Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 141 (1961)

Artikel: Sur la genèse de formes symétriques et asymétriques chez les Végétaux Supérieurs

Autor: Plantefol, L.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90536

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: 04.10.2025

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

Sur la genèse de formes symétriques et asymétriques chez les Végétaux Supérieurs

Par Prof. Dr L. PLANTEFOL (Paris)

Votre thème général «Symétrie et forme» unit deux mots qui doivent s'opposer dans votre pensée. Puisque nous parlons maintenant d'êtres vivants, vous voudriez que la forme nous apparaisse comme le donné concret construit par la matière, par chaque matière vivante spécifique, qui se réalise par les lois de sa physiologie et s'exprime comme un ensemble d'organes accomplissant les fonctions de la croissance et de la vie. En face de «forme», ainsi toute chargée de réalité matérielle, vous placez l'abstrait «symétrie»; car le mot est inévitablement abstrait... Si une loi mathématique peut être dégagée de l'étude d'un être donné, vous rangez cette loi mathématique au chapitre de symétrie et ce que vous nous demandez aujourd'hui, c'est de montrer quelles relations existent entre le donné concret et la loi abstraite. Nous devons être bien d'accord sur cette définition du sujet; car c'est elle qui organisera mon exposé. – J'insiste: forme pourrait être également un mot abstrait; avoir, à propos d'une espèce donnée, la valeur d'une idée platonicienne, qui existe dans le monde des Idées, d'une existence supérieure à celle que nous vivons. Et ce seraient les rapports entre la forme ainsi entendue et la symétrie qu'il s'agirait de dégager. Ce jeu d'idéalisme ne saurait être mon problème. Je m'en excuse.

Et je vous demande la permission de vous lire quelques lignes écrites en 1827 dans son *Organographie végétale* par le grand botaniste que fut AUGUSTIN PYRAME DE CANDOLLE, au chapitre où il parle des lois générales de la symétrie organique et oppose les deux écoles qui se sont partagé les savants:

«Les uns ont tenté d'établir des lois sur la structure des êtres d'après des considérations générales, et comme on a coutume de le dire *a priori*. Les autres ont observé attentivement les faits qui semblaient s'écarter des lois de la régularité; ils ont vu qu'ils s'en écartaient presque tous d'après des principes uniformes, et en groupant ainsi les irrégularités apparentes, ils les rattachent peu à peu à des lois régulières, et, remontant des faits partiels aux faits généraux, ils tentent de reconnaître les lois de la symétrie *a posteriori*.»

J'accepte pleinement ce texte qui ne date pas encore; mais pour y mettre la marque de notre siècle j'ajouterai quelques mots à la dernière phrase, qui deviendra:

ils tentent de reconnaître les lois de la symétrie *a posteriori*, par l'observation et surtout par l'expérimentation.

Quand on parle de symétrie chez les Végétaux, on pense tout de suite à la fleur, expression typique de la vie végétale. Une fleur régulière comme la fleur de Pommier a une symétrie radiale parfaite. Comportant 5 sépales, 5 pétales, 5 *n* étamines, 5 carpelles, disposés en verticilles, on a, par rotation d'un cinquième de circonférence, 5 images exactement superposables; et chez une fleur de Muflier, fleur irrégulière que TOURNEFORT disait fleur personnée, parce qu'elle fait penser à un masque de théâtre antique *(persona)*, il y a une symétrie par rapport à un plan médian.

Mais il y a aussi chez les Plantes Supérieures d'autres symétries. Elles sont géométriquement parfaites, autant que le comporte la nature vivante, dans les rameaux végétatifs dont les feuilles sont verticillées, qu'elles soient opposées deux à deux, ou qu'elles ceinturent la tige au nombre de 3, 4 ou davantage, à chaque niveau auquel elles sont fixées et régulièrement réparties.

Enfin chez des formes apparemment énigmatiques comme des Cactées, c'est la masse entière du corps, racines exceptées, qui dès l'abord impose la notion de symétrie.

Le terme a d'ailleurs été pris souvent par les botanistes dans un sens plus large que cette symétrie géométrique. Lorsque CORREA DA SERRA écrit en 1805 dans ses *Observations sur la famille des Orangers:* «J'entends par symétrie l'arrangement particulier des parties qui résulte de leur situation et de leur forme», il n'est plus question de géométrie, mais d'une régularité de l'organisation. La même définition large anime la pensée de DE CANDOLLE qui, allant beaucoup plus loin que LINNÉ et plus loin que GOETHE dans une voie où ceux-ci s'étaient engagés, déclare que «tous les êtres organisés sont réguliers dans leur nature intime» et identifie presque les idées de symétrie et d'arrangement régulier des parties. On peut ajouter, poussant plus loin les constatations de DE CANDOLLE et utilisant les faits ontogéniques rencontrés surtout depuis PAYER, que les phénomènes de développement ont une importance considérable dans la compréhension de la forme.

I

Cellules initiales et points végétatifs

En effet la symétrie des Végétaux entendue dans ce sens large est nécessairement en rapport avec des phénomènes de croissance, avec des phénomènes de multiplication cellulaire orientée. J'en prendrai comme exemple le cas d'une Algue brune, la *Dictyota dichotoma*, des eaux

marines de l'Océan ou de la Méditerranée. Très élevée en organisation, cette Algue s'accroît par le moyen d'une cellule apicale à l'extrémité de chacune de ses divisions; grosse cellule, biconvexe et allongée en fuseau. A son maximum de taille, elle divise son noyau suivant son axe vertical; elle sépare vers le bas une cellule segmentaire et retrouve ainsi sa taille minimale. Tandis qu'elle recommencera à grossir pour se diviser à nouveau, la cellule segmentaire sera à l'origine de 3 plans de cellules superposés; l'Algue s'élargit par la croissance de ces cellules, tandis qu'elle s'allonge par le fonctionnement répété de la cellule apicale [1].

A un rythme beaucoup plus lent, la cellule apicale se divise dans un sens qu'on peut dire tangentiel; les 2 cellules filles vont demeurer sur le bord de l'Algue et auront le rôle d'initiales. Elles se trouvent écartées l'une de l'autre par les cellules segmentaires auxquelles toutes deux donnent naissance et les cellules qui proviennent de celles-ci.

