Anatomie und Physiologie : géotropisme, poids spécifique et structure anatomique des branches d'un frêne pleureur ("Fraxinus excelsior var. pendula")

Autor(en): **Jaccard, Paul**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich**

Band (Jahr): **3 (1925)**

PDF erstellt am: **28.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-306805

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Siebter Teil

Anatomie und Physiologie

I.

Géotropisme, poids spécifique et structure anatomique des branches d'un frêne pleureur

(Fraxinus excelsior var. pendula)[1]

Par PAUL JACCARD, Zürich

Mit vier Textabbildungen

Eingegangen 1. Januar 1925

Grâce aux corrélations organiques, toute action capable d'influer sur la croissance d'un végétal se répercute sur sa structure anatomique, sa résistance mécanique, son poids spécifique et son orientation. Il en résulte qu'on observe entre ces diverses caractéristiques des variations plus ou moins parallèles qui semblent exprimer des relations de cause à effet. C'est ce qui ressort entr'autres de l'examen d'un frêne pleureur dont nous envisageons la longueur des branches comparée à leur diamètre, la structure anatomique, le poids spécifique et l'orientation vis-à-vis de l'action fléchissante de la pesanteur.

Le frêne en question (voir fig. 1) *(Fraxinus excelsior var. pendula)* a été planté dans le jardin de l'Ecole forestière et agricole à Zurich, il y a 5 ou 6 ans. Il mesure actuellement 2 m. de hauteur; en 1922 ses plus longues branches retombant jusqu'au sol atteignaient 2,30 m. Durant les deux dernières années, elles

[1] L'intérêt que mon cher et excellent collègue SCHROETER a toujours manifesté pour les formes anormales, variations et mutations des plantes, m'engage à lui dédier cette étude d'une curieuse anomalie de croissance observée chez un frêne pleureur. Elle lui rappellera les discussions amicales que nous avons eues à maintes reprises au sujet des causes de telle ou telle variation apparaissant dans le cadre d'espèces généralement constantes; discussions dans lesquelles perçait bien vite la tournure d'esprit propre à chacun de nous deux.

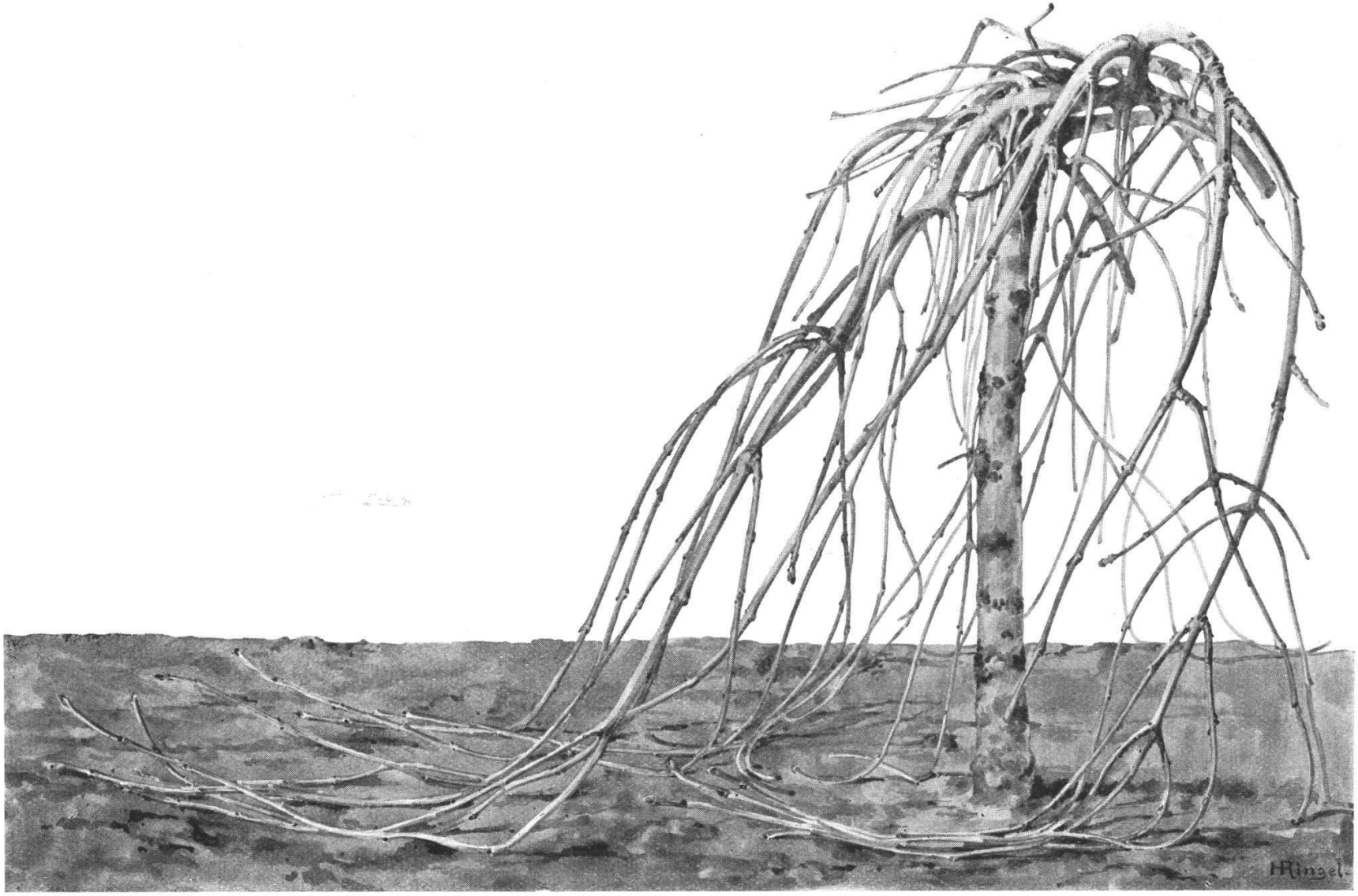

Fig. 1. Frêne pleureur à branches rampant sur le sol, croissant au jardin de l'Ecole forestière, à Zurich. Etat hivernal, d'après un dessin de H. RINGEL.

