque nous avons eu connaissance des résultats de BOSE, pour que nous ayons pu songer à une vérification. Cependant, outre la faible valeur démonstrative des expériences tendant à démontrer l'existence de ce radio-effet, deux indices nous font pencher pour la négative, et écarter du même coup l'hypothèse d'un effet thermotropique marqué des radiations sur les folioles du *Robinia*, effet que plus haut nous avons montré possible: 1° dans les expériences décrites, les radiations agissaient normalement au

flanc de l'articulation, et nous n'avons pas observé de torsion, comme en produit la lumière dans des conditions analogues; 2^e dans quelques essais (avec du matériel d'arrière-saison), nous n'avons pas observé de différence systématique, comme on en observe lorsqu'il s'agit de la lumière (cf. séries D et C), entre les mouvements de folioles qui recevaient des radiations calorifiques normalement, les unes sur la face supérieure, les autres sur la face inférieure; en outre, l'amplitude des mouvements provoqués correspondait à celle que l'on pouvait prévoir (cf. série B) étant donné l'élévation mesurée de la température des feuilles.

CHAPITRE V

Etude des mouvements provoqués par une élévation brusque de la température (Série B).**Perfectionnements techniques.**

Nous avons cherché à diminuer la divergence des cas individuels en préparant les feuilles de la même manière, en les soumettant pendant une nuit au moins au même traitement, en partant de conditions initiales aussi voisines que possible. Les indications qui suivent concernent aussi les expériences D et C décrites au chapitre VI.

Préparation. — Toutes les feuilles ont été coupées l'après-midi, à l'ombre, sous l'eau, au moyen d'un scalpel; nous supprimions aussitôt toutes les folioles, sauf la 4^e ou la 5^e paire, et la partie supérieure du rachis. Montées comme précédemment, les feuilles passaient la nuit au laboratoire, où l'obscurité régnait continuellement; l'une était disposée dès le soir pour une observation, les autres, conservées sous un bocal opaque jusqu'à l'heure de leur emploi; aucune n'a été utilisée deux fois. Après l'introduction de l'appareil thermo-électrique dans le rachis foliaire, nous nous assurons que les folioles demeurent immobiles avant de commencer l'observation.

Conditions initiales et générales. — A défaut de moyens qui permettent de partir de la même température et de la même intensité lumineuse, les expériences ont été faites à partir de l'obscurité et de la température du laboratoire.

Les murs du local étaient blanchis, mais d'épais rideaux noirs masquaient portes et fenêtres. La lampe nécessaire pour les observations galvanométriques, ainsi que la feuille étudiée, étaient entourées d'écrans noirs. Pour repérer les positions des folioles, nous les éclairions faiblement par derrière pendant quelques secondes; aucune perturbation des mouvements n'a été observée de ce chef.

La température du sous-sol où se faisaient les observations a varié très régulièrement durant l'été 1923. La température du bain froid du dispositif thermo-électrique a varié de 14,5° C

à 21° C, avec maximum en août et minimum en octobre; l'amplitude de la variation journalière était de 0,5°-1° C. La température de l'air variait régulièrement et croissait d'env. 0,1° C par heure pendant les observations.

Nous n'avons pu tenir compte ni de l'humidité relative, ni de la pureté de l'air. Pendant les expériences B, il fallait éviter tout courant d'air; le local a été peu aéré et l'humidité a probablement peu varié. Pendant les expériences D et C en revanche, une ventilation renouvelait l'air constamment, et par suite l'humidité a varié sans doute fortement avec les conditions météorologiques. Enfin, le laboratoire contenait des conduites de gaz, mais la stabilité relative de la température nous a paru l'emporter sur ce désavantage.

Repérage des positions des folioles. — Nous avons procédé comme précédemment, mais un miroir était disposé au-dessus du cercle gradué afin de nous éviter tout déplacement. La lampe auxiliaire (charbon, 10 bg.) était allumée à distance: les mesures se faisaient en une demi-minute.

Le réglage de la température y a gagné en exactitude, et l'exercice aidant, nous sommes parvenue à la maintenir constante à quelques dixièmes de degrés près. D'ailleurs, nous avons pu constater que lorsqu'une oscillation plus forte (toujours rapide) survenait accidentellement, elle n'exerçait pas d'influence perturbatrice, à condition de ne pas se produire au début d'une expérience.

Mesure de la température de la feuille. — Nous avons signalé plus haut l'erreur que la conductibilité des métaux Au et Pt pouvait introduire dans cette détermination. Ces métaux ont été remplacés par deux alliages, l'acier-nickel et le constantan, dont nous avons constaté la non altération au contact des tissus après un séjour d'une semaine dans une tige de robinier. A leur faible conductibilité thermique, ils joignent encore l'avantage d'être plus rigides sous faible diamètre (0,15 cm.); les fils étaient aussi guidés par des tubes capillaires. En revanche, il fallait les souder à l'étain, ce qui représentait une difficulté vu les dimensions requises de la soudure.

La graduation de l'échelle thermométrique a été faite avec beaucoup de soin et vérifiée fréquemment. D'un étalonnement à l'autre, l'écart entre les résultats pouvait atteindre 2 %, les valeurs du rapport de la déviation de l'index à la différence de température étant régulièrement plus fortes quand la température était plus élevée (probablement en raison d'une légère augmentation de la résistance du shunt).

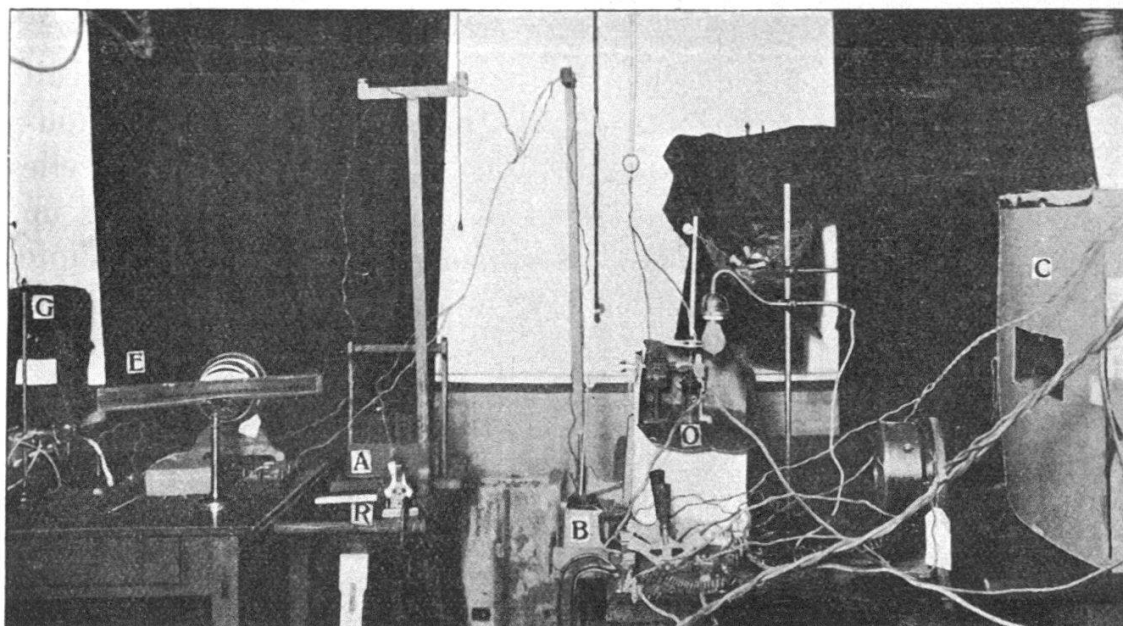


FIG. 15. — Vue d'ensemble de l'installation. O, feuille disposée pour l'observation, cf. fig. 16. A, accumulateurs ; R, rhéostat de réglage ; G, E, galvanomètre et échelle.

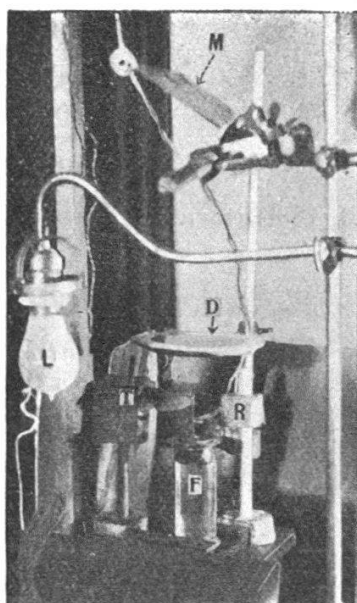


FIG. 16. — F, feuille disposée pour l'observation ; R, résistance de chauffage ; T, thermomètre ; D, disque gradué ; M, miroir ; L, lampe auxiliaire.

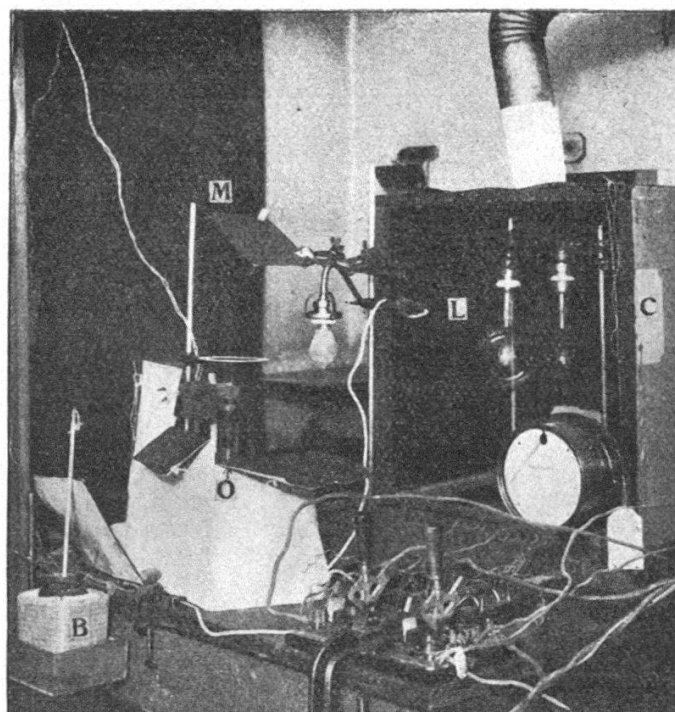


FIG. 17. — O, feuille disposée pour l'observation ; C, caisse renfermant les lampes, L, avec cheminée pour la ventilation ; B, bain froid du dispositif thermo-électrique.

*
* *
*

Une statistique générale des températures mesurées fournit une bonne confirmation des mesures thermo-électriques. Si nous désignons par T la température de la feuille; par T_1 celle du bain froid; par T' celle de l'air ambiant mesurée par un thermomètre ordinaire, et T'' la même mesurée par le couple thermo-électrique (à l'obscurité), nous trouvons les résultats suivants:

L'écart entre T' et T'' atteint au plus $0,2^\circ \text{C}$, ce qui est dans la limite des erreurs possibles, les deux thermomètres n'étant pas disposés côte à côte.

Au début d'une expérience:

$$T - T_1 = -0,9^\circ \text{C} \text{ (moyenne de 145 cas).}$$

6 cas différence +

$$T_1 - T' = -0,5^\circ \text{C} \text{ (moyenne de 112 cas).}$$

$$T - T' = -1,5^\circ \text{C} \text{ (moyenne de 112 cas).}$$

donc, $T - T_1 + T_1 - T' = -1,4^\circ \text{C} = \text{env. } T - T'.$

A la fin d'une expérience, après retour aux conditions initiales:

$$T'' - T = +1,1^\circ \text{C} \text{ (moyenne de 112 cas)}$$

$$T_1 - T' = T_1 - T' \text{ du début, en moyenne.}$$

(différence — dans 4 cas sur 120).

Conformément à ce qu'on peut attendre, la différence $T - T_1$ est plus faible ($-0,5^\circ \text{C}$) au début d'une observation, mesurée avec le couple Au. Pt.

On peut conclure de ces mesures qu'à l'obscurité la feuille a une température inférieure d'env. 1° à celle de l'air ambiant ¹.

*
* *

Manière de procéder à une expérience. — Nous avons observé à intervalles de 5 minutes, et dans le même ordre, la déviation galvanométrique dans les deux sens, la tem-

¹ BERT (6, p. 422) a reconnu que chez le *Mimosa* la température du renflement moteur est plus basse que celle de l'air ambiant et que celle du point de la tige immédiatement voisin. Si cette observation a une portée générale, il en faudrait conclure, puisque nous avons mesuré la température du rachis foliaire, que les renflements moteurs ont une température encore plus basse.

pérature du bain froid, les positions des folioles, et plusieurs fois au cours d'une expérience la température de l'air ambiant. Ces nombres étaient aussitôt consignés dans un procès-verbal dressé d'avance.

Le but de ces expériences était d'établir comment varie le mouvement provoqué avec l'élévation de la température. Afin d'obtenir des résultats comparables, la température a toujours été amenée en 5 minutes au niveau fixé.

Traitement des résultats numériques. — T désignera la température de la feuille; At , l'amplitude de sa variation; Ar l'amplitude de la réaction.

Les At essayées varient de $1,5^{\circ}\text{C}$ à 15°C , limites en deçà et au delà desquelles la méthode adoptée ne pouvait plus convenir, pour les $At < 1,5^{\circ}\text{C}$, parce que les fluctuations de T étaient comparativement trop fortes, pour les $At > 15^{\circ}\text{C}$, parce qu'on ne pouvait que difficilement stabiliser T , et surtout parce que les folioles se desséchaient.

Déduction faite des expériences défectueuses, dont cependant aucune n'est en contradiction avec les autres, cette série comporte 66 observations faites, en alternance avec celles des séries D et C, de juillet à octobre 1923, ou dans les mêmes conditions en juillet 1924.

Malgré l'uniformisation des conditions antérieures, les résultats individuels sont encore très divergents; aussi les avons-nous groupés en 6 catégories suivant les At (dans chaque catégorie les At peuvent différer de $1,5^{\circ}\text{C}$, car nous n'obtenions pas toujours exactement au bout de 5 minutes la température voulue) de manière à utiliser le mieux possible ce matériel numérique qui, s'il ne permet pas de faire des réactions étudiées l'analyse exacte, est du moins suffisant pour donner une idée nette de la manière dont leurs caractéristiques varient. Les résultats numériques complets sont consignés dans les tableaux I à VI inclusivement, publiés en appendice.

Résultats.

Courbes de réaction. — Par là nous désignons les courbes obtenues si l'on représente en fonction du temps le déplacement angulaire d'une foliole par rapport à sa position initiale. Les courbes de chaque catégorie forment un faisceau d'abord régulièrement divergent, mais où des irrégularités apparaissent

à mesure que la réaction se prolonge; c'est donc le premier tronçon des courbes qui représente le mieux les réactions. Tout en ne coïncidant pas dans leur tracé, ces courbes sont au moins concordantes dans le temps: la courbe moyenne a donc une signification.

Aux trois tronçons de la courbe de température correspondent dans la courbe de réaction une branche ascendante a (échauffement) — l'angle C varie alors très vite et encore un

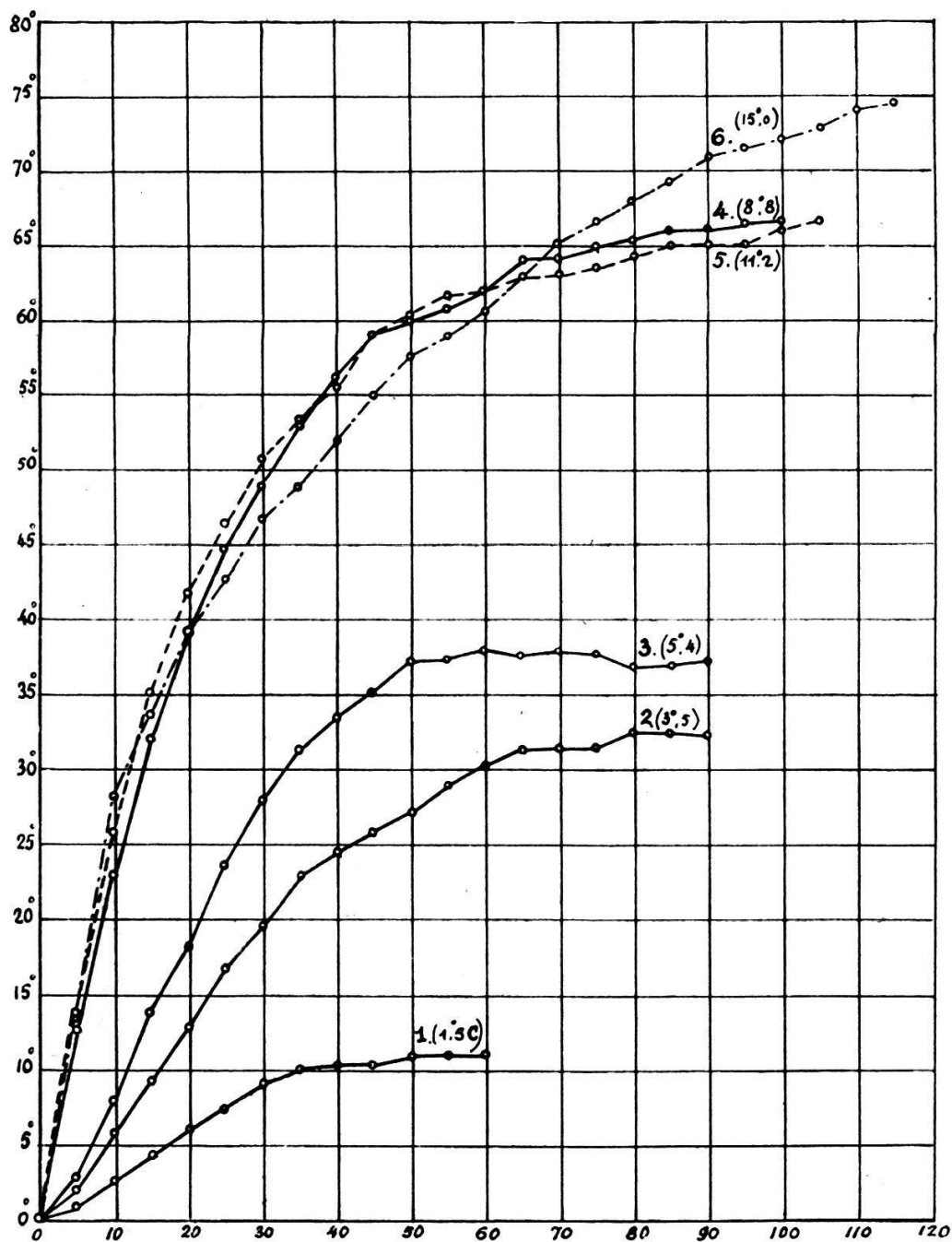


FIG. 18. — Série B. Courbes moyennes de réaction. En abscisse, le temps (en minutes); en ordonnée, le déplacement angulaire de la foliole, C—Ci (en degrés). Chaque courbe est désignée par le numéro d'ordre de la catégorie et l'échauffement moyen (ΔT°) correspondant.

certain temps à température stationnaire; une branche *b* (température stationnaire) — *C* varie encore très lentement, ou oscille autour d'une position d'équilibre; une branche *c* (retour brusque à la température initiale) — *C* revient plus ou moins vite à sa valeur première; cette partie de la réaction ne nous intéressera pas davantage.

Quoique s'écartant du type général, quelques courbes obtenues dans des conditions normales sont utilisées au même titre que les autres pour établir les moyennes. Les anomalies sont de trois sortes: les branches *a* et *b* sont fondues en un tronçon à peu près rectiligne; il n'y a pas de branche *b*, mais un maximum; le mouvement de sens inverse qui suit le refroidissement ne se produit pas dans le temps où il devrait s'effectuer.

Les courbes moyennes calculées point par point pour chaque catégorie d'observations (vu leur petit nombre il n'est tenu compte ni des différences des positions initiales *C_i*, ni de celles des températures initiales *T_i*) sont représentées dans la *fig.* 18. On voit qu'elles se répartissent en deux groupes, *Ar* croissant d'abord avec *At*, puis atteignant une limite.

Catégorie	Nombre d'observations	tr (en minutes)
1	12	1 $25 > tr > 20$
		2 $15 > tr > 10$
		4 $10 > tr > 5$
		5 $5 > tr > 0$
2	11	1 $10 > tr > 5$
		10 $5 > tr > 0$
3	11	2 $10 > tr > 5$
		9 $5 > tr > 0$
4-6	34	$5 > tr > 0$

Temps de réaction, tr. — L'observation à 1,25° près, et à intervalles de 5 minutes, des positions des folioles ne permet d'en fixer que la limite supérieure.

On remarque que pour $At < 8^{\circ}C$, *tr* ne dépasse 10 minutes que dans la minorité des cas, et que pour $At > 8^{\circ}C$, il est toujours inférieur à 5 minutes.

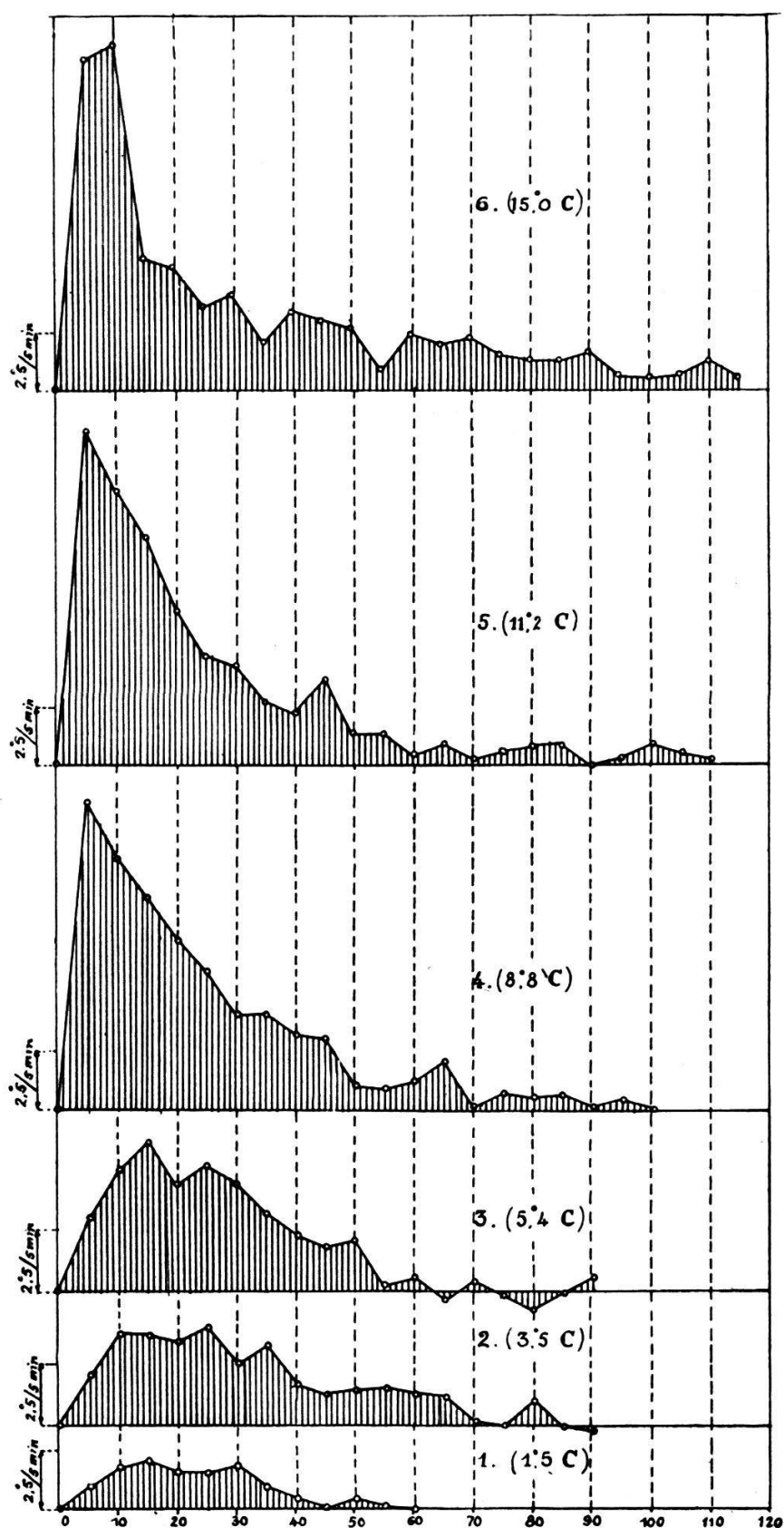


FIG. 19. — Série B. Courbes moyennes de vitesse de réaction.
En abscisse, le temps (en minutes); en ordonnée, la vitesse de réaction.

Donc, toujours relativement court, le temps de réaction diminue tandis que croît l'élévation de température qui provoque la réaction.