Le thalle de l'Algue est ainsi ramifié par dichotomie. Comme toutes les apicales se divisent dichotomiquement dans le même sens, l'Algue constitue un plan très lacinié. Si elle semble dans l'eau un buisson de rameaux plats, elle s'étale d'elle-même et sans plis sur la feuille du papier d'herbier. Elle a une symétrie plane, étant constituée de 3 plans de cellules superposés, et sa laciniation comporte une assez grande régularité.

C'est le jeu d'autres initiales que nous allons étudier et mettre à l'épreuve expérimentalement à propos de la création de la symétrie chez les Plantes Supérieures.

Voici une tige feuillée de Lilas. Sensiblement cylindrique et symétrique par rapport à son axe, elle porte des paires de feuilles opposées qui sont symétriques l'une par rapport à l'autre; elles sont décussées, c'est-à-dire alternativement disposées dans 2 plans à 90°, ce qui est symétrie encore. Enfin les feuilles ont, elles-mêmes, une symétrie bilatérale. Cette tige feuillée est due au fonctionnement d'un *point végétatif*, masse proliférante d'abord cachée sous les écailles d'un bourgeon, portée maintenant par la croissance sous-jacente au bout de la tige qu'elle a créée. Pour dégager le point végétatif, il faut enlever successivement au sommet de la pousse feuillée, après les petites feuilles vertes qui entourent le bourgeon terminal, des paires de feuilles de plus en plus petites, verdâtres puis incolores. Elles sont insérées de plus en plus haut, progressivement rapprochées de l'axe en même temps que leur taille diminue; ce ne sont plus que des lames triangulaires et enfin 2 minuscules pyramides élevées face à face en bordure du sommet plat de la tige. Feuilles, ébauches, primordiums désignent les états successivement rencontrés. Aux deux bouts de la surface tabulaire que limitent les primordiums, un ensemble de cellules actives constitue un initium, future feuille commençant sa croissance, non encore saillante. Au total, il y a symétrie parfaite, dans l'espace et dans le temps. Des feuilles symétriques naissent et croissent synchroniquement [2].

Avec d'autres Végétaux, la tige se termine en un cône arrondi dont le sommet est libre; des protubérances foliaires l'entourent, ne créant aucune symétrie: il n'y en a jamais 2 à même distance du sommet;

elles sont d'autant plus petites qu'elles sont plus proches du sommet. Au-delà il y a encore, non décelable sans coloration, car il ne déforme pas la surface, un initium foliaire commençant sa croissance. Il en est ainsi du Lupin. Donc ici, au contraire du cas précédent, nulle symétrie dans la réalisation foliaire, comme il n'y en a pas dans la répartition des feuilles échelonnées toutes à des niveaux différents sur la tige adulte.

Voici en effet 2 domaines qui sont étroitement unis: le fonctionnement du point végétatif créant les feuilles, la disposition des feuilles sur la tige adulte. Il faut les étudier de concert. La manière dont fonctionne le point végétatif explique la disposition foliaire. Inversement la phyllotaxie ou disposition des feuilles sur les tiges explique la constitution et le fonctionnement du point végétatif. J'ai souhaité dans mes recherches unir plus étroitement ces 2 domaines qu'on ne l'avait fait jusqu'alors. En 1947, sur l'étude de quelques exemples, j'ai énoncé des idées et tracé un programme d'expériences. Les résultats intéressent votre sujet: «Symétrie et forme». Je vous apporte aujourd'hui les confirmations établies par les travaux de l'école française de morphologie qui s'est formée autour de moi.

J'exposerai d'abord l'interprétation du point végétatif à laquelle m'a conduit la méthode utilisée.

L'image classique du point végétatif, construite au milieu du 19e siècle, comporte au sommet, disposées suivant l'axe, des cellules initiales de l'activité desquelles dérivent les cellules nouvelles, formées à l'extrémité de la tige. Cela commença avec la théorie de l'*initiale apicale* unique, exposée par NAEGELI en 1858. Puis en 1868 HANSTEIN proposa la théorie des histogènes qui comporte 3 groupes d'*initiales apicales*, superposés suivant l'axe et donnant chacun naissance à une sorte de feuillet. Elle est abandonnée aujourd'hui en ce qui concerne la prédestination des cellules dérivant des initiales, mais l'idée d'initiales apicales est conservée dans toutes les interprétations du point végétatif.

Voilà donc la première idée qui doive être soumise à une épreuve: supprimons au sommet plusieurs épaisseurs de cellules. Si les cellules initiales sont apicales, nous les aurons supprimées: les phénomènes de croissance se trouveront suspendus ou profondément altérés. Or j'ai montré, il y a 16 ans, qu'on pouvait scalper le point végétatif de la Fève, en pleine poussée, sans déterminer la moindre modification de la croissance. J'étais donc porté à penser que les initiales ne sont pas apicales, mais sont logées ailleurs qu'à l'apex.

Les feuilles ne naissent pas au sommet du point végétatif, mais sur les flancs de celui-ci. Là nous sommes sûrs qu'il y a des cellules très actives qui jouent le rôle d'initiales dans l'édification de la feuille. Voici (fig. 1, 1) une coupe d'un bourgeon terminal de Lupin. 9 jeunes et très jeunes feuilles sont coupées transversalement; voici la tige sectionnée presque à son apex et le primordium de la plus jeune feuille I_3. En ce point il y avait des initiales dont la multiplication et les développements qui la suivent donneront une feuille. Quand, sur la pousse plus jeune (fig. 1, 2), la feuille P_4 était à l'état où est I_3 aujourd'hui, elle occupait au point

végétatif cet emplacement, marqué de traits – et pour P_5 un peu plus tard, c'était celui-ci, marqué de points. Ces 3 feuilles suffisent presque à fermer un anneau. Voici (fig. 1,3) l'apparence qu'il prend si nous superposons, à un grossissement plus fort, les initiums des 9 feuilles. Chaque point de cet anneau a fourni successivement 2 ou 3 feuilles, échelonnées dans le temps, par exemple ici P_6 et P_1. Nous pouvons tracer sur le cône du point végétatif les limites d'une sorte d'anneau que, d'une manière hypothétique encore, nous appellerons *anneau initial.*

