Les lois du géotropisme

Les lois du géotropisme

par

Arthur MAILLEFER

Le géotropisme est la propriété qu'ont certains organes végétaux de réagir par une courbure ou une torsion sous l'action de la pesanteur ou d'une force centrifuge de telle façon que l'organe finit par prendre une direction fixe par rapport à la direction de la force.

On peut distinguer deux catégories parmi les organes capables de réagir géotropiquement; la première comprend les organes dits *orthogéotropiques* qui tendent à se placer verticalement; on fait rentrer dans une seconde catégorie les organes qui prennent une position déterminée de manière à faire un angle constant avec la verticale; ce sont les organes *diagéotropiques.*

L'étude de l'orthogéotropisme est plus simple que celle du diagéotropisme; aussi, pour l'étude quantitative du phénomène, s'est-on toujours adressé à des organes dont la position normale est la verticale.

La première question qu'on s'est posée a été de savoir l'influence de l'angle que fait la plante avec la verticale sur la manière dont la plante réagit. *Sachs* était arrivé à la conclusion que c'est dans la position horizontale que la courbure géotropique doit être la plus forte; *Czapek*[1] prétendit que la réaction se faisait le mieux quand les tiges étaient inclinées vers le

[1] Fr. Czapek. Untersuchungen über Geotropismus. *Jahrb. f. w. Bot.* Bd. 27. *Idem.* Weitere Beiträge, etc. *Jahrb. f. w. Bot.* Bd. 32.

bas et les racines vers le haut de manière à faire dans les deux cas un angle de 45° avec la verticale.

Fitting[1] reprit la question en 1904 ; pour étudier l'action de la pesanteur sur les plantes, il eut l'idée d'utiliser la méthode, courante en physique, qui consiste à opposer deux forces agissant sur un même objet en les faisant varier jusqu'à ce que les deux actions s'annulent et que l'objet ne subisse pas de modification.

Fitting a trouvé ainsi la loi suivante :

Le rapport des irritations dans les positions faisant différents angles avec la position d'équilibre est égal, avec une grande approximation, au rapport des sinus de ces angles[2].

On peut donner encore les deux énoncés suivants de la loi de Fitting :

Pour que les inductions géotropiques produites par l'exposition d'une plante à la pesanteur agissant sous des angles α_1, α_2, α_3, ... *soient égales, il faut que les plantes soient soumises à l'action de la pesanteur pendant des temps* t_1, t_2, t_3, ... *tels que l'on ait*

$$t_1 \sin \alpha_1 = t_2 \sin \alpha_2 = t_3 \sin \alpha_3 = \ldots$$

ou bien

L'induction géotropique est proportionnelle au sinus de l'angle que fait l'axe de la plante avec la verticale et proportionnelle au temps pendant lequel la pesanteur agit.

Le terme *induction géotropique* que j'emploie ici au lieu du terme irritation (Erregung) employé par Fitting peut être défini comme *l'effet produit* sur la plante, sans préjuger de la nature de cet effet ; nous verrons que, dans ma théorie du géotropisme, ce terme a un sens mathématique bien défini.

La méthode de *Fitting* consistant à faire agir alternativement sur deux faces opposées d'une plante des irritations géotropiques inégales en réglant les temps d'action dans cha-

[1] H. Fitting. Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. *Jahrb. f. w. Bot.* Bd. 41. 1904.

[2] Dasselbe (das Verhältnis der Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage) stimmt mit grosser Annäherung mit dem Verhältnisse der Sinus dieser Winkel überein. Fitting *loc. cit.*, p. 327.

cune de leur position de telle façon que les deux irritations produisent un effet nul pouvait servir à étudier l'action des forces centrifuges sur la plante.

J'ai fait cette étude[1] à l'aide d'une centrifuge construite spécialement dans ce but.