Vitesse de réaction, V_r . — Comme le montre la *fig. 19*, où sa variation est représentée pour chaque catégorie, V_r croît d'abord rapidement, passe par un maximum, puis diminue peu à peu et s'annule. Des oscillations secondaires irrégulières se superposent à cette oscillation principale. Nous ne saurions dire si elles doivent être considérées comme caractéristiques de la réaction, ou comme une conséquence de ce que la température

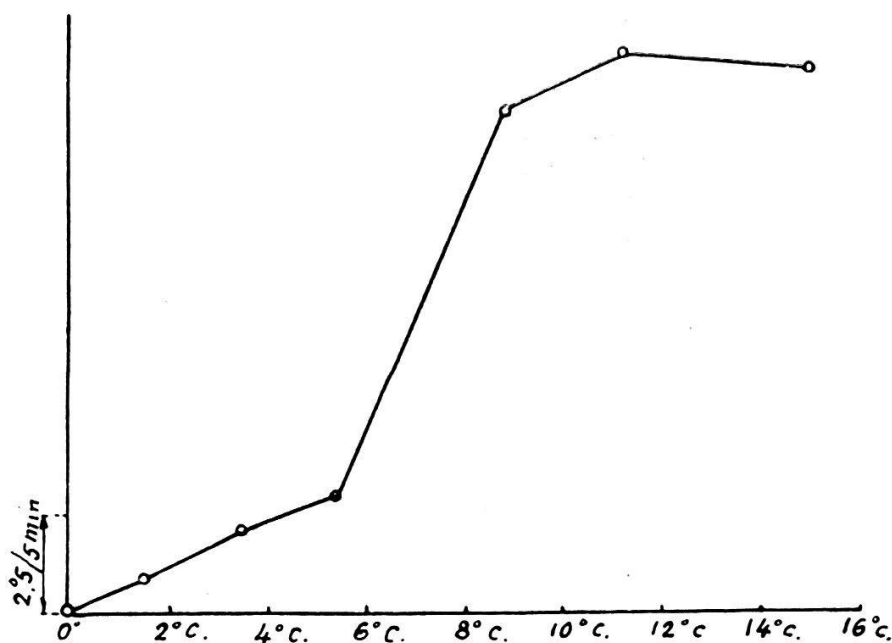


FIG. 20. Série B. Vitesse de réaction initiale V_i , en fonction de la variation de température, AT .

n'était pas rigoureusement constante; mais le fait que T oscillait très rapidement, qu'il n'y a pas coïncidence entre les cas où V_r et T présentent les oscillations les plus marquées (si l'on considère les réactions individuelles), enfin que dans la série D (cf. *fig. 23*) V_r présente aussi des oscillations, rend plus vraisemblable la première supposition.

AT prenant des valeurs croissantes, V_r , d'abord sans maximum défini, prend de plus en plus rapidement une valeur maximum, à partir de laquelle elle diminue d'autant plus vite que cette valeur est plus élevée. Les tracés des courbes ne permettent pas de déterminer assez exactement ce maximum dans chaque catégorie. Considérons la valeur plus caractéristique V_{r_1} dans le premier intervalle de 5 minutes depuis le début de l'échauffement (*fig. 20*). Proportionnelle à AT tout d'abord, elle augmente ensuite plus vite, puis diminue, tandis

que A_T croît. Sa valeur maximum est en moyenne $< 17,5^\circ/5$ minutes; nous avons cependant observé des vitesses de $20^\circ/5$ min. et même $25^\circ/5$ min.; mais une forte proportion de réactions tardives abaisse cette moyenne, plus spécialement dans la catégorie 6, de telle sorte qu'on ne peut pas affirmer sans réserve que pour des $A_T > 11^\circ C$ V_r diminue. Dans les conditions

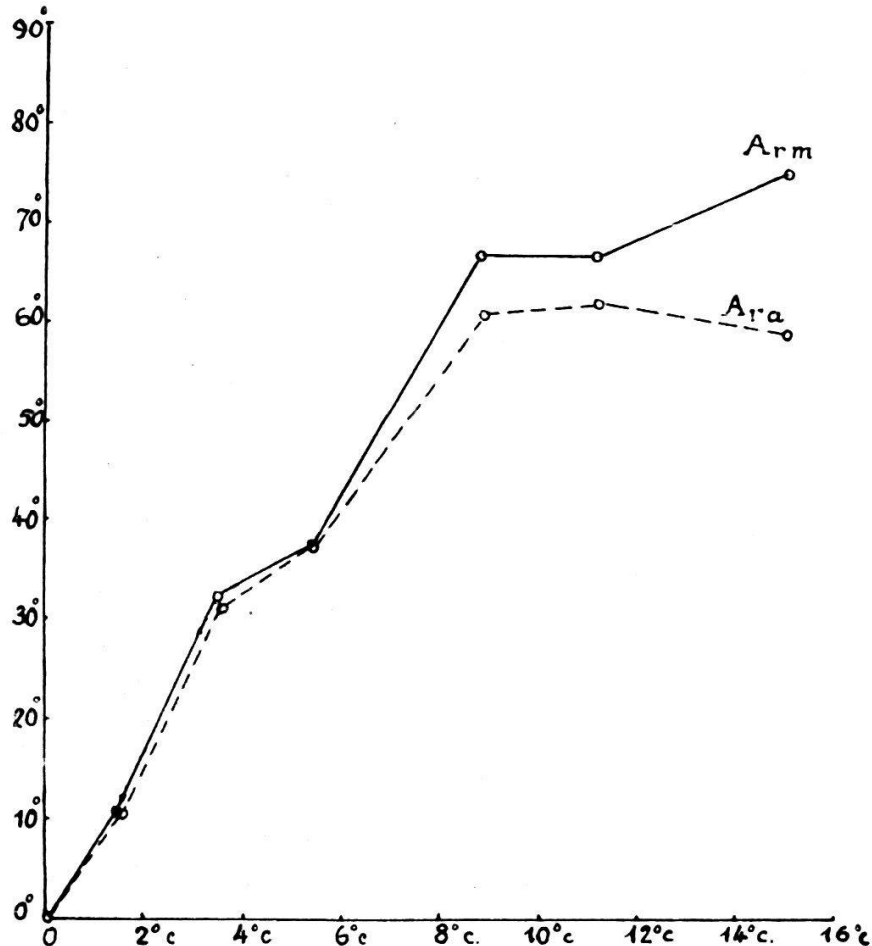


FIG. 21. — Série B. Les deux valeurs définies de l'amplitude de réaction, A_{ra} et A_{rm} en fonction de la variation de température, A_T .

où nous travaillions (catégorie 6), les feuilles étaient portées brusquement à température élevée, et il est possible que les retards dans les réactions soient l'effet d'une action paralysatrice de la température trop élevée; nous en voyons un indice dans le fait que V_r augmente encore dans le deuxième intervalle de temps, au lieu de tomber rapidement à une valeur plus faible. Dans quelques essais de $A_T > 15^\circ C$, nous avons observé des V_{ri} de $25^\circ-30^\circ/5$ min., mais très vite (env. 10 min.) le mouvement cessait net; la limite de la réaction physiologique était déjà dépassée.

Amplitude de réaction, Ar. — D'après ce qui vient d'être dit de V_r , on ne peut définir Ar exactement. Nous en considérons deux valeurs, Ar_a et Ar_m , dont la variation en fonction de Ar est représentée dans la *fig. 21*. Ar_a , c'est le déplacement angulaire de la foliole mesuré au passage de la phase a à la phase b de la réaction, c'est-à-dire au moment où la vitesse prend une valeur minimum, moment qui varie peu d'une réaction individuelle et d'une catégorie à l'autre; Ar_m , c'est la plus grande valeur de Ar dans chaque catégorie. Comme nous l'avons vu, les réactions individuelles divergent fortement dans la phase b , aussi Ar_m varie-t-elle plus que Ar_a ; en outre, toutes les expériences n'ont pas été poursuivies assez longtemps pour que la valeur de Ar_m soit fixée. Cependant, certaines l'ont été suffisamment pour que nous ayons pu constater que les folioles peuvent conserver pendant 2 heures, et même 3 heures, la position qu'elles ont prise, puis se mouvoir dans le sens opposé dès qu'on les ramène à la température initiale.

Ar_a et Ar_m varient suivant des arcs de parabole, et les deux courbes diffèrent seulement en ce sens que le maximum d' Ar_m n'est pas encore atteint quand celui d' Ar_a est déjà dépassé. Jusqu'ici, nous avons considéré le mouvement comme dépendant de Ar seule. Ceci résulte en particulier du fait qu'on trouve approximativement le même écart entre les positions des folioles après réaction qu'entre leurs positions initiales. Une conclusion, qui était suggérée déjà par les observations préliminaires, se trouve ainsi confirmée par ces observations plus précises: *l'amplitude d'une réaction provoquée par une élévation de température dépend en première ligne de l'amplitude de cette variation de température.*

Cependant, on doit songer aussi à une dépendance possible entre Ar et le niveau même de la température stationnaire. Sur un petit nombre d'observations, à partir de températures initiales peu différentes, une influence de cette nature n'est pas facile à déceler. Nous croyons cependant pouvoir interpréter de cette manière la différence entre Ar_a et Ar_m que nous venons d'indiquer, aussi bien que l'allure des branches b des courbes moyennes ou individuelles.

L'excitation transitoire (« Uebergangsreiz », Ar) aurait une limite et diminuerait au delà (Ar_a): l'action prolongée d'une température élevée (« Dauerreiz »; T) aurait pour effet d'ame-

ner les folioles à une position d'autant plus voisine de S' , seule limite de la réaction, que cette température serait plus élevée (cf. KOSANIN, 49). C'est ainsi que la courbe 6 recoupe les courbes 4 et 5 et s'élève assez rapidement pendant la phase b , sans avoir atteint un maximum 2 h. 20 min. après le début de la réaction. De ces expériences de trop courte durée, on ne peut pas conclure à la manière dont T influe sur la position d'équilibre des folioles qui ont réagi à une A_T donnée. Mais si l'on en juge par l'allure des courbes au cours de la 2^e heure, la position d'équilibre n'est dépassée sous l'impulsion transitoire que pour les $A_T < 8^\circ \text{C}$ (cf. au contraire 49, p. 46). D'autre part, on constate que dans chaque catégorie le nombre des cas individuels dans lesquels A_r diminue pendant la phase b décroît si l'on passe de T plus basses à des T plus élevées.

Remarquons aussi que A_r et V_r croissent proportionnellement à A_T tant qu'elle est faible. L'accroissement plus rapide de V_r , tandis que A_r/A_T diminue, pour les valeurs moyennes de A_T , est peut-être la manifestation d'un effet accélérateur de la température plus élevée.

Examinons encore les conditions d'apparition, et la fréquence des mouvements $V \Rightarrow S'$, c'est-à-dire du sommeil diurne. La position V a été dépassée dans 31 cas sur 66, et dans 20 cas l'angle C^1 égalait ou dépassait $+22,5^\circ$. Les positions des folioles sont liées à T de la manière suivante:

$$\begin{array}{lll} C \geq +22,5^\circ & 25^\circ \text{C} < T < 34^\circ \text{C} & 20 \text{ cas.} \\ +22,5^\circ > C \geq 0 & 20^\circ \text{C} < T < 30^\circ \text{C} & 15 \text{ cas.} \end{array}$$

Nous n'avons pas observé d'amplitude de réaction supérieure à 100° (A_r moyen 75° , pour $A_T = 15^\circ \text{C}$), comme d'ailleurs dans les expériences précédentes.

Il se confirme qu'à l'obscurité on ne peut amener les folioles à la position S' par élévation de la température; mais si elles ont déjà des positions voisines de V , on leur fait aisément prendre des positions intermédiaires entre V et S' , et ceci s'explique sans plus puisqu'il faut agir d'autant plus énergiquement pour les amener à une position donnée qu'elles en sont plus distantes.

¹ Nous rappelons que nous désignons par la lettre C le complément de l'angle formé par la direction de la foliole avec le plan de symétrie de la feuille.

Influence de quelques conditions générales sur les résultats.

— Les observations individuelles, avons-nous dit, divergent fortement, malgré les précautions prises pour les rendre comparables. D'où provient cette divergence? Sans doute d'une variabilité inhérente au matériel, et qui apparaît même dans les réactions des folioles observées simultanément (il n'y a pas de liaison systématique entre l'écart de leurs déplacements, qui peut atteindre 30°, et la dissymétrie signalée du radiateur). Mais on peut se demander dans quelle mesure les conditions météorologiques, en modifiant les dispositions des feuilles, la température du laboratoire T_i , la position initiale C_i , qui est l'expression de l'état de turgescence avant la réaction, influent systématiquement sur les résultats. Ces facteurs ne sont pas indépendants: T_i dépend évidemment des conditions météorologiques, et C_i , comme il résulte de la statistique des observations B (que celle des observations D et C confirme) est liée à T_i .

T_i	Nombre de cas	C_i , moyenne
de 12° C à 15° C	10	— 72,5°
» 15° » 18°	17	— 57,5°
» 18° » 19°	19	— 45°
» 19° » 21°	20	— 47,5°

T_i	Index	Nombre de cas
de 12° à 15° C	0,79	11
de 15° à 18° C	0,85	16
de 18° à 21° C	1,08	39

Après un séjour à l'obscurité de 12 h. au moins, la position des folioles est d'autant plus voisine de V que la température ambiante est plus élevée; C_i moyen varie avec la saison comme T_i .

Le rapport, pour chaque réaction individuelle, de l'amplitude maximum à l'amplitude maximum moyenne pour la catégorie correspondante (Ar_m déterminée graphiquement) est un index qui permet de comparer entre elles toutes les observa-

tions, trop peu nombreuses pour être comparées dans chaque catégorie. On voit que l'index s'élève avec T_i , c'est-à-dire qu'en règle générale les amplitudes de réaction inférieures à la moyenne corrigée correspondent à une température basse, et réciproquement.

Mois		Nombre d'observations	T_i , moyenne	C_i , moyenne	Index
Juillet	1923	6	19,6° C	— 42,5°	0,83
Août	»	18	19,2°	— 45°	1,05
Septembre	»	8	14,9°	— 72,5°	1,03
Octobre	»	10	14,7°	— 70°	0,53
Juillet	1924	24	18,2°	— 50°	1,09

Cependant, si l'on fait la moyenne des index en groupant les observations suivant leur date, la liaison avec T_i n'apparaît plus: l'index pour octobre est très faible comparé à celui de septembre, pour une T_i moyenne égale. On constate d'autre part que les index pour le même jour varient parfois moins que T_i . Il y a donc, à côté de T , des facteurs variables d'un jour à l'autre, qui influent sur les réactions.

On songe aussitôt à l'humidité de l'air. Les procès-verbaux signalent fréquemment la coïncidence entre des jours pluvieux et froids et des réactions inférieures à la moyenne. On sait que la turgescence excessive exerce sur les mouvements des folioles une action déprimante (BOSE, 14, I p. 54), et que les feuilles submergées, sans avoir perdu leur vitalité, cessent bientôt de se mouvoir. S'il en est ainsi, l'humidité excessive agit comme une température basse; et puisque en été les coïncidences pluvieux et froid, sec et chaud, sont plus fréquentes que pluvieux et chaud, sec et froid, on ne saurait dire si la capacité de réaction des folioles dépend surtout de la température ou surtout de l'état hygrométrique.

*

* *

En règle générale, ces observations concordent avec celles de JOST (44) et KOSANIN (49) qui ont étudié les réactions thermonastiques encore mal connues, en particulier chez le *Robinia*. JOST s'est attaché surtout à montrer l'importance de ces

mouvements, et qu'ils peuvent s'effectuer en opposition avec le mouvement périodique journalier; KOSANIN a porté son attention sur le problème de l'influence d'une température constante sur la position d'équilibre des folioles; mais ni l'un ni l'autre n'ont étudié le mouvement thermonastique lui-même.

CHAPITRE VI

**Etude des mouvements provoqués par l'exposition à un
éclairage unilatéral.**
(Séries D et C).

Ces observations ont été faites d'août à octobre 1923 inclusivement, dans les conditions indiquées au début du chapitre V, mais à T_i moins variable (de 15° C à 18° C).

Technique.

Sources de lumière. — Nous avons utilisé alternativement ou simultanément deux lampes à incandescence à filament métallique qui fournissaient, d'après les indications industrielles, une lumière de même intensité (1500 bg.): une Philips $\frac{1}{2}$ w. (135 v., 750 w.), P, et une BAG (135 v.; 1500 bg.), B. Le filament, plus gros dans la lampe B, avait la même disposition dans les deux ampoules. Elles étaient suspendues verticalement et côte à côte (distance des centres 15 cm.) à l'intérieur d'une caisse noircie intérieurement, qui présentait une fenêtre rectangulaire au niveau des foyers (*fig.* 15, 17); nous n'avons pas utilisé de lentille, ni de réflecteur. Montées sur deux phases du courant de la ville, les lampes consommaient l'une 745 w. (P), l'autre 940 w. (B) sous 125 v. (le voltage des deux phases fréquemment mesuré a été trouvé très stable au cours des expériences). Les observations ont été faites dans les conditions suivantes:

Eclaircement	0,5i	i	2i	4i	8i
Distance de la source	1,41 m.	2 m.	1,41 m.; 2 m.	1 m.; 1,41 m.	1 m.
Lampe	(0 sér. A)	B ou P	B ou P; B+P	B ou P; B+P	B+P
Catégorie	0	1	2	3	4

Température des feuilles. — En raison de la forte consommation d'énergie des lampes, l'air du laboratoire s'échauffait rapidement. Pour éviter dans la mesure possible l'échauffement des feuilles observées, nous avons installé une ventilation. L'air était aspiré de l'extérieur, à travers la caisse des lampes munie d'un tuyau de poêle (*fig.* 17), par un fort ventilateur qui le déversait dans un local contigu. Le courant froid avait la di-

rection feuille $\Rightarrow$ lampe, de telle sorte que l'échauffement par convection a été presque complètement supprimé (parfois, l'air aspiré était trop chaud).

Comme dans les autres séries d'observations, la température de la feuille, T , a été observée continuellement. Au cours d'une observation, elle variait, mais sous les réserves suivantes :

1^o d'une expérience à l'autre, la variation de T à égalité d'éclairement est comparable en amplitude et en vitesse ;

2^o la moitié de cette variation s'effectue pendant les dix premières minutes, puis la température monte régulièrement, mais très lentement, jusqu'à l'extinction ;

3^o l'échauffement moyen dans les dix premières minutes est proportionnel à l'éclairement, comme il ressort du tableau suivant, dans lequel sont consignées les moyennes, pour l'ensemble des observations, des échauffements après 10 min. d'éclairage, et au moment de l'extinction (durée variant de 1 h. 30 min. à 2 h.).

L	t	Distance		
		2 m.	1.41 m.	1 m.
B	10 min.	0,25° C	0,50°	1,10°
	fin	0,60°	0,95°	1,20°
P	10 min.	0,20°	0,50°	0,75°
	fin	0,45°	0,95°	1,30°
B+P	10 min.	0,50°	1,10°	1,80°
	fin	1,10°	2,20°	3,00°

L'échauffement, comme on en peut juger, a approximativement la même valeur qu'il s'agisse de la lampe P ou de la lampe B. et la valeur double s'il s'agit des deux ensemble, à la même distance. (La lumière moins blanche de B contenait probablement une proportion plus forte de radiations calorifiques). La concordance des échauffements observés nous paraît être une bonne vérification des indications industrielles relatives aux intensités que nous ne pouvions vérifier directement¹.

D'ailleurs, la divergence des courbes de réaction suivant qu'il s'agit de la lampe B ou la lampe P est du même ordre de grandeur que celle que présentent les réactions obtenues en utilisant la même lampe à des jours différents. En revan-

¹ La détermination photométrique de l'intensité de la lampe Osram (200 w), 0, utilisée dans la série A et pour quelques observations de cette série, offrait déjà de la difficulté et n'était que très approximative dans les conditions où nous pouvions la faire.

che, les réactions obtenues avec la même lampe, un jour donné, divergent très peu généralement. Si l'on prend, pour chaque disposition des lampes, la moyenne des réactions observées, Ar (celles d'un même jour comptant pour une), on voit que la moyenne pour la lampe B seule est inférieure à celle pour P seule, mais que leur rapport est très variable: (2i), $\text{Ar (B)}/\text{Ar (P)} = 9/10$; (i), $\text{Ar (B)}/\text{Ar (P)} = 3/4$; en outre, la combinaison B + P donne pour l'intensité 2i une moyenne plus faible que B seule, et par conséquent P seule, mais pour l'intensité 4i plus forte que P seule. La diversité des résultats individuels dépendant certainement d'autres facteurs, comme on en peut juger, que de la diversité des modes d'éclairement, qui d'ailleurs ont été employés alternativement, nous avons calculé les moyennes comme si la même lampe avait été utilisée pour toutes les observations.

Correction de température. — Une liaison systématique entre Ar et l'échauffement n'apparaît pas tant qu'il reste faible; mais elle se manifeste déjà pour (B + P) à 1,41 m. et surtout (B + P) à 1 m., en ce sens que les réactions observées sont plus fortes quand l'échauffement est plus considérable. Les remarques faites plus haut sur la variation de la température de la feuille permettent de corriger les courbes moyennes de réaction suivant l'échauffement moyen pour chaque catégorie. Nous avons effectué cette correction en admettant: 1° que l'échauffement rapide est assimilable à celui qui était provoqué dans les expériences B; 2° que l'Ar qui résulte de l'échauffement lui est proportionnelle (cf. série B); 3° que les effets de l'éclairement et de l'échauffement se somment.

Manière de procéder à une observation. — Nous avons procédé comme dans la série B. La feuille disposée pour l'observation, nous vérifions qu'elle était immobile, puis nous éclairons. Quand les folioles cessaient de se déplacer, nous éteignons, puis observons encore leur mouvement pendant un temps variable. Nous avons observé à intervalles de 5 minutes la température de la feuille, les positions des folioles, et plusieurs fois au cours d'une expérience la température ambiante et le voltage du courant d'alimentation des lampes. Les résultats numériques complets (55 observations) sont consignés dans les tableaux VII à XI inclusivement, publiés en appendice.

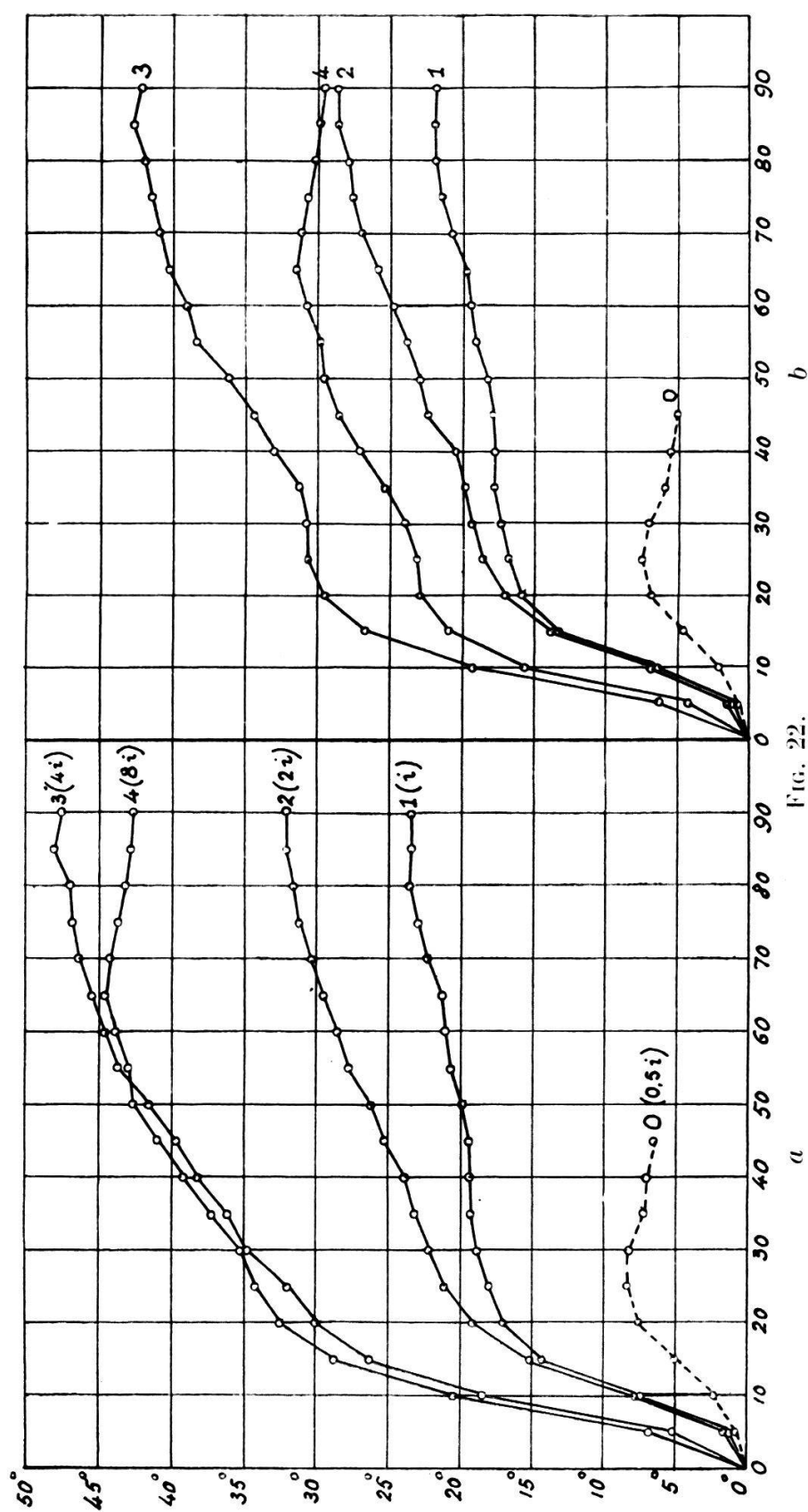


FIG. 22.

Série D. Courbes moyennes de réaction non corrigées (a) et corrigées (b). En abscisse, le temps (en minutes) ; en ordonnée, le déplacement angulaire de la foliole C—Ci (en degrés).

Résultats. Série D.

Courbes de réaction ¹. — Dans chaque catégorie, les courbes de réaction forment un faisceau divergent, ou parfois deux: d'une part les réactions les plus fortes, qui sont aussi les plus nombreuses, d'autre part les réactions faibles. La plupart des courbes présentent une branche ascendante *a* (passage de l'obscurité à la lumière), brusquement coudée; une branche parallèle à l'axe du temps ou faiblement ascendante *b* (éclairage constant); une branche descendante *c* (extinction).