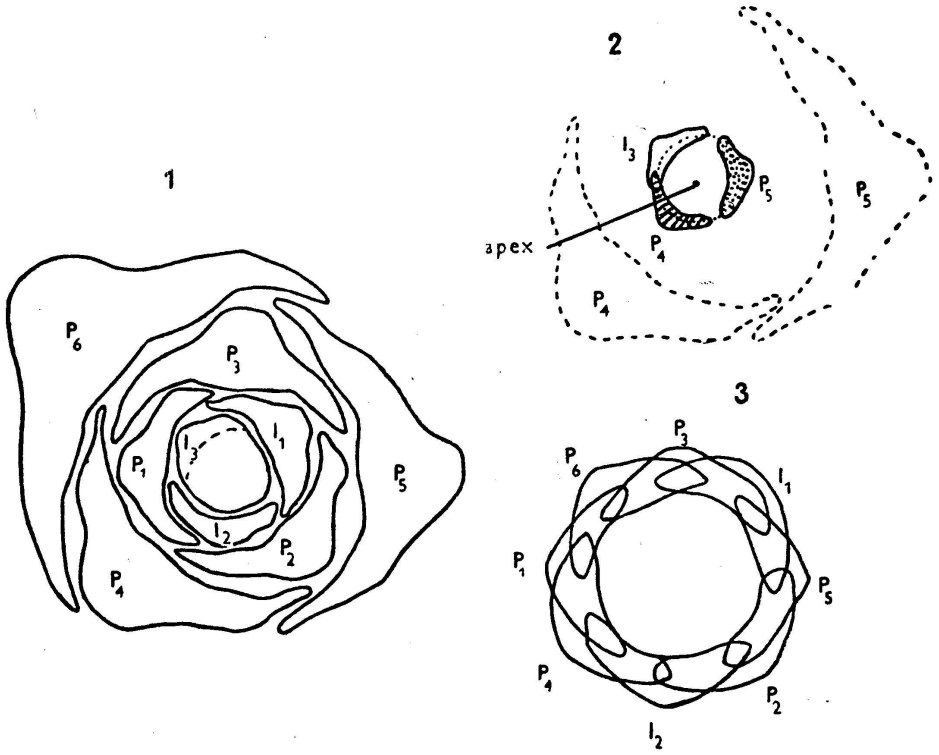

Fig. 1

Naturellement cet anneau initial, il faut le montrer, dans la masse du point végétatif, sur les coupes longitudinales et transversales passant à ce niveau – et il faut en étudier le fonctionnement.

Le montrer ? Il va de soi que si, sur les coupes, il apparaissait délimité par un double trait, il aurait été repéré depuis longtemps. Il est fait de cellules que des nuances différencient des cellules voisines. Voici la photographie d'une coupe colorée à l'hématoxyline: section longitudinale axiale d'un apex de *Chrysanthemum segetum.* A droite la face supérieure de la 3e feuille à partir du sommet; la 2e feuille n'est visible qu'en haut. Quant à la toute jeune première feuille, terminant l'état d'initium et commençant à devenir primordium foliaire, puisqu'elle fait à peine saillie, elle montre précisément la coupe de l'anneau initial, à gauche. La coloration sombre du cytoplasme marque l'activité du tissu. Ici, à droite, nous coupons l'anneau initial sur 3 ou 4 épaisseurs

de cellules, à cytoplasme chromatique; cette région a participé antérieurement à la construction de la feuille 3; elle se reconstitue en attendant l'édification d'une feuille nouvelle. L'anneau initial ceinture ainsi la base du cône végétatif; il a près de 50 microns d'épaisseur sur les 200 qu'est le diamètre de ce cône à sa base [3].

Cette vue nous montre les autres tissus du point végétatif. Tendu en un plan à l'intérieur de l'anneau initial, le *méristème médullaire*. Voici 2 cellules de ce méristème en pleine activité; en voici une autre actuellement au repos; cellules plates de type cambial, elles donnent naissance à des rangées de cellules de moelle, largement vacuolisées et contenant peu de cytoplasme. Enfin, au-dessus de l'anneau initial et du méristème médullaire, un ensemble de cellules qui ont un caractère méristématique indiscutable, mais qui, presque inactives et un peu vacuolisées, prennent très peu de colorant. C'est ce tissu que mon élève, collaborateur et ami, M. Buvat, a appelé *méristème d'attente*... nom très juste, car ce méristème attend de jouer un rôle essentiel, tardivement, pour former la fleur terminale ou l'inflorescence. Anneau initial, méristème médullaire, méristème d'attente, voilà les 3 parties que nous distinguons dans le point végétatif – parfaitement symétrique par rapport à l'axe de la tige.

L'idée que le tissu initial de la tige pourrait n'avoir pas une position apicale et axiale en même temps, a beaucoup choqué; le schéma que nous avons établi du point végétatif et de son fonctionnement, mes collaborateurs et moi, a été traité de «révolutionnaire». Sans doute n'est-ce pas un outrage, mais c'était pour nous une raison de multiplier nos preuves. Voici les plus frappantes.

1. Cytologiques d'abord. J'y ai un peu fait allusion: les 3 tissus du point végétatif ont des caractères différents. J'attachais une grande importance à ce que leur étude fût faite à la perfection. Je me suis assuré sur ce point la collaboration du meilleur cytologiste français R. Buvat, élève et héritier de Guilliermond. Nous avons eu de nombreux travailleurs; il fut publié plus de 50 notes et mémoires et 7 thèses furent consacrées à la cytologie. Ce n'est pas le lieu de parler des différences cytologiques qui opposent les 3 tissus; elles sont vraiment affaire de spécialistes. Faites-moi confiance quand je vous dis: les cellules apicales axiales n'ont pas vraiment les caractères d'initiales actives.

2. Les relevés de mitoses constituent un excellent procédé. Par définition les apicales doivent se diviser souvent. Pour avoir des nombres significatifs, on totalisera les résultats de plusieurs observations. On a figuré ici le contour du point végétatif et les limites des cellules pour une jeune plante de *Chrysanthemum segetum* initiant sa 7e feuille; on a superposé les mitoses provenant des 10 coupes axiales de 10 plantes pareilles. L'activité mitotique est presque nulle à l'apex, qui ne saurait comporter d'initiales [4].