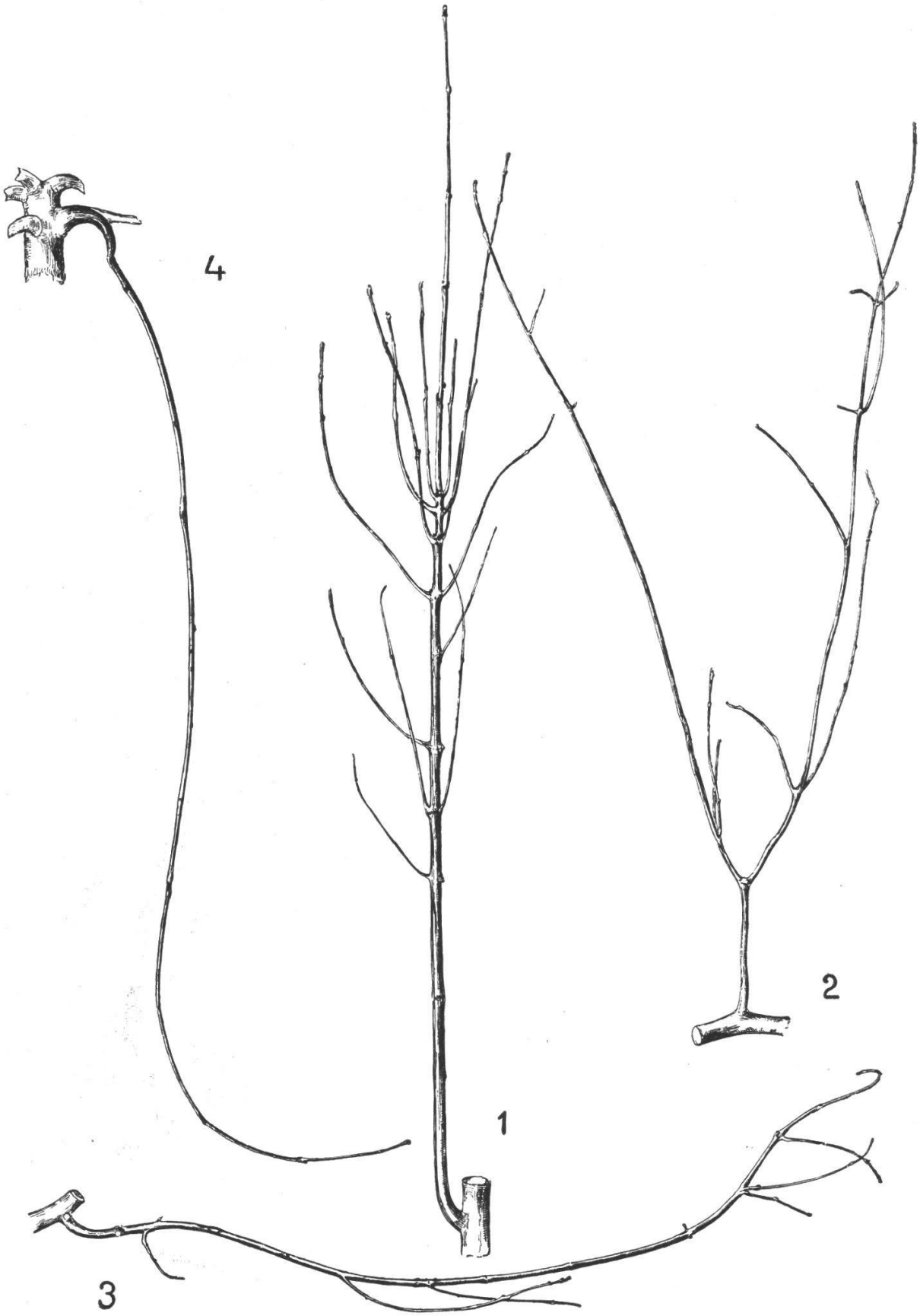

Fig. 2. Rameaux de frêne diversement orientés par rapport à la pesanteur (Jardin de l'École forestière et agricole Zurich).

1. Pousse dressée de deux ans provenant du sommet de la cime émondée d'un gros frêne *(Fraxinus excelsior)*. 2. Branche dressée de trois ans provenant du milieu de la cime du même arbre. 3. Branche horizontale de quatre ans voisine de la précédente. 4. Pousse annuelle retombante d'un frêne pleureur.

se sont allongées d'une façon extrêmement rapide en rampant sur le sol et en s'y étalant sans manifester la moindre tendance ni au relèvement[1] ni à l'enracinement.

A l'heure qu'il est, ces branches s'étendent jusqu'à 4,70 m. du tronc, couvrant (la moitié d'entre elles seulement, les autres ayant été coupées) une surface de 10 m^2 environ La plus longue mesure actuellement (automne 1924) 6,50 m. avec un diamètre de 45 mm. à sa base; plusieurs dépassent 4 et 5 m. La hauteur du tronc s'est maintenue à 2 m. du sol, et son diamètre à la base mesure 12,5 cm.

Il m'a paru intéressant de comparer la forme et l'orientation des branches de notre frêne pleureur avec celles d'un frêne dressé croissant dans le voisinage. La fig. 2 nous renseigne sur l'orientation, la longueur et le mode de ramification de quatre branches prises comme terme de comparaison.

No. 1 est un rejet dressé de deux ans partant du sommet d'un gros frêne fortement taillé deux ans auparavant; il mesure 2,60 m. de longueur (dont 1,10 pour la seconde année) avec un diamètre de 23 mm. à la base.

No. 2 est un rameau dressé du même arbre partant d'une grosse branche située à mi-hauteur de la cime; âgé de 5 ans, ce rameau mesure 2,20 m. de longueur avec un diamètre de 17,5 mm. à la base.

No. 3 du même arbre également est un rameau de 4 ans à peu près horizontal, légèrement recourbé vers le haut à son extrémité et mesurant 1,80 m. de longueur avec un diamètre de 18 mm. à la base.

Quant au No. 4, il figure une pousse d'une année du frêne pleureur sus-mentionné. Cette branche longue de 2,30 m. avec un diamètre de 18 mm. à la base, était à l'état frais presque complètement appliqué sur le sol par son extrémité. Après la chute des feuilles, son sommet, ainsi que celui de la plupart des branches rampantes s'est légèrement redressé; après desséchement complet, la courbure de l'extrémité s'est encore accentuée, non seulement par suite de la décharge résultant de la

[1] Cette année (1924) pour la première fois l'une des longues branches rampantes a développé à son extrémité, vers le milieu de septembre, une pousse dressée à courts entrenœuds; nous en parlons plus loin en étudiant sa structure anatomique.

chute des feuilles, mais grâce au retrait inégal des côtés supérieur et inférieur de la portion rampante de ces branches, conséquence de leur structure anatomique différente. Inutile de relever que cette courbure «géotropoïde» n'a rien à voir avec une réaction géotropique proprement dite.