Les expériences faites avec cet appareil m'ont permis d'énoncer la loi suivante : *Pour que l'induction géotropique produite par une force centrifuge* f_1 *soit égale à l'induction produite par une force* f_2, *il faut que le rapport* $\frac{f_1}{f_2}$ *soit égal au rapport* $\frac{t_2}{t_1}$ *des temps pendant lesquels les forces agissent.*

Cette loi peut aussi s'énoncer comme suit : *L'induction géotropique (effet produit sur la plante) est proportionnelle à la force centrifuge et au temps pendant lequel la force agit.*

Ce résultat nous permet de définir l'*induction géotropique* comme le *produit de la force qui agit sur la plante par le temps pendant lequel elle agit.*

On a cherché à mesurer par des méthodes directes l'action de la pesanteur sur les plantes. *Czapek*[2] a introduit en physiologie végétale le terme de *temps de présentation* déjà usité en physiologie animale.

Le temps de présentation est le temps minimum pendant lequel doit agir un agent pour qu'il se produise une réaction.

Bach[4] est le premier qui ait fait une série quelque peu complète d'expériences pour déterminer l'influence de la force centrifuge sur le temps de présentation géotropique ; il a donné ses résultats sous forme de tableaux et de graphiques, mais il n'a pas découvert la loi. *Fröschel*[5] a obtenu comme résultat

[1] A. Maillefer. Etude sur le géotropisme. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* XLV.

[2] Czapek. *Jahrbücher f. wiss. Bot.* Bd. 32 (1898).

[3] A. Maillefer. De la détermination du temps de présentation. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* Vol. XLIII. 1907.

[4] Heinrich Bach. Ueber die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen äusseren Faktoren. *Jahrb. f. w. Bot.* Bd. 44, 1907.

[5] Paul Fröschel. Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit. Mitteilung. *Sitzungsberichten d. k. Akad. d. Wissenschaften in Wien.* Mat-naturw. Kl. Bd. CXVII Abt. I. 1908.

d'une série d'expériences sur le phototropisme la loi suivante : Le produit du temps de présentation phototropique par l'intensité lumineuse agissant sur la plante est une constante. *Fröschel* montra aussitôt que la même loi s'applique aux résultats de Bach. Le travail de Fröschel a été présenté le 2 avril 1908 à l'Académie des Sciences de Vienne ; peu après, sans avoir eu connaissance du travail de Fröschel, *Blaauw* [1] arrivait exactement à la même loi. Le travail de *Blaauw* fut présenté par *Went* à l'Académie des Sciences d'Amsterdam, le 26 septembre 1908. Le 17 février 1909, en partant des résultats de *Bach*, mais ignorant ceux de *Fröschel* et de *Blaauw*, j'énonçai la même loi devant la Société vaudoise des Sciences naturelles [2]. Le 29 mai 1909, M^{lle} *Pekelharing* [3] après avoir effectué une grande série d'expériences montra qu'on pouvait effectivement énoncer la loi suivante :

Le produit de la force centrifuge qui agit sur une plante par le temps de présentation correspondant est une constante.

Mlle *Pekelharing* énonça également que :

Le produit du temps de présentation géotropique par le sinus de l'angle que fait la plante avec la verticale est une constante.

On a aussi essayé de prendre comme mesure du géotropisme le temps qui s'écoule entre le moment où l'on fait agir la pesanteur ou une force centrifuge sur la plante et celui où elle com-

[1] A.-H. Blaauw. Onderzoekingen omtrent de betrekking tusschen licht sterke en belichtingstijd bij phototropische krommingen. *Vesl. kon. Ak. Wet.* Amsterdam 1908, p. 203-207.

F.-A.-F.-C. Went. On the investigations of Mr A.-H. Blaauw. *Kon. Akad. Wet.* Amsterdam. Proc. Meet., Sept. 26, 1908.

A.-H. Blaauw. Die Perception des Lichtes. *Rec. trav. bot. néerlandais.* Vol. V. 1909.

[2] A. Maillefer. Variation de l'induction géotropique. *Procès-verbaux. Soc. vaud. Sc. nat.* Séance du 17 février 1909.

Idem. Etude sur le géotropisme. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* XLV. 1909, p. 297.

[3] E.-J. Pekelharing. Onderzoekingen omtrent de betrekking tusschen praesentatietijd en grotte van den prikkel bij geotropische krommingen. *Proceedings Koninklijke Akad. v. Wetenschappen.* 1909.