3. Autre témoignage de l'activité: la richesse locale en acides nucléiques. En premier lieu le test de Brachet. La coloration par la pyronine rend sombre chaque point de la préparation, proportionnellement à sa teneur en acide ribonucléique. Voici chez l'*Impatiens Roylei*, plante à

feuilles verticillées par 3, une coupe transversale au niveau de l'anneau initial. Vous voyez, plus ou moins détachées de la tige, les bases de 3 jeunes feuilles en pleine croissance par leurs cornes foliaires. L'anneau initial est très net. Il ceinture la tige et comporte les soubassements de 3 feuilles qui se développent. Vous voyez comme est moins coloré, au centre, le méristème d'attente [5].

4. Dernier test plus complet encore. Dans la plante dont on va étudier le point végétatif en coupe, on injecte de l'adénine tritiée, c'est-à-dire rendue radioactive par du tritium 3H. Une coupe fournit 2 études: une autoradiographie montre où, dans le point végétatif, sont venues les molécules d'adénine tritiée; la coupe elle-même est ensuite colorée; la superposition de la coupe à la radiographie permet de préciser cytologiquement, par exemple noyau ou cytoplasme, la localisation de l'adénine [6].

Sur l'autoradiographie on voit quelques amas circulaires de taches noires. La coupe montre que ce sont des noyaux qui se sont chargés d'adénine, parce qu'ils réalisaient la synthèse de chromatine; il n'y en a guère que dans l'anneau initial. Des points isolés correspondent à des nucléoprotéides cytoplasmiques; il y en a un peu partout, mais surtout dans l'anneau initial.

Cette expérience, réalisée il y a quelques mois par Mme Lance, confirme que pour ces tests la zone apicale est presque vide; elle ne saurait être active.

Au total l'existence de l'anneau initial me semble amplement démontrée. On l'a vérifiée chez de nombreuses Dicotylédones, des Monocotylédones, des Gymnospermes, même chez des Ptéridophytes. Je n'insiste pas davantage à son sujet. Nous ne manquerons pas d'ailleurs de rencontrer d'autres preuves de son existence en voyant comment il intervient dans la phyllotaxie – réalisant soit des formes symétriques (feuilles opposées et verticillées), soit des formes apparemment asymétriques (disposition spiralée).

II

La phyllotaxie des tiges symétriques et asymétriques

Quel lien existe-t-il entre les feuilles portées par une tige ?

La phyllotaxie classique admet *a priori* que l'ensemble des feuilles portées par une tige constitue un seul système. Son étude part des formes qui ne sont pas verticillées. On peut tracer la spirale génératrice ou *spirale génétique* en unissant toutes les feuilles de proche en proche dans l'ordre où elles sont apparues sur la tige. Entre 2 feuilles successives, la spirale tourne d'un angle constant pour une espèce donnée et constituant sa divergence. Remarquons en passant qu'il ne peut y avoir aucune symétrie géométrique vraie. Mais on sait qu'en fait, même pour cette phyllotaxie spiralée pour laquelle la théorie a été construite, tout est loin d'être parfait. Les divergences le long d'une spirale génétique sont

souvent très variables, par exemple du simple au double – et de plus, celui qui trace la spirale en se laissant guider au mieux par les divergences, doit parfois, au lieu de progresser vers le sommet, se laisser ramener en arrière par une ligne irrégulière: métatopie, dit SCHIMPER. Enfin le schéma que nous avons tracé s'applique bien mal aux verticillées. Sur une tige de Lilas on grimpe à pic d'un verticille au suivant en tournant de 90° puis on trace dans le verticille un palier horizontal sur 180° de la tige, et ainsi de suite... La prosenthèse de SCHIMPER, qui prétendait légitimer cette variation de divergence au changement de cycle, n'était qu'une vertu dormitive. Ceux, modernes, qui conservent la spirale génétique, ne font pas beaucoup mieux.

Je pense au contraire que toutes les phyllotaxies et toutes leurs anomalies peuvent être expliquées simplement par le recours aux *hélices foliaires multiples*, théorie étayée et, peut-on dire, démontrée par une expérimentation importante.

Que sont les hélices foliaires multiples ?

Lorsque dans votre jardin les Lis blancs seront défleuris, laissez la tige sécher sur pied. Vous recueillerez à la fin de l'été, un bâton creux, blanchâtre, remarquablement droit, sur lequel les insertions des feuilles tombées sont marquées par de petits traits transversaux. Essayez de tracer la spirale génératrice. Si vous y réussissez sans hésitations et sans métatopies, c'est que vous êtes une personne qui gagne aux loteries et que vous avez eu un échantillon parfait.

Mais appliquez cette autre règle: prenez l'insertion 1, celle qui est la plus basse sur la tige et qui correspond à une large écaille développée sous terre. Menez de son bord gauche, puis de son bord droit les 2 génératrices orientées vers le haut; sur l'une ou l'autre de ces génératrices, vous rencontrerez le bord d'une insertion foliaire, placée par rapport à à la génératrice à l'inverse de l'insertion 1. Refaites de même depuis l'autre bord de cette seconde insertion, vous rencontrerez une troisième insertion foliaire et ainsi de suite jusqu'en haut. Bien des insertions restent libres. Repartez de la seconde et plus tard de la 3e feuille au bas de la tige, et procédez de même... Toutes les insertions foliaires seront rangées en 3 séries orientées parallèlement qui pourront comporter jusqu'à une soixantaine d'insertions et en auront le même nombre à une unité près. Vous venez de tracer les 3 hélices foliaires qu'on rencontre généralement sur la tige du Lis blanc adulte, formant un gros bulbe et donnant une longue grappe de fleurs. La phyllotaxie de cette tige ? Elle ne comporte pas une spirale génétique, la plupart du temps impossible à tracer; elle comporte 3 hélices foliaires [7].

Nous avons appliqué dans notre construction la règle de contiguïté qui est l'un des éléments de la définition de l'hélice foliaire. Au niveau de l'anneau initial, les initiums successivement formés par une hélice foliaire sont contigus l'un à l'autre. La croissance en longueur de la tige les écarte les uns des autres dans le sens de la longueur, mais les feuilles demeurent contiguës par leur segment foliaire qui prolonge le pétiole sur la tige et est assez souvent apparent à sa surface. Contiguës, les

feuilles d'une hélice foliaire sont liées entre elles par un lien réel que nous fera constater l'expérimentation.