Les courbes moyennes corrigées et non corrigées sont données dans la *fig. 22*. La correction de température les affecte de la manière suivante:

Catégorie	0	1	2	3	4
Correction	$-\frac{1}{7} B_t$	$-\frac{1}{6} B_t$	$-\frac{1}{3} B_t$	$-\frac{1}{2} B_t$	$-\frac{6}{5} B_t$

Il faut remarquer que la correction ne modifie pas l'allure des courbes, ni leur répartition: corrigées ou non, les courbes moyennes sont peu distinctes à l'origine et la courbe 4 inférieure à la courbe 3. Les considérations qui suivent ont rapport aux courbes corrigées.

Temps de réaction, tr. — Comme dans la série B, il n'est question ici que d'une limite supérieure.

Catégorie	Nombre d'obser.	10 > tr > 5	5 > tr > 0
0	5	3	2
1	11	5	6
2	15	2	13
3	12	1	11
4	12	2	10

Dans toute la série d'observations, nous n'avons pas constaté de $tr > 10$ min.; en moyenne, pour toutes les catégories, la réaction est déjà visible au bout de 5 min., et le nombre des cas où $tr > 5$ min. diminue avec l'intensité lumineuse. Nous pouvons répéter ce que nous disions des réactions B: toujours relativement court, le temps de réaction diminue tandis que croît l'intensité lumineuse qui provoque la réaction.

¹ Les définitions sont données dans le chapitre V.

Vitesse de réaction, V_r (fig. 23, 24). — Au cours d'une réaction, V_r présente une oscillation principale suivie d'oscillations secondaires; on en compte en général deux, qui apparaissent plus régulièrement soit dans les réactions individuelles, soit dans les moyennes, que dans la série B. Lorsque l'intensité lumineuse croît, le premier maximum et le second sont atteints plus vite, la chute de la vitesse est plus rapide. Les points manquent pour tracer avec sécurité les courbes représentatives de la variation de V_{r_i} et V_{r_m} (v. initiale et maximum) en

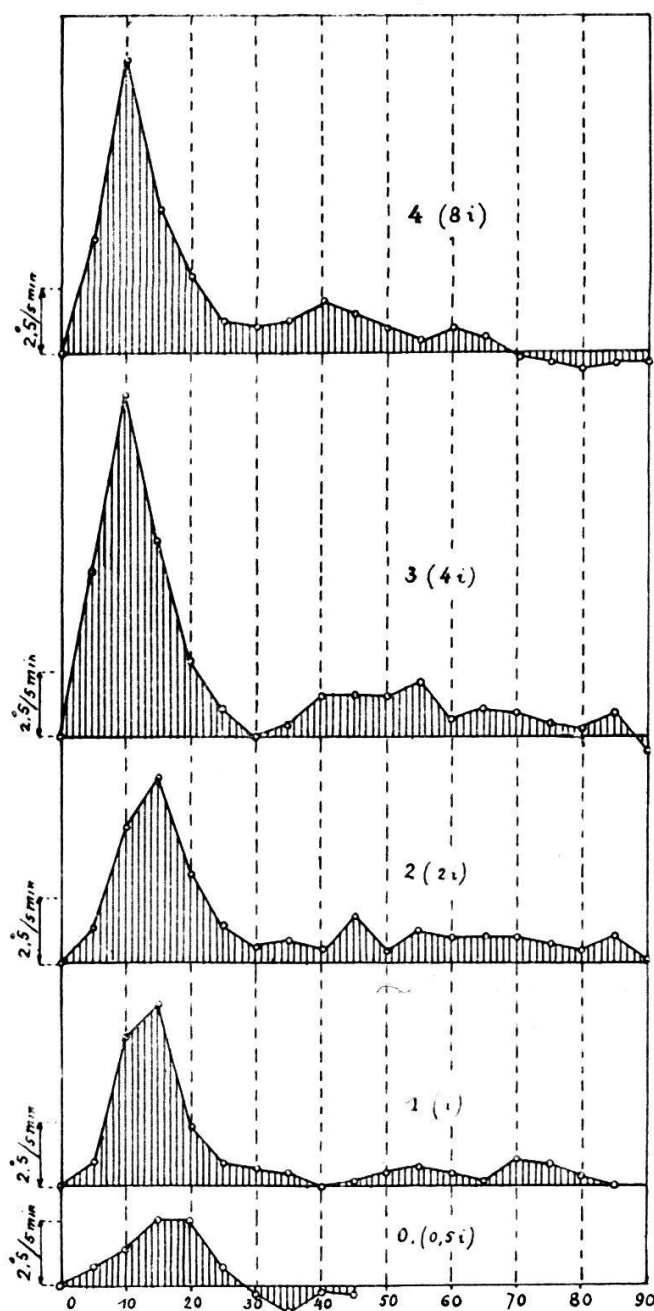


FIG. 23. — Série D. Courbes moyennes de vitesse de réaction.
En abscisse, le temps (en minutes); en ordonnée, la vitesse de réaction.

fonction de l'intensité lumineuse, d'autant plus que les moyennes des catégories 1 et 2 sont trop peu distinctes; mais on voit que ces deux valeurs de la vitesse croissent jusqu'à une valeur de l'intensité lumineuse comprise entre $4i$ et $8i$, puis diminuent.

Amplitude de réaction, Ar. — Ar_a , l'amplitude de la réaction au premier minimum de la vitesse, et Ar_m , l'amplitude maximum, varient de la même façon en fonction de l'intensité lumineuse, et à première vue suivant une parabole, dont le sommet correspondrait à une intensité lumineuse d'env. $5i$ (fig. 25).

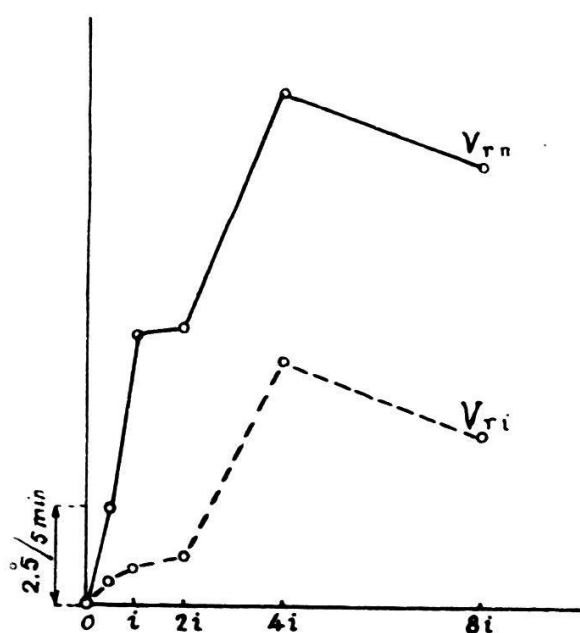


FIG. 24. — Série D. Les deux valeurs définies de la vitesse de réaction, V_{r_m} et V_{r_i} , en fonction de l'éclairement.

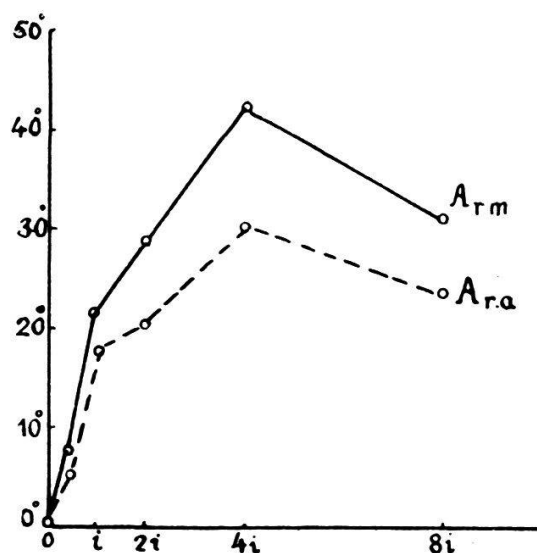


FIG. 25. — Série D. Les deux valeurs définies de l'amplitude de réaction, Ar_a et Ar_m , en fonction de l'éclairement.

Les plus fortes valeurs de V_{r_i} , V_{r_m} , Ar_a et Ar_m sont celles que fournit la catégorie 3 ($4i$). On voit qu'en règle générale chacune d'elles peut également caractériser une réaction donnée. Fait important à noter, non seulement ces variables ont des valeurs plus faibles pour l'intensité $8i$ que pour l'intensité $4i$, mais encore (exception faite de la catégorie 0 qui n'est pas exactement comparable aux autres) le nombre des cas individuels où Ar diminue après avoir atteint son maximum à éclairement constant augmente avec l'intensité lumineuse. L'action prolongée d'un fort éclairement dissymétrique a donc pour effet de renverser le mouvement d'abord positif.

Examinons maintenant la fréquence des mouvements $V \Rightarrow S'$ et les conditions dans lesquelles ils ont été observés. En raison de l'échauffement inévitable, les observations n'ont pas été prolongées au delà de 1 h. 30 min. à 2 h. En règle générale C^1 se stabilise ou augmente faiblement pendant la 2^e heure aux intensités lumineuses moyennes, et diminue aux intensités les plus fortes essayées. A plusieurs reprises, nous avons observé dans ces conditions un mouvement de sens $S' \Rightarrow S$ qui pouvait annuler la réaction positive au cours de la 3^e heure d'éclairage.

Sur 55 observations, dans 19 seulement la position V a été dépassée, encore s'agit-il des réactions non corrigées. Le nombre des cas où $C_{\max.} > 0$ augmente avec l'intensité lumineuse; mais s'il est de 10 dans la catégorie 4, contre 7 dans la catégorie 3, il faut tenir compte, d'une part, de la correction plus forte à effectuer pour la catégorie 4, d'autre part, de ce que C initial moyen était supérieur pour cette catégorie.

Nous arrivons à cette conclusion: à température moyenne ($T < 20^\circ \text{C}$) et pour des feuilles ayant séjourné environ 12 heures à l'obscurité, *l'exposition à un éclairage unilatéral* (normal à la face supérieure de la feuille) *n'est pas une condition suffisante pour faire prendre aux folioles la position S'* . L'intensité de l'éclairage joue un rôle important dans la production des mouvements étudiés. Et les observations que nous venons de résumer conduisent à ce résultat étonnant que l'action de la lumière paraît être limitée par une contre-action, déjà à l'intensité la plus forte essayée (8i, soit env. 3000 bgm)².

Les Ar les plus fortes que nous ayons observées (correction faite) sont de 70° , et l'on peut évaluer à 90° le maximum qu'on obtiendrait vraisemblablement pour une intensité 5i. L'amplitude des réactions ne dépasse donc pas celle qu'on obtient par élévation brusque de la température.

La variabilité des amplitudes de réaction résulte en partie sans doute des différentes conditions d'éclairage, mais comme nous en avons fait plus haut la remarque, elle paraît dépendre aussi, et fortement, des « dispositions » des feuilles qui varient d'un jour à l'autre. Comme le dispositif de ventilation ne per-

¹ Nous rappelons qu'il s'agit du complément de l'angle formé par la direction de la foliole avec le plan de symétrie de la feuille.

² Nous parlons ici d'intensités, puisque les expériences ont été faites à éclairage continu prolongé « Dauerbelichtung »; il s'agit probablement d'effets de la quantité de lumière.

mettait pas de déplacer commodément la caisse des lampes, nous avons fait agir B, ou P, ou $B + P$, alternativement, à une distance donnée, pendant plusieurs jours consécutifs. L'influence des conditions météorologiques ne s'est donc pas exercée tout à fait au hasard sur les résultats. La moyenne des Ar observées pendant une période donnée, en alternance avec des expériences B) permet de constater — comme nous l'avons fait déjà en ce qui concerne les observations B — que le mauvais temps diminue la capacité de réagir des feuilles. Il y a coïncidence satisfaisante entre des réactions plus faibles que la moyenne et un temps pluvieux et froid, et vice versa. Par exemple, nous trouvons pour les catégories 3 et 4:

4;	du 28 au 31 août;	7 expér.;	Ar (moy., non corrigée)	=	31,6
3;	»	»	»	=	35,6
4;	du 1 ^{er} au 15 sept.	4	»	=	42,4
3;	»	5	»	=	47,5

et les procès-verbaux indiquent un temps pluvieux et froid du 28 au 31 août et un temps beau, chaud ou frais, du 1^{er} au 15 septembre.

Série C.

Jusqu'ici nous avons parlé des mouvements que l'on provoque en exposant la face supérieure des folioles à la lumière. Que se passe-t-il lorsque, toutes choses égales d'ailleurs, c'est la face inférieure qu'on éclaire? Cette question nous intéressait, parce qu'elle devait permettre, pensions-nous, de comparer les deux côtés du renflement moteur au point de vue de l'excitabilité. Nous nous sommes donc proposé de l'aborder en procédant comme dans la série D. Quoique peu nombreuses (18), ces observations faites au début d'octobre 1923 avec du matériel encore convenable, mais que l'avancement de la saison a limitées, fournissent des indications précieuses sur le mécanisme des réactions provoquées par un éclairage dissymétrique.

Les premiers essais montrèrent que dans le temps où une courbure positive aurait dû se dessiner (mouvement $S' \Rightarrow S$), se produisait au contraire une courbure négative faible et qui paraissait correspondre assez exactement à celle que l'échauffement simultané pouvait déterminer. Fallait-il en conclure que le côté inférieur de l'articula-

tion n'est pas sensible à l'action de la lumière ? Ce résultat ne provenait-il pas plutôt de l'état du matériel utilisé ? Pour en décider, nous avons, après extinction de la lumière, retourné la feuille observée, puis allumé de nouveau. Les folioles ont effectué un mouvement positif qui témoignait de leur état de sensibilité satisfaisant, mais ce mouvement, comparé au mouvement normal (D), était d'allure assez différente. Cette observation répétée nous a conduite à en rassembler un certain nombre.

Nous avons procédé comme suit : La feuille était disposée comme à l'ordinaire, mais la face inférieure du côté de la lumière. Nous l'éclairions et observions le déplacement des folioles et leur température jusqu'au moment où elles s'immobilisaient ; nous éteignons alors et laissons à la feuille un temps de repos variable, pendant lequel les folioles effectuaient un mouvement de sens inverse, sans toujours revenir à leur position première. Dans l'intervalle, la feuille était retournée délicatement, sans secousse. Ensuite nous rallumons et poursuivons l'observation pendant 1 h. environ.

Les observations sont réparties en deux catégories très inégales :

Cat. 1, 4 expériences (dont 3 complètes), intensité $2i$ }
Cat. 2, 14 expériences (dont 12 complètes), intensité $4i$ } $\left. \begin{array}{l} \\ \end{array} \right\} \text{lampe P}$

Le matériel était ici moins choisi, et les Ar sont encore plus variables ; mais ici aussi on remarque, et à plus forte raison, la concordance très satisfaisante des réactions individuelles dans le temps. Les courbes moyennes en indiquent donc assez exactement la forme ; les Ar d'ailleurs divergent moins au début qu'à la fin des observations. Les résultats numériques sont consignés dans les tableaux XII et XIII de l'appendice et résumés dans la *fig. 26*. Nous avons représenté, pour les deux intensités lumineuses (catégories 1 et 2) le mouvement effectué pendant que la face inférieure était tournée vers la lumière (phase 1), et pendant que la face supérieure l'était (phase 2), et rappelé avec cette seconde partie des courbes de réaction la courbe moyenne D pour la même intensité lumineuse. Enfin, nous avons figuré indépendamment les vitesses correspondantes.

La correction de température (la même que dans D) affecte ici comme ailleurs l'amplitude, et non la forme des réac-

tions. Cette correction ne diminue donc pas la portée des considérations que nous allons développer et qui pourraient s'appliquer presque intégralement aux courbes non corrigées.

Comparons deux à deux les courbes de réaction :

1^o *Phase 1.* — Les courbes C_{11} et C_{21} ont exactement la même forme. Elles représentent toutes deux un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$ (même après soustraction de la réaction thermonastique), donc une réaction négative par rapport à la source de lumière; mais il importe de remarquer que l'amplitude de ce mouvement est plus forte pour C_{11} , provoquée par une intensité moitié plus faible que C_{21} (ceci est encore vrai des courbes non corrigées, quoique la correction à effectuer sur C_2 soit plus forte que sur C_1). Enfin, dans les deux cas, un faible mouvement de sens contraire est esquissé, du 2^e au 5^e intervalle de temps après le début de la réaction; il est plus accentué pour C_{11} que pour C_{21} .

2^o *Phase 1 et D correspondantes.* — La courbe C_{11} , d'abord presque confondue avec sa correspondante D_2 , en diffère par l'inflexion qu'elle présente dès le 2^e intervalle de temps; en outre, après 45 minutes, son amplitude est de 10°, contre 22° pour la courbe normale.

La courbe C_{21} est immédiatement déprimée par rapport à sa correspondante D_3 ; elle en diffère aussi par son inflexion dès le 2^e intervalle de temps et par son amplitude réduite, après 45 minutes, de 34° à 5°.

3^o *Phases 1 et 2.* — Pour C_1 et C_2 on constate que la réaction, plus forte dans la phase 2, a même sens et même forme que dans la phase 1. Quinze minutes après le début de la réaction pour C_{12} , 20 minutes après pour C_{22} , une réaction de sens opposé se dessine; l'inflexion est à la fois plus brusque et plus accentuée dans C_{12} que dans C_{22} .

Rapprochant les indications sous chiffres 3^o et 1^o, nous arrivons à cette conclusion que les réactions observées dans les deux cas sont de même nature. *Ce sont les résultantes de courbures tendant à se faire dans deux directions opposées*, d'où résulte dans les deux cas un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$.

4^o *Phase 2 et D correspondantes.* — Les réactions « anormales » de la phase 2 diffèrent des réactions normales D de la même manière que les réactions de la phase 1. La courbe C_{12} , d'abord plus élevée que sa correspondante D_2 , s'infléchit,

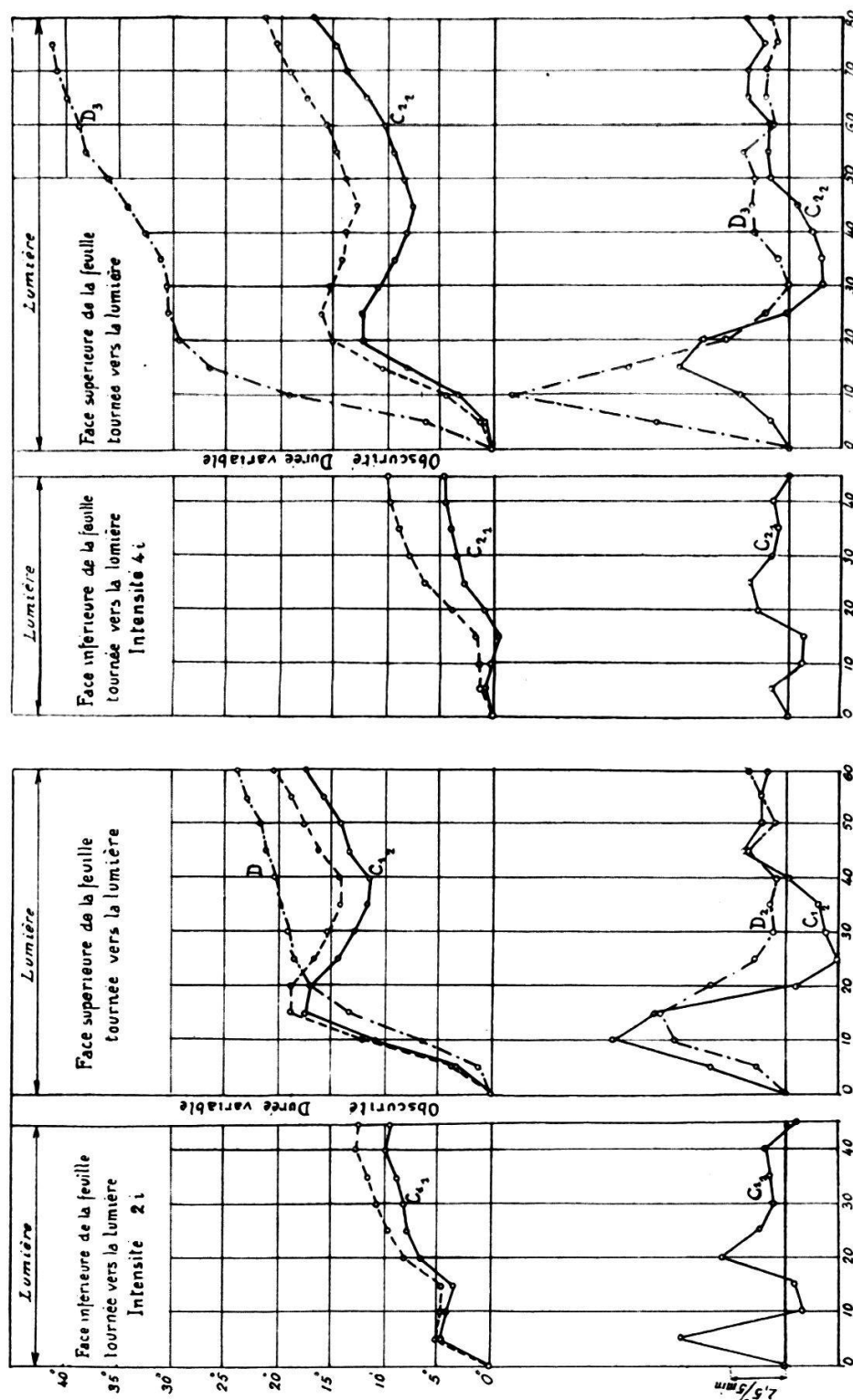


FIG. 26. — Série C. Courbes moyennes de réaction (en haut) et de vitesse de réaction (en bas), en traits pleins; en traits brisés, les courbes non corrigées et les courbes D à comparer. En abscisse, le temps (en minutes); en ordonnée, le déplacement angulaire de la foliole C — Ci (en degrés), et la vitesse de réaction.

de telle sorte qu'une heure après le début de la réaction son amplitude n'atteint que les $\frac{2}{3}$ de la valeur normale. [Il est douteux que C_{12} l'emporte réellement sur D_2 pendant le premier quart d'heure; C_{12} est la moyenne, probablement trop forte, de 3 résultats dont 2 du même jour, et D_2 , moyenne de 15 observations, est cependant trop faible à en juger par la variation de A_r dans la série D (fig. 25).]

Quant à C_{22} , elle est aussitôt fortement déprimée par rapport à la courbe normale D_3 , et son amplitude une heure après le début de la réaction n'atteint que $1/4$ de la valeur normale. Ici aussi, l'intensité lumineuse la plus élevée provoque la réaction de plus faible amplitude.

Si C_{12} diffère de D_2 par sa forme, en revanche la similitude de C_{22} et D_3 est si frappante qu'on n'hésiterait pas à voir en elles deux courbes d'une même famille (toutes deux moyennes de 12 observations). Leurs vitesses ont même période, mais le maximum dans C_{22} est fortement déprimé et retardé de 5 minutes. Quoique moins exacte, la coïncidence des vitesses dans C_{12} et D_2 est encore satisfaisante.

On est dès lors amené à en conclure par analogie que *les réactions normales D sont elles aussi les résultantes de deux courbures antagonistes*, aboutissant, aux intensités lumineuses essayées, à un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$.

*
* *
*

Comment interpréter ces résultats?

Nous remarquerons d'abord que les conditions C phase 1 et D ne diffèrent que par le côté de la feuille exposé à la lumière. Les différences signalées entre ces réactions doivent donc être rapportées à ce fait uniquement que, dans un cas, la face supérieure (D), dans l'autre, la face inférieure (C) était tournée vers la lumière. Les conditions C phase 2 et D diffèrent en ce sens que, dans la série D, l'éclairement succédait à un long intervalle d'obscurité (au moins 12 h.), tandis que dans la série C il faisait suite à un court intervalle d'obscurité (env. 45 minutes, variable) précédé par 45 minutes d'exposition de la face inférieure à la lumière. Il y a donc eu, par rapport aux conditions normales D, modification antérieure dissymétrique du renflement moteur.

Nous allons faire une hypothèse: les moitiés de l'articulation motrice réagissent indépendamment l'une de l'autre, chacune tendant à provoquer une courbure dont le sens et l'intensité dépendent directement de l'action de la lumière sur la turgescence des tissus. La courbure observée est la résultante des courbures que chacune des moitiés déterminerait si elle réagis-

sait seule. En un mot, nous supposons que ces courbures obéissent au schéma des tropismes de BLAAUW (9).

L'analyse des mouvements phototropiques de croissance a été poussée très loin, dans ces dernières années, et avec des méthodes de haute précision. Des mouvements phototropiques par variation de turgescence, en revanche, nous ne savons presque rien; le problème de la nyctinastie et de son énigmatique périodicité a accaparé l'attention, au détriment de l'étude des autres types de réactions que la présence d'un renflement moteur rend possibles. Cependant, l'ensemble des recherches concernant l'action directe de la lumière sur les tissus autorise à croire qu'il existe une analogie profonde entre les modifications de la croissance et celles de la turgescence qu'elle provoque. Tout récemment, BRAUNER (17) a exposé dans une communication préliminaire les premiers résultats d'une étude sur la photoréaction de la turgescence et ses rapports avec les courbures phototropiques du renflement moteur chez le *Phaseolus*. Les résultats obtenus, s'ils ne coïncident pas jusque dans le détail avec les prévisions qu'on déduit de la théorie de BLAAUW, sont cependant nettement en sa faveur. L'hypothèse que nous faisons est donc justifiée.

Nous avons conclu de l'examen des courbes C et D qu'elles doivent être les résultantes de réactions antagonistes, dont l'une, bientôt dominée, ne se manifeste que passagèrement. Ces réactions élémentaires ont une importance relative qui varie avec les conditions d'éclairement des deux faces de l'articulation et leur état antérieur. Il est dès lors tout naturel de les identifier avec les réactions antagonistes des deux côtés de l'articulation dont nous avons admis l'existence à titre hypothétique.