Mme Rutten-Pekelharing. Untersuchungen über die Perception des Schwerkraftreizes. *Rec. trav. bot. néerlandais.* Vol. VII. 1910.

mence à se courber. C'est ce qu'on a nommé le *temps de réaction.*

Les premières expériences furent faites par *Czapek; Bach* puis M^lle^ *Pekelharing* reprirent la question et étudièrent l'influence de la force centrifuge sur le temps de réaction; les trois auteurs arrivent à peu près aux mêmes conclusions : pour une force nulle, le temps de réaction décroît d'abord rapidement puis plus lentement ; à partir d'une force donnée, la diminution du temps de réaction devient presque insensible. Aucun des trois auteurs cités n'a pu trouver la relation mathématique qui lie le temps de réaction à la force centrifuge. Il était réservé à *Tröndle* de découvrir la loi. Dans sa belle étude sur l'influence de la lumière sur la perméabilité de la membrane protoplasmique des cellules, *Tröndle*[1] a montré que le temps de réaction est lié à l'intensité lumineuse par la formule

$$i(t-k) = i'(t'-k)$$

où i et i' sont deux intensités lumineuses, t et t' les temps de réaction correspondants et k une constante.

Tröndle montre, en utilisant les chiffres de *Bach* et *Pekelharing,* que la même loi lie le temps de réaction géotropique à la force centrifuge qui agit sur la plante.

Dans le cas du géotropisme, on peut écrire la formule :

$$f(\mathrm{R}-k) = f'(\mathrm{R}'-k)$$

ou f et f sont les forces centrifuges, R et R′ les temps de réaction correspondants ; en prenant f' comme unité de force centrifuge, le second membre devient une constante ; nous avons alors

$$f(\mathrm{R}-k) = a = \text{const.}$$

ce qu'on peut formuler sous forme de loi :

Le produit de la force centrifuge f qui agit géotropiquement sur une plante par le temps de réaction correspondant R *diminué d'une constante* k *est une constante* a.

[1] A. Tröndle. Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 48. 1910.

Dans l'idée des auteurs qui ont fait des expériences sur les temps de présentation et de réaction, la plante ne commence à se courber qu'au bout d'un certain temps qui est précisément le temps de réaction. Or les expériences postérieures de *Bose*[1], de M^lle^ *Polowzof*[2] et les miennes nous ont amenés à des conclusions toutes différentes, à savoir qu'une plante soumise à l'action de la pesanteur commence immédiatement à se courber; pour voir cette courbure, il faut observer la plante non plus à l'œil nu, mais avec des appareils enregistreurs comme *Bose*, avec le microscope comme M^lle^ *Polowzof* ou avec le cathétomètre comme moi.

Cette courbure instantanée étant constatée, les termes de temps de réaction et temps de présentation devaient être définis autrement sans quoi les lois trouvées perdaient toute signification.

Pour élucider la question j'ai fait une série de 400 expériences disposées comme suit. Une jeune plantule d'avoine était placée horizontalement. Avec le cathétomètre, on lisait les déplacements de l'extrémité de la coléoptile de 5 en 5 minutes. En calculant le déplacement moyen d'une série d'expériences, on constate que la plante commence par fléchir vers le bas puis le déplacement change de sens et la courbure se fait de plus en plus rapidement vers le haut. L'allure de la courbe représentant les déviations en fonction du temps rappelle une parabole passant par l'origine et à axe vertical.

Cette courbure vers le bas qui précède la courbure géotropique vers le haut était difficile à expliquer; pour voir si c'était l'effet d'un tropisme particulier, j'ai fait trois séries d'expériences; les plantes furent placées respectivement 15 secondes, 2 ou 5 minutes horizontalement, puis mises dans leur position verticale normale. J'ai trouvé que la plante se courbe immédiatement du côté qui était en haut pendant l'exposition horizontale; 15 secondes d'exposition suffisent pour provoquer la courbure.