Sans vouloir me permettre une rêverie, je dirai encore...: comme il semble plus simple d'expliquer l'induction qui fera naître dans l'anneau initial une feuille nouvelle, en contiguïté avec la dernière formée sur l'hélice foliaire – plutôt que les inductions et inhibitions qui en feraient naître une sur la spirale génétique le plus loin possible des deux dernières feuilles formées et d'initiales axiales. Mais comme il n'y a rien d'expérimental sous cette phrase, je passe vite.

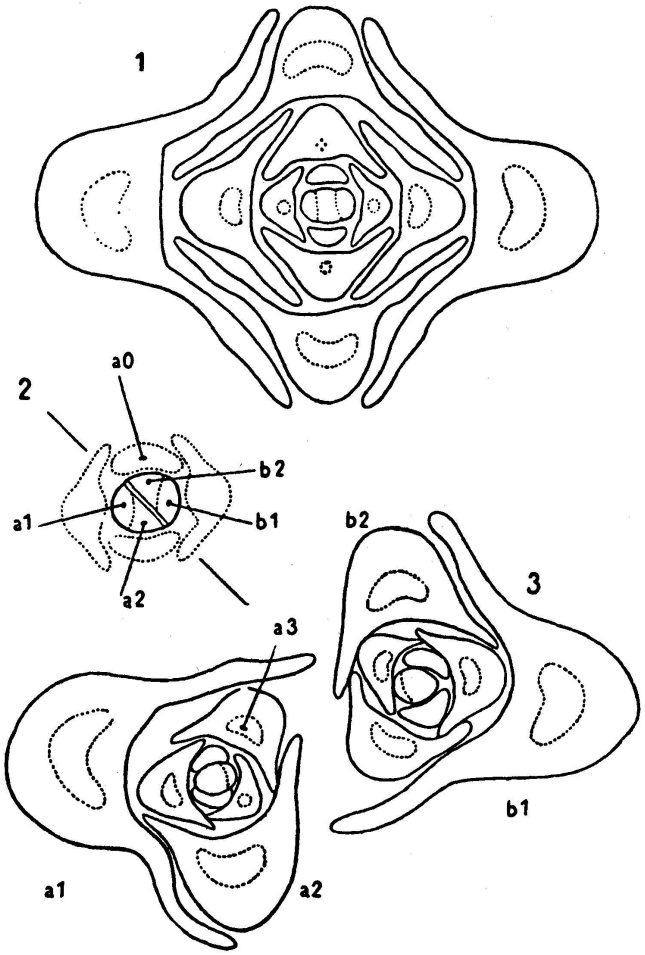

Fig. 2

Il faut expérimenter sur les hélices foliaires. Je chercherai une première expérience dans un mémoire de M. et R. Snow publié en 1935 et dont le titre traduit en français est: «Sections diagonales à travers des apex décussés». Le but de ce mémoire était la mesure des angles de divergence après la section indiquée. Le résultat qui me semble essentiel attire à peine l'attention des auteurs; il ne répond pas à leur programme.

La figure 2, en 1, illustre la phyllotaxie opposée décussée de l'*Epilobium hirsutum*. La coupe est menée au niveau où les deux plus jeunes feuilles sont insérées sur l'apex. Elles sont simplement des primordiums, à peine saillants. Il y a au total 7 paires de feuilles représentées dans ce

bourgeon et l'ensemble a une symétrie parfaite. En 2 est figuré, un peu plus grossi, le schéma de l'opération. Obliquement une section est menée entre les 2 primordiums, section oblique, de manière à laisser intacts également les 2 primordiums a_1 et b_1 et les bords du point végétatif où doivent paraître les primordiums suivants a_2 et b_2. Les deux lèvres de la fente commencent à s'écarter. Le reste de la figure, sous le n° 3, est une coupe comparable à celle de 1, faite 15 jours après l'opération. La tige, qui s'est développée, s'est partagée en 2 parties qui sont isolées, chacune étant entourée par une série de feuilles. Mais il n'y a dans chaque série qu'une feuille de chaque taille et il y a dans chacune des 2 séries des

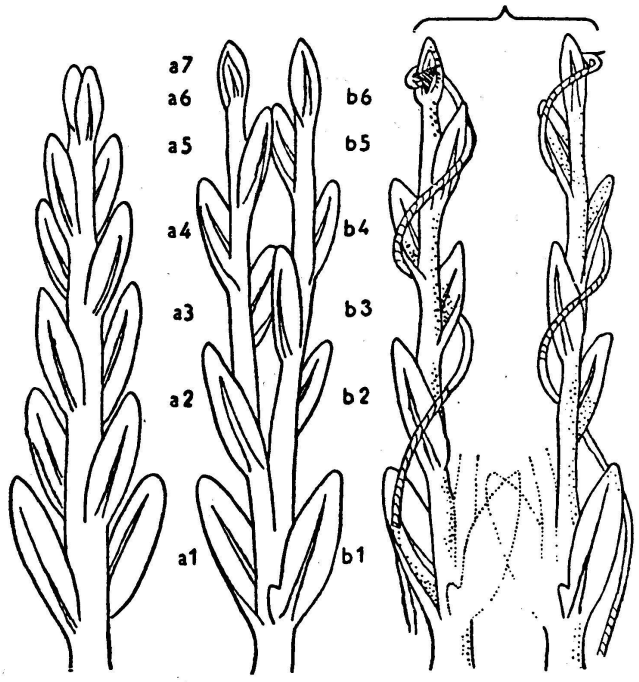

Fig. 3

feuilles qui se correspondent par leur taille – et même par leur position. a_1 correspond à b_1, a_2 correspond à b_2, mais elles sont portées par des tiges différentes. On peut, allongeant les axes pour schématiser l'expérience, représenter les résultats comme ceci: voici d'abord (fig. 3, 1) la tige normale avec ses verticilles de feuilles opposées décussées – puis voici en 2 le résultat de l'opération: 2 tiges indépendantes depuis le point où a été menée la section, portant une série de feuilles isolées, de plus en plus jeunes. Enfin, voici en 3, séparées l'une de l'autre à la base, les deux demi-tiges qui portent chacune une hélice foliaire. La tige normale totalise sur un même axe deux hélices foliaires. La section, isolant l'un de l'autre les 2 initiums terminaux, a séparé les 2 hélices foliaires.