Reprenons, ceci dit, la comparaison des courbes C_{11} et C_{21} . Il s'agit de réactions négatives par rapport à la source de lumière, et dont la plus forte est provoquée par l'intensité la plus faible. Dans notre hypothèse, des réactions résultantes négatives peuvent se produire de plusieurs manières: soit que les deux côtés réagissent par une augmentation de turgescence, mais l'inférieur plus énergiquement; soit que l'inférieur réagisse par une augmentation et le supérieur par une diminution de turgescence; soit enfin que tous deux réagissent par une diminution de turgescence, mais le supérieur plus énergiquement.

Comme il est établi par ailleurs que dans les mouvements des articulations provoqués par la lumière la turgescence baisse,

ou tout au plus reste stationnaire, la première supposition est par là même exclue.

On conçoit que, dans la deuxième, une réaction négative puisse se produire, puisque l'effet de la lumière sur le côté inférieur et celui qu'à travers l'organe ténu et translucide elle exerce, quoique plus faiblement, sur le côté supérieur, ont alors même sens. Mais comment s'expliquer la réaction opposée transitoire? Bien plus, l'effet résultant devrait être plus fort pour une intensité d'éclairement plus élevée, au moins jusqu'à une intensité limite qui, d'après la série D, n'est certainement pas dépassée pour le côté supérieur, et que nous n'avons aucune raison de supposer dépassée pour le côté inférieur. C'est le contraire qu'on observe; aussi cette supposition est-elle à son tour exclue.

Qu'en est-il de la troisième? On prévoit que les effets de la lumière sur les côtés opposés de l'articulation motrice entreront en conflit et tendront à courber l'organe en des sens opposés, que l'une ou l'autre des réactions antagonistes l'emportera, suivant l'intensité d'éclairement et suivant que le côté le plus excitable ou celui qui l'est le moins sera exposé à la lumière. La forme des réactions C phase 1 s'explique immédiatement, et le sens des mouvements observés permet de conclure que pour les intensités d'éclairement essayées (2i, 4i) le côté inférieur est moins excitable que le supérieur. Si comme il y a des raisons de le croire, nous sommes en dessous de la limite d'intensité de la lumière où une inversion de son action pourrait intervenir, on comprend que l'amplitude de la réaction négative diminue, pour des intensités d'éclairement croissantes, dans la mesure où croît l'effet de la lumière sur le côté proximal (par rapport à la source); mais cette amplitude ne sera pas nécessairement plus faible, car on doit supposer que l'effet de la lumière transmise au côté distal augmente aussi avec son intensité. La diminution d'amplitude de la réaction négative implique un inégal accroissement des réactions antagonistes avec l'intensité d'éclairement. Appelons R_s et R_i respectivement pour le côté supérieur et le côté inférieur du renflement moteur le rapport de la grandeur de la réaction à l'intensité d'éclairement, c'est-à-dire l'« excitabilité »; E et $\frac{E}{n}$, les éclairements du côté proximal et du côté distal. Si le rapport $\frac{R_s}{R_i}$ était constant, la réaction résultante serait constamment positive, nulle ou négative, suivant que $\frac{R_s}{R_i}$ serait $< n$, ou $= n$,

ou $> n$. Donc, $\frac{R_s}{R_i}$ varie, ce qui est conforme à tout ce qu'on sait d'autre part concernant l'action de la lumière sur les plantes: la réaction croît plus lentement que l'excitation; elle est limitée, et d'autant plus vite qu'elle est plus forte (R plus grand) pour les intensités faibles de l'excitation.

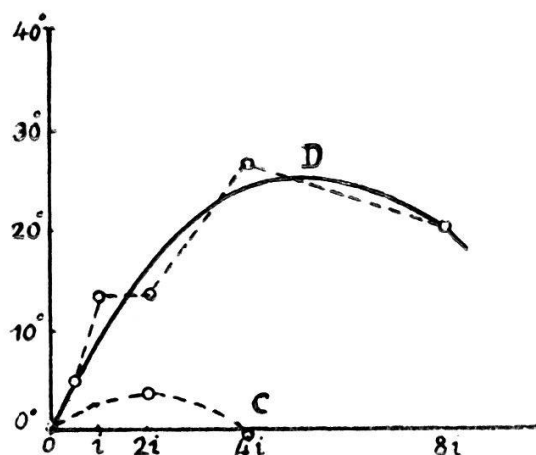


FIG. 27. — Séries D et C: Amplitudes de réaction (A_r , en degrés) $\frac{1}{4}$ h. après le début de l'éclairage en fonction de l'éclairement.

Dans la *fig. 27*, nous avons représenté les amplitudes de réaction (A_r) $\frac{1}{4}$ d'heure après le début de l'éclairage dans les séries D et C. La courbe C, dont deux points seulement sont donnés, a probablement la même forme que la courbe D. Il nous suffit d'ailleurs de savoir que pour une intensité d'éclairement $< 4i$ la courbure négative atteint son maximum, et que $4i$ détermine un état proche de l'indifférence, c'est-à-dire qu'alors $\frac{R_s}{R_i}$ est presque égal à n .

Nous nous représentons les choses comme suit:

Dans les conditions C, les intensités d'éclairement (E) faibles produisent d'abord des courbures négatives; $\frac{R_s.E}{n}$ s. est $> R_i.E$ jusqu'à une valeur de E voisine de $4i$. Puisque la courbure négative atteint pour une intensité E_x un maximum ($0 < E_x < 4i$), on doit supposer que $\frac{R_s.E}{n}$ croît jusqu'à cette limite plus vite que $R_i.E$ (R_i est peut-être nulle aux intensités très faibles): l'amplitude du mouvement négatif augmente avec E . A partir d' E_x , $R_i.E$ croît plus rapidement que $\frac{R_s.E}{n}$ jusqu'au moment où ces facteurs sont égaux: l'amplitude du mouvement

néгатif diminue avec E (région observée). Puis survient l'état d'indifférence, au delà duquel on peut prévoir un champ étendu de réactions positives, pour les valeurs de E telles que $R_i \cdot E > \frac{R_s \cdot E}{n}$ (nous rappelons ici les fortes courbures positives observées au soleil; cf. chapitre II).

L'incertitude du tracé de la courbe C et l'ignorance où nous sommes du rapport $\frac{1}{n}$ nous réduisent à des suppositions quant à la valeur du rapport $\frac{R_s}{R_i}$. Au moins peut-on dire que dans la région explorée $R_i < R_s$; mais on voit que la différence entre ces deux facteurs n'est pas si grande qu'on ne puisse trouver des intensités pour lesquelles on obtienne en éclairant la face inférieure une courbure positive.

Une remarque encore est nécessaire. Ce que nous disons des réactions C est relatif à la durée des observations¹. Nous ne pouvons en aucune manière affirmer que le mouvement négatif ne soit pas remplacé par un mouvement positif après une action suffisamment prolongée de la lumière, ni que les réactions positives prévues dans le même temps ne soient pas précédées encore d'une réaction négative transitoire. C'est même ce que paraissent montrer les observations analogues faites en plein air (cf. chapitre II; il est vrai qu'une réaction thermonastique intervient alors). D'ailleurs, il y a tout lieu de croire que dans les phénomènes de turgescence, comme dans ceux de croissance, l'excitabilité est une fonction très compliquée de l'intensité et de la durée de l'éclairement (cf. 2, 9, 58).

Appliquons aux courbes D les mêmes considérations. Nous sommes dans le cas où le côté le plus excitable (aux faibles intensités d'éclairement au moins) l'emporte, et à plus forte raison puisqu'il est mieux éclairé, sur son antagoniste. Pour toutes les intensités utilisées $R_s \cdot E > \frac{R_i \cdot E}{n}$. Cependant (cf. *fig. 25*), pour $E = 8i$, la réaction, toujours positive, est plus faible que pour $E = 4i$. Il semble donc qu'on puisse prévoir, même dans ce cas, des réactions négatives aux intensités élevées.

Les conditions dans lesquelles le côté supérieur plus excitable est placé sont telles que l'accroissement de R_s avec E doit être

¹ Nous avons parlé des réactions mesurées 1/4 h. après le début de l'éclairement.

bientôt plus faible que celui de Ri, que même Rs peut décroître déjà tandis que Ri croît encore. La réaction du côté inférieur doit donc pouvoir se manifester mieux aux intensités les plus fortes essayées, c'est-à-dire aussi qu'elle doit atteindre plus vite son maximum. Si maintenant nous nous reportons à la *fig.* 23, nous constatons que le premier minimum de la vitesse est atteint plus rapidement pour des intensités lumineuses croissantes. L'existence de ce minimum, autrement dit le passage brusque de la phase *a* à la phase *b* de la réaction (si net dans beaucoup de cas individuels qu'on pouvait en déterminer le moment par avance au cours des observations) nous paraît être une manifestation de l'activité antagoniste du côté proximal. Les courbes moyennes de vitesse dont nous parlons présentent des irrégularités assez fortes pour que notre interprétation semble forcée. Mais l'anomalie des courbes C phase 2 fournit en sa faveur un nouvel argument. La dépression qui les distingue des courbes D coïncide avec le passage brusque de la phase *a* à la phase *b* de la réaction, qui se traduit par un court palier dans les courbes D₃ et D₄. Cette anomalie est un fait certain : les 3 courbes C₁₂ présentent une inflexion ; 2 courbes C₂₂ ne présentent qu'un palier, mais les 12 autres une inflexion très apparente.

L'allure différente des courbes D et C phase 2 doit être rapportée, nous l'avons vu, au fait qu'un éclaircissement antérieur dissymétrique, à l'avantage du côté inférieur, a précédé la réaction C₂. Elle peut résulter soit d'une augmentation de l'excitabilité du côté inférieur, soit d'une diminution de l'excitabilité du côté supérieur, soit de ces deux causes réunies. L'ignorance à peu près complète où nous sommes de la photo-réaction de la turgescence nous réduit à de pures suppositions quant à la manière dont le premier éclaircissement modifie les propriétés du renflement moteur. Tout d'abord, il faut bien admettre que l'intervalle d'obscurité (15-55 minutes ; il n'y a pas de liaison entre sa durée et la grandeur de l'inflexion de la courbe de réaction) qui sépare les deux phases de la réaction (C n'était pas suffisant pour en annuler l'effet. Faut-il penser — toujours par analogie avec les réactions phototropiques par croissance (cf. ARISZ, 2, p. 210) — que la quantité d'énergie absorbée préalablement par le côté distal (par rapport au second éclaircissement), et qui n'a pas été dépensée en courbure, se somme avec la quantité d'énergie apportée par le second

éclairage, de telle sorte que la réaction du côté distal surmonte d'une manière plus durable et plus marquée la réaction du côté proximal? Un même effet se produit-il du côté proximal et facilite-t-il, en raison de son excitabilité plus rapidement diminuée, puisqu'elle est à l'origine plus élevée, l'apparition d'une courbure négative? On comprendrait alors que C_{2_2} soit non seulement plus fortement déprimée par rapport à D_3 que C_{1_2} par rapport à D_2 , mais soit encore d'amplitude plus faible que C_{1_2} dans l'intervalle d'observation. Ou bien encore la capacité de réagir du côté proximal serait-elle simplement diminuée du fait qu'il a réagi plus activement dans la première phase de la réaction? Nous pouvons affirmer seulement que tout se passe comme si le premier éclaircissement avait diminué la dissymétrie physiologique de l'articulation, ainsi qu'il ressort de la ressemblance des réactions anormales C phase 2 et des réactions C phase 1, obtenues dans des conditions telles que la dissymétrie de l'éclaircissement intervient en opposition avec la dissymétrie de l'organe, et par conséquent en diminue l'effet.

*

* *

Les courbures par variation que provoque un éclaircissement unilatéral n'ont été jusqu'ici l'objet que d'observations qualitatives. On s'est préoccupé surtout de la direction des mouvements observés et de la position d'équilibre des feuilles placées dans ces conditions, mais on n'a pas étudié la réaction transitoire, ni cherché si la forme en était la même suivant qu'on exposait à la lumière la face supérieure ou la face inférieure de l'organe. Aussi ne trouvons-nous, dans l'ensemble de la bibliographie, que quelques expériences de BOSE (12, 14) qui soient comparables aux nôtres, et encore ne le sont-elles pas dans le détail.

Dans *Plant Response* (12, p. 629), un graphique représente le mouvement d'une foliole de *Robinia* dont la face supérieure est exposée au soleil; l'allure de la réaction est comparable à celle des réactions D observées. Mais on obtiendrait, d'après BOSE, un mouvement identique dans la direction opposée, lorsqu'on dirige la lumière sur la face inférieure. BOSE, contrairement à nos propres observations (cf. chap. II), n'a donc pas observé de réaction négative précédant la réaction positive. Aussi, dans sa théorie du parahéliotropisme, place-t-il le *Robinia* parmi les espèces à faible conductibilité transversale.

D'où provient ce désaccord entre nos observations? Il n'est pas possible d'en rechercher l'origine, vu le caractère sommaire des indications que l'auteur donne au sujet de cette expérience. En revanche, d'après BOSE, le mouvement négatif observé lorsqu'on éclaire fortement par dessous la foliole du *Mimosa pudica*¹ (type 1), ou par-dessus celle de l'*Averrhoa carambola* (type 2), serait précédé, comme une technique délicate le met en évidence, par un faible mouvement positif, très tôt dominé par la réaction antagoniste du côté le plus excitable (ici le distal) auquel est conduite l'excitation (14, II pp. 382 sq.). Si, comme nous, et pour la même raison, BOSE admet que l'exposition à un éclairage unilatéral détermine la même réaction dans les deux moitiés de l'articulation (une contraction, une baisse de turgescence), et que les deux réactions peuvent être décelées au cours du mouvement résultant, son point de vue diffère cependant du nôtre en ce sens qu'il s'agirait du renversement d'un mouvement tout d'abord positif², tandis que nous voyons dans les réactions décrites du *Robinia* le conflit de réactions inégales, simultanées, à la différence près des temps de réaction, et dont la résultante est immédiatement négative.

Une première manifestation de l'activité du côté proximal aurait-elle échappé à notre méthode d'observation, grossière comparée à celle de BOSE? C'est possible; mais quoi qu'il en soit, l'hypothèse d'une conduction de l'excitation à travers l'organe n'est pas nécessaire pour expliquer l'intervention du côté distal. Si l'on admet que les mouvements observés résultent de l'action directe de la lumière sur les cellules, on doit tout d'abord songer à l'effet immédiat, sur le côté distal, de la lumière qui lui parvient, et l'on conçoit très bien que le côté distal plus excitable puisse l'emporter, quoique moins éclairé, dès le début de la réaction visible.

Nous devons borner à ces quelques remarques le rapprochement entre nos observations et celles de BOSE, car il s'agit de plantes différentes, d'intensités lumineuses faibles (lampe de 100 bg.), comparées à celles que nous avons utilisées, enfin de réactions dont la durée n'est pas indiquée.

¹ D'après PFEFFER (72, p. 63), et HANSRIG (41, p. 121), toutes les Légumineuses réagissent positivement dans ces conditions au soleil. Peut-être la différence des observations tient-elle à la diversité des sources de lumière utilisées.

² L'auteur explique également le renversement des courbures phototropiques de croissance par la conduction de l'excitation du côté proximal au côté distal.

CHAPITRE VII

**Conclusions sur le rôle des agents lumière et chaleur
dans la production des mouvements étudiés.**

Comparons tout d'abord les résultats des expériences B et D que résume la *fig.* 28. Les variations de température (ΔT) et les éclairéments (E) sont portés en abscisses, les amplitudes de réaction correspondantes (A_r) en ordonnées (nous avons interpolé au juger et en supposant dans la courbe D un maximum pour $E = 5i$).

On voit qu'il est possible de trouver une série de variations de température et d'éclairéments équivalents, entre les limites de 0° et $5^\circ C$ d'une part, de 0 et $5i$ (obscurité et env. 1875 bgm.) d'autre part: mais l'effet d'une $\Delta T > 5^\circ C$ est constamment plus grand que celui d'un $E > 5i$. Il suit de là que si l'on expose les folioles à des actions contraires, telles que $\Delta T > 5^\circ C$ et $E > 5i$, l'effet de la variation de température doit l'emporter. Rapprochons de ce résultat celui des quelques expériences de la série A. dans lesquelles la température et l'éclairement variaient en sens opposés (cf. chap. IV).

Nous avons trouvé que l'effet résultant a le signe de la variation de température, et en avons conclu que celle-ci l'emporte, ou que son effet se manifeste plus rapidement que celui de la variation d'éclairement. La comparaison des vitesses initiales (*fig.* 25 *b*) montre que tel n'est pas le cas; au contraire, à égalité d'amplitude, la vitesse initiale est plus élevée dans la réaction D que dans la réaction B. Nous avons trouvé d'autre part que la plus faible intensité d'éclairement essayée, soit env. 1400 bgm. (approximativement $4i$) doit être en moyenne compensée par une variation de température voisine de $4^\circ C$, et certainement inférieure à $10^\circ C$.

Revenons à la *fig.* 28 *a*. Nous voyons que les E et ΔT équivalents, au delà desquels l'effet de la variation de température augmente encore, tandis que celui de la variation d'éclairement diminue, sont ici une valeur d' E mal déterminée, puisque le tracé de la courbe est incertain, mais voisine de $5i$ (soit

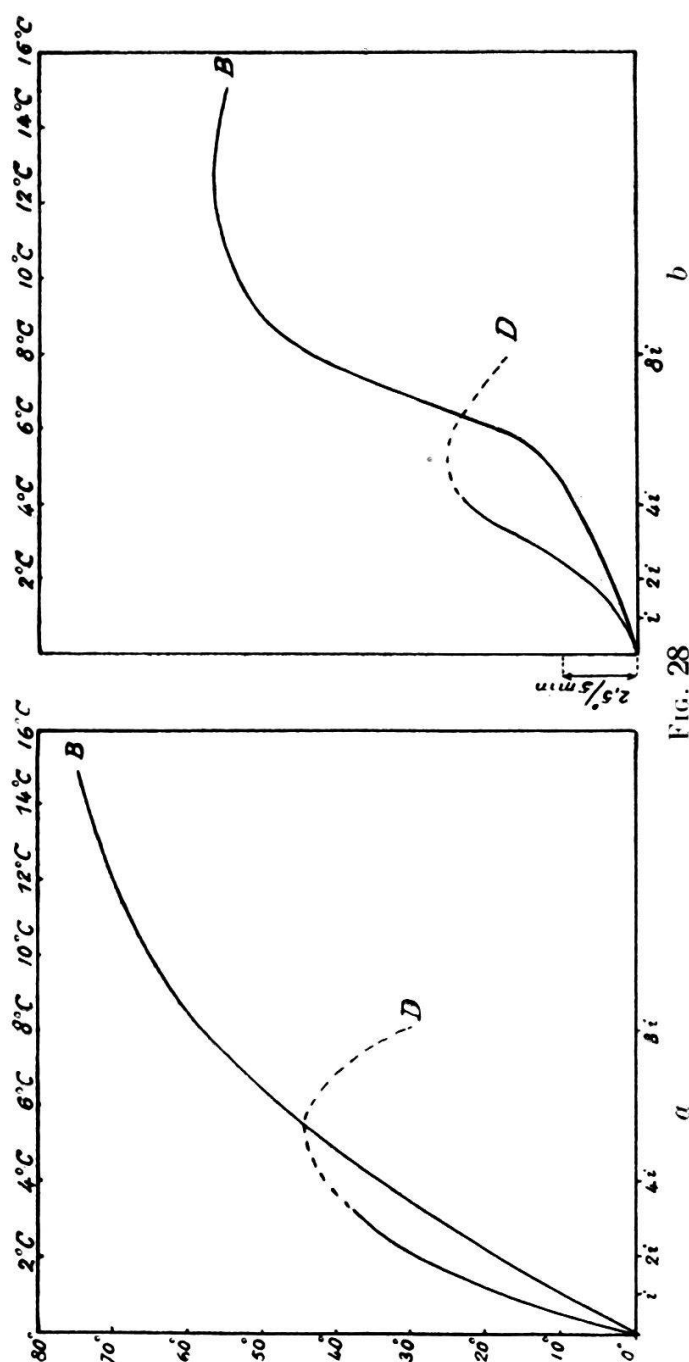


FIG. 28

a) Comparaison des amplitudes de réaction (Arm), en fonction de T (série B) et de E (série D) :
 b) Comparaison des vitesses de réaction (V_{ri}).

env. 1875 bgm.), et une Ar de 5° à 6° C. La concordance de ces observations est suffisante, si l'on tient compte du petit nombre d'observations A et des conditions différentes dans lesquelles elles ont été faites. Nous comprenons maintenant pourquoi les éclaircissements relativement très élevés que nous avons essayés ne compensaient pas de faibles variations de température, tandis que des éclaircissements plus faibles, mais qui n'ont pas été essayés, les auraient compensées.

Reprenant la comparaison des résultats des expériences B et D, nous remarquons en outre — cette affirmation est limi-

tée à la durée des observations (env. 2 h.) — que la nouvelle position des folioles qui ont réagi à une brusque élévation de température est d'autant plus stable que la température est plus élevée, tandis que la nouvelle position des folioles qui ont réagi à un éclaircissement unilatéral est plus stable sous un éclaircissement moyen que sous un éclaircissement intense.

Il ressort donc des observations faites au laboratoire qu'une élévation forte et brusque de la température est plus propre à provoquer un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$ de grande amplitude que l'exposition à un éclaircissement unilatéral.

Ni d'une manière, ni de l'autre, nous n'avons réussi à faire prendre aux folioles la position S' (sommeil diurne). L'impulsion qui leur était communiquée dans les conditions les plus favorables n'y suffisait pas. On se souvient que d'après KOSANIN (49, p. 23) un éclaircissement diffus est la condition nécessaire à défaut de laquelle les folioles ne peuvent pas prendre la position S' par réaction thermonastique. L'ensemble de ces observations nous permet de supposer qu'un éclaircissement diffus, ou une température plus élevée à l'obscurité, permettraient peut-être d'obtenir aussi la position S' , en opérant dans des conditions par ailleurs identiques aux conditions D.

La concordance entre les résultats des différentes séries d'expériences est complète. En revanche, les observations faites en plein air aboutissent à une conclusion opposée: *l'action dissymétrique de la lumière prédomine*. Le point essentiel où apparaît la contradiction est le suivant: au soleil, le mouvement parahéliotropique est d'autant plus accusé que l'intensité d'éclaircissement est plus élevée; au contraire, dans les expériences D, l'effet d'abord croissant d'éclaircissements d'intensité croissante diminue à partir d'une intensité beaucoup plus faible que celles qui sont en jeu dans les conditions naturelles. Peut-on concilier ces résultats? Peut-être, si l'on tient compte, et l'on ne saurait trop le faire, de la différence entre les conditions naturelles et celles où la lumière intervenait dans les expériences D.

Les feuilles qui, à un moment donné de la journée, sont exposées à la lumière directe du soleil, ont déjà réagi à la lumière diffuse, souvent intense, et y sont accoutumées; tout autre est la disposition (« Stimmung ») de feuilles qui depuis plus de douze heures séjournent à l'obscurité. On sait qu'une action plus énergique de la lumière est nécessaire, pour obtenir le

même degré de courbure phototropique, s'il s'agit de plantes adaptées à la lumière que s'il s'agit de plantes adaptées à l'obscurité; d'autre part, une adaptation préalable à la lumière élève la limite d'intensité au delà de laquelle le renversement du mouvement phototropique devient possible (cf. 45, II pp. 315-318). La limitation certainement établie, et le renversement souvent observé, de la courbure phototropique des folioles aux plus hautes intensités d'éclairement essayées sont peut-être la conséquence de leur accoutumance à l'obscurité. Si d'autre part il y a parallélisme entre les effets de la lumière sur la croissance et la turgescence, une autre explication se présente. Une plantule d'*Avena*, par exemple, réagit d'abord positivement, puis négativement, puis de nouveau positivement (« seconde courbure positive », cf. ARISZ, 2; LUNDEGÅRDH, 58) à des éclairéments¹ d'intensité croissante. La diminution constatée de la courbure positive du renflement moteur du *Robinia* est peut-être un phénomène limité à un certain champ d'intensités, au delà desquelles, en particulier pour celles des rayons solaires, on obtient de nouveau un effet positif et croissant. Enfin la qualité de la lumière n'est pas sans influence sur les courbures phototropiques qu'elle détermine. Sans doute, la composition du rayonnement des lampes utilisées se rapproche-t-elle de celle de la lumière naturelle, mais il se peut qu'une différence dans la proportion des diverses radiations, inégalement actives, explique partiellement au moins le désaccord des observations. Qu'il s'agisse enfin d'une différence entre les réactions de feuilles coupées et celles de feuilles normales, nous ne le pensons pas, car les feuilles coupées se distingueraient alors plutôt par excès que par défaut d'excitabilité; d'ailleurs, comme nous avons pu nous en assurer, les feuilles coupées et préparées de la manière habituelle se comportent au soleil comme les feuilles normales.

Pour trancher entre ces hypothèses ou leur substituer une explication meilleure, des recherches expérimentales sont nécessaires, et nous devons convenir que sur ce point nos observations, loin de répondre au but proposé, posent au contraire des questions nouvelles.

Qu'en est-il de l'action de la chaleur? Des expériences préliminaires, nous avons conclu que la capacité des folioles de

¹ Ou à des quantités de lumière; la question n'est pas tranchée.

réagir aux variations de température est la même à l'obscurité et à la lumière diffuse d'intensité moyenne. D'autre part, les températures initiales dans les expériences B sont voisines des températures matinales auxquelles se produit habituellement la réaction parahéliotropique. Les conditions B sont donc, mieux que les conditions D, comparables aux conditions naturelles. D'où vient alors que les variations de température, que nous avons reconnues capables de provoquer des mouvements de grande amplitude, aient un effet négligeable comparé à celui de la lumière directe du soleil? La raison en est simple. L'échauffement qu'éprouvent les feuilles au passage de l'ombre au soleil est toujours faible.