[1] Bose, J.-E. Plant response as a means of physiological investigation. Londres, 1906.
[2] Polowzof, W. Untersuchungen über Reizerscheinungen. Jena, 1908.

Ces expériences prouvent que la plante d'avoine commence immédiatement à se courber géotropiquement. La courbure vers le bas des plantes exposées horizontalement n'est donc probablement pas due à un tropisme. En examinant les plantes les plus longues on voit que l'incurvation vers le bas est localisée à la partie inférieure de la tige, tandis que la courbure géotropique est plus marquée à l'extrémité de la plante. Cette constatation nous permet d'admettre que la courbure vers le bas est d'ordre mécanique ; cette flexion ne se fait pas instantanément ; on la voit augmenter pendant toute la durée de l'expérience. La courbure vers le bas est probablement ralentie par le fait que pour qu'elle puisse se faire il doit y avoir déplacement de l'eau qui sort des cellules comprimées pour aller dans les cellules distendues ; les membranes opposent une résistance à la filtration de cette eau ; le mouvement se trouve freiné.

Partant de cette constatation, nous pourrons séparer l'effet de la flexion mécanique de l'effet géotropique. L'aspect de la courbe nous a engagé à choisir pour représenter les moyennes des déviations de l'extrémité de la plante en fonction du temps des paraboles de la forme

$$h = -at + \frac{1}{2}bt^2$$

où h est la déviation moyenne d'une série d'expériences, a et b des constantes.

Nous avons trouvé, après avoir appliqué la méthode des moindres carrés pour déterminer les valeurs de a et de b, que les écarts entre les valeurs calculées et les valeurs observées de h étaient exactement répartis par rapport aux erreurs probables comme le prévoyait la théorie des probabilités, c'est-à-dire que la moitié des écarts étaient moindres et la moitié plus grands que l'erreur probable. Nous pouvons donc admettre que l'équation

$$h = -at + \frac{1}{2}bt^2$$

représente bien notre phénomène.

Le mouvement vers le bas étant freiné, on peut admettre que la part de la déviation du sommet due à cette flexion croît d'une manière uniforme avec le temps ; nous avons admis que

$$h' = -at$$

représentait ce mouvement vers le bas.

La déviation due au géotropisme est alors

$$h'' = \frac{1}{2} bt^2$$

Cette décomposition du mouvement observé repose, comme vous le voyez, en partie sur des hypothèses, mais en admettant ce point de départ très plausible, on trouve que les cinq lois qui ont été données pour le géotropisme se laissent déduire très facilement de l'équation

$$h'' = \frac{1}{2} bt^2$$

Avant d'aller plus loin, nous devons donner de nouvelles définitions pour les temps de présentation et de réaction ; en effet, il n'est plus possible de conserver les anciennes définitions puisque la plante commence à se courber immédiatement. Nous dirons donc :

Le temps de présentation géotropique est le temps minimum pendant lequel il faut avoir exposé une plante à l'action d'une force pour que, soustraite à l'action de cette force, la courbure atteinte soit visible.

Le temps de réaction géotropique est le temps qui s'écoule depuis le moment où la plante est exposée à l'action d'une force, jusqu'à celui où la courbure devient visible.

La définition du temps de réaction n'est pas tout à fait claire ; il y a en fait plusieurs temps de réaction différents suivant la manière de conduire l'expérience ; certains auteurs exposent la plante à l'action de la force pendant toute la durée de l'expérience, d'autres seulement pendant un temps arbitrairement choisi, d'autres enfin seulement pendant un temps égal au temps de présentation. Il y aura donc lieu chaque fois de bien définir le temps de réaction dont on parle.

Quand la déviation h est petite, et cela a toujours été le cas dans nos expériences, on peut assimiler la courbure de la plante à un arc de cercle ; il est facile également de montrer que la *courbure* de la plante, définie comme l'inverse du rayon, est sensiblement proportionnelle à h. Désignons cette courbure par C ; notre équation devient

$$C = \frac{1}{2} bt^2$$

Dans cette formule b à la nature d'une accélération, c'est ce que nous appellerons l'*accélération géotropique de courbure*.