Ainsi, s'il y a symétrie parfaite dans la distribution des feuilles sur la tige, c'est que, simultanément, deux réalités, indépendantes l'une de l'autre sur la tige où elles se développent, fournissaient des feuilles égales; et que leur synchronisme était parfait... Pas toujours parfait d'ailleurs: sur les rejets de Frêne par exemple, les 2 feuilles opposées ne sont pas toujours au même niveau.

Est-il besoin de dire que, si en pratiquant l'opération, on procède à l'ablation d'une moitié de l'apex, il ne se développe qu'une demi-tige avec une hélice foliaire. Le morceau qu'on enlève renferme avec les initiales qui auraient donné la demi-tige manquante, une masse active, spécialisée, qui va continuer l'hélice foliaire et que j'appellerai *centre générateur* de l'hélice foliaire.

Il faut donc maintenant prouver l'existence de ce centre. Peut-on faire mieux pour cela que de limiter le traumatisme fait au point végétatif à la plus petite masse de matière dont la destruction entraîne la suppression de l'hélice ? Nous préciserons ainsi que ce centre se trouve au niveau de l'initium qu'il est aisé de détruire seul.

Je citerai à ce sujet une expérience de mon élève LOISEAU. Elle porte sur l'*Impatiens Roylei* qui comporte des verticilles de 3 feuilles, nous l'avons vu. Il s'agit de blesser l'anneau initial par piqûre sur un primordium très jeune ou un initium. Et puis on laisse croître. La figure 4 représente la développée d'une tige, c'est-à-dire la surface de la tige fendue sur une génératrice et étalée sur un plan. La piqûre a été faite sur l'initium a_3, du 3e verticille. Elle a laissé une trace au-dessous d'elle entre a_2 et c_2. L'initium piqué a_3 n'a pas donné de feuille ; il n'y en a donc que 2 à ce verticille et, sur l'emplacement normal de a_3, une surface sans feuille. Mais au cours du développement qui se réalise après la piqûre, alors que des feuilles nouvelles sont nées sur l'anneau initial, il a manqué une feuille à chacun des verticilles suivants. Nous sommes fondés à penser que les 2 feuilles subsistant à chaque verticille font suite aux 2 feuilles du verticille précédent, aussi doit-on noter les 2 feuilles existantes comme elles sont notées ici : b_4, b_5... correspondent à b_3 ; c_4, c_5... correspondent à c_3 ; elles participent des 2 hélices foliaires b et c. La piqûre, blessant le centre générateur de l'hélice a, a supprimé au-delà de la feuille a_3 les 4 feuilles qui allaient constituer la suite de l'hélice a. Laissant intact le fonctionnement des hélices b et c, elle montre qu'il y a indépendance entre les 3 hélices de cette tige comme l'expérience de SNOW avait montré l'indépendance des 2 hélices foliaires dans son exemple à feuilles opposées décussée.

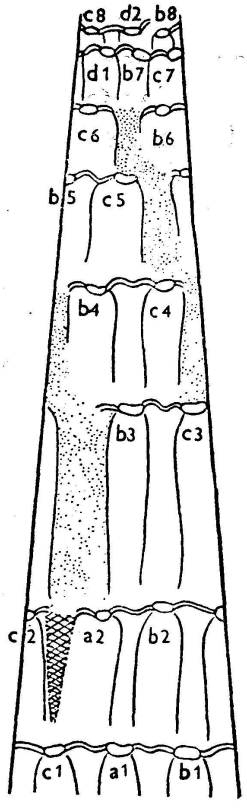

Fig. 4

Une remarque confirme mieux encore la réalité et l'individualité des hélices foliaires. Certes l'anneau initial a été blessé en a_3 sur presque un quart de son pourtour. Les initiums a_4, a_5, a_6, qui ne sont pas formés, n'auraient pas eu à prendre naissance dans la partie lésée, mais précisément dans les trois quarts non lésés de l'anneau initial. Et pourtant ils ne se sont pas formés. Tandis que, sur l'emplacement qui avait été détruit, nous trouvons, entre les 2 génératrices qui délimitent la blessure, se formant successivement, les feuilles b_4, b_5 et c_5, c_6. Ce n'est pas la blessure de l'anneau initial qui empêche la formation des feuilles, mais la

destruction du centre générateur de feuilles situé en tête de l'hélice et dont la réalité se trouve ainsi affirmée.

Dans cette analyse expérimentale, j'ai parlé jusqu'ici de phyllotaxie verticillée, car, en raison même de la netteté de cette disposition, les résultats des expériences apparaissent plus clairement. Les mêmes peuvent être réalisées dans le cas de phyllotaxie spiralée. Les résultats sont comparables, mais parlent moins aux yeux. L'avantage de la théorie des hélices multiples apparaît quand se manifestent des anomalies légères, par exemple chez le Poirier dont voici la disposition quinconciale typique. Ici la spirale génératrice est bien mal venue avec des intervalles sans élongations et d'autres très allongés. Pas de difficultés avec le tracé en hélices foliaires qui diffère à peine dans ce cas du tracé relatif à la tige normale.

Il y a pourtant une expérience particulièrement importante qui fut réalisée par SNOW sur le Lupin, phyllotaxie spiralée. Traduit en hélices foliaires ce résultat est le suivant: une section dans la zone où se trouve un centre générateur peut amener la division de ce centre en 2; la plante poursuit sa croissance avec une hélice supplémentaire.

Voici, à côté du schéma de l'opération, la coupe donnant le résultat. Dans l'interprétation de SNOW, l'initium piqué a donné 2 feuilles 1k et 1a, soudées par leurs stipules. Les feuilles 2 et 3 se sont développées sur la spirale génétique, en position normale, mais au niveau de 3, la spirale s'est inversée et passe par 4, et 5, etc. Pour moi, je vois sur la figure 3, où les stipules n'ont pas été représentées, que l'une des 2 hélices du Lupin, venant de la gauche, est normale; que l'autre se divise pour passer par les deux demi-feuilles 1 au-delà de chacune desquelles se poursuit un tracé normal d'hélice. Le centre générateur de l'hélice atteinte a été lui-même divisé en 2 par l'opération. Commençant avec 2 hélices, la plante finit avec 3.