D'un certain nombre d'observations faites en juin et septembre 1924, le matin (l'orientation du laboratoire ne permettait pas de les faire à des heures différentes), nous avons tiré ces renseignements: les fluctuations de la température ambiante, produites soit par des courants d'air, soit par le passage d'un nuage sur le soleil, se traduisent immédiatement par une variation de la température interne du rachis de la feuille (mesurée thermo-électriquement); dans une feuille qu'on expose au soleil, la température peut rapidement (en moins d'une minute) monter de quelques degrés. [La température s'élevait le plus souvent de 1°C à 3°C ; dans les conditions les meilleures de calme et de clarté, l'échauffement pouvait atteindre 5°C .] Des échauffements de cet ordre de grandeur — encore doit-on les supposer plus faibles pour les renflements moteurs qui sont plus petits que le rachis — ne sont pas suffisants pour communiquer aux folioles, même en position V, l'impulsion qui les amènerait à la position S'. Aussi l'action thermique diffuse du rayonnement calorifique ne peut-elle pas contrecarrer l'action localisée énergétique de la lumière lorsqu'elle intervient en opposition avec elle; tout au plus se manifeste-t-elle alors d'une manière passagère, par exemple dans la réaction négative — peut-être partiellement due aussi à l'action de la lumière — qui précède la réaction positive des folioles éclairées par la face inférieure (cf. chap. II). En revanche, si l'action thermique des radiations était localisée et qu'un effet thermotropique en résultât, la question prendrait un autre aspect; on s'expliquerait à plus forte raison la courbure positive obtenue quand on éclaire le côté inférieur des folio-

les; car de même que l'action dissymétrique de la lumière l'emporte sur celle de l'élévation générale de l'intensité lumineuse, de même comprendrait-on que l'action dissymétrique de l'échauffement pût l'emporter sur celle de l'élévation générale de la température.

La question de l'existence d'un effet thermotropique mériterait d'être examinée avec soin, mais présente de sérieuses difficultés techniques. Comment déceler une différence de température à l'intérieur du renflement moteur minuscule des folioles du robinier? Il serait d'abord utile d'observer l'effet de radiations calorifiques localisées sur les différents côtés du renflement moteur pour voir si un effet dissymétrique en résulterait. Quelques expériences de ce genre que nous avons faites (cf. chap. IV) ont abouti à un résultat négatif; cependant, il s'agit là d'observations trop peu précises pour trancher une question aussi délicate.

Au soleil, l'action d'une température élevée est toujours subordonnée à l'action unilatérale du rayonnement, puisque des folioles éclairées par la face inférieure prennent alors et conservent la position *S*, même si la température atteint un niveau élevé. En revanche, l'élévation lente et forte de la température quand le ciel reste couvert peut faire prendre aux folioles des positions intermédiaires entre *V* et *S'*; l'écartement des folioles de chaque paire n'est cependant jamais réduit, dans ces conditions, au même degré que lorsqu'elles sont exposées au soleil. Pour se prononcer sur le rôle des agents lumière et chaleur dans la production des mouvements de direction $V \Rightarrow S'$, il resterait encore à démontrer — sur ce point nous n'avons fait aucune observation — que l'accroissement d'intensité de l'éclairement diffus peut aussi bien les provoquer que l'élévation de la température, et s'il en est ainsi, à déterminer dans quelle mesure la réaction photonastique s'ajoute à la réaction thermomonastique pour provoquer le sommeil diurne, dans les cas où on l'observe sans que l'action du soleil soit intervenue.

La question envisagée dans un cas particulier est suffisamment compliquée pour qu'on doive user de la plus grande circonspection en la transportant sur le terrain général. Quelques expériences du type B ont montré que les folioles du *Wistaria sinensis* sont beaucoup moins sensibles à l'échauffement que celle de l'*Amorpha californica* ou du *Robinia Pseud-*

acacia, quoiqu'elles se comportent en plein air de manière analogue. On ne peut donc sans plus étendre à l'ensemble des espèces du type 3 les conclusions de cette étude, ni à plus forte raison aux espèces des types 1 et 2 qui se comportent apparemment de manière différente.

CHAPITRE VIII

Conclusions sur la nature des mouvements étudiés.

Si nous comparons les deux types de mouvements étudiés, provoqués soit par échauffement brusque (B), soit par éclaircissement unilatéral (D), nous découvrons entre eux une analogie profonde, mais aussi des différences que l'on peut attribuer avec beaucoup de vraisemblance, sinon avec certitude, les unes, au fait que dans un cas la chaleur, dans l'autre la lumière, est en cause, les autres, au fait que l'action extérieure s'exerce ici également, là inégalement, sur les côtés opposés de l'articulation motrice.

La ressemblance apparaît dans la manière dont le mouvement provoqué dépend de sa cause extérieure : l'accroissement de l'impulsion communiquée aux folioles par des élévations croissantes de la température et de l'éclaircissement unilatéral (à partir de l'obscurité) se mesure à la diminution du temps de réaction expérimental et à l'augmentation de la vitesse latérale (à partir de l'obscurité) se mesure à la diminution du temps nécessaire pour l'atteindre ; cet accroissement est d'abord rapide, puis plus lent, jusqu'à un maximum au delà duquel il y a baisse.

L'amplitude maximum, toujours inférieure à l'amplitude possible du mouvement (position S'), est atteinte plus tôt dans les mouvements provoqués par un éclaircissement unilatéral ; en outre — pour autant que les observations dans un intervalle de temps relativement court (1 h. 30 min. à 2 h. environ) permettent d'en juger — la nouvelle position des folioles est d'autant plus stable que la nouvelle température est plus élevée, tandis que l'action prolongée d'un éclaircissement unilatéral d'intensité élevée a souvent pour effet de renverser le sens du mouvement tout d'abord provoqué. Enfin, une différence apparaît dans les vitesses de réaction : le mouvement provoqué par échauffement brusque s'accélère, puis se ralentit peu à peu ; celui que provoque l'éclaircissement unilatéral

ral s'accélère, est brusquement ralenti, puis s'accélère de nouveau faiblement; aussi l'amplitude de la réaction est-elle dans le premier cas plus grande à égalité de vitesse initiale.

L'analogie fondamentale que nous signalons entre les deux types de mouvements n'est pas autre chose que l'expression de leur qualité commune de réactions physiologiques à des excitations (cf. PFEFFER, 73, II p. 365). — Il n'est pas inutile d'insister sur le fait que les mouvements étudiés ont les caractères généraux des mouvements d'irritation, puisque plusieurs auteurs, comme nous l'avons vu plus haut, les considèrent comme de simples effets de l'accélération de la transpiration, sous l'influence de la chaleur ou de la lumière.

Aux arguments que plus haut nous opposions à cette manière de voir s'en ajoutent encore, et de décisifs, en ce qui concerne l'action de la lumière. Pour qu'un mouvement soit provoqué, il suffit que l'articulation motrice soit exposée à la lumière: pourtant elle ne porte pas de stomates et son épiderme est fortement cutinisé. Le mouvement provoqué est plus ample quand on expose à la lumière la face supérieure de la foliole qui pourtant se distingue par l'absence ou le petit nombre de stomates (cf. ERBAN, 27, p. 888; EWART, 28, p. 459). Une illumination intense a pour effet d'ouvrir davantage les stomates, et nous constatons une rapide limitation de l'effet de la lumière sur les folioles. Songeons aussi à l'analogie qui apparaît entre les courbures phototropiques par variation que nous avons étudiées, et celles qui s'effectuent par croissance, soit dans la liaison entre l'amplitude de la réaction et l'intensité d'éclairement (cf. LUNDEGÅRDH, 58, p. 17), soit dans l'accroissement des caractéristiques de la réaction avec l'excitation phototropique (cf. ARISZ, 2, p. 207). Or nul ne songe plus aujourd'hui à expliquer les courbures phototropiques par croissance comme les effets d'une évaporation dissymétrique. Les analogies que présentent avec elles les mouvements étudiés démontrent que là aussi la lumière agit comme un excitant, et non pas comme un simple agent d'évaporation.

Il est plus malaisé d'établir qu'il en est de même de l'action de la chaleur dans les mouvements consécutifs à un échauffement brusque. La question de savoir dans quelle mesure les courbures thermotropiques de croissance dépendent réellement d'une excitation thermique demeure pendante (cf. JOST, 45, II p. 334); à plus forte raison l'est-elle s'il s'agit de mou-

vements par variation. Les arguments que nous avons tirés de l'action localisée et dissymétrique de la lumière font ici défaut; aussi est-il d'autant plus important de remarquer les caractères que les mouvements thermonastiques étudiés ont en commun avec ceux que provoque l'éclairement unilatéral. Le fait que les feuilles submergées se meuvent encore sous l'action de la chaleur est d'ailleurs un autre argument en faveur de la même opinion¹.

Selon une opinion aujourd'hui répandue, qui s'appuie entre autres sur les recherches de LEPESCHKIN (55, 56, 57; 1908-1909), une variation de la perméabilité des membranes protoplasmiques serait la cause immédiate des variations de turgescence que la lumière et la chaleur provoquent en agissant sur le renflement moteur. « Je grösser die Permeabilität, desto stärker beeinflusst ihre Aenderung den osmotischen Druck », dit LEPESCHKIN (56, p. 730), pour qui l'anisotropie physiologique des articulations se ramène à une différence dans la perméabilité des membranes du côté supérieur et du côté inférieur de l'organe. En outre, les récentes recherches de BRAUNER (16, 1924) tendent à établir l'existence du rapport que TRÖNDLE (103, p. 204, 1910) avait entrevu entre la réaction de perméabilité et la courbure phototropique de croissance. Les analogies signalées entre les courbures phototropiques par variation étudiées et celles qui s'effectuent par croissance, la limitation rapide de l'effet d'intensités lumineuses croissantes, le renversement du mouvement sous l'action prolongée d'une intensité lumineuse élevée, sont autant de raisons qui tendraient à faire croire que l'action de la lumière sur les renflements moteurs s'exerce par l'intermédiaire de la réaction de perméabilité.

Les rares données que l'on a recueillies sur la manière dont la température modifie la perméabilité sont au contraire discordantes. On a reconnu que la perméabilité augmente avec la température comme avec l'intensité d'éclairement, ce qui

¹ Dans les conditions où nous avons opéré (cf. chap. III), une perte de turgescence excessive devait aussitôt se traduire par le fléchissement des folioles sous l'action de leur poids. Rien de pareil n'a été observé en règle générale dans la série D, ni dans la série B à température moyenne, mais bien en revanche lorsqu'on prolongeait l'observation à température élevée, et c'était à prévoir puisque les feuilles coupées transpirent plus activement que les feuilles normales. Quand nous disons que la transpiration n'est pas la cause des mouvements observés, nous devons cependant faire une réserve : elle n'est peut-être pas étrangère à l'influence que nous avons attribuée à la température élevée sur l'amplitude des mouvements.

rendrait compte de la concordance des mouvements provoqués par ces deux agents; mais, d'après van RYSELBERGHE (85, 1901), la perméabilité augmente d'abord proportionnellement à la température (de 0° à 15° C), et n'augmente plus guère à partir de 20° C; d'après LEPESCHKIN elle augmente encore moins que van RYSELBERGHE ne l'indique, et seulement jusqu'à une limite qui varie avec l'espèce, dans les articulations motrices des Légumineuses (56, p. 731); au contraire, d'après DELF (25, 1916), la perméabilité pour l'eau augmente, et de plus en plus rapidement avec la température entre les limites de 0° et 42° C; d'après COLLANDER (22, p. 76, 1919) enfin, la perméabilité pour les substances dissoutes augmente continuellement avec la température, entre 28° C et 44° C, mais est sans rapport avec les courbures thermotropiques des racines qu'il a étudiées.

L'accroissement des mouvements thermonastiques des folioles du *Robinia* pour des élévations croissantes de la température pouvant atteindre 15° C, entre les limites de 15° C et 32° C, est beaucoup plus considérable qu'il ne devrait l'être, dans l'hypothèse, selon van RYSELBERGHE et LEPESCHKIN; mais il ne concorde pas mieux avec les résultats de DELF, puisqu'il est de moins en moins rapide. Si dans les mouvements étudiés la lumière agit à première vue en conformité avec ce que l'on sait aujourd'hui de son influence sur la perméabilité des membranes protoplasmiques, on n'en saurait dire autant de l'influence des variations de température.

*

* *

Comme la forme des courbes B et celle des courbes D n'est modifiée que dans certains détails avec le degré de l'excitation; comme d'autre part les courbes B et les courbes D ont même sens et même allure générale, nous pouvons, semble-t-il, attribuer avec vraisemblance leurs particularités de forme au fait que les unes correspondent à des excitations symétriques, les autres à des excitations dissymétriques; et si l'hypothèse que nous a suggérée la comparaison des courbes D et C est exacte (cf. chap. VI), elle doit aussi pouvoir rendre compte de la forme des courbes B.

Des résultantes ayant le sens des courbes B peuvent se produire de deux manières seulement, puisqu'on sait par ailleurs que la turgescence de l'articulation, considérée comme un tout, n'augmente pas (cf. KOSANIN, 49, p. 47), soit que le côté supérieur

réagisse par un abaissement de turgescence et le côté inférieur par une augmentation, soit que les deux côtés réagissent par un abaissement de turgescence, mais le supérieur plus énergiquement. Une courbe de la forme B peut résulter de l'addition algébrique aussi bien de réactions concordantes inégales, de forme analogue, que de réactions antagonistes inégales, de même forme que les premières. On ne peut donc rien conclure de la forme des courbes B quant à la nature des composantes.

Cependant, comme les réactions C et D ne s'expliquent pas dans la première hypothèse, c'est une forte présomption pour penser que la seconde est vraie aussi des réactions B. En effet, si la première hypothèse est vraie, c'est qu'alors la lumière et la chaleur agissent de la même manière sur le côté supérieur de l'articulation, mais de manière opposée sur le côté inférieur. Or non seulement aucun signe visible ne traduirait cette différenciation dans le renflement moteur du *Robinia* (cf. PANTANELLI, 70), mais encore de nombreuses expériences ont mis en évidence la similitude des effets de variations de même sens de la température et de l'éclairement sur les cellules d'un même tissu, dans les courbures de croissance des feuilles florales et les courbures par variation de turgescence des feuilles chlorophylliennes (cf. PFEFFER, 71, II p. 214 et 72, p. 29; JOST, 44, p. 385).

Supposons donc que les deux côtés de l'articulation réagissent à l'excitation thermique par une diminution de turgescence. Le sens constant des réactions B montre que le côté supérieur est plus excitable et l'emporte entre des limites écartées de l'excitation; c'est donc la réaction du côté supérieur qui doit imprimer son allure générale à la résultante. Moins inégales que dans les conditions D, puisque l'inégale excitabilité des côtés opposés est seule en cause, les réactions élémentaires doivent aussi être moins décalées et se combiner en une courbe plus régulière. La vitesse initiale de la résultante doit être plus faible que si le côté supérieur était plus fortement échauffé que le côté inférieur; d'autre part, la réaction du côté inférieur atteint plus tôt son maximum, alors que la réaction opposée a encore une vitesse élevée, de telle sorte que la vitesse résultante peut diminuer régulièrement comme dans les courbes B par opposition aux courbes D (fig. 19, 25).

Ainsi, les courbes D seraient les résultantes de réactions antagonistes très inégales, et par conséquent décalées, dont la

plus faible apparaît à la faveur du décalage; les courbes B, de réactions antagonistes moins inégales, donc aussi moins décalées, dont la plus faible n'imprime pas d'inflexion à la résultante. Les ondulations des courbes de vitesse de réaction seraient l'expression, plus apparente dans les courbes D, du conflit des deux réactions.

Sans doute, ce n'est là qu'une hypothèse, et bien fragile, puisque nous fait défaut un élément essentiel de comparaison, la courbe de réaction à un éclaircissement omnilatéral. Voici donc une autre raison d'étudier ces réactions qui s'ajoute à celle que nous indiquions à la fin du chapitre précédent, et nous fait regretter davantage de n'en avoir pu jusqu'ici entreprendre l'étude. Du moins n'y a-t-il pas contradiction immédiate entre la forme des courbes B et celle qu'elles devraient avoir, nous semble-t-il, dans l'hypothèse que les deux côtés de l'articulation réagissent de la même manière à l'excitation extérieure.

Si les deux côtés de l'articulation réagissent de la même manière à l'action unilatérale de la lumière, nous en concluons que dans un mouvement de réception photonastique la turgescence doit varier simultanément dans le même sens, mais inégalement, dans les demi-articulations opposées. Nous aboutissons ainsi indirectement au même point de vue que LEPESCHKIN (cf. 56, p. 727) dans la question très discutée du mécanisme des mouvements nastiques, qui divise les auteurs en deux partis. D'un côté, PFEFFER (72, p. 6), PANTANELLI (70, pp. 232-239), dont les observations portent sur le *Robinia*. WIEDERSHEIM (110, p. 273), LEPESCHKIN (56; 57, p. 314) tirent de leurs observations la conclusion que la turgescence varie dans le même sens dans les deux moitiés de l'articulation, et que ses variations sont soit d'inégale vitesse (PFEFFER), soit d'inégale intensité (LEPESCHKIN). Dans le parti adverse, SCHWENDENER (90, p. 246; 91, p. 178), JOST (44, p. 374) et KOSANIN (49, p. 48), ce dernier pour ce qui concerne les mouvements thermonastiques, affirment que dans les demi-articulations antagonistes se produisent des variations de turgescence égales, mais opposées. La controverse aboutit d'ailleurs à un aveu d'ignorance: «Sicheres ist nicht bekannt», dit JOST (45, p. 371), dans la dernière édition de ses *Vorlesungen*.

On a expérimenté de part et d'autre sur les mêmes plantes et selon les mêmes méthodes: la méthode de résection, pour voir comment réagit chaque demi-articulation après ablation

de son antagoniste; la méthode de BRÜCKE, d'après laquelle on conclut de la mesure de la résistance au ploiement à la variabilité ou à l'invariabilité de la turgescence de l'articulation dans son ensemble.

C'est en nous fondant sur les résultats donnés par la méthode de BRÜCKE que nous avons éliminé, dans l'interprétation des courbes C, l'hypothèse que les deux côtés réagiraient par une augmentation de turgescence. Entre les deux autres possibilités, des considérations différentes nous ont fait choisir la double diminution de turgescence, ce qui est conforme aux résultats qu'a donnés le plus souvent la méthode de BRÜCKE dans l'étude des mouvements provoqués par la lumière. En revanche, KOSANIN (49, p. 48) affirme, sur la base d'observations qui paraissent entourées de précautions suffisantes, que les mouvements thermonastiques s'effectuent sans variation de la résistance au ploiement, c'est-à-dire par une diminution de la turgescence dans l'une des moitiés de l'articulation et une égale augmentation dans l'autre. Mais suit-il de là que les tissus opposés aient « réagi » en sens inverse à l'excitation? Si le bilan de la turgescence est tel qu'il y ait eu perte d'un côté et gain égal de l'autre, la possibilité ne demeure-t-elle pas que ce gain soit passif, qu'il soit la conséquence indirecte de l'expulsion du liquide du côté qui réagit plus énergiquement? A supposer que cette objection ne soit pas fondée, il en résulterait, dans le cas particulier, cette conséquence, que les réactions B proviennent de l'addition de réactions concordantes, ce que nous avons reconnu possible, c'est-à-dire que la chaleur et la lumière agiraient de la même manière sur le côté supérieur, mais de manière opposée sur le côté inférieur de l'articulation.

En face des résultats contradictoires auxquels ont abouti soit la méthode de Brücke¹, soit la méthode de résection, que l'on considère comme un pis aller, nous osons proposer la méthode d'excitation unilatérale pour mettre en évidence le mode de réagir des côtés opposés du renflement moteur. Les quelques observations que nous avons faites, tout imparfaites qu'elles soient, nous paraissent démontrer que la méthode est capable de donner des renseignements utiles sur le mécanisme des courbures par variation; et n'était la distinction radicale

¹ On sait que récemment PFEFFER, sur la base de nouvelles observations, a émis des doutes sur la valeur générale de son point de vue antérieur (cf. 74, p. 267).

qu'il y aurait lieu d'établir, selon certains auteurs, entre la réaction tropistique et la réaction nastique, nous ne comprendrions pas qu'on n'ait pas songé à l'appliquer. Si, en effet, la preuve était faite, par cette méthode, que sous l'action unilatérale d'une certaine intensité lumineuse les moitiés antagonistes de l'articulation réagissent dans le même sens, nous verrions une contradiction entre cette propriété et le mécanisme en vertu duquel, toutes choses égales d'ailleurs mais la lumière agissant sur tous les côtés de l'organe, l'une des moitiés réagirait par une augmentation et l'autre par une diminution de turgescence, et nous accorderions à ce résultat autant de valeur qu'à ceux des méthodes habituelles. Mais si l'on n'admet pas que les mouvements observés soient les résultantes des réactions cellulaires provoquées par l'action directe des excitants — l'hypothèse que nous avons faite pour expliquer les courbes C et D — et si l'on admet au contraire que l'excitation est perçue par l'organe et qu'il réagit comme un tout, que la réaction nastique et la réaction tropistique sont des réactions différentes correspondant à des processus de perception différents, alors on n'a plus le droit de conclure de ce qu'on observe par excitation unilatérale à ce qu'on doit observer par excitation omnilatérale, du mécanisme des courbures phototropiques à celui des courbures photonastiques. Cependant, comme nous allons le voir, l'ensemble de nos observations n'est pas en faveur de ce dernier point de vue.

*

* *

On se souvient que le problème du parahéliotropisme se pose essentiellement en ces termes: phototropisme ou nyctinastie? parahéliotropisme ou sommeil diurne? Examinons les définitions classiques du tropisme et de la nastie, et le critérium sur lequel on se fonde en définitive pour distinguer ces deux types de réaction. La définition de PFEFFER (73, II p. 356) est la suivante: « Nous désignons par le terme de mouvement de courbure (*mouvements aitionastiques*) les réactions produites par une excitation diffuse (homogène). Nous appelons mouvements de direction, d'orientation, ou *mouvements tropistiques*, les réactions déterminées par une excitation unilatérale (tropistique). Ces dernières réactions... ont cela de commun que *l'organe réagissant prend une orientation déterminée par rapport à la direction suivant laquelle l'excitation agit. Des organes à symétrie rayonnée peuvent réagir de cette manière aussi bien que*

des organes anisotropes, tandis qu'une excitation diffuse ne peut produire de mouvement de courbure que si l'organe présente une anisotropie physiologique et s'il est possible que les deux faces opposées s'allongent inégalement. »

Plaçons en regard la définition de JOST (45, II p. 251): « Wenn die neue Lage (des reagierenden Organs) eine Beziehung zur Einwirkungsrichtung des Reizmittels zeigt, spricht man von *Tropismen*, wenn aber das Reizmittel überhaupt nicht bestimmt gerichtet ist, oder wenn die Orientierung der Krümmung keine Beziehung zu seiner Richtung zeigt, sondern nur von der Pflanze selbst bestimmt wird, dann haben wir es mit *Nastien* zu tun. »

La définition de PFEFFER manque de clarté en ce sens qu'elle fait intervenir deux principes différents qui, appliqués isolément, comme on le fait parfois, conduisent à une répartition différente des cas observés. Si l'on ne tient compte en effet que du mode d'excitation extérieure diffuse ou unilatérale, on appellera *nasties* les courbures des organes anisotropes sous l'action d'excitations diffuses, et *tropismes* celles des organes tant anisotropes qu'isotropes sous l'action d'une excitation extérieure unilatérale. La distinction ainsi établie est alors toute superficielle. Appliquer le second principe, le seul que contienne la définition plus claire de JOST, c'est mettre au premier plan la capacité de s'orienter de l'organe, ou son défaut. Il y a *tropisme* lorsque l'organe prend une orientation définie par rapport à une excitation extérieure, tous les autres mouvements de courbure sont des *nasties*; on est ainsi conduit à ranger les courbures des organes anisotropes sous excitation unilatérale les unes, parmi les *tropismes*, les autres, parmi les *nasties*.

Le premier principe de classification est superficiel et peut induire en erreur, comme PFEFFER en fait lui-même la remarque (l. c. p. 357), en ce sens que la symétrie ou la dissymétrie de l'excitation extérieure n'implique pas nécessairement la symétrie ou la dissymétrie de l'état d'excitation à l'intérieur de l'organe. Mais le second principe vaut-il davantage? La direction de courbure d'un organe isotrope excité unilatéralement ne peut évidemment être déterminée que par la direction de l'excitation; de même celle d'un organe anisotrope excité *omnilatéralement*¹ ne peut être déterminée que par la structure dissy-

¹ C'est-à-dire de tous les côtés simultanément et avec la même intensité.

métrique de la plante; mais s'il s'agit d'un organe anisotrope excité unilatéralement, la direction suivant laquelle il se courbe peut être déterminée aussi bien par la direction de l'excitation extérieure que par la structure dissymétrique de la plante. A quel signe reconnaîtra-t-on que la direction du mouvement est déterminée par la plante seule (« nur von der Pflanze selbst bestimmt wird »), qu'il s'agit d'une nastie, selon JOST? Ce sera évidemment en modifiant la direction de l'excitation extérieure.