Une seconde série de termes de comparaison provient du frêne pleureur déjà mentionné ainsi que d'un jeune frêne dressé croissant dans son voisinage. En voici les caractéristiques: (F. p. = frêne pleureur; F. d. = frêne dressé).

F. p. 1. Ramification latérale de 1,40 m. de longueur et 11 mm. de diamètre à la base, partant d'une branche pendante et rampant sur le sol sur 1 mètre de longueur environ.

F. p. 2. Branche pendante n'atteignant pas le sol. Longueur 118 cm.; diamètre à la base 10 mm.

F. p. 3. Branche pendante, située à l'intérieur de la couronne, ombragée par les branches extérieures; son extrémité longue de 80 cm., rampant sur le sol, était presque complètement desséchée. Longueur totale de la branche 3 m. avec un diamètre de 14,5 mm. à la base.

F. p. 4. Branche assez fortement courbée vers le haut. Longueur 1,05 m., diamètre 15 mm.

F. p. 5. Branche demi-horizontale recourbée vers le sol. Longueur 125 cm.; diamètre 14 mm.

F. p. 6. Branche pendante de 2,07 m. de long et 14 mm. de diamètre.

F. d. 1. Branche dressée de 190 cm. de longueur et 16,5 mm. de diamètre.

F. d. 2. Branche plus ou moins horizontale faiblement courbée vers le haut; longueur 68 cm., diamètre 10 mm.

Les caractères que nous envisageons chez ces diverses branches sont les suivants: 1° le rapport de la longueur au diamètre $\left(\frac{l}{d}\right)$; 2° le nombre des entrenœuds ainsi que leur longueur moyenne (E. moy.) et leur allongement maximum (E. max.); 3° leur poids spécifique sec et frais; 4° leur structure anatomique.

1° Rapport de la longueur au diamètre. Les valeurs du quotient $\frac{l}{d}$ que nous indiquons plus loin et qui con-

cernent les frênes que nous comparons, montrent qu'il existe entre la forme des branches et leur orientation d'où dépend la longueur du bras de levier de la force fléchissante (pesanteur) agissant sur elles, une relation visible.

Le quotient $\frac{l}{d}$ le plus élevé, soit 200, s'observe chez F. p. 3, longue branche pendante puis rampant sur le sol; vient ensuite F. p. 6, longue branche pendant jusqu'au sol mais non rampante avec 148. Une valeur approchée, 145, concerne la plus longue des branches de notre frêne pleureur (6,50 m. avec 44,5 cm. de diamètre). Pour F. p. 1, ramification latérale rampante d'une grosse branche pendante, nous obtenons un quotient de 127.

Un chiffre semblable se rapporte à une longue branche de 2,30 m. de longueur pendant presque verticalement jusqu'au sol et provenant de notre frêne pleureur (voir fig. 2).

La branche dressée, 2, fig. 2, d'un grand frêne donne une valeur 126 également très rapprochée des précédentes, tandis qu'une pousse terminale dressée du même gros frêne, ainsi qu'une branche dressée d'un jeune frêne ont, la première un quotient $\frac{l}{d}$ de 113 et la seconde de 115.

Toutes les branches dont nous venons d'indiquer le quotient longueur-diamètre, étaient plus ou moins dressées ou pendantes, présentant par conséquent peu de prise à l'action fléchissante de la pesanteur; celles que nous envisageons maintenant étaient plus ou moins horizontales ou recourbées soit vers le haut soit vers le bas; chez toutes, le quotient $\frac{l}{d}$ est inférieur aux valeurs précédentes. Pour R. h. (fig. 2, No. 3), branche plus ou moins horizontale recourbée vers le haut, il est de 100; pour F. p. 5, demi-courbée vers le sol, il est de 89; pour F. p. 4, recourbée vers le haut, de 70 et pour F. d. 2 à peu près horizontale, de 65 seulement.

2° Longueur des entrenœuds. Plus caractéristiques encore que les variations du rapport longueur-diamètre sont celles de la longueur des entrenœuds. Dans le tableau suivant nous indiquons par E. max. la longueur maximum observée et par E. moy., la longueur moyenne obtenue en divisant la longueur totale de la branche par le nombre de ses entrenœuds.

	Frêne pleureur						Jeune frêne dressé		Grand frêne dressé		
Désignation des branches	F. p. 1	F. p. 2	F. p. 3	F. p. 4	F. p. 5	F. p. 6	F. d. 1	F. d. 2	R. s.	R. d.	R. h.
E. max.	20	24,5	35!	12	15	21	15	7,5	21	23	13
E. moy.	10	13	21!	7,8	8,3	12	7	4,4	10	8	6