La dérivée de C par rapport au temps

$$\frac{dt}{dC} = bt = v$$

est ce que nous désignerons comme la *vitesse de courbure*.

Une série d'expériences nous a montré que :

L'accélation géotropique de courbure b *est proportionnelle au sinus de l'angle que fait la plante avec la verticale.*

Lorsqu'on soumet une plante pendant un certain temps à l'action d'une force, et qu'on la soustrait ensuite à cette action, on constate que la plante continue à se courber avec une vitesse de plus en plus lente puis la courbure régresse. Pour expliquer cette diminution de vitesse et ce retour en arrière, on a admis une force interne, de nature inconnue qui tend à maintenir la plante droite, on a désigné cette propriété par le nom d'*autotropisme*. On ne sait pas encore comment l'autotropisme varie en fonction de la courbure, de la vitesse de courbure ou d'autres facteurs. C'est une étude qui est complètement à faire.

Dans l'ignorance des lois qui régissent l'autotropisme, nous admettrons dans les déductions qui suivent que, pour les courbures faibles, l'autotropisme est négligeable ; lorsque l'autotropisme doit intervenir de par la nature du phénomène, nous supposerons qu'il exerce une action constante.

Nous pouvons résumer ce que nous connaissons du géotropisme en une loi unique dont on peut dériver toutes les autres :

Une force agissant sur un organe végétal orthogéotropique lui *communique une* ***accélération de courbure*** b. *La* ***courbure*** C *de l'organe est proportionnelle au carré du temps qui s'est écoulé depuis le début de l'action de la force. La* ***vitesse acquise de courbure*** *est proportionnelle au temps qui s'est écoulé depuis le moment où la force a commencé à agir et proportionnelle à l'accélération de courbure* b. *L'****accélération de courbure*** *est en chaque instant et pour chaque élément de l'organe considéré proportionnelle à la force et proportionnelle au sinus de l'angle que fait l'élément de l'organe avec la verticale.*

On voit que la loi du géotropisme est tout à fait analogue à celle de la chute des corps. Il me reste à démontrer que les cinq lois données plus haut se laissent dériver de cette loi fondamentale :

1° Supposons une plante exposée pendant un temps t_1 à l'action d'une force capable de lui donner une accélération géotropique de courbure b_1 ; puis soustrayons cette plante à l'action de la force. Désignons par β l'accélération due à l'autotropisme.

La vitesse acquise au bout du temps t_1 sera

$$v_1 = (b - \beta)\, t_1$$

En vertu de cette vitesse acquise, la courbure maximum atteinte ensuite sera

$$\mathrm{C} = \frac{v_1^2}{2\beta} = \frac{(b^1 - \beta)^2 t_1^2}{2\beta}$$

en négligeant la faible courbure produite pendant le temps t_1. Nous en tirons

$$t_1 = \frac{\sqrt{2\beta \mathrm{C}}}{(b_1 - \beta)}$$

Pour amener une même courbure maximum C, une accélération de courbure b_2 devra agir pendant un temps

$$t^2 = \frac{\sqrt{2\beta \mathrm{C}}}{(b_2 - \beta)}$$

Supposons que C soit précisément la courbure la plus faible qui soit visible à l'œil : t_1 et t_2 seront les temps de présentation correspondant aux accélérations b_1 et b_2. Faisons le rapport

$$\frac{t_1}{t_2} = \frac{(b_2 - \beta)\sqrt{2\beta C}}{(b_1 - \beta)\sqrt{2\beta C}} = \frac{b_2 - \beta}{b_1 - \beta}$$

Comme, au moment où la courbure commence à être visible à l'œil nu, elle est encore très faible, l'accélération β due à l'autotropisme est encore très faible, nous pouvons la négliger ; il vient alors

$$\frac{t_1}{t_2} = \frac{b_2}{b_1} \quad \text{ou} \quad t_1 b_1 = t_2 b_2$$

Comme d'après la loi fondamentale l'accélération géotropique de courbure est proportionnelle à la force qui agit sur la plante on a

$$t_1 f_1 = t_2 f_2$$

Nous retrouvons ainsi la troisième loi.