Tous les auteurs ont appliqué ce critérium pour trancher la question de la nature des mouvements parahéliotropiques: si le mouvement des folioles qu'on observe au soleil, dans les conditions normales, est réellement un mouvement héliotropique positif, on doit alors observer de même un mouvement héliotropique positif, c'est-à-dire de direction opposée, lorsque la face inférieure des folioles est tournée vers la lumière. Et parce qu'il n'a pas observé dans ces conditions-là un mouvement de direction $S' \Rightarrow S$, chez le *Robinia*, SUESSENGUTH (101, p. 38) en conclut qu'il s'agit de photonastie, tandis que HANSGIRG (41, p. 121) et BOSE (12, p. 629), qui affirment l'avoir observé, en tirent la conclusion qu'il s'agit de phototropisme: pour la même raison, selon PFEFFER (72, pp. 62, 63), le sommeil diurne de l'*Oxalis* doit être considéré comme une réaction photonastique, celui du *Robinia* comme une réaction phototropique.

Appliquons donc ce critérium à nos observations sur les mouvements des folioles du *Robinia* éclairées unilatéralement. Au soleil, nous avons vu qu'on obtient une courbure positive soit qu'on expose la face supérieure de la foliole à la lumière, soit qu'on y expose la face inférieure; et de là nous avons conclu à la nature héliotropique du mouvement provoqué par l'insolation (cf. chap. II). Mais venons-en aux expériences D et C, nous trouvons que les mouvements observés sont positifs lorsque la face supérieure regarde la lumière (D), négatifs dans le cas contraire (C). Nous devons conclure de là, en opposition avec la conclusion précédente, qu'il s'agit non pas de phototropisme, mais de photonastie.

Ainsi donc: ou bien le critérium appliqué est insuffisant, puisqu'il conduit à classer les courbures du même organe excité unilatéralement par la lumière parmi les tropismes, ou parmi les nasties, suivant l'intensité d'éclairement; ou bien la distinction établie est arbitraire.

Cette relation constatée entre la direction du mouvement et l'intensité de la lumière ne doit pas être confondue avec le phénomène bien connu chez les organes isotropes (« Umstimmung » ; cf. 3, 7, 9, 69, 112, etc.) du renversement de la direction suivant l'intensité et les conditions antérieures d'éclairement, puisque la même intensité qui provoque un mouvement négatif lorsque la face inférieure est tournée vers la lumière (C) provoque, dans des conditions identiques, un mouvement positif lorsque la face supérieure est tournée vers la lumière (D). La structure dissymétrique de l'articulation motrice est ici en cause ; et le critérium est en défaut parce que dans le cas de double dissymétrie (de l'organe et de l'excitation extérieure) la direction du mouvement n'est déterminée ni par la structure de la plante seule, ni par l'excitation extérieure seule, mais par ces deux éléments réunis.

Reprenons le cas particulier envisagé. Pour les intensités lumineuses essayées au laboratoire le changement de direction de l'excitant se traduit par une différence d'amplitude du mouvement, non de direction. La définition que donne КНИЕР (48, p. 281) des nasties, dont nous retenons ce passage, s'appliquerait alors mieux que celle de JOST : « Die Angriffsrichtung des Reizes ist für die Krümmungsrichtung des Organs nicht das massgebende ; ein einseitig wirkender Reiz führt also qualitativ zu demselben Effekt, wie ein diffuser. » Le critérium devrait alors être complété par la mesure de l'intensité de la réaction, si l'on entend désigner par nastique un mouvement dans lequel la direction de l'excitation extérieure n'a aucune part. Mais si nous passons des intensités utilisées au laboratoire aux intensités des rayons solaires, nous constatons non plus seulement une différence d'ordre quantitatif entre les mouvements provoqués par l'éclairement diffus (mouvement de réveil, $S \Rightarrow S'$) et par l'éclairement unilatéral (mouvement de direction $S' \Rightarrow S$), mais une différence d'ordre qualitatif : les mouvements sont de direction opposée. On peut donc supposer à juste titre qu'en dessous d'une certaine intensité lumineuse le renflement moteur se comportera, suivant le critérium adopté, comme un organe à réaction nastique ; au-dessus de cette intensité, comme un organe à réaction tropistique ; à la limite, comme un organe indifférent, si la lumière tombe sur le côté inférieur, sensible, si elle tombe sur le côté supérieur (sous réserve d'une certaine durée d'exposition et d'une certaine détermination des conditions antérieures).

Nous pouvons supposer l'existence d'organes dont la structure soit telle qu'en modifiant la direction de la lumière on n'observe jamais, si grande qu'en soit l'intensité, une différence d'ordre qualitatif entre les réactions provoquées; enfin, qu'il n'apparaisse même pas, dans les mêmes conditions, une différence d'ordre quantitatif. L'excitation extérieure unilatérale se traduira dans ce cas par un effet visible identique à celui de l'excitation extérieure omnilatérale, et, en vertu du second principe de classification, nous parlerons, dans les deux cas, de réaction nastique.

Mais quelle preuve l'identité de l'effet visible de deux excitations extérieures différentes apporte-t-elle de l'identité des processus supposés de perception? Aucune, pensons-nous; et ce principe de classification nous apparaît non moins superficiel que celui qui tient compte seulement de la nature de l'excitation extérieure. En effet, ou bien l'on admet à priori qu'à l'excitation extérieure unilatérale et à l'excitation extérieure omnilatérale correspondent des processus internes de perception et de réaction différents; et alors on doit en revenir à la première définition de PFEFFER, c'est-à-dire appeler nasties les mouvements provoqués par l'excitation extérieure omnilatérale, que seuls les organes anisotropes peuvent effectuer, et tropismes les mouvements des organes tant anisotropes qu'isotropes provoqués par l'excitation extérieure unilatérale; ou bien l'on confondra dans la notion de nastie les mouvements des organes anisotropes provoqués par l'excitation extérieure omnilatérale et les cas limites où l'excitation extérieure unilatérale d'un organe anisotrope aboutit au même résultat que l'excitation extérieure omnilatérale; et puisqu'existent tous les cas intermédiaires¹ entre ce cas limite et celui où la légère anisotropie d'un organe dorsiventral en distingue à peine la réaction à une excitation unilatérale de celle d'un organe isotope, on renoncera par là même à la distinction radicale des deux types de réaction, qui serait alors arbitraire.

Dans le domaine des mouvements par variation de turgescence², on n'a pas apporté, que nous sachions, de preuve de l'existence de processus internes qui différencient la nastie du

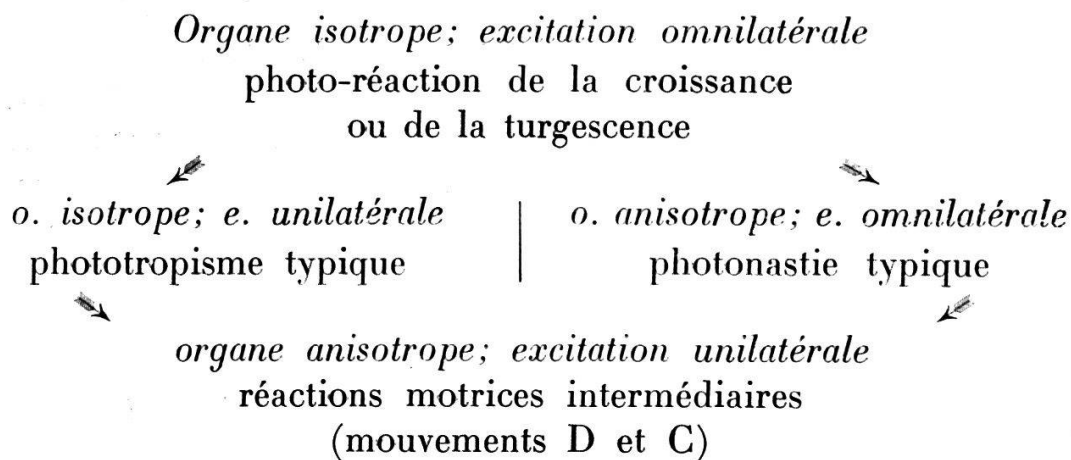
¹ Pour des exemples analogues cf. BOSE, **12**, p. 639; **14**, pp. 382-384.

² Nous n'entendons discuter ici que des mouvements par variation; il ne nous appartient pas de discuter des mouvements par croissance.

tropisme¹. Au contraire, l'existence de tous les cas intermédiaires entre ceux où la réaction visible est caractéristique rend ce point de vue difficilement soutenable. On peut songer à lever la difficulté en voyant dans ces réactions intermédiaires non pas des types de passage, mais des combinaisons des deux formes de réaction à des degrés divers. (Cf. JOST, 45, II, p. 373.) Ce point de vue pourrait être défendu, par exemple lorsqu'il s'agit de la lumière, puisque l'intensité d'éclairement augmente sur tout le pourtour de l'organe au moment où s'établit l'éclairement unilatéral. Mais avant de supposer les faits plus compliqués qu'ils n'apparaissent, pour sauver une distinction qu'ils ne justifient pas, il importerait de démontrer qu'ils ne sont pas susceptibles d'être expliqués d'une autre manière et plus simplement.

Cette explication, elle existe; mais elle a le défaut d'être trop simple aux yeux des botanistes qui se plaisent à retrouver dans les « réflexes non nerveux » (cf. MASSART, 63) de la plante toute la complexité des réflexes de l'animal (cf. JOST, 45, II pp. 415-417). BLAAUW (9) l'a réintroduite récemment dans la théorie des mouvements phototropiques par croissance et a suscité par là des recherches fécondes, dont les résultats actuels parlent pour elle plutôt que contre elle. De ce point de vue, l'excitation est un phénomène cellulaire; les mouvements observés sont les résultantes des réactions élémentaires que l'action directe de l'excitant sur les cellules détermine; on ne suppose plus que l'organe perçoive et réagisse comme un tout.

Les difficultés que nous venons de signaler disparaissent. Les différentes réactions s'ordonnent dans l'ensemble suivant:



¹ Les renseignements discordants fournis par la méthode de BRÜCKE ne sauraient être considérés comme tels.

Sans doute la théorie de BLAAUW manque-t-elle encore de bases expérimentales suffisantes; sans doute aussi devra-t-elle être complétée à proportion de la complexité des phénomènes; mais du moins a-t-elle le mérite de ne pas introduire à priori dans le domaine de la physiologie végétale les obscurités d'une vague psycho-physiologie.

BRAUNER (17, 1924) le premier s'est proposé d'éprouver la valeur de cette théorie appliquée au mouvement par variation, et nous avons déjà dit plus haut que les résultats qu'il a obtenus sont nettement favorables, sinon décisifs. Si maintenant nous rassemblons les conclusions qui se dégagent de cette étude, nous voyons que les réactions D, C et B s'expliquent sans trop de difficultés dans cette hypothèse, tandis que les réactions D et C mettent en défaut le critérium de distinction entre les nasties et les tropismes. D'autre part, nous avons vu que les différentes manifestations naturelles de l'héliotropisme des folioles du *Robinia* n'imposent pas l'hypothèse de l'existence d'une sensibilité tropistique spéciale, mais apparaissent comme les conséquences nécessaires de l'action directe dissymétrique de la lumière sur l'organe dissymétrique qu'est l'articulation. *Ces observations dans leur ensemble sont donc aussi favorables à l'hypothèse de BLAAUW.*

Envisagée sous cet angle, la question: parahéliotropisme ou sommeil diurne? perd toute signification; elle se résout en une querelle de mots. Par les controverses qu'elle suscite, l'hypothèse de BLAAUW, qui fait converger l'attention de tous les spécialistes sur les problèmes du phototropisme, et dont la vérification occupe depuis dix ans plusieurs laboratoires, donne un intérêt actuel à l'étude du parahéliotropisme. Peut-être l'étude des mouvements phototropiques par variation, poursuivie avec les méthodes de haute précision qu'on emploie aujourd'hui dans cet ordre de recherches, aidera-t-elle à la résolution des questions délicates que soulève l'explication des mouvements phototropiques par croissance.

*

* *

L'interprétation des mouvements parahéliotropiques à laquelle nos observations sur le *Robinia* nous conduisent combine des éléments qui se retrouvent dans les théories de SUESSENGUTH (101) et de BOSE (14).

D'après SUESSENGUTH (l. c. p. 64), les mouvements par variation obéissent à cette loi: « Eine Seite ist relativ turgeszent, Intensität der Induktion, sondern auch der Zustand der Zellen » Wasser entzieht, reduziert direkt oder indirekt gerade den Turgor der jeweils turgeszenteren Gelenkhälfte... Ein Agens, das die Wasseraufnahme veranlasst, bringt diese Wirkung gerade auf der deturgeszenten Gelenkseite stärker zur Geltung. » Autrement dit: « Massgebend für den Effekt ist nicht nur die Intensität der Induktion, sondern auch der Zustand der Zellen ». (l. c. p. 42). SUESSENGUTH — il est juste de dire qu'il n'aborde la question qu'incidemment — propose d'expliquer soit par un effet photo-chimique de solarisation, soit par la loi que nous venons de rappeler, les mouvements photonastiques (ou thermonastiques) renversés que sont, à son point de vue, les mouvements du sommeil diurne chez les espèces des types 1 et 2 (*Mimosa*, *Albizzia*, *Biophytum*) qu'il a étudiées. Mais nous ne voyons pas que le sommeil diurne du *Robinia* (des espèces du type 3 en général), selon lui, nous l'avons vu (l. c. p. 39) également de nature photonastique, puisse s'expliquer de la même manière. Une question essentielle que soulève le sommeil diurne demeure non résolue: pourquoi le mouvement photonastique est-il renversé chez les espèces des deux premiers groupes, tandis qu'aux mêmes intensités lumineuses il se poursuit dans le même sens chez celles du troisième? L'explication de SUESSENGUTH néglige un élément qui appartient à l'ordre des différences spécifiques.

C'est à une différence de cette nature que BOSE (14, II pp. 381-387) fait appel pour expliquer les mouvements parahéliotropiques, et il réussit à rendre compte des apparences diverses. Nous rappelons que dans sa théorie (cf. chap. I) les demi-articulations sont caractérisées par leur inégale excitabilité qui est une différence spécifique. Si l'organe est un mauvais conducteur des excitations (également une différence spécifique), la courbure provoquée par un éclaircissement unilatéral est positive, aussi bien lorsque le côté le moins excitable est le plus éclairé que dans le cas contraire: type 3; si l'organe est un bon conducteur des excitations, la courbure est positive lorsque le côté proximal est le plus excitable, négative dans le cas contraire: types 1 et 2. Nous avons vu plus haut que nos observations sur le *Robinia* ne concordent pas entièrement avec les siennes propres (cf. chap. VI), mais surtout

nous lui ferons cette objection que si la direction des mouvements s'explique, chez les espèces des deux premiers types (*Mimosa*, *Averrhoa*) par la diffusion à l'intérieur de l'organe de l'excitation extérieure localisée, ce qui entraîne une réaction plus énergique du côté le plus excitable, nous ne comprenons plus le mouvement de réveil lui-même. Dans les deux cas en effet, la succession du jour à la nuit amène l'« ouverture » des folioles, c'est-à-dire que le côté le moins excitable devient concave (réagit donc plus énergiquement) sous l'action d'une excitation extérieure générale.

La théorie de SUESSENGUTH fait dépendre entièrement l'effet d'une excitation donnée de l'équilibre actuel de la turgescence entre les côtés opposés du renflement moteur, sans tenir compte des différences spécifiques; celle de BOSE les fait intervenir sous la forme d'une différence d'excitabilité des côtés opposés du renflement moteur, mais la suppose constante. Pour expliquer le cas étudié qui appartient au type 3, nous avons admis sur la base des observations faites, et par analogie avec ce que l'on sait de l'action de la lumière sur les organes isotropes: 1^o *que les côtés de l'articulation sont inégalement excitable*s, comme l'admet BOSE; de même que les tiges de plantes d'espèces différentes se courbent à des degrés différents sous l'action d'une même quantité de lumière, de même l'articulation motrice apparaît-elle comme formée de deux moitiés en quelque sorte « spécifiquement » différentes; 2^o *que l'excitabilité est essentiellement variable dans chaque moitié de l'articulation avec les conditions antérieures et l'intensité de l'excitation*, comme on sait qu'une tige se courbera positivement ou négativement ou ne se courbera pas du tout suivant la quantité de lumière que l'on fait agir sur elle et ses dispositions (« Stimmung »); notre explication se rapproche par là de celle de SUESSENGUTH. De là résulte que le rapport des excitabilités n'est définissable que pour chaque intensité d'excitation; car la variation de l'excitabilité en fonction de l'intensité de l'excitation extérieure n'est pas parallèle pour des tissus « spécifiquement » différents.

Le rapport des excitabilités des côtés opposés de l'articulation dans des conditions bien déterminées doit être une caractéristique de l'espèce. Suivant cette différence initiale, on peut se représenter des articulations construites de telle sorte que l'intensité d'une excitation extérieure omnilatérale puisse at-

teindre une limite très élevée sans que le rapport des excitabilités soit renversé (type 3), ou au contraire que ce rapport soit déjà renversé pour des valeurs moyennes de cette intensité (types 1 et 2). S'il s'agit d'une excitation unilatérale, un nouvel élément, le rapport des intensités d'excitation extérieure sur les côtés opposés de l'organe intervient encore. Ce rapport, qui doit varier avec la nature de l'excitant, les dimensions de l'organe et sa structure intime, peut intervenir dans le même sens que le rapport des excitabilités: il augmente alors la capacité de réaction positive aux intensités faibles d'excitation, et peut abaisser inversement la limite au delà de laquelle le mouvement est renversé; ou bien, il peut intervenir en sens contraire, et dans ce cas la réaction sera négative pour les intensités d'excitation même très élevées si leur rapport demeure plus petit que celui des excitabilités (le cas paraît être fréquent chez les espèces des deux premiers types), ou successivement négative, nulle et positive si leur rapport peut devenir plus grand que celui des excitabilités (cas du *Robinia* dans les conditions de nos observations).

Tant qu'on n'a pas fait l'étude systématique, chez des espèces appartenant aux trois types distingués, des courbures des renflements moteurs en fonction de l'intensité d'éclairement, pour les deux cas dans lesquels la face supérieure ou la face inférieure est exposée à la lumière, on ne saurait raisonnablement s'aventurer plus loin sur le terrain de l'hypothèse. Mais nous croyons entrevoir dans le sens indiqué la possibilité d'expliquer d'une façon satisfaisante les différentes formes du parahéliotropisme, ce phénomène énigmatique, dont SACHS (88, p. 64) a pu dire qu'il était le plus déconcertant, « die verwirrendste Erscheinung » dans le domaine des réactions motrices des plantes.

APPENDICE

Tableaux I-VI.

D, date de l'observation.

Ti, température de la feuille au début de l'observation (°C).

Ar, élévation provoquée de la température de la feuille.

Ci¹, angles caractérisant les positions initiales des deux folioles.

Ct-Ci, déplacement angulaire de chaque foliole, réaction, au temps t. Unité d'angle, 2,5°. Unité de temps, 5 minutes.

Tableau I.

Série B. 1.

	23	23	23	23	23	23	23	23	23	24	24	24
D	18.VIII	26.IX	2.X	3.X	12.X	13.X	15.X	16.X	27.X	18.VII	18.VII	19.VII
Ti	19,2°	14,5°	15,2°	16,1°	13,9°	13,6°	12,4°	14,2°	15,9°	18,1°	19,0°	18,5°
Ar	1,3°	1,4°	1,7°	1,7°	1,7°	1,4°	1,3°	1,3°	1,5°	1,7°	1,5°	1,7°
Ci ¹	-45,0°	-57,5°	-65,0°	-57,5°	-75,0°	-75,0°	-72,5°	-67,5°	-75,0°	-37,5°	-35,0°	0,0°
Ci ²	-50,0°	-60,0°	-65,0°	-95,0°	-70,0°	-72,5°	-62,5°	-82,5°	-75,0°	-42,5°	-75,0°	-47,5°
t	Ct — Ci											
1	{ 1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	2
	{ 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2	{ 3	1	0	1	2	0	1	0	1	0	2	2
	{ 1	0	0	0	2	0	1	0	0	1	3	2
3	{ 5	1	0	1	2	0	1	1	2	1	2	3
	{ 2	1	2	1	2	0	2	0	1	3	5	4
4	{ 6	1	1	1	3	0	1	2	3	1	3	3
	{ 3	1	3	2	2	0	2	1	2	4	7	5
5	{ 7	2	1	1	4	0	2	2	3	1	4	3
	{ 4	2	5	2	2	1	3	1	2	5	9	5
6	{ 8	2	1	3	5	1	3	2	3	2	5	3
	{ 6	2	6	3	2	1	4	1	2	5	11	6
7	{ 10	2	2	3	5	1	3	2	3	1	6	4
	{ 6	2	8	3	2	1	4	2	2	5	11	7
8	{ 10	3	2	—	5	1	3	3	2	1	6	4
	{ 8	2	8	—	2	1	4	2	2	5	11	8
9	{ 10	3	2	—	5	1	3	2	2	1	6	4
	{ 8	2	8	—	2	1	5	2	2	6	11	8
10	{ 11	3	2	—	—	—	3	2	—	1	—	4
	{ 9	2	10	—	—	—	5	2	—	6	—	4
11	{ 11	3	2	—	—	—	3	—	—	1	—	—
	{ 10	2	10	—	—	—	5	—	—	6	—	—
12	{ 11	3	2	—	—	—	3	—	—	1	—	—
	{ 10	2	10	—	—	—	5	—	—	6	—	—

Tableau II.

Série B. 2.

	23	23	23	23	23	23	23	23	23	24	24
D	14.VIII	14.VIII	14.VIII	16.VIII	16.VIII	17.VIII	25.IX	2.X	2.X	18.VII	19.VII
Ti	20,2°	20,2°	19,9°	20,4°	20,1°	18,3°	14,7°	15,7°	15,7°	18,9°	18,8°
Ar	3,0°	2,9°	3,0°	3,4°	3,5°	3,1°	3,5°	2,3°	2,8°	3,1°	3,0°
Ci ¹	-32,5°	-42,5°	-27,5°	-57,5°	-60,0°	0,0°	-67,5°	-57,5°	-40,0°	-67,5°	-42,5°
Ci ²	-55,0°	-47,5°	-57,5°	-70,0°	-50,0°	12,0°	-82,5°	-85,0°	-35,0°	-57,5°	-55,0°

t	— Ct — Ci										
1	1	0	1	0	0	0	0	2	2	0	2
	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	3
2	2	1	3	2	2	2	3	2	3	2	5
	1	2	1	1	1	1	4	1	3	4	5
3	3	2	5	3	5	3	5	2	4	6	7
	2	3	2	1	4	3	5	2	4	5	7
4	5	3	7	5	6	4	7	3	4	7	10
	4	4	3	2	6	4	7	2	4	6	10
5	7	5	9	8	7	5	9	4	6	8	12
	6	6	5	2	7	6	9	2	5	9	12
6	7	7	11	11	7	5	11	4	7	10	12
	6	7	7	4	8	6	10	3	6	8	14
7	9	8	11	12	8	6	12	5	8	13	13
	8	8	9	6	9	7	10	4	7	11	16
8	9	9	12	13	10	7	13	6	8	13	14
	9	9	10	6	10	9	11	3	7	11	16
9	11	10	13	14	10	7	13	6	8	13	14
	10	10	11	6	10	9	12	4	7	12	17
10	11	11	14	15	11	7	14	7	8	15	13
	11	11	13	6	11	9	13	5	7	11	17
11	13	10	14	16	12	8	15	7	8	15	13
	12	12	13	6	11	10	14	5	8	12	18
12	14	12	14	17	12	8	15	6	—	16	13
	14	13	15	7	12	10	15	5	—	12	18
13	14	13	15	17	13	8	15	—	—	17	13
	14	14	16	8	12	10	17	—	—	14	18
14	15	12	16	17	12	8	17	—	—	17	—
	14	14	17	8	11	10	19	—	—	15	—
15	14	12	15	17	13	8	17	—	—	18	—
	13	14	18	9	10	10	19	—	—	15	—
16	14	13	16	17	13	8	17	—	—	18	—
	14	15	18	8	11	10	20	—	—	15	—

Tableau II (suite).

17	{	15	12	15	18	12	8	19	—	—	18	—
		13	15	19	8	10	10	21	—	—	14	—
18	{	15	12	14	16	13	8	19	—	—	18	—
		14	15	18	8	9	10	21	—	—	15	—
19	{	—	12	13	15	12	—	20	—	—	—	—
		—	14	17	8	9	—	23	—	—	—	—
20	{	—	13	12	15	12	—	21	—	—	—	—
		—	15	15	8	8	—	25	—	—	—	—
21	{	—	12	10	15	11	—	21	—	—	—	—
		—	15	14	8	7	—	25	—	—	—	—
22	{	—	12	9	14	10	—	21	—	—	—	—
		—	14	13	8	6	—	25	—	—	—	—
23	{	—	12	9	—	11	—	21	—	—	—	—
		—	14	13	—	7	—	25	—	—	—	—
24	{	—	—	—	—	10	—	21	—	—	—	—
		—	—	—	—	5	—	25	—	—	—	—

Tableau III.

Série B. 3.

D	23 14.VII	23 17.VII	23 17.VII	23 19.VII	23 3.VIII	23 24.VIII	23 27.IX	23 29.IX	23 4.X	24 17.VII	24 18.VII
Ti	19,6°	19,6°	19,7°	19,4°	19,2°	15,2°	15,0°	14,8°	14,5°	19,3°	18,3°
At	4,4°	5,2°	5,9°	5,6°	5,9°	4,7°	5,1°	5,5°	5,5°	5,9°	5,2°
Ci ₁	-50,0°	-50,0°	-65,0°	-30,0°	-25,0°	-57,5°	-57,5°	-75,0°	-75,0°	-47,5°	-62,5°
Ci ₂	-35,0°	-72,5°	-60,0°	-57,5°	-35,0°	-62,5°	-70,0°	-80,0°	-87,5°	-40,0°	-65,0°
t	Ct — Ci										
1	{ 1	0	0	1	2	2	1	0	1	2	0
	{ 2	1	0	1	2	1	1	2	1	5	0
2	{ 2	1	1	5	3	5	4	2	1	5	2
	{ 3	2	0	4	4	1	4	4	3	9	5
3	{ 7	4	3	9	6	6	7	4	2	8	5
	{ 7	3	1	6	6	2	6	6	4	12	9
4	{ 8	5	6	10	7	8	10	5	3	11	7
	{ 8	5	2	7	8	3	10	8	5	15	11
5	{ 8	8	8	13	10	10	13	7	3	14	9
	{ 11	6	3	10	10	3	14	10	7	17	14
6	{ 10	8	11	14	11	11	16	7	4	17	11
	{ 13	8	4	12	12	5	16	12	7	21	16
7	{ 11	8	12	16	13	13	19	11	4	19	12
	{ 14	9	5	12	12	6	19	13	7	22	16

Tableau III (suite).