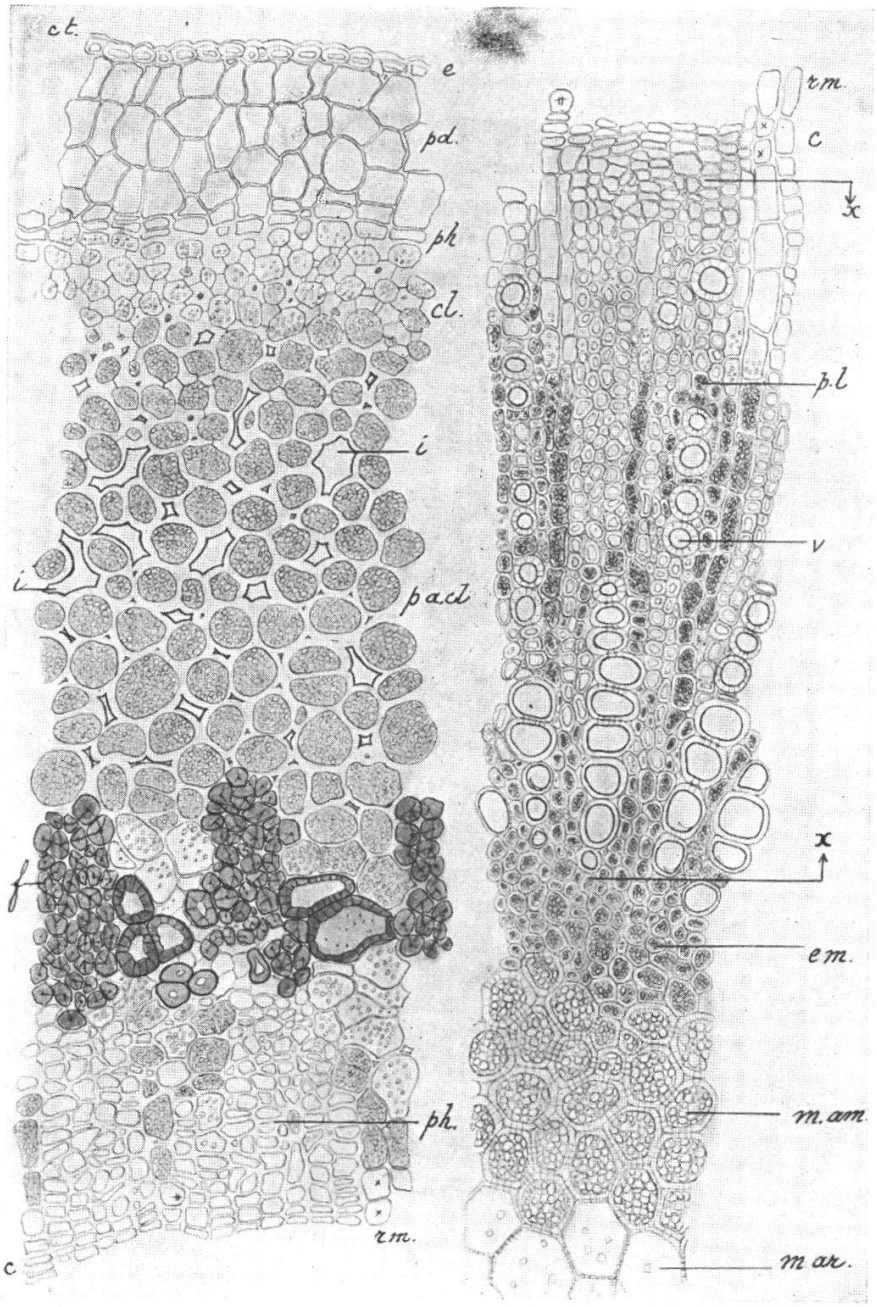

Fig. 3

Coupe transversale du dernier entrenœud d'une branche dressée d'un jeune frêne. — Jardin de l'Ecole forestière de Zurich 11/VII 1924. Grossissement : 190.

A titre de comparaison relevons le fait que certains frênes pleureurs (Exposition horticole et agricole Winterthour sept. 1924) arrivent à développer des entrenœuds de 38 et même de 41 cm.! [1] Un érable *(Acer platanoides)* de 3 ans planté dans le jardin de l'Ecole forestière et agricole fédérale à Zurich a fourni en 1924 une pousse annuelle dressée de 2,55 m. comprenant 19 entrenœuds; le plus long mesurait 23,5 cm., la longueur moyenne étant de 13½ cm. et le rapport longueur-diamètre 134.

En résumé, les chiffres précédents concernant des branches de frêne, montrent qu'il existe entre l'orientation de ces organes vis-à-vis de la pesanteur et la longueur maximum ainsi que la longueur moyenne de leurs entrenœuds une relation évidente. Autrement dit, leur allongement varie suivant l'angle que font ces branches avec la verticale, c'est-à-dire, avec la direction de la force fléchissante agissant sur elles. Ce sont les rameaux rampants soustraits plus ou moins complètement à l'effort de flexion qui ont les entrenœuds les plus longs, puis les pousses pendantes presque complètement verticales, enfin les rameaux plus ou moins horizontaux courbés soit vers le haut soit vers le bas.

3° Poids spécifique. Il paraissait plausible à priori de penser que les variations du poids spécifique des branches devaient être dans une certaine mesure en relation avec l'orientation de ces organes vis-à-vis de la pesanteur. Les déterminations que nous avons faites du poids spécifique des diverses branches de frêne prises comme terme de comparaison justifient cette idée.

Indiquons tout d'abord le poids spécifique sec des quatre branches No. 1 à 4 de la fig. 2. Les chiffres obtenus se rapportent à des échantillons de 15 cm. de longueur prélevés vers la base de chacune d'elle.

No. 1.	Pousse verticale du sommet d'un grand frêne dressé	0,749
No. 2.	Branche dressée du milieu de la cime du même arbre	0,766
No. 3.	Branche plus ou moins horizontale du même arbre	0,850
No. 4.	Pousse annuelle pendante du frêne pleureur	0,645

[1] Cet allongement des entrenœuds chez les frênes pleureurs paraît en contradiction avec la remarque suivante de VÖCHTING: „Bei hängenden Zweigen der Trauerbäume bewirkt die Schwerkraft eine Hemmung des Längenwachstums“ (Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane. Jahrb. für wissensch. Botan. Bd. 40, 1904, pp. 499 à 562).

Sans vouloir tirer de conclusions d'un nombre aussi restreint d'observations, on doit admettre tout au moins que les différences constatées ne sont pas fortuites: le poids spécifique sec le plus élevé, 0,85 concerne la branche horizontale soumise du fait de la pesanteur à l'effort fléchissant le plus grand; le poids sp. le plus faible, 0,65 est celui de la pousse pendante soumise à un effort de flexion à peu près nul; quant à la branche et à la pousse dressée que le vent balance de part et d'autre de la verticale, leurs poids sp. 0,75 et 0,77 sont intermédiaires entre les précédents.[1]

Si nous envisageons maintenant non seulement le poids sp. sec de branches diversement orientées, mais leur poids sp. frais, nous obtenons les chiffres suivants:

Poids spécifiques frais et sec de branches de frêne pleureur et de frêne dressé diversement orientées

(moyenne de mesures faites sur des échantillons prélevés entre la base et les $^2/_3$ de la longueur de chaque branche).

	Frêne pleureur						Frêne dressé	
	F.p. 1	F.p. 2	F.p. 3	F.p. 4	F.p. 5	F.p. 6	F.d. 1	F.d. 2
Poids sp. frais	0,78	0,72	0,58	0,86	0,84	0,79	0,88	0,95
Poids sp. sec	0,60	0,50	0,57	0,73	0,71	0,60	0,75	0,80

Les abréviations F. p. 1 à 6 et F. d. 1 et 2, sont expliquées p. 728.