Mais en phyllotaxie spiralée, on peut ergoter sur l'interprétation proposée. Avec la même opération, LOISEAU a fait passer l'*Impatiens Roylei* de 3 à 4 hélices. Quand les verticilles de 3 feuilles sont remplacés par des verticilles de 4 feuilles, la discussion sur les faits n'est plus possible.

Voilà donc expliqués par la même pensée des domaines phyllotaxiques qui paraissaient presque irréductibles. Voyez avec quelle facilité s'éclaire le lien entre verticillation et disposition spiralée, et même distichie où 2 hélices foliaires sont redressées en orthostiques. Par exemple chez l'*Helianthus annuus*, voici après les 2 cotylédons qui se sont un peu développés en feuilles, 2 verticilles de feuilles opposées avec décussation, puis rapidement nous passons au régime feuilles spiralées qui relèverait d'une phyllotaxie toute différente, avec spirale génétique et divergence. Les réalités sous-jacentes à ces apparences différentes demeurent les mêmes: il y a 2 hélices foliaires tout le long de la tige. Dans la graine, chaque cotylédon était la première feuille d'une hélice foliaire; dans la gemmule, les 2 hélices sont synchrones; les deux premières paires de feuilles embrassent complètement la jeune

tige; plus haut le contact entre les 2 feuilles se rompt, dès le 4e verticille; les 2 hélices se décalent l'une par rapport à l'autre, alternant bientôt dans leur fonctionnement assez régulièrement pour qu'on puisse tracer une spirale génétique. Mais celle-ci, apparue tardivement, ne saurait être une réalité. La réalité, ce sont ces 2 hélices foliaires – qu'une opération pourrait séparer, dont elle pourrait détruire l'une ou la dédoubler – ces 2 hélices foliaires qui créent sur la tige d'abord la symétrie parfaite de la verticillation, puis plus tard cette autre symétrie, non géométrique celle-là, du fonctionnement alterné [8].

Je ne voudrais pas vous avoir donné l'impression que la forme des plantes est à la merci de l'expérimentateur, qu'à partir d'un Oeillet à feuilles opposées décussées, on va pouvoir fabriquer des Oeillets à disposition spiralée parce qu'ils n'auraient plus qu'une seule hélice foliaire, des Oeillets à feuilles verticillées par 3 parce qu'on aurait expérimentalement dédoublé une hélice. La forme est un équilibre qu'on peut parfois altérer un instant, modifiant sa symétrie, le temps d'obtenir la réponse aux questions posées, mais l'équilibre troublé se rétablit. Plus ou moins vite suivant les plantes. Quand le point végétatif, modifié par l'opération, s'est vraiment réparé, que sa blessure est effacée, il se retrouve de l'espace libre dans un anneau initial devenu trop grand pour les centres générateurs qu'il contient; un centre générateur nouveau apparaît. Après quelques verticilles à 2 feuilles, l'*Impatiens Roylei* de Loiseau crée un centre générateur nouveau et la forme spécifique est restaurée grâce à une hélice nouvelle. A l'inverse, une hélice supplémentaire pourra disparaître plus ou moins tôt. Les plantes sont assez diversement tolérantes. Certaines réalisent même spontanément des variations. Vous pourrez voir sur certains Fuchsias en même temps des rameaux verticillés par 4, 3 et 2. La *Lysimachia vulgaris* a des pieds à verticilles de 3 feuilles, des pieds à verticilles de 4. D'autres plantes ont des conditions tellement fixes que l'expérimentation sur elles est presque impossible, tant elles sont pressées de régénérer les parties détruites et de restaurer la forme altérée.

III

Dissociation, fasciation

Mais parfois, sous des influences très énigmatiques, ces symétries internes se rompent et les plantes deviennent asymétriques et monstrueuses. C'est généralement par augmentation du nombre des hélices foliaires que se produisent les anomalies.

Nous abordons là l'un des plus vastes problèmes de la tératologie végétale, celui qui mène aux fasciations – problème qui n'est pas sans analogie avec celui du cancer par l'augmentation des masses de matière vivante qu'il produit aux dépens de matière vivante normale, mais où l'organisation – et par conséquent une certaine symétrie – joue un rôle

essentiel qu'elle n'a pas dans les cancers. Je n'aurai pas la prétention de parler de causes; nous les ignorons. Vous allez voir combien l'étude des manifestations est déjà fructueuse et surprenante.

Ce sont les formes tératologiques les plus humbles dont l'étude est le plus intéressante; elles nous donneront l'explication des plus complexes. Avant la fasciation proprement dite, il faut connaître la dissociation.

Un excellent cas m'a été fourni par l'*Helianthus annuus*, var. *uniflorus*, variété qui termine par un unique capitule, énorme, une tige verticale sans ramifications. Je ne reviens pas sur la tige normale que nous avons déjà étudiée. J'ajouterai seulement qu'à côté de celles qui sont régulières comme je l'ai dessiné, il y en a de très irrégulières où le tracé de la spirale génétique ne saurait se faire sans métatopies et larges variations de la divergence. J'ai eu l'attention attirée par des anomalies de forme foliaire sur des irrégularités phyllotaxiques; la figure que je vous présente combine sous une forme moyenne une série de cas moins complets. Voici sur l'une des 2 hélices une feuille à 2 pointes, puis, la suivant, une feuille présentant 2 limbes, mais un pétiole unique à sa base; en troisième lieu 2 feuilles absolument normales, mais ayant une insertion commune; enfin 2 feuilles insérées à des niveaux différents par deux segments foliaires bien indépendants. Nous avons assisté à la division progressive d'une hélice foliaire en deux. Nous pourrons suivre les 3 hélices jusqu'au sommet de la tige qui se termine par un très gros capitule. Mais j'ai obtenu plusieurs plantes dont la tige portait 2 capitules. Elles présentaient l'exacte symétrie que voici. Ne parlons pas de ramification: l'un des capitules serait terminal, l'autre sur un rameau s'insérant par un angle franc à l'aisselle d'une feuille. L'étude phyllotaxique a montré que la tige particulière à chaque capitule présentait 2 hélices et que du haut en bas on trouvait 4 puis 3, puis 2 hélices. Ainsi 2 fois s'était produite durant la croissance une augmentation du nombre normal d'hélices. La tige d'*Helianthus* n'est pas stable pour 4 hélices, alors qu'elle l'est pour 3. Ici elle s'est régularisée par une *dissociation*: les deux moitiés de la tige se poursuivent tangentiellement à l'axe commun, comme si nous avions fendu le point végétatif [9].