8	{	12	10	13	17	14	13	20	11	3	20	14
	}	14	9	6	14	14	7	20	14	7	24	18
9	{	13	11	15	17	14	14	21	12	4	21	16
	}	13	9	7	15	14	7	20	16	7	24	19
10	{	15	12	16	18	16	15	21	12	6	22	17
	}	10	9	8	15	15	8	22	16	7	26	20
11	{	14	12	17	18	17	16	21	12	6	22	16
	}	8	9	9	16	15	8	23	16	8	27	19
12	{	14	12	17	19	18	16	21	12	7	22	17
	}	8	9	9	16	15	7	23	16	9	27	20
13	{	16	11	17	19	18	16	21	11	7	23	16
	}	7	8	9	15	15	7	23	16	9	28	19
14	{	15	11	18	20	18	16	21	11	7	24	16
	}	6	8	10	16	15	8	23	15	9	29	18
15	{	15	11	18	20	18	16	21	10	7	24	15
	}	6	8	12	15	14	7	23	15	10	29	17
16	{	14	10	17	20	18	16	21	9	7	23	15
	}	7	9	12	15	14	7	23	11	10	29	17
17	{	14	10	17	20	18	16	21	8	7	23	15
	}	7	9	12	15	13	8	24	10	10	29	17
18	{	13	11	16	20	18	16	21	6	—	23	16
	}	7	9	12	15	13	7	24	9	—	29	17
19	{	12	—	15	20	17	—	—	7	—	—	—
	}	7	—	12	15	12	—	—	9	—	—	—
20	{	12	—	15	—	18	—	—	—	—	—	—
	}	8	—	12	—	13	—	—	—	—	—	—

Tableau IV.

Série B. 4.

	23	23	23	23	23	24	24	24	24	24	24	24
D	16.VIII	17.VIII	18.VIII	24.IX	27.IX	10.VII	11.VII	16.VII	22.VII	22.VII	23.VII	24.VII
Ti	20,3°	19,0°	19,8°	15,3°	14,9°	18,7°	18,5°	19,6°	18,3°	18,8°	18,1°	17,9°
At	9,2°	8,9°	8,0°	8,1°	8,8°	8,8°	9,4°	8,8°	8,8°	9,2°	9,0°	9,0°
Ci ₁	-67,5°	-22,5°	-27,5°	-70,0°	-62,5°	-40,0°	-27,5°	-65,0°	-20,0°	-42,5°	-62,5°	-45,0°
Ci ₂	-67,5°	-7,5°	-37,5°	-75,0°	-87,5°	-42,5°	-47,5°	-65,0°	-40,0°	-40,0°	-40,0°	-30,0°

t

Ct — Ci

1	{	4	6	3	3	2	6	6	11	8	3	6	8
	}	4	2	4	1	0	6	1	11	4	10	4	9
2	{	17	10	6	7	5	9	8	19	12	6	9	11
	}	9	5	9	4	3	13	5	17	5.	15	7	11

Tableau IV (suite).

3	22	16	11	10	9	14	12	20	14	6	13	14
	12	12	14	7	10	17	8	18	7	16	12	13
4	24	19	13	12	12	20	18	24	16	8	14	18
	17	12	17	8	13	21	11	23	9	18	13	15
5	28	22	15	14	14	21	21	26	18	9	15	20
	21	14	21	11	16	22	13	25	12	19	15	18
6	30	24	16	15	16	23	22	29	18	10	18	21
	23	15	23	13	19	25	14	27	12	19	16	20
7	32	25	18	17	18	26	24	31	19	12	16	24
	25	17	24	15	21	26	16	29	14	20	17	20
8	34	27	19	19	19	29	25	32	20	13	18	25
	25	19	25	17	23	27	18	30	15	20	17	22
9	36	28	19	20	20	30	25	35	21	14	18	26
	27	20	26	18	24	30	20	33	17	19	17	23
10	38	29	20	20	20	31	26	36	21	13	17	26
	28	18	26	19	25	31	21	35	17	20	16	23
11	39	30	20	21	21	32	27	38	21	14	17	27
	29	17	27	19	26	32	21	38	18	21	17	23
12	40	30	20	21	22	33	28	39	22	14	17	28
	31	16	26	20	27	31	21	39	19	22	17	24
13	40	30	21	21	21	34	29	42	22	14	17	28
	31	17	25	20	27	32	23	40	18	21	16	24
14	41	31	21	22	21	33	29	42	22	14	17	29
	31	16	25	20	27	33	23	41	18	23	16	23
15	43	31	20	21	21	34	29	42	22	14	17	29
	32	17	25	20	28	33	24	41	18	23	16	23
16	43	32	21	21	20	35	31	42	22	14	17	29
	31	18	24	19	27	34	24	42	19	24	17	23
17	44	32	21	21	20	35	31	43	22	14	17	29
	30	18	23	19	27	35	25	43	20	23	17	23
18	44	32	21	21	—	35	31	44	22	14	17	30
	30	18	23	19	—	34	25	44	20	23	17	23
19	45	33	20	21	—	36	31	45	—	—	—	—
	29	18	23	19	—	34	26	45	—	—	—	—
20	45	33	21	21	—	36	30	45	—	—	—	—
	29	19	23	19	—	35	26	45	—	—	—	—
21	44	34	21	21	—	36	31	—	—	—	—	—
	28	19	22	20	—	35	26	—	—	—	—	—

Tableau IV (suite).

22	{ 44	34	21	—	—	36	31	—	—	—	—	—
	{ 27	18	22	—	—	35	27	—	—	—	—	—
23	{ 43	35	21	—	—	37	31	—	—	—	—	—
	{ 26	19	22	—	—	35	27	—	—	—	—	—
24	{ 43	35	20	—	—	37	31	—	—	—	—	—
	{ 27	19	21	—	—	35	27	—	—	—	—	—

Tableau V.

Série B. 5.

	23 17.VII	23 18.VII	23 2.VIII	23 3.VIII	23 18.VIII	23 29.IX	24 19.VII	24 23.VII	24 26.VII	24 29.VII
Ti	19,9°	19,4°	18,9°	18,6°	19,6°	15,2°	18,1°	17,3°	17,6°	16,6°
Ar	11,1°	10,6°	10,9°	11,1°	12,1°	11,0°	11,2°	11,3°	11,5°	11,4°
Ci ⁽¹⁾	-15,0°	-20,0°	-30,0°	-50,0°	-40,0°	-77,5°	-47,5°	-35,0°	-65,0°	-40,0°
t ₂	-25,0°	-22,5°	-52,5°	-62,5°	-50,0°	-77,5°	-57,5°	-37,5°	-75,0°	-75,0°
t	Ct — Ci									
1	{ 4	3	1	3	7	6	10	8	10	7
	{ 4	3	1	2	4	5	11	9	7	8
2	{ 9	7	5	9	13	11	14	13	14	13
	{ 9	5	5	4	12	8	14	13	11	16
3	{ 13	14	8	15	19	16	17	15	16	16
	{ 13	11	7	8	18	13	16	16	15	16
4	{ 15	17	11	18	20	19	19	19	19	17
	{ 15	13	10	12	20	17	17	19	18	19
5	{ 16	19	14	21	24	20	21	19	20	18
	{ 18	16	12	15	24	20	18	19	18	19
6	{ 17	21	16	24	26	22	21	20	21	21
	{ 20	18	13	18	25	23	18	20	20	20
7	{ 19	20	17	25	28	23	23	20	21	23
	{ 21	19	15	21	27	24	19	21	22	21
8	{ 19	22	18	27	30	23	23	21	23	25
	{ 22	20	16	23	29	25	20	21	25	23
9	{ 20	22	18	29	32	23	24	22	23	25
	{ 23	19	17	23	30	26	21	22	28	24
10	{ 26	23	19	29	34	23	24	22	23	26
	{ 23	19	17	26	32	26	22	22	29	25
11	{ 21	23	20	30	34	23	24	21	24	27
	{ 23	19	17	27	33	26	21	22	30	27
12	{ 22	22	20	31	34	23	24	21	24	28
	{ 24	18	18	27	32	27	21	22	29	28

Tableau V (suite).

13	{	22	23	20	31	35	24	25	22	24	28
	{	23	18	18	27	32	27	21	22	30	29
14	{	22	22	19	31	36	25	25	22	24	28
	{	23	18	17	27	33	28	22	22	30	30
15	{	22	21	19	31	38	25	26	23	24	28
	{	23	17	17	28	33	28	23	22	30	31
16	{	22	21	20	31	39	26	26	23	24	29
	{	22	16	17	28	34	28	23	22	30	33
17	{	23	21	18	31	40	26	27	24	23	30
	{	23	17	17	28	34	28	24	23	30	33
18	{	23	21	18	32	40	27	27	24	23	30
	{	22	18	16	28	34	28	24	23	30	33
19	{	23	22	18	32	41	27	27	24	24	30
	{	22	17	16	28	34	27	24	24	31	34
20	{	23	23	18	32	41	27	27	24	24	31
	{	23	15	17	29	36	27	24	24	31	33
21	{	23	24	18	33	41	29	—	24	24	—
	{	22	17	17	29	35	28	—	24	31	—
22	{	24	24	18	33	40	29	—	24	24	—
	{	22	17	16	28	34	28	—	24	30	—
23	{	24	24	18	34	42	29	—	—	24	—
	{	21	17	16	29	35	29	—	—	30	—
24	{	—	—	18	35	42	29	—	—	—	—
	{	—	—	15	29	36	29	—	—	—	—

Série B. 6.

Tableau VI.

D	23 4.VIII	23 9.VIII	23 17.VIII	23 29.IX	24 10.VII	24 16.VII	24 24.VII	24 24.VII	24 29.VII	24 30.VII	
Ti	18,9°	19,2°	19,4°	15,0°	18,8°	19,1°	17,9°	17,8°	17,0°	16,1°	
Ar	14,4°	14,7°	14,1°	15,5°	15,3°	15,3°	14,8°	15,3°	15,0°	15,1°	
Ci ₁	-60,0°	-67,5°	-47,5°	-85,0°	-70,0°	-55,0°	-42,5°	-35,0°	-52,5°	-30,0°	
Ci ₂	-32,5°	-52,5°	-40,0°	-77,5°	-75,0°	-77,5°	-60,0°	-80,0°	-77,5°	-55,0°	
t	Ct — Ci										
1	{	5	4	11	3	-1	2	10	7	6	9
		6	3	6	11	4	2	7	8	4	3
2	{	13	11	16	6	16	9	12	13	10	15
		10	7	12	16	13	12	10	14	7	3
3	{	15	14	18	9	21	9	13	18	11	18
		12	13	16	19	16	14	10	14	8	3
4	{	16	15	19	12	23	10	15	18	13	20
		13	18	17	22	20	17	12	17	10	4

Tableau VI (suite).

5	{	16	15	19	16	24	10	16	20	14	22
	}	14	22	18	23	21	17	14	19	12	8
6	{	16	15	20	19	27	12	16	21	15	23
	}	15	30	20	25	23	17	15	20	13	11
7	{	16	15	21	22	28	14	17	22	17	23
	}	16	31	20	26	23	17	16	20	16	11
8	{	16	15	22	24	32	16	18	22	18	24
	}	17	33	22	27	26	17	17	20	17	12
9	{	17	15	22	26	33	17	19	21	19	24
	}	19	35	24	28	27	18	20	21	19	15
10	{	17	16	22	29	37	18	20	21	20	24
	}	21	37	25	29	28	18	20	22	20	16
11	{	17	16	23	29	38	18	20	21	20	25
	}	21	38	24	30	28	18	22	22	22	16
12	{	17	16	24	30	39	20	21	21	21	26
	}	23	39	26	30	29	17	24	23	24	17
13	{	17	16	25	30	40	22	22	21	22	27
	}	22	41	26	31	30	17	25	24	27	17
14	{	17	17	25	31	42	22	23	21	23	28
	}	24	42	28	32	31	17	26	24	29	18
15	{	18	17	27	32	44	—	23	20	25	28
	}	25	42	29	33	32	—	26	24	31	18
16	{	18	17	27	31	44	—	23	21	25	28
	}	27	42	30	35	32	—	27	25	32	18
17	{	18	17	28	30	46	—	24	21	26	27
	}	25	42	31	34	34	—	28	25	33	19
18	{	19	18	27	30	48	—	24	22	26	27
	}	25	42	30	35	36	—	28	26	33	19
19	{	20	19	28	29	48	—	25	22	27	28
	}	27	44	30	35	37	—	28	26	34	20
20	{	20	19	29	29	50	—	25	22	27	28
	}	27	44	30	35	37	—	29	26	35	20
21	{	20	20	29	29	52	—	25	22	27	29
	}	27	44	31	35	38	—	29	26	35	20
22	{	22	20	29	29	52	—	25	—	27	29
	}	28	45	31	35	38	—	30	—	36	20
23	{	22	20	31	28	52	—	26	—	28	30
	}	29	45	31	35	38	—	32	—	37	20
24	{	23	21	31	28	52	—	26	—	29	30
	}	28	45	31	35	38	—	32	—	39	20

Tableaux VII-XI.

D, Ti, Ci, Ct, t, comme précédemment.

L, lampe utilisée.

T₂-Ti, échauffement de la feuille après 10 minutes d'éclairage.

Tableau VII.

Série D. 0.

	23 26.X	23 26.X	23 27.X	23 27.X	23 27.10
D	O	O	O	O	O
L	O	O	O	O	O
Ti	17,0°	16,8°	15,7°	15,9°	15,8°
T ₂ -Ti	0,2°	0,3°	0,4°	0,1°	-0,1°
Ci ₁	-55,0°	-62,5°	-75,0°	-82,5°	-62,5°
Ci ₂	-65,0°	-70,0°	-57,5°	-65,0°	-75,0°

t	Ct — Ci				
1 {	0	0	0	1	0
1 }	1	0	0	1	0
2 {	0	0	1	2	1
2 }	1	1	1	2	0
3 {	0	1	4	3	2
3 }	2	1	2	3	2
4 {	1	1	5	5	3
4 }	2	2	3	4	4
5 {	1	1	5	6	4
5 }	2	2	3	4	5
6 {	1	1	5	6	4
6 }	2	2	3	4	5
7 {	0	1	4	6	4
7 }	2	2	2	4	4
8 {	0	1	4	6	4
8 }	2	2	1	4	4
9 {	0	1	4	6	3
9 }	2	2	1	4	3
10 {	—	—	4	—	3
10 }	—	—	1	—	3

Série D. 1.

Tableau VIII.

	23 8.IX L B	23 8.IX B	23 12.IX B	23 12.IX B	23 20.IX B	23 11.IX P	23 11.IX P	23 19.IX P	23 19.IX P	23 21.IX P	23 22.IX P
Ti	17,5°	17,1°	17,3°	16,7°	15,8°	16,3°	17,0°	15,8°	15,4°	15,3°	15,3°
T ₂ -Ti	0,1°	0,3°	0,3°	0,5°	0,1°	0,3°	0,3°	-0,1°	0,5°	0,1°	0,2°
Ci ¹⁾	-52,5°	-50,0°	-75,0°	-60,0°	-40,0°	-65,0°	-62,5°	-52,5°	-20,0°	-30,0°	-52,5°
Ci ²⁾	-60,0°	-55,0°	-55,0°	-62,5°	-47,5°	-80,0°	-75,0°	-57,5°	-40,0°	-50,0°	-50,0°
t	Ct — Ci										
1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
	0	0	2	1	0	2	0	0	0	0	0
2	1	0	2	4	1	5	6	5	3	2	3
	0	2	5	7	1	4	6	2	3	1	0
3	3	3	6	7	2	7	11	11	6	2	4
	1	4	10	10	3	6	10	6	7	4	2
4	4	4	8	7	2	8	13	11	6	4	5
	2	5	11	11	3	6	12	8	8	5	4
5	5	5	8	7	4	7	13	11	6	4	5
	2	6	12	11	3	8	12	8	8	6	6
6	6	5	7	7	4	6	14	11	7	5	7
	3	6	11	10	5	8	12	9	9	7	6
7	5	5	7	7	4	6	15	12	7	5	7
	4	6	11	11	6	9	12	9	9	7	6
8	5	5	7	7	4	6	15	11	7	5	7
	4	6	12	11	6	9	12	9	9	7	6
9	6	4	8	7	4	6	15	12	6	6	7
	4	6	11	11	7	9	12	9	9	6	6
10	6	4	8	7	4	7	16	12	6	6	7
	4	6	12	11	7	10	12	9	9	7	6
11	7	5	8	8	5	7	16	13	5	6	7
	5	6	12	11	7	10	13	9	8	8	6
12	7	5	9	8	5	8	16	13	6	7	7
	4	6	12	11	7	10	14	9	8	8	6
13	7	5	9	8	—	8	17	13	6	6	—
	5	6	12	11	—	10	15	9	8	8	—
14	8	5	9	9	—	8	18	13	6	7	—
	6	6	12	12	—	10	16	9	9	8	—
15	8	5	—	10	—	8	19	14	7	7	—
	6	6	—	13	—	10	17	9	10	8	—
16	10	4	—	10	—	8	19	14	7	8	—
	6	7	—	13	—	9	17	10	10	8	—
17	9	4	—	11	—	8	19	14	7	8	—
	8	6	—	12	—	9	16	11	10	8	—
18	11	4	—	10	—	8	19	14	6	8	—
	8	6	—	12	—	9	16	11	11	8	—

Série D. 2.

Tableau IX.

23 D 1.IX L B	23 4.IX B	23 6.IX B	23 6.IX B	23 5.IX P	23 5.IX P	23 7.IX P	23 7.IX P	23 22.IX P	23 22.IX P	23 7.IX P+B	23 8.IX P+B	23 18.IX P+B	23 18.IX P+B	23 20.IX P+B
16,7°	16,3°	16,1°	16,8°	16,1°	16,0°	16,8°	16,3°	15,4°	15,7°	16,5°	16,4°	16,3°	16,6°	15,5°
0,2°	0,6°	0,7°	0,2°	0,5°	0,5°	0,4°	0,7°	0,5°	0,5°	0,8°	0,6°	0,4°	0,2°	0,6°
55,0°	42,5°	42,5°	20,0°	47,5°	45,0°	27,5°	55,0°	92,5°	65,0°	35,0°	50,0°	52,5°	65,0°	42,5°
70,0°	65,0°	60,0°	42,5°	70,0°	55,0°	27,5°	70,0°	82,5°	60,0°	45,0°	47,5°	67,5°	55,0°	32,5°

t	Ct — Ci													
1	0	0	1	2	1	0	2	0	0	1	-1	0	0	1
2	2	1	0	1	0	0	2	1	1	0	1	1	0	1
3	1	0	3	5	5	2	8	4	2	2	0	3	0	4
4	6	2	3	4	4	1	6	4	2	2	2	3	1	2
5	5	2	5	7	10	2	12	6	6	3	1	8	3	8
6	11	4	6	6	10	3	11	8	6	5	3	7	5	4
7	8	3	7	9	12	3	14	7	8	6	2	10	5	10
8	12	6	8	7	12	4	12	8	9	6	4	9	5	6
9	8	4	8	10	14	4	14	8	10	8	2	10	5	10
10	14	7	8	8	14	5	12	8	9	8	5	9	7	6
11	9	4	9	11	15	4	15	8	10	9	3	10	5	10
12	14	7	9	9	15	6	12	8	9	8	6	9	7	7
13	9	5	9	12	15	6	15	7	10	8	4	11	6	10
14	14	8	9	9	15	6	12	8	10	9	6	9	8	7
15	9	5	9	13	16	6	16	7	10	8	4	11	6	10
16	14	8	9	9	16	7	13	8	10	9	6	9	9	6
17	9	5	10	14	17	6	17	8	10	9	4	12	7	10
18	14	9	10	10	17	8	14	9	10	9	6	10	9	8
19	10	5	10	14	17	6	16	8	11	8	5	12	8	9
20	15	9	10	10	18	8	15	10	11	10	7	11	9	8
21	10	5	11	15	18	7	16	9	11	9	4	14	9	10
22	16	10	10	11	18	10	15	10	11	10	7	11	9	9
23	10	5	11	15	18	7	17	10	12	9	6	14	—	10
24	16	10	10	11	19	10	15	10	12	11	8	12	—	9
25	10	6	11	16	18	8	17	10	13	9	6	14	—	10
26	16	10	10	12	19	12	16	10	13	11	8	12	—	9
27	11	6	11	16	18	9	17	10	13	10	6	14	—	10
28	16	11	11	13	20	13	16	10	14	12	8	12	—	10
29	12	6	11	17	18	10	17	10	14	10	6	14	—	11
30	16	11	11	13	20	14	17	10	14	13	10	11	—	10
31	12	7	11	17	17	10	17	11	15	10	7	14	—	10
32	16	11	11	13	20	14	17	10	15	13	10	11	—	10
33	11	7	11	17	17	11	17	11	15	11	7	14	—	10
34	16	12	12	13	20	15	17	10	15	13	10	11	—	11
35	10	7	11	17	17	12	17	10	15	11	7	14	—	10
36	17	12	12	13	20	16	17	10	15	13	10	11	—	11

Série D. 3.

Tableau X.

	23 D 28.VIII L	23 28.VIII B	23 29.VIII B	23 30.VIII B	23 14.IX B	23 28.VIII P	23 29.VIII P	23 31.VIII P	23 15.IX P	23 13.X P	23 1.IX P+B	23 4.IX P+B
I ₁	17,2°	17,0°	17,4°	17,8°	17,9°	17,7°	17,3°	16,8°	17,5°	14,3°	16,3°	16,4°
I ₂	0,7°	1,0°	0,5°	0,5°	1,0°	0,8°	0,5°	0,7°	0,7°	0,7°	1,1°	1,1°
Cl	-57,5°	-35,0°	-17,5°	-35,0°	-55,0°	-25,0°	-70,0°	-37,5°	-65,0°	-70,0°	-20,0°	-60,0°
Ci	-60,0°	-27,5°	-20,0°	-30,0°	-72,5°	-47,5°	-85,0°	-32,5°	-45,0°	-77,5°	-37,5°	-65,0°
t	Ct — Ci											
1	3	2	4	0	5	2	1	8	2	2	0	0
2	4	1	4	1	4	5	3	5	4	1	2	0
3	10	9	10	1	13	8	7	11	8	4	5	6
4	10	6	12	2	11	9	10	11	10	7	7	8
5	13	13	12	4	15	12	12	14	12	8	10	12
6	13	10	12	5	13	13	14	13	12	13	9	12
7	14	15	12	6	15	12	14	17	13	10	12	15
8	14	12	12	5	15	14	14	14	13	15	11	16
9	15	17	12	7	16	12	15	17	14	12	12	15
10	14	13	12	7	15	15	14	15	14	16	12	17
11	15	17	12	8	16	12	15	18	14	12	13	17
12	15	13	12	8	16	15	14	15	13	16	13	18
13	16	18	12	8	16	12	16	18	15	12	13	18
14	16	14	12	8	17	15	15	14	14	16	13	18
15	16	18	13	8	18	12	17	19	16	12	14	18
16	16	15	13	9	19	15	16	15	15	17	13	19
17	17	18	12	8	20	13	18	19	18	13	14	20
18	17	15	13	9	21	15	18	14	17	17	14	20
19	17	19	12	9	20	14	19	19	20	14	15	21
20	18	14	12	10	22	16	19	14	19	18	15	22
21	18	19	13	9	22	14	21	20	21	14	16	22
22	20	14	12	11	23	16	20	15	20	19	16	23
23	19	19	13	9	23	15	21	20	22	14	16	22
24	21	14	12	11	24	16	20	15	20	20	16	23
25	19	19	—	10	24	16	23	19	22	14	16	23
26	21	15	—	12	25	16	21	15	21	21	16	24
27	20	19	—	10	24	15	23	20	23	15	16	24
28	22	15	—	12	25	16	21	15	21	22	17	25
29	21	19	—	10	24	16	24	20	23	15	16	24
30	22	15	—	12	25	17	22	17	20	22	17	26
31	21	20	—	11	24	16	24	—	22	15	17	24
32	22	15	—	12	25	17	21	—	20	22	18	26
33	22	20	—	11	24	17	23	—	23	16	17	24
34	24	15	—	12	25	18	21	—	21	24	18	26
35	21	20	—	11	24	17	24	—	23	16	17	24
36	24	16	—	12	25	19	22	—	21	24	19	27

Série D. 4.

Tableau XI.

