

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:	II: L'orientation héliotropique
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 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-

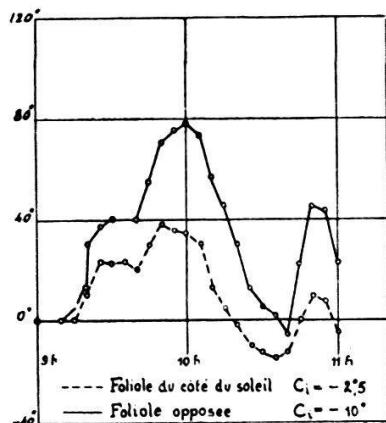
cessives qui s'ouvraient le matin vers l'est, s'ouvrent à midi vers le zénith, et le soir vers l'ouest. Les folioles suivent donc la course du soleil. Si le ciel est nuageux, elles oscillent entre les positions *V* et *S'*, et ne prennent la position *P* que si le soleil reste suffisamment découvert; 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.

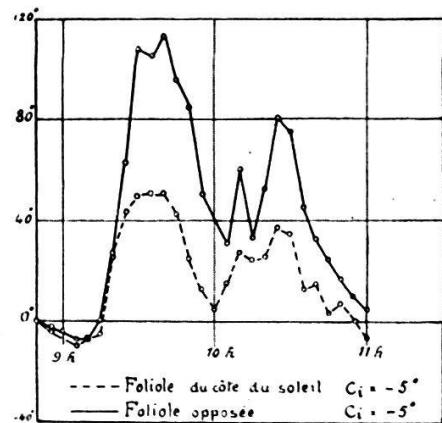
On peut apprécier facilement le sens de l'écart en repérant à l'aide d'aiguilles sur un cercle gradué, dont le centre coïncide avec l'axe de la feuille, la direction du soleil, et celles des folioles. Dans les déterminations que nous avons faites, cet écart était de 10°-20°; mais les conditions requises 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 Pseudacacia* l'orientation résulte effectivement de l'inégale amplitude des mouvements exécutés par les folioles de chaque paire.



a) 22 août 1922



b) 5 septembre 1922

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

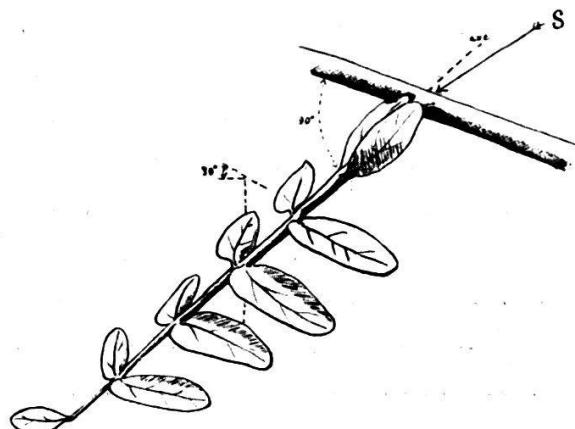


FIG. 2. — Croquis d'un cas typique d'orientation héliotropique des folioles, observé le 29 août 1922, à 9 h. — S, direction du soleil.

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 jalouïsies, 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. HANGIRG, 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 OLTMANNS (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 geonittotropica...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).

reconnait 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'éclairage.

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

1 ^o	position normale;	éclairement 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'éclairage 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'éclairage. 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° 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, HANSIGR 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°; 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).

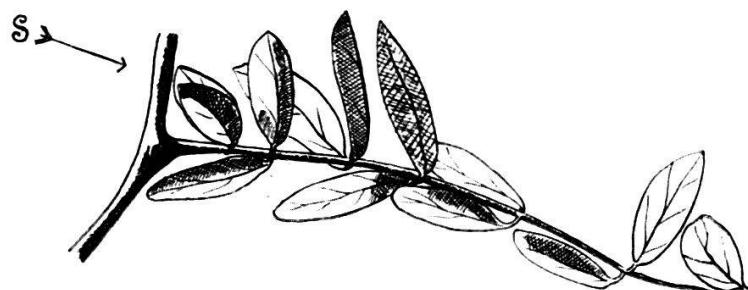


FIG. 4. — Croquis montrant l'orientation héliotropique des folioles sur une feuille retournée. S, direction du soleil. (11 août 1923, le matin).

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'éclairage 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 renversement 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^o et 5^o. 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 « Plagiotropie » dont OLMANNS (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'éclairage 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 pétioles 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 plagiophototope 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 renversées 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'éclairage 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'éclairage 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 détruisse 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'écartez 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 turgescents, et non comme l'auteur le pense du côté le plus riche en eau.

BOSE (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.