Le Fusain du Japon *(Evonymus japonicus)* fournit un autre exemple, facilement interprétable à cause de ses feuilles opposées décussées. Certains rameaux peuvent avoir, de bout en bout, des verticilles à 3 feuilles: ils sont stables. Si sur un rameau à 3 feuilles, un verticille nouveau en présente 4, la dissociation ne tardera guère. Mais sur d'autres tiges du même arbuste, sans que s'individualisent les deux axes d'une dissociation, le point végétatif s'étale plus ou moins en éventail, tandis que le nombre des hélices foliaires s'élève rapidement: une fasciation a pris naissance.

Je vous parlerai encore d'une troisième série d'anomalies, celles qu'on rencontre chez les *Stapelia*. Ces Asclépiadacées sont formées de touffes de rameaux d'une vingtaine de centimètres de long dont les grandes fleurs en étoile sont bien connues. Un rameau normal est de

section subcarrée. Il porte 4 hélices foliaires qui, droites, constituent les 4 angles. Vous voyez les pointes des feuilles successives, ici fanées et blanches, là, jeunes, charnues et vertes. Les feuilles existent, mais sont soudées entre elles et soudées à la tige comme chez de nombreuses plantes à allure de Cactées. 4 côtes, symétrie et équilibre parfaits; rameau droit. Sur ce rameau-ci, en ce point, entre 2 côtes, naît une cinquième hélice. Sa présence dérange l'équilibre. Il y a maintenant 5 côtes qui tournent en hélice autour de l'axe; les feuilles, dont l'orientation longitudinale demeure, sont moins intimement soudées et révèlent leur indépendance. A ce niveau une sixième côte apparaît. Elle permet de restaurer la symétrie; les 6 côtes se redressent; les feuilles se retrouvent fusionnées. L'augmentation au-delà de 6 donne une dissociation, peu sensible: 2 rameaux en fourche. Mais les formes anormales frappantes des *Stapelia* sont les *fasciations*. En voici une, admirable, où un rameau a poursuivi sa croissance sur près de 60 cm de long, s'étalant en un éventail de multiples fois replié, dont le bord, équivalent du point végétatif minuscule de ce rameau normal, était développé en une ligne sinueuse de plus d'un mètre de long au bord de l'éventail, avec, s'arrêtant sur ce bord, des milliers d'hélices foliaires.

Il n'est pas question d'établir ici un tracé indiscutable de ces hélices foliaires. Les phénomènes que l'analyse permet de constater sont les suivants: bifurcation d'hélices par division d'un centre générateur, naissance d'hélice par création de centre nouveau, formation simultanée de plusieurs initiums côte à côte sur le bord du point végétatif linéaire, parallèlement à ce bord sans doute sur une même hélice, bifurcation multiple de l'hélice à partir des initiums ainsi formés. Cette image schématique montre: une tige normale à 2 hélices avec une fleur terminale, une tige anormale où le nombre des hélices augmentant, se réalisent des dissociations, une tige largement fasciée.

Je ne pense pas devoir quitter le sujet de la fasciation sur une présentation aussi abstraite. Je commenterai cette image qui offre l'une des plus remarquables fasciations existantes, celle du *Carnegia gigantea*. Chez les Cactées, il y a des hélices foliaires. Ce sont, comme chez les *Stapelia*, les côtes faites de feuilles, alignées ici en orthostiques et soudées les unes aux autres. La plante jeune a 12 côtes; la plante adulte en a 24. On passe de 12 à 24 surtout par des dédoublements de centres générateurs analogues à ceux qui forment ici des Y. A la partie moyenne de ce tronc le nombre des côtes est déjà bien supérieur à 24. Vous voyez très bien comment, dans la région moyenne où la fasciation proprement dite commence, s'élève considérablement le nombre de ces hélices qui sont des côtes, dont la taille diminue pour qu'elles ne soient plus qu'une striation fine et serrée sur les lobes de la fasciation. D'une forme columnaire parfaitement régulière, la fasciation fait une sorte de lame bourgeonnante à symétrie plane.

En terminant, je me sens doublement honteux. D'abord j'ai pu parler de symétrie sans aborder le problème de la fleur. Je m'en excuse: j'ai dû choisir. Et puis je suis un peu honteux de la dernière partie de

mon exposé. Certes je vous ai expliqué des figures, en prolongeant le thème présenté. Mais, au contraire des deux premières parties, je n'ai pas eu la sensation de démontrer, et ne démontrant pas, j'ai eu celle de dire seulement: «j'imagine». Or je voudrais que la Science – et même la Botanique – s'appuyât toujours sur des faits précis, aussi matériels que possible, en étroit contact avec la démonstration de l'expérience. La confrontation de plusieurs observations peut parfois apporter une preuve; mais elle est toujours de qualité inférieure à celle de l'expérience, faite pour prouver. Quant à nos imaginations, non démontrées, où l'esprit humain exprime à propos de faits qui pourraient être scientifiques, un besoin d'idéal, je ne leur dénie pas une grandeur et une beauté; elles ont plus de rapport avec la Poésie qu'avec la Science, qui est avant tout expérience et preuve.

Références

On trouvera le complément d'illustration utile dans divers ouvrages et mémoires:

1. Oltmanns: Morphologie und Biologie der Algen, 2e édit., t. II, p. 178, fig. 432.
2. Louis: Le cellule, t. 44, 1935, p. 105, fig. 20.
3. Lance: Ann. Sc. Nat. Bot., 1957, p. 181, fig. 29.
4. — Ibid., p. 190, fig. 35.
5. Loiseau: Ann. Sc. Nat. Bot., 1959, pl. 44, fig. 2.
6. Lance: C. R. Acad. Sc., t. 252, 1961, pl. p. 1505.
7. Plantefol: Ann. Sc. Nat. Bot., 1946, fig. 5, p. 191.
8. — Ann. Sc. Nat. Bot., 1947, fig. 25, p. 3.
9. — Ann. Sc. Nat. Bot., 1947, fig. 42 et 43 (p. 35 et 36).