

**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:** VIII: Conclusion sur la nature des mouvements étudiés  
**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:** 13.01.2026

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

## 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 opinion<sup>1</sup>.

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

<sup>1</sup> 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 Brücke<sup>1</sup>, 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

<sup>1</sup> 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*<sup>1</sup> ne peut être déterminée que par la structure dissy-

<sup>1</sup> 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 intermédiaires<sup>1</sup> 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 turgescence<sup>2</sup>, on n'a pas apporté, que nous sachions, de preuve de l'existence de processus internes qui différencient la nastie du

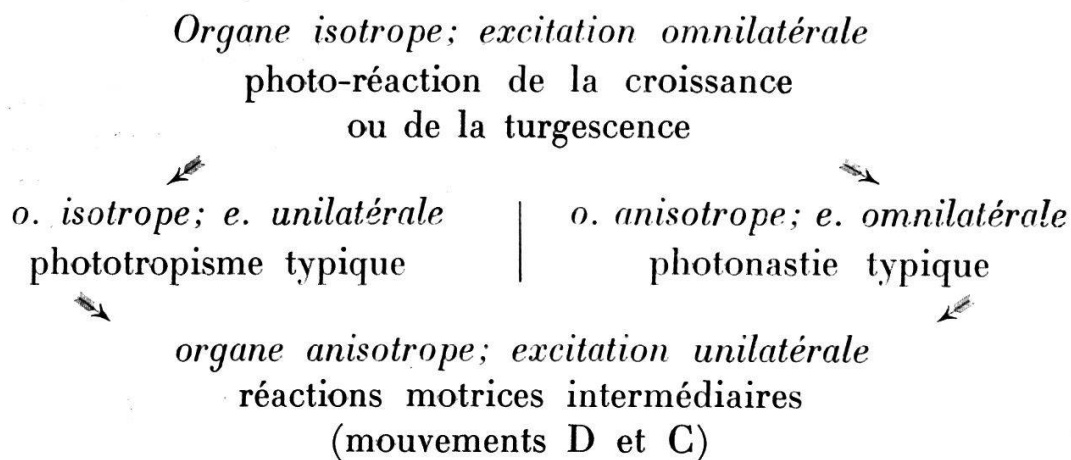
<sup>1</sup> Pour des exemples analogues cf. BOSE, **12**, p. 639; **14**, pp. 382-384.

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

tropisme<sup>1</sup>. 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:



<sup>1</sup> 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<sup>o</sup> *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<sup>o</sup> *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.

---