Ici encore la relation entre le poids spécifique et la position des branches par rapport à l'action fléchissante de la pesanteur est assez apparente. Elle est il est vrai beaucoup plus sensible vis-à-vis du poids sp. sec que du poids sp. frais. Ceci est assez compréhensible si l'on songe que ce dernier, surtout dans les jeunes pousses de frêne, varie notablement suivant le diamètre de la moelle, la position plus ou moins ombragée de la branche, la quantité et l'activité de ses feuilles, ainsi que suivant la posi-

[1] Notons encore que ces variations du poids sp. ne sont nullement parallèles à celles du poids frais total des branches comparées; celles-ci pesaient en effet, sans les feuilles, respectivement (No. 1 à 4), 775 gr., 280 gr., 255 gr. et 225 gr. Elles ne dépendent pas davantage de l'âge de ces branches: (No. 1:2 ans, No. 2:5 ans, No. 3:4 ans, No. 4:1 an).

tion plus ou moins privilégiée qu'elle occupe par rapport à ses concurrentes quant à son approvisionnement en eau. Pour F. p. 3 par exemple, branche ombragée à l'intérieur de la couronne du frêne pleureur et en partie desséchée, le poids sp. frais ne diffère pas sensiblement du poids spec. sec. Pour F. p. 2, branche pendante à longs entrenœuds et à moelle très large par rapport au cylindre ligneux, le poids sp. frais dépasse très fortement le poids sp. sec, lequel est le plus bas de ceux que nous avons mesurés chez notre frêne pleureur. En s'en tenant au poids sp. sec, on remarque qu'il existe entre les chiffres de notre tableau et l'orientation des branches vis-à-vis de l'action fléchissante de la pesanteur, à défaut d'une proportionnalité qu'il serait d'ailleurs malaisé d'établir, tout au moins, une relation suffisamment marquée: Les poids spécif. les plus élevés s'observent en effet chez le frêne dressé, dont la branche horizontale possède un poids sp. (0,80) dépassant celui de la branche dressée (0,75); puis viennent les deux branches du frêne pleureur recourbée vers le haut (F. p. 4, 0,73) et recourbée faiblement vers le bas (F. p. 5, 0,71); après elles se rangent deux branches reposant plus ou moins sur le sol par leur extrémité (F. p. 1 et F. p. 6) avec 0,60), enfin la branche ombragée rampante (0,57) et la pousse pendante verticale (0,50).

Un point intéressant qui mérite d'être relevé, concerne les variations du poids sp. frais qu'on observe entre la base, le milieu et le sommet d'une même branche. Ces différences qui dépendent de la position de ces organes vis-à-vis de la lumière et de leur approvisionnement en eau et en sève minérale, résultent de la rapidité plus ou moins grande d'allongement des entrenœuds et de leur structure anatomique. Comme nous l'avons relevé déjà, la proportion de la moelle par rapport au cylindre ligneux est à cet égard très influente; dans certaine branche ou portion de branches (vers le sommet par exemple elle occupe le 50 % du diamètre total, ailleurs, à peine le $^1/_{10}$).

4° Structure anatomique. Les nombreux auteurs qui ont étudié les caractères anatomiques des branches du frêne

dressé et du frêne pleureur, VÖCHTING,[1] BARANETZKY,[2] HERING,[3] TSCHIRCH [4] et WIDERSHEIM,[5] entr'autres, arrivent à des conclusions différentes.

TSCHIRCH signale que les branches du frêne pleureur ont un système cortical moins développé que celles de la forme dressée. BARANETZKY remarque que l'épaisseur des parois des éléments du bois est sensiblement la même dans la forme dressée et dans les rameaux pendants, mais que chez ces derniers la lignification est plus tardive et moins complète.

Ce même auteur observe un allongement plus grand des fibres chez les organes ou portions d'organes soumis à une traction longitudinale constante comme le sont les rameaux pendants ainsi que le côté supérieure des branches horizontales. W. WIDERSHEIM par contre dans «Einfluss der Belastung» (loc. cit. p. 66) arrive à une conclusion tout autre. Nous lisons: «Als positives Ergebnis können wir eine Verkürzung der Holzzellen bei sämtlichen der Belastung unterworfenen Zweigen konstatieren». Plus loin ce même auteur reconnaît ne pas avoir constaté de différences notables dans la longueur des fibres, des cellules ligneuses et des vaisseaux chez les branches des formes pleureur comparées aux formes dressées, ni de proportionnalité entre la longueur de ces éléments et l'effort de traction dû au poids de l'organe.

G. HERING de son côté remarque dans la structure du bois des formes pleureur certaines particularités histologiques mais sans pouvoir leur accorder la valeur de caractères distinctifs constants.

L'examen de la structure du bois adulte provenant de la base de rameaux dressés et de rameaux pendants de même dia-

[1] VÖCHTING H. Ueber Spitze und Basis an den Pflanzenorganen. Botan. Zeitg. 38, p. 592.—; PFLÜGER's Archiv Bd. XV. p. 188; Organbildung II. p. 79.

[2] BARANETZKY J. Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten. Flora Bd. 89. p. 138.

[3] HERING G. Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane. Jahrb. für wissensch. Botanik 40, p. 499.

[4] TSCHIRCH A. Beiträge zur Kenntnis des mechan. Systems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botan. 16, p. 303—335.

[5] WIDERSHEIM W. Einfluss der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 38, p. 41.