	23 D 29.VIII	23 29.VIII	23 30.VIII	23 30.VIII	23 30.VIII	23 31.VIII	23 31.VIII	23 13.IX	23 14.IX	23 14.IX	23 15.IX	23 15.IX
	L P+B	P+B	P+B	P+B	P+B	P+B	P+B	P+B	P+B	P+B	P+B	P+B
Ti	17,1°	17,0°	16,7°	17,2°	17,5°	16,4°	16,5°	16,6°	17,1°	17,6°	16,7°	17,3°
I ₂ -Ti	1,7°	1,6°	1,9°	1,9°	1,5°	2,0°	1,8°	2,2°	1,8°	2,2°	1,4°	1,5°
Ci	15-15,0°	-42,5°	-30,0°	-55,0°	-15,0°	-20,0°	-30,0°	-47,5°	-5,0°	-32,5°	-35,0°	-45,0°
t	27-20,0°	-52,5°	-37,5°	-65,0°	-0,0°	-17,5°	-35,0°	-35,0°	-35,0°	-45,0°	-60,0°	-57,5°
	Ct — Ci											
1	2	3	3	0	0	4	0	2	4	5	3	0
	1	2	4	0	1	2	0	2	4	4	4	1
2	6	8	9	4	2	11	6	9	10	14	11	3
	6	7	10	2	2	8	6	8	10	10	10	5
3	10	10	15	6	4	14	11	13	11	17	14	7
	10	9	15	4	3	11	10	12	11	13	12	9
4	12	11	17	9	5	14	12	15	12	17	15	10
	13	10	17	5	4	11	11	14	12	14	14	13
5	14	13	17	9	6	14	12	16	12	17	15	12
	14	11	18	5	7	11	11	15	13	14	15	15
6	15	13	18	10	7	14	13	18	13	19	17	16
	15	12	19	6	7	11	12	17	13	16	16	17
7	14	14	19	12	7	15	14	19	14	20	19	15
	15	13	20	6	8	11	14	18	14	18	18	18
8	15	16	20	13	8	16	14	20	14	20	21	17
	16	15	21	6	8	11	14	20	14	19	19	19
9	15	17	20	14	9	17	14	21	15	21	23	18
	16	15	23	6	8	11	15	21	15	19	21	20
10	16	17	21	14	9	17	15	23	16	21	24	19
	16	15	24	6	9	12	15	22	16	19	21	21
11	16	17	21	14	10	18	15	24	17	20	25	20
	17	16	24	6	9	12	16	23	16	19	22	22
12	16	17	21	15	10	17	15	24	17	20	25	21
	17	16	25	6	9	12	16	23	16	18	24	22
13	—	17	22	15	11	17	16	25	16	20	24	21
	—	16	26	6	10	11	16	24	17	18	24	22
14	—	16	22	15	11	17	16	25	15	19	24	22
	—	16	26	6	11	11	16	24	17	16	23	23
15	—	16	23	14	11	17	16	25	16	19	23	22
	—	15	26	6	11	11	16	23	17	15	22	24
16	—	16	23	—	—	—	15	24	14	19	22	22
	—	15	27	—	—	—	16	23	16	15	21	24
17	—	15	24	—	—	—	15	24	13	19	21	22
	—	15	27	—	—	—	15	23	15	15	20	25
18	—	16	24	—	—	—	15	23	12	19	21	23
	—	15	27	—	—	—	16	21	14	15	19	25

Tableaux XII et XIII.

D, Ti, T₂-Ti, Ci, Ct, comme précédemment.

I Indications relatives au début de l'observation.

II Indications relatives au début de la deuxième partie de l'observation après un intervalle d'obscurité et retournement de la feuille.

O, durée en minutes de l'intervalle d'obscurité.

Tableau XII.

Série C. 1.

		23 24.IX	23 26.IX	23 1.X	23 1.X
I	Ti	15,6°	15,2°	15,3°	15,4°
	T ₂ -Ti	0,2°	0,3°	0,5°	0,5°
	Ci {	1 -65,0°	-50,0°	-77,5°	-70,0°
		2 -80,0°	-30,0°	-72,5°	-70,0°
	O	—	50	45	25
II	Ti	—	15,0°	15,7°	16,0°
	T ₂ -Ti	—	0,5°	0,3°	0,2°
	Ci {	1 —	-30,0°	-77,5°	-70,0°
		2 —	-17,5°	-75,0°	-55,0°

	t	Ct — Ci			
I	1 {	0	2	3	4
		0	1	2	4
	2 {	0	3	2	3
		2	1	1	3
	3 {	1	2	3	2
		2	0	1	4
	4 {	1	3	3	5
		4	1	3	6
	5 {	2	4	4	6
		5	1	3	6
	6 {	2	4	5	6
		6	1	4	6
	7 {	2	4	5	6
		7	2	5	6
	8 {	3	5	6	6
		7	2	5	6
	9 {	2	6	6	6
		7	2	4	6

Tableau XII (suite).

II	1		0	1	2
	1		1	2	3
	2		3	3	9
	2		1	6	7
	3		5	6	11
	3		1	12	10
	4		6	7	10
	4		2	12	8
	5		7	7	5
	5		2	12	7
	6		6	6	8
	6		1	10	6
	7		6	5	8
	7		0	9	6
	8		5	6	8
	8		-1	10	6
	9		5	7	9
	9		-1	12	7
	10		4	9	10
	10		-1	12	8
	11		4	11	10
	11		-2	11	8
	12		4	13	10
	12		-2	16	8
	13		—	17	—
	13		—	18	—
	14		—	19	—
	14		—	20	—
	15		—	20	—
	15		—	20	—

Tableau XIII.

Série C. 2.

D	23 2.X	23 2.X	23 5.X	23 5.X	23 6.X	23 6.X	23 9.X	23 9.X	23 10.X	23 10.X	23 12.X	23 15.X	23 16.X	23 17.X
T	15,7°	15,4°	13,4°	13,4°	12,6°	13,1°	12,8°	13,6°	13,6°	14,2°	13,5°	12,6°	15,0°	15,4°
T ₂ -II	0,8°	0,8°	1,0°	0,4°	1,0°	0,8°	0,8°	0,7°	0,8°	0,5°	0,5°	0,5°	0,6°	1,0°
Ci ¹	-60,0°	-72,5°	-70,0°	-67,5°	-82,5°	-75,0°	-60,0°	-75,0°	-67,5°	-67,5°	-65,0°	-67,5°	-77,5°	-75,0°
Ci ²	-70,0°	-75,0°	-70,0°	-77,5°	-92,5°	-75,0°	-82,5°	-72,5°	-67,5°	-77,5°	-62,5°	-72,5°	-85,0°	-65,0°
O	35	30	55	15	30	45	45	35	20	45	35	—	—	55
Ti	16,2°	15,8°	14,3°	13,1°	13,0°	12,8°	13,2°	13,5°	14,1°	14,0°	13,5°	—	—	15,8°
T ₂ -II	0,3°	0,6°	-0,1°	0,7°	0,8°	0,8°	0,7°	0,6°	0,4°	0,7°	0,8°	—	—	1,3°
Ci ¹	-55,0°	-72,5°	-77,5°	-77,5°	-80,0°	-67,5°	-62,5°	-70,0°	-65,0°	-47,5°	-60,0°	—	—	-75,0°
Ci ²	-55,0°	-60,0°	-62,5°	-67,5°	-82,5°	-75,0°	-60,0°	-75,0°	-62,5°	-72,5°	-55,0°	—	—	-60,0°

t

Ct — Ci

I	1	1	1	1	0	1	0	1	2	0	2	1	0	0	0
		0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0
	2	1	1	2	0	2	0	1	2	0	2	-1	0	2	0
		0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	-1	0	1	0
	3	1	2	3	0	2	0	1	2	0	2	-1	0	3	-1
		0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	-1	-1	2	0
	4	2	2	4	0	3	0	2	3	1	3	—	2	3	1
		0	2	2	0	1	2	1	2	1	2	—	0	3	1
	5	3	3	5	0	3	1	3	4	2	5	—	3	4	3
		2	4	3	0	1	3	1	3	2	4	—	2	3	3
	6	4	3	6	0	3	1	3	4	3	5	1	5	5	4
		2	4	3	1	1	4	2	4	2	5	3	3	4	4
	7	4	3	6	1	3	2	3	4	3	5	2	6	5	4
		2	4	4	1	2	5	2	4	3	5	3	4	4	5
	8	4	3	6	1	3	2	3	4	3	7	2	6	5	5
		4	4	5	1	3	5	2	5	3	6	3	4	5	5
	9	4	3	6	1	3	1	3	4	3	8	2	6	5	5
		4	4	5	1	3	5	2	5	3	6	3	4	6	5
II	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-1	—	—	0
		2	1	2	1	3	0	0	1	0	0	0	—	—	1
	2	2	2	3	0	4	1	1	0	2	-1	-1	—	—	4
		3	2	3	2	6	1	1	2	1	0	2	—	—	3
	3	3	3	5	1	6	4	3	2	4	1	2	—	—	7
		6	6	5	5	8	5	2	4	4	3	5	—	—	6
	4	4	4	7	3	7	5	4	4	8	3	5	—	—	8
		9	8	5	6	10	6	4	6	7	7	9	—	—	7
	5	6	4	8	4	6	5	3	5	10	5	5	—	—	8
		9	8	5	6	11	5	4	7	8	9	9	—	—	7
	6	4	3	7	4	6	5	2	6	10	5	5	—	—	8
		9	6	4	6	11	5	2	8	7	10	8	—	—	8

II	7 {	4	3	6	4	6	4	1	5	9	5	4	—	—	8
		9 ¹	5	4	6	11	4	1	7	6	10	8	—	—	8
	8 {	—	3	6	4	6	3	1	5	8	4	2	—	—	8
		—	5	3	5	12	4	2	7	6	9	6	—	—	8
	9 {	—	3	5	3	7	2	2	5	8	4	2	—	—	9
		—	4	3	5	12	4	2	6	5	9	6	—	—	8
	10 {	—	3	5	4	7	2	2	6	7	5	2	—	—	10
		—	5	4	5	13	3	2	8	5	9	6	—	—	9
	11 {	—	4	6	4	7	4	2	6	7	5	1	—	—	10
		—	6	4	6	14	4	2	8	5	10	6	—	—	10
	12 {	—	5	7	4	8	5	2	6	6	5	1	—	—	10
		—	7	4	6	14	4	2	8	5	11	7	—	—	10
	13 {	—	7	9	5	8	5	3	6	6	5	1	—	—	10
		—	8	6	6	16	6	3	8	5	12	7	—	—	11
	14 {	—	9	9	5	10	7	3	6	6	6	1	—	—	10
		—	10	8	7	17	7	3	8	5	13	8	—	—	11
	15 {	—	9	11	5	10	9	3	6	6	7	2	—	—	10
		—	10	9	7	18	9	4	8	5	13	8	—	—	11
	16 {	—	11	13	6	10	10	3	6	7	7	2	—	—	—
		—	11	11	8	19	11	4	8	5	14	9	—	—	—
	17 {	—	11	13	6	11	11	3	—	7	8	2	—	—	—
		—	11	11	9	20	11	5	—	5	15	9	—	—	—
	18 {	—	11	—	7	12	11	3	—	7	9	3	—	—	—
		—	11	—	9	20	12	4	—	5	15	10	—	—	—
	19 {	—	—	—	7	13	12	—	—	—	9	3	—	—	—
		—	—	—	9	21	12	—	—	—	16	10	—	—	—
	20 {	—	—	—	7	13	13	—	—	—	10	4	—	—	—
		—	—	—	9	21	13	—	—	—	17	11	—	—	—

¹ Nous n'avons pas tenu compte de cette observation trop brève dans le calcul de la moyenne. Dans les séries B et D, en pareil cas, nous avons répété la dernière valeur observée.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ALBRECHT, G. — Ueber die Perzeption der Lichtrichtung in den Laubblättern, thèse, Berlin, 1908.
2. ARISZ, W. — Untersuchungen über den Phototropismus (*Recueil des travaux botaniques néerlandais*, vol. XII, 1914-1915).
3. BACHER, J. — Ueber die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Aussenfaktoren (*Beihefte zum Botanischen Centralblatt*, 1920).
4. BATALIN, A. — Neue Beobachtungen über die Bewegungen der Blätter bei *Oxalis* (*Flora*, 1871).
5. — Ueber die Ursachen der periodischen Bewegungen der Blumen und Laubblätter (*Flora*, 1873).
6. BERT, P. — Sur la cause intime des mouvements périodiques des fleurs et des feuilles et de l'héliotropisme (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, t. 87, 2^{me} semestre, 1878).
7. BLAAUW, A.-H. Die Perzeption des Lichtes (extrait du *Recueil des travaux botaniques néerlandais*, vol. V, 1909).
8. — Recherches et théories sur la sensibilité physiologique (extrait des *Archives du Musée Teyler*, série III, vol. III).
9. — Licht und Wachstum I, II, III (extrait de la *Zeitschrift für Botanik*, t. V et VI, 1914-15).
10. BLACKMAN, F. et MATTHAEI, G. — Experimental researches in vegetable assimilation and respiration. V : A quantitative study of CO₂ assimilation and leaf-temperature in natural illumination (*Proceedings of the Royal Society*, London, 1905, vol. 76, sér. B).
11. BONNET, C. — Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes, 1754.
12. BOSE, J.-C. — Plant Response as a means of physiological investigation, London, 1906.
13. — Researches on growth and movement in plants (*Proceedings of the Royal Society*, London, 1919, vol. 90, sér. B.).
14. — Life movements in plants (*Transactions of the Bose Institute*, Calcutta, 3 vol., 1918-1921).
15. BRAUNER, L. — Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion (*Zeitschrift für Botanik*, Bd. XIV, 1922).
16. — Permeabilität und Phototropismus (*ibid.* Bd. XVI, 1924).
17. — Phototropismus und Lichtturgorreaktion (*Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Bd. XLII, Ht. 1/2, 1924).
18. BURGERSTEIN, A. — Die Transpiration der Pflanzen, Jena, 1904.
19. DE CANDOLLE, A. — Physiologie végétale, Paris, 1832.
20. CHODAT, R. — Principes de botanique, Genève, 1921.
21. COHN, F. — Ueber die Bewegungen der Blätter bei unseren einheimischen *Oxalis*arten (*Verhandlungen der Schlesischen Gesellschaft für die vaterländische Cultur*, 1839).

22. COLLANDER, R. — Untersuchungen über den Thermotropismus der Pflanzen, thèse, Helsingfors, 1919.
23. DARWIN, C. et F. — La faculté motrice dans les plantes (traduction E. Heckel, Paris, 1882).
24. DAVRY DE VIRVILLE, et OBATON. — Etude biologique de l'épanouissement des fleurs (*Revue générale de botanique*, t. 35, avril 1923).
25. DELF, E. — Studies of protoplasmic permeability by measurement of rate of shrinkage of turgid tissue (*Annals of Botany*, vol. 30, 1916).
26. DUTROCHET, R. — Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, Paris, 1837.
27. ERBAN, M. — Ueber die Verteilung der Spaltöffnungen in Beziehung zur Schlafstellung der Blätter, thèse, Vienne, 1916 (extrait des *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Bd. XXXIV, 1916).
28. EWART, A.-J. — The effects of tropical insolation (*Annals of Botany*, vol. XI, 1897).
29. FÉE, A. — Notice sur les plantes sommeillantes (*Bulletin de la Société botanique de France*, t. V, 1858).
30. FISCHER, A. — Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter (*Botanische Zeitung*, t. 48, 1890).
31. FITTING, H. — Article « Tropismen » dans « Reizerscheinungen der Pflanzen » (*Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, Bd. 8, 1913).
32. FRANK, A. — Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit von Licht und der Gravitation, Leipzig, 1870.
33. GADECEAU, E. — Le sommeil des plantes. La nyctinastie dans le genre *Oxalis* (*Bulletin de la Société botanique de France*, t. LXXI, 1924).
34. GATES, F. — Xerofotic movements in leaves (*Botanical Gazette*, vol. 61, 1916).
35. — The daily movements of leguminous leaflets (*Plant World*, vol. 19, 1916).
36. GOEBEL, K. — Das Rumphius-Phänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenken (*Biologisches Centralblatt*, 1916).
37. — Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, Jena, 1924.
38. GRAFE, V. — Gedanken zur chemischen und physikalischen Analyse der Reizerscheinungen (*Verhandlungen der Zool.-Botan. Gesellschaft in Wien*, Bd. LXX, 1920).
39. HABERLANDT, G. — Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig, 1904.
40. HANSGIRG, A. — Beiträge zur Kenntniss über die Verbreitung der Reizbewegungen und der nyctitropischen Variationsbewegungen der Laubblätter (*Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Bd. VIII, 1890).
41. — Physiologische und phycophytologische Untersuchungen, Prag, 1893.
42. HILL, J. — Le sommeil des plantes et la cause du mouvement de la Sensitive expliqués par... (original, 1753; traduction, Genève, 1773).
43. HOFFMANN, H. — Recherches sur le sommeil des plantes (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, III^{me} série, 14, 1849).
44. JOST, L. — Beiträge zur Kenntniss der nyctitropischen Bewegungen (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. 31, 1898).
45. BENECKE-JOST. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena, 1924.

46. KARSTEN, G. — Ueber Kompasspflanzen (*Flora*, Bd. 111/112, Festschrift für Stahl, 1918).
47. KNIEP, H. — Ueber die Lichtperzeption der Laubblätter (*Biologisches Centralblatt*, 1907).
48. — Article « Nastien » dans « Reizerscheinungen der Pflanzen » (*Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, Bd. 8, 1913).
49. KOSANIN, N. — Ueber den Einfluss von Temperatur und Aetherdampf auf die Lage der Laubblätter, thèse, Leipzig, 1905).
50. KRABBE, G. — Zur Kenntniss der fixen Lichtlage der Laubblätter (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. 20, 1889).
51. — Ueber den Einfluss der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen (*ibid.* Bd. 29, 1896).
52. KRAUS, C. — Beiträge zur Kenntniss der Bewegungen wachsender Laub- und Blütenblätter (*Flora*, 1879).
53. LECLERC DU SABLON, M. — Sur le sommeil des feuilles (*Revue générale de botanique*, t. 2, 1890).
54. LEPESCHKIN, W. — Ueber den Turgordruck der vacuolisierten Zellen (*Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Bd. 26 a, 1908).
55. — Ueber die osmotischen Eigenschaften und den Turgordruck der Blattgelenken der Leguminosen (*ibid.*).
56. — Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen (*ibid.*).
57. — Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran (*Beihefte zum Botanischen Centralblatt*, Bd. XXIV, 1909).
58. LUNDEGÅRDH, H. — Ein Beitrag zur quantitativen Analyse des Phototropismus (*Arkiv för Botanik*, Bd. 18, 1922).
59. MACFARLANE, J.-M. — The sensitive movements of some flowering plants under coloured screens (*Botanisches Centralblatt*, Bd. LXI, 1895).
60. MANGIN, L. — Article « Action des radiations sur les végétaux », dans *Traité de Physique biologique*, t. II, Paris, 1903.
61. MAQUENNE, L. — Recherches sur la diffusion, l'absorption et l'émission de la chaleur par les feuilles (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, VI^{me} série, t. 10, 1880).
62. — Précis de physiologie végétale, Paris, 1922.
63. MASSART, J. — Essai de classification des réflexes non nerveux (*Annales de l'Institut Pasteur*, 1901 et *Recueil de l'Institut botanique de Bruxelles*, 1902).
64. — Sur l'irritabilité des plantes supérieures (*Mémoires Couronnés de l'Académie de Belgique*, 1902).
65. — Eléments de biologie générale et de botanique, Bruxelles, 1922.
66. MILLARDET, A. — Nouvelles recherches sur la périodicité de la tension, thèse, Strasbourg, 1869.
67. NOLL, F. — Ueber die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientirungsbewegungen zur Erreichung derselben (*Arbeiten Würzburg*, Bd. III, 1885).
68. — Ueber heterogene Induktion, Leipzig, 1892.

69. OLTMANN, F. — Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen (*Flora*, 1892).
70. PANTANELLI, E. — Studi d'anatomia e fisiologia sui pulvini motori di Robinia pseudacacia e Porlieria hygrometra R. e Pav. (*Atti della Società di naturalisti e matematici di Modena*, 1901, ser. 4, vol. 1-2).
71. PFEFFER, W. — Physiologische Untersuchungen, I. Ueber Reizbarkeit der Pflanzen, II. Untersuchungen über Oeffnen und Schliessen der Blüthen, Leipzig, 1873.
72. — Die periodischen Bewegungen der Blattorgane, Leipzig, 1873.
73. — Physiologie végétale (traduction, J. Friedel, Paris, 1904).
74. — Der Einfluss von mechanischer Hemmung und von Belasten auf die Schlafbewegungen (*Abhandlungen der K. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften*, Bd. XXXII, 1911).
75. PLANCHON, G. — Communication sur le sommeil des plantes (*Bulletin de la Société botanique de France*, t. V, 1858).
76. POWOW, L. — Der physiologische Nutzen der Erscheinungen des Schlafens und des Wachens der Blätter (*Reden und Protocolle der VI. Versammlung russischer Naturforscher in St-Petersburg*, 1880), cité d'après Referat in *Just's Jahresbericht*, 1880).
77. PRINGSHEIM, E. — Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit, Halle a. S., 1909.
78. — Reizbewegungen der Pflanzen, Berlin, 1912.
79. RATCHINSKY, M. — Notice sur quelques mouvements opérés par les plantes sous l'influence de la lumière (*Annales des Sciences naturelles*, 4^{me} série, t. 9, 1858).
80. RICCA, U. — Movimenti d'irritazione delle piante, Milan, 1910.
81. RODRIGUE, A. — La structure des organes sensibles chez les Légumineuses et les Oxalidées (*Archives des Sciences physiques et naturelles*, Genève, t. 32, 1894).
82. ROYER, C. — Essai sur le sommeil des plantes (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 5^{me} série, vol. IX, 1868).
83. RUHLAND, W. — Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. 46, 1909).
84. — Article «Turgor» dans *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, 1913.
85. VAN RYSELBERGHE, F. — Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant (*Bulletin de l'Académie Royale de Belgique*, 1901).
86. SACHS, J. — Ueber das Bewegungsorgan und die periodischen Bewegungen der Blätter von Phaseolus und Oxalis (*Botanische Zeitung*, 1857).
87. — Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile, Würzburg, 1878.
88. — Pflanzenphysiologie, Leipzig, 1887.
89. SAXTON, W.-T. — Some observations and suggestions regarding nyctinasty (*Journal of Indian Botany*, vol. III, 1923).
90. SCHWENDENER, S. — Die Gelenkpolster von Mimosa pudica (*Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften*, 1897).
91. — Die Gelenkpolster von Phaseolus und Oxalis (*ibid.*, 1898).
92. — Ueber die Formveränderung eines cylindrischen Organs (*ibid.*, 1898).

93. SHREVE, E. — A thermo-electrical method for the determination of leaf-temperature (*Plant World*, 22, 1919).
94. SIERP, H. — Die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. 55, 1915).
95. — Ueber die Lichtquellen bei pflanzenphysiologischen Versuchen (*Biologisches Centralblatt*, 1918).
96. — Ueber den Einfluss geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegung der Koleoptile von *Avena sativa* (*Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Bd. XXXVII, 1919).
97. STAHL, E. — Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen (*Botanische Zeitung*, 1880).
98. — Ueber den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen (*ibid.*, 1897).
99. STECKBECK, W. — On comparative histology and irritability of sensitive plants (*Contributions of the Botanical Laboratory of the University of Pennsylvania*, vol. IV, 1919, N° 2).
100. STOPPEL, R. — Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von *Phaseolus multiflorus* von verschiedenen Aussenfaktoren (*Zeitschrift für Botanik*, Bd. VIII, 1916).
101. SUESSENGUTH, K. — Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern, Jena, 1922.
102. VAN TIEGHEM, P. — *Traité de botanique*, Paris, 1891.
103. TRÖNDLE, A. — Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. 48, 1910).
104. — Article «Bewegungen der Pflanzen», dans *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, Bd. 1, 1912.
105. ULRICH, E.-B. — Leaf movements in the family of the Oxalidaceae (*Contributions of the Botanical Laboratory of the University of Pennsylvania*, vol. III, 2, 1907).
106. VÖCHTING, H. — Ueber die Lichtstellung der Laubblätter (*Botanische Zeitung*, 1888).
107. — Ueber den Einfluss der Wärme auf die Blütenbewegungen der *Anemone stellata* (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. 21, 1890).
108. DE VRIES, H. — Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile (*Arbeiten Würzburg*, Bd. I, 1871).
109. WEISS, A. — Versuche an reizbaren Pflanzen (*Lotos*, 1876, cité d'après *Referat Just's Jahresbericht*, 1876).
110. WIEDERSHEIM, W. — Studien über photonastische und thermonastische Bewegungen (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, Bd. 40, 1904).
111. WIESNER, J. — Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze (*Festschrift zur Feier des XXV jährigen Bestehens der K.-K. Zool.-Bot. Gesellschaft in Wien*, 1876, cité d'après *Referat Just's Jahresbericht*, 1876).
112. — Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche (*Denkschriften der K.-K. Akademie der Wissenschaften in Wien*, Bd. 39 et 42, 1878 et 1882).
113. — Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, Wien, 1881.

114. — Ueber die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke (*Biologisches Centralblatt*, Bd. XIX, 1899.)
115. — Der Lichtgenuss der Pflanzen, Leipzig, 1907.
116. WILSON, J. Preliminary observations on the movements of leaves of *Melilotus alba* and other plants (*Contributions of the Botanical Laboratory of the University of Pennsylvania*, vol. I, 1892-97).
117. ZAEPFEL, E. — Sur le mécanisme de l'orientation des feuilles (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 1922).
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
AVANT-PROPOS	165
CHAPITRE I. — Sommeil diurne ou parahéliotropisme? .	168
CHAPITRE II. — L'orientation héliotropique	188
CHAPITRE III. — Expériences préliminaires	206
CHAPITRE IV. — Comparaison directe des effets de variations brusques de l'éclairement unilatéral et de la température (Série A)	219
CHAPITRE V. — Etude des mouvements provoqués par une élévation brusque de la température (Série B)	231
CHAPITRE VI. — Etude des mouvements provoqués par l'exposition à un éclairement unilatéral (Séries D et C)	246
CHAPITRE VII. — Conclusions sur le rôle des agents lumière et chaleur dans la production des mouvements étudiés	266
CHAPITRE VIII. — Conclusions sur la nature des mouvements étudiés	273
APPENDICE	290
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	307
