

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
Kapitel:	I: Sommeil diurne ou parahéliotropisme?
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: 11.02.2026

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

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 apparaît 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 « paraheliotropische 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 OLTMANNS (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 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 prédecesseurs. 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 PFEFF-

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 NOELL (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 definierten 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 OLMANNS sur les mouvements des folioles des Légumineuses, il convient de citer les observations, faites sur les genres les plus divers, qui permettent à HANSIGR (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 excitables; 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 éclairement 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 démons-

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'OLT-MANNS (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 POPOW (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 paraheliotropische 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-

espèces 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 épinastie de de VRIES), et en supposant cette propriété constante chez les plantes des types 1 (hyponastiques) et 2 (épinastiques), variable chez celles du type 3 (épinastiques 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 hygronas-tischen 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), HANSGIRG, 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 intensives 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 desséchement 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 ($0,2^\circ$ 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'écartier: « 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'OLTMANNS (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 Kontrolversuchen 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 éclairement dissymétrique, est la condition nécessaire des mouvements parahéliotropiques (PFEFFER, 72, p. 60; HANSGIRG, 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. 485 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.