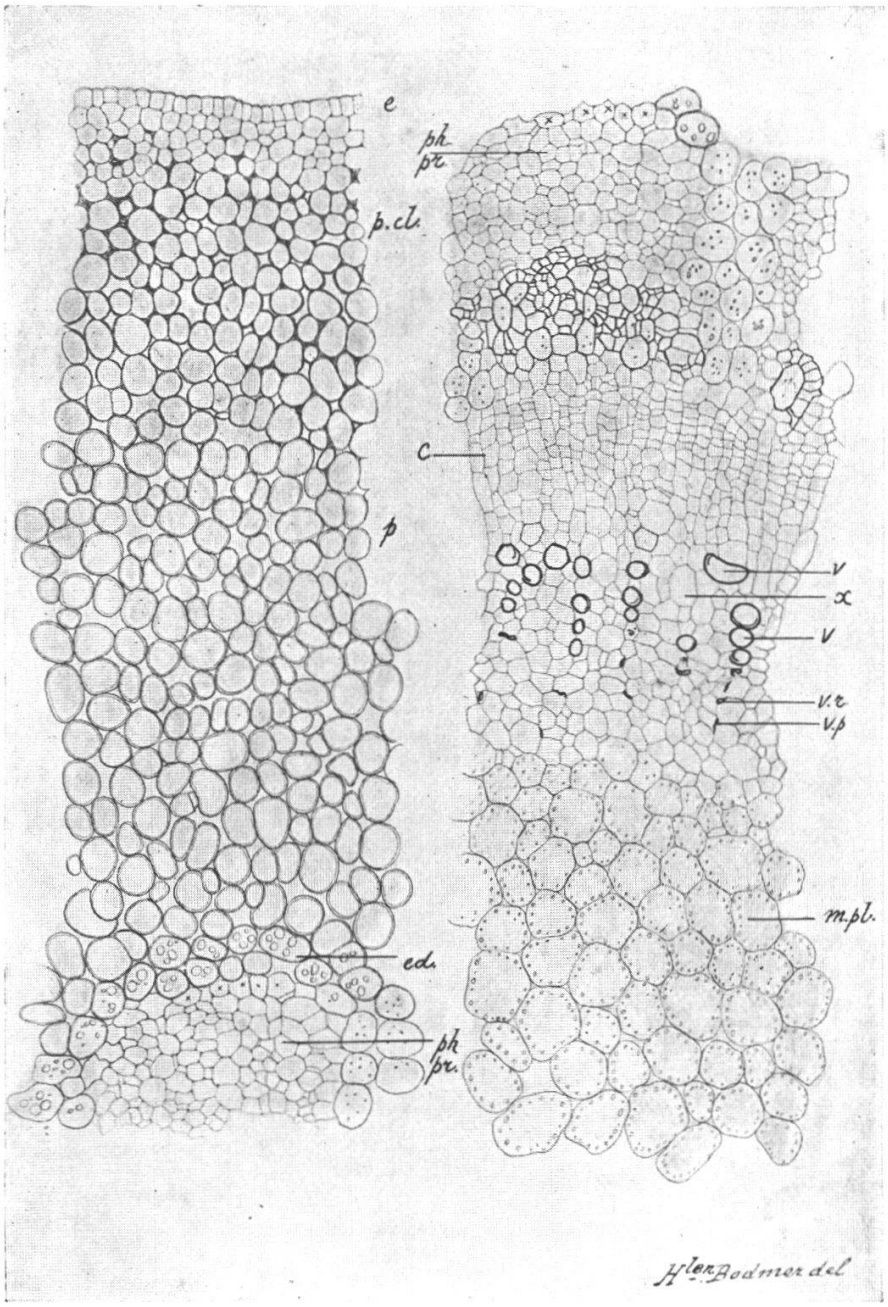

Fig. 4

Coupe transversale comparable du dernier entrenœud d'une branche pendante de frêne pleureur. (Même date, même provenance et même grossissement).

La structure représentée par la fig. 3 correspond tout à fait à celle du dernier entrenœud de la *pousse automnale dressée,* du frêne pleureur *(Fr. excelsior var. pendula)* dont il est fait mention dans le texte. La seule différence appréciable concerne le périderme qui, dans cette dernière pousse, est formé de deux assises de grosses cellules subéreuses au lieu de trois, puis la moëlle qui, jusqu'au centre, est formée de cellules amylifères.

e. = épiderme *ct.* = cuticule *ph.* = phellogène; *pd.* = périderme; *cl.* = collenchyme; *pa. cl.* = parenchyme collenchymateux avec amidon; *f.* = fibres libériennes (sclérenchyme); *c.* = cambium; *r. m.* = rayons médullaires; ⌐--> <--¬ *x* = anneau ligneux, avec *v* = vaisseaux, et *p. l.* = parenchyme ligneux; *em.* = étui médullaire; *ma.* = moëlle amylacée; *m. ar.* = moëlle aérifère; *m. pl.* = moëlle à contenu plasmatique; *e. d.* = endoderme; *ph. pr.* = prosenchyme libérien cellulosique; *vr. vp.* = vaisseaux primaires en voie de résorption.

mètre ne révèle en effet, quant au diamètre des éléments ligneux et à l'épaisseur de leurs parois, pas de différences notables constantes et caractéristiques. Les coupes traitées par le chlorure de zinc jodé diffèrent, il est vrai, assez sensiblement quant au degré de lignification des fibres; les rameaux dressés, fléchis en tous sens par le vent, présentent fréquemment des fibres à hémicellulose qui manquent habituellement chez les rameaux pendants.

Quant aux variations concernant le nombre et la largeur des rayons médullaires ou des vaisseaux, ainsi que l'abondance plus ou moins grande du parenchyme amylacé, elles dépendent trop étroitement des conditions d'éclairage et de nutrition pour qu'elles puissent constituer des caractères distinctifs en relation étroite avec l'orientation géotropique.

Par contre, le développement moindre du système mécanique cortical déjà signalé par Tschirch chez les formes pleureur comparées au type normal dressé, est un caractère beaucoup plus constant, mais, comme nous le notons plus loin, il est en rapport avec le retard général de la lignification dans la zone d'élongation des rameaux pendants.

Si nous examinons maintenant non plus le bois adulte de la base ou de la partie moyenne des rameaux, mais les portions les plus jeunes voisines du bourgeon terminal, on constate entre les deux formes que nous comparons des différences considérables et tout-à-fait caractéristiques. Un coup d'œil jeté sur les dessins 3 et 4 suffit pour s'en convaincre; les coupes transversales qu'ils reproduisent, faites à 2 cm. au-dessous du bourgeon terminal, présentent les caractères distinctifs suivants:

Tableau comparatif des sections transversales du dernier entrenœud d'un rameau pendant de frêne pleureur et d'une branche dressée du même âge de la forme normale.

Branche dressée.	*Branche pendante.*
Epiderme. Cellules à parois épaisses fortement cuticularisées.	*Ep.* Cellules à parois minces presque sans cuticule. Deux couches de cellules sous-épidermiques à parois très minces.