D'après la loi fondamentale, l'accélération géotropique de courbure est proportionnelle au sinus de l'angle suivant lequel la force agit sur la plante ; on peut donc écrire

$$t_1 \sin \alpha_1 = t_2 \sin \alpha_2$$

Or ce n'est pas autre chose que la quatrième loi étendue aux forces centrifuges.

2° *Faisons agir, alternativement, un grand nombre de fois, sur les deux faces opposées de la plante deux forces différentes, provoquant des accélérations de courbure* b_1 *et* b_2, *pendant des temps* t_1 *et* t_2 *; quelle relation doit lier les temps et les accélérations pour que la plante ne se courbe pas ? Les temps* t_1 *et* t_2 *sont supposés petits.*

Dans ces conditions expérimentales, l'accélération due à l'autotropisme β est négligeable. A la fin de la première période t_1, l'accélération b_1 aura communiqué une vitesse de courbure

$$v_1 = b_1 t_1$$

Pendant la deuxième période t_2, si on laissait la plante à elle-même, elle continuerait à se courber ; sa vitesse irait en décroissant ; si l'on prend t_2, et par conséquent t_1 assez petits, on peut admettre que pendant la deuxième période t_2 la plante continuera à se courber avec une vitesse uniforme égale à v_1.

A la fin de la deuxième période, l'accélération b_2 communiquerait à la plante, si elle agissait seule, une vitesse de courbure

$$v_2 = b_2 t_2$$

Pour qu'il n'y ait pas courbure, il suffit qu'à la fin de la deuxième période on ait $v_1 = v_2$; si cette condition est remplie à ce moment, elle le sera aussi au bout de la quatrième, sixième, huitième, ... période, par conséquent tant que l'expérience durera. Il suit de là qu'il faut que

$$b_1 t_1 = b_2 t_2$$

D'après la loi fondamentale, l'accélération de courbure est proportionnelle à la force agissant sur la plante, donc pour qu'il n'y ait pas courbure il faut que

$$f_1 t_1 = f_2 t_2$$

Nous avons ainsi retrouvé la deuxième loi.

L'accélération de courbure est également, d'après la loi fondamentale, proportionnelle au sinus de l'angle suivant lequel la force agit ; ce qui nous donne

$$t_1 \sin \alpha_1 = t_2 \sin \alpha_2$$

c'est-à-dire la première loi.

3° *Supposons qu'on expose une plante de manière à lui fournir une accélération géotropique de courbure, juste pendant le temps de présentation puis qu'on la place sur le clinostat de manière à neutraliser l'action de la pesanteur ;* la plante continuera à se courber, atteindra la courbure qui est précisément la plus faible perceptible à l'œil puis tendra à se redresser sous l'influence de l'autotropisme. Le temps de réaction dans ces conditions se composera de la somme du temps de présentation et du temps qui s'écoule depuis la fin de l'exposition jusqu'au moment de la courbure perceptible.

Désignons par P le temps de présentation ; la vitesse de courbure acquise au bout de ce temps sera

$$v = bP$$

La courbure maximum, atteinte en vertu de cette vitesse acquise, le sera au bout du temps

$$t = \frac{v}{\beta} = \frac{bP}{\beta}$$

Cette courbure atteinte sera, par définition, la courbure minimum apercevable, puisqu'on a exposé la plante pendant le temps de présentation.

Nous avons d'après la troisième loi

$$b.P = \text{const.} = a$$

donc

$$P = \frac{a}{b}$$

et

$$t = \frac{bP}{\beta} = \frac{b.a}{b.\beta} = \frac{a}{\beta} = \text{const.}$$

Dans les conditions ci-dessus le temps de réaction R est

$$R = P + t$$

nous avons vu que $t =$ constante, donc

$$R = P + \text{const.}$$

mais

$$P = \frac{a}{b}$$

et

$$R = \frac{a}{b} + \text{const.} = \frac{a}{b} + k$$

Après transformation il vient

$$b(R - k) = a$$

mais comme l'accélération de courbure b est proportionnelle à la force f agissant sur la plante, on peut écrire

$$f(R - k) = \text{const.}$$

Nous sommes arrivés à la formule de *Tröndle.* La constante k n'est pas autre chose que t, c'est-à-dire le temps qui s'écoule entre le moment où la plante cesse d'être soumise à la pesanteur et celui où l'on aperçoit la courbure.

La loi fondamentale du géotropisme établit donc un lien entre les lois trouvées pour le géotropisme, alors que telles qu'elles avaient été énoncées par leurs auteurs, elles semblaient incompatibles entre elles et avec les expériences qui montrent que la courbure géotropique commence immédiatement dès que la force agit.

Tröndle[1] qui a effectué, depuis la première publication de ma théorie une série d'expériences arrive à des conclusions qui semblent à première vue en opposition irréductible avec les miennes. La méthode d'expérimentation de Tröndle est la suivante : Des coléoptiles où des tiges sont pourvues de marques espacées de 2 mm., puis placées horizontalement ; de 20 en 20 minutes, la plante est posée sur une feuille de papier et avec un crayon, un point est tracé à côté de chacune des marques de la plante ; les points ainsi obtenus sont réunis par des droites ; on mesure l'angle que chacune de ces droites fait avec le prolongement de la suivante.

Voici en résumé les conclusions de Tröndle :

1° La vitesse de courbure de chaque segment de tige est constante dès le début.

2° La vitesse de courbure en différents points de la tige est inversément proportionnelle à la distance entre le point considéré et le sommet de la tige.

3° La courbure ne commence, en un point donné qu'au bout d'un temps proportionnel à la distance au sommet. Le sommet lui-même se courbe instantanément.

En combinant les conclusions 2 et 3, *Tröndle* montre que la courbe représentant les déviations h du sommet en fonction du temps doivent obéir à la formule

$$h = \frac{1}{2} bt^2$$

de telle sorte que cette formule qui est à la base de ma théorie

[1] A. Tröndle. Geotropische Reaktion und Sensibilität. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* XXX. 1912.
Id. Der Zeitliche Verlauf d. Geotrop. Reaktion u. s. w. *Jahrb. f. wiss. Bot.* LII. 1913.

représenterait bien les résultats de mes expériences, mais n'aurait aucune valeur théorique.

Après une étude attentive des résultats expérimentaux de Tröndle, je suis arrivé à admettre que la conclusion 2 de Tröndle est adéquate aux faits ; mais l'examen des chiffres de Tröndle m'empêche d'admettre que la courbure ne commence immédiatement qu'au sommet seulement de la coléoptile et que la courbure commence d'autant plus tard que le segment de tige considéré est plus loin du sommet. La courbure commence en même temps tout le long de la tige; mais comme la vitesse de courbure décroît avec la distance au sommet, il est bien évident que le temps de réaction, défini comme le temps au bout duquel la courbure devient visible en un point donné, croît avec sa distance au sommet.

Si la vitesse de courbure semble être constante dès le début et non pas accélérée comme le prévoit la théorie, cela tient : 1° au fait que Tröndle a poursuivi ses expériences 3 et 4 heures durant ; dans ces conditions il n'est plus possible d'admettre que la pesanteur agit sur la plante comme si elle était encore droite ; 2° en même temps que par suite de la courbure même l'accélération diminue, l'autropisme agit ; si, ce qui est probable, cette action antagoniste croît avec la courbure, elle peut contrebalancer suffisamment le géotropisme pour que la vitesse de courbure reste constante ; 3° il est possible que la courbure entraîne des frottements augmentant avec la vitesse de courbure ; nous aurions ainsi à faire à un cas analogue à la chute des corps légers dans l'air.

Les expériences de Tröndle n'infirment pas plus la loi du géotropisme que le fait que les corps légers peuvent tomber avec une vitesse uniforme. Il n'en est pas moins certain que la discussion du travail de *Tröndle* fait surgir bien des problèmes nouveaux et nous montre qu'il y a encore bien des lacunes à combler. C'est sur cette impression que notre ignorance est encore grande et que par conséquent nous avons encore beaucoup de découvertes devant nous que je terminerai.