Périderme. 2 à 4 couches de grosses cellules subérifiées; une assise de phellogène.	*Pér.* Pas de périderme ni de phellogène.
Collenchyme. Très développé, assises extérieures à parois très épaisses, les intérieures passant insensiblement au parenchyme cortical; espaces intercellulaires réduits.	*Col.* Très peu développé et peu différencié comprenant 3 à 4 assises de cellules à parois minces, montrant la lamelle moyenne et de petits espaces intercellulaires distincts.
Parenchyme cortical. Formé de 6 à 7 assises de grosses cellules à parois épaisses et *bourrées d'amidon.*	*Par. cort.* Formé de 20 à 25 assises de grosses cellules à parois minces, *sans amidon,* à contenu plasmatique abondant; nombreux espaces intercellulaires lacuneux formant une sorte d'aerenchyme.
Endoderme se distinguant peu du parenchyme cortical amylacé.	*End.* très distinct, à très gros grains d'amidon statolithique.
Fibres libériennes (Tissu mécanique cortical) groupées en un anneau d'îlots sclérenchymateux fortement lignifiés.	*Sclérenchyme* typique à peu près nul, remplacé par un prosenchyme à parois minces faiblement lignifiées et à contenu plasmatique.
Tissu criblé. Parenchyme libérien amylacé développé. Tissu criblé nettement différencié.	*T. cr.* peu différencié, formé de 3 à 5 assises; parenchyme amylacé à peu près nul.
Cambium formant une zone assez étroite de 8 à 10 assises de cellules.	*C.* large zone de 12 à 15 assises de cellules.
Bois (xylem). Anneau ligneux continu bien différencié. Files radiales de 5 à 8 vaisseaux sensiblement égaux en diamètre, séparées par des rayons médullaires très distincts.	*B. (x.)* Pas d'anneau ligneux continu. Files radiales de 3 à 5 vaisseaux de faible diamètre séparées par des larges bandes de parenchyme très peu lignifié, presque pas de fibres ligneuses (f. l.).

Parenchyme ligneux amylacé. Fibres ligneuses nombreuses.	
Rayons médullaires très marques et bourrés d'amidon.	*R. m.* peu différenciés.
Moelle avec étui médullaire amylacé.	*Moelle* sans étui médullaire distinct à cellules plasmatiques sans amidon; membranes cellulosiques.

Les différences que nous venons de relever dans la structure anatomique de la zone d'élongation des branches dressées et pendantes doivent certainement jouer un rôle déterminant dans la position d'équilibre que ces organes prennent vis-à-vis de la pesanteur.

Pour mieux s'en rendre compte résumons comme suit les dissemblances mentionnées dans le tableau précédent:

A. *Branches dressées à géotropisme négatif.*

A_1 Tissu mécanique. Etui de collenchyme et fibres libériennes très développés. Anneau ligneux continu avec de larges bandes de fibres. Lignification générale et rapide en rapport avec le peu de largeur de l'assise de cambium.

A_2 Tissu osmotique. a) Parenchyme cortical rempli d'amidon, à parois épaisses capables d'entraver les variations rapides de la pression osmotique et de la turgescence; b) Parenchyme ligneux, étui et rayons médullaires bourrés d'amidon; c) Endoderme et statolithes peu différenciés et ne se distinguant guère du parenchyme amylacé voisin.

B. *Branches pendantes à géotropisme positif.*

B_1 Tissu mécanique. Presque pas de collenchyme et de sclérenchyme typique. Vaisseaux du bois très réduits ne formant pas d'anneau continu; presque pas de fibres; retard général de la lignification en rapport avec la plus grande largeur de l'assise de cambium.

B_2 Tissu osmotique. a) Parenchyme cortical très développé sans amidon et à parois minces; b) Parenchyme ligneux, moelle et rayons médullaires pauvres ou privés d'amidon; c) En-

doderme à gros statolithes nettement différenciés, communiquant avec le tissu conducteur aquifère par des parois minces apparemment très perméables.

* * *

Dans quelle mesure ces particularités anatomiques et physiologiques influent-elles sur l'orientation des branches et par quel mécanisme déterminent-elles le sens de leur courbure?

Une détermination exacte des variations de la valeur osmotique, ainsi que de la perméabilité des membranes et de la pression de turgescence des cellules serait nécessaire pour l'établir. Il faudrait voir en particulier si, dans les branches courbées plus ou moins horizontales du frêne pleureur, des différences se manifestent entre le côté supérieur et le côté inférieur quant à la pression de turgescence et si ces différences sont en rapport avec la chute et la répartition des statolithes au voisinage des voies de transport de l'eau, ainsi qu'avec leur saccharification plus ou moins rapide, comme E. Zaepfel [1] l'a observé dans les plantules d'avoine en voie de redressement géotropique.

Si cela était, on comprendrait qu'un étui de collenchyme différencié au niveau de la zone d'élongation constituât une résistance capable d'entraver l'allongement des cellules du tissu cortical et cela d'autant plus que celles-ci seraient plus turgescentes; dans ces conditions, des pousses dont le tissu cortical aurait sur le côté supérieur une pression de turgescente dépassant celle du côté inférieur, devraient se courber vers le haut.

---

[1] E. Zaepfel. Contribution à l'étude du géotropisme. Annales des sciences natur. Botan. 10ème série 1923, p. 97 à 192.

Dans ce travail, Z. attribue les courbures géotropiques de plantules d'avoine placées horizontalement à l'action combinée de deux facteurs déterminants: d'une part, à la saccharification plus ou moins rapide des statolithes et à la turgescence inégale qui en résulte sur les côtés supérieur et inférieur par suite de la position différente prise par l'amidon statolithique vis-à-vis des voies d'approvisionnement d'eau (tissu vasculaire ou parenchyme cortical); d'autre part, à la présence d'un épiderme résistant servant, dans la tigelle, de point d'appui à la force de turgescence des cellules corticales ce qui entraîne une courbure ascendante. Dans la racine, où l'épiderme fait défaut, la turgescence et l'allongement plus grand des cellules sur le côté supérieur déterminerait par contre la courbure descendante de cet organe.

L'influence que la présence ou l'absence d'un étui résistant peut avoir sur l'effet mécanique dû à la pression de turgescence chez des organes végétaux en voie d'allongement fait songer aux variations qu'on observe dans la courbure d'un tuyau de caoutchouc fixé à un robinet d'eau sous pression. A mesure que la pression de l'eau augmente dans le tuyau, on voit l'extrémité libre de celui-ci se courber de diverses manières et prendre, suivant l'intensité du courant, une orientation tantôt descendante, tantôt ascendante.

Dans ce dernier cas, la pression du filet d'eau circulant à l'intérieur du tuyau déformable dépassant l'effet-poids dû à la pesanteur, la résultante des deux forces est dirigée plus ou moins obliquement vers le haut. En réalité, des inégalités, mêmes légères, dans la résistance de l'enveloppe du tuyau ou dans la forme de sa section conductrice, suffisent pour provoquer des courbures variées et de sens contraire. Bien qu'on ne puisse établir entre ces dernières et les courbures géotropiques des branches de comparaison rigoureuse, on ne peut s'empêcher cependant de rapprocher ces deux phénomènes: tous deux en effet, ont ceci de commun, c'est qu'une force mécanique interne (pression de turgescence ou pression d'un filet d'eau) ayant son point d'appui à l'intérieur d'un corps plastique déformable, est capable, suivant la structure de ce corps, d'influer tantôt dans un sens, tantôt dans un autre sur son orientation vis-à-vis de la pesanteur.

5° Structure anatomique d'une pousse automnale à courbure ascendante. Comme nous l'avons relevé au début de ce travail, les branches rampantes de notre frêne pleureur ne manifestaient généralement aucune tendance au redressement, aussi ai-je été surpris, vers le milieu de septembre dernier, de voir, sortant de l'extrémité d'une branche appliquée sur le sol, une pousse fraîche présentant une courbure ascendante très marquée. La pousse en question, pourvue de trois paires de petites feuilles vert-clair, tranchant par leur couleur sur les portions plus âgées, ne comprenait que trois entrenœuds très courts.

Une section transversale effectuée à 18 mm. du sommet, c'est-à-dire dans une portion comparable à celle de la fig. 3 montrait une structure anatomique présentant la plus grande ana-

logie avec celle du dernier entrenœud d'une branche dressée: épiderme fortement cuticularisé, périderme nettement différencié, étui de collenchyme et faisceaux de sclérenchyme libérien très développés, anneau ligneux continu. En outre, comme dans la pousse dressée, la moëlle, le parenchyme cortical et les rayons médullaires étaient bourrés d'amidon.

Les coupes traitées par le chlorure de zinc jodé présentaient sur le côté concave de la pousse une saccharification progressive de l'amidon allant de l'extérieur vers la moëlle, circonstance bien propre à provoquer une turgescence inégale des deux côtés opposés de l'organe envisagé.

Suivant la saison et suivant la rapidité de son allongement, une branche donnée de notre frêne pleureur peut donc manifester un géotropisme tantôt positif, tantôt négatif. Il ne saurait pourtant être question dans ce cas d'une inversion de sensibilité vis-à-vis de la pesanteur! La question d'utilité et d'adaptation n'intervient pas davantage. Nous sommes donc en présence d'un tropisme dont le sens et l'orientation sont nettement déterminés par les conditions de nutrition influant sur la rapidité de croissance de la pousse et par là même, sur sa structure anatomique. En réalité, la croissance lente de la pousse automnale vers laquelle affluent les réserves amylacées de la portion adulte du rameau, en permettant la consolidation des tissus nouveaux au fur et à mesure de leur formation, modifie en quelque sorte les conditions statiques de courbure de l'organe. En admettant que, par suite de l'inégale saccharification de l'amidon mentionnée tout à l'heure, le parenchyme cortical aît sur le côté supérieur de l'organe envisagé une turgescence accrue, il serait capable, grâce au point d'appui réalisé par un étui de collenchyme résistant, d'entraîner avec lui le côté inférieur moins turgescent, forçant ainsi toute la pousse à se courber vers le haut.

Quant aux rameaux pendants, semblables à des pousses étiolées, à allongement trop rapide et à consolidation insuffisante, ils sont passifs vis-à-vis de la pesanteur. Disposant d'une force de turgescence trop faible et manquant d'appui résistant pour soulever ou soutenir leur propre poids, ils ne sont pas en mesure, ainsi que le font les branches ascendantes, de réaliser activement leur position d'équilibre et leur

orientation par l'action combinée des forces antagonistes agissant sur elles: la pesanteur et la turgescence auxquelles s'ajoute l'influence tropique de la lumière.

* * *

En considérant la force de turgescence des cellules comme l'une des principales forces développées par la plante qui soit capable, conjointement à l'action de la pesanteur et de la lumière, de déterminer l'orientation des végétaux, on peut espérer comprendre leur mécanisme en connaissant les causes pouvant influer sur l'équilibre osmotique des tissus et provoquer dans les portions symétriques d'un organe des inégalités de turgescence qui les rendent asymétriques et antagonistes.

L'ignorance où nous sommes au sujet de la force d'intussusception ou d'imbibition des parois cellulaires, ainsi que du rôle que ce facteur joue dans la croissance des cellules introduit, il est vrai, un sérieux élément d'incertitude dans la recherche des causes physiologiques immédiates des tropismes.

Quoi qu'il en soit, il semble indiqué de chercher dans l'étude attentive de la structure anatomique en rapport avec les propriétés physico-chimiques et physiologiques des éléments cellulaires, la clef du déterminisme immédiat des réactions tropiques, en particulier de la courbure géotropique des branches.

Ceci dit, je tiens à bien préciser encore un point: Etablir le déterminisme physico-mécanique des courbures géotropiques consiste à rechercher les causes immédiates et mesurables de ce phénomène et non point sa cause première ou congénitale. Il est bien évident que si deux individus de la même espèce, comme un frêne dressé et un frêne pleureur réagissent différemment vis-à-vis de la pesanteur, c'est qu'il existe dans la constitution de leur protoplasme des différences qui échappent et échapperont encore longtemps, sans doute, à nos moyens d'analyse. Ce sont ces différences que l'on désigne communément sous le nom de «causes internes» ou de «tendances». Nous ne nions pas ces tendances, mais il ne nous paraît pas justifié de les considérer comme la preuve d'une «sensibilité spéciale» tantôt po-

sitive, tantôt négative, latente ou manifeste, suivant l'intérêt de la plante qui en est le siège.

En fait, la théorie de la «sensibilité» appliquée aux tropismes n'a pas fait avancer d'un pas la connaissance de leur mécanisme. Les relations mathématiques qu'on observe entre l'intensité, la durée et la direction de l'excitation d'un part, et les réactions produites d'autre part, relations considérées par beaucoup comme donnant la mesure de la sensibilité, se comprennent beaucoup mieux comme étant l'expression de vitesses de réaction en fonction de la masse et du temps ainsi que de la constitution physico-chimique du milieu où ces réactions s'effectuent. La concordance entre le temps de présentation et la durée de chute des statolithes amylacés laquelle dépend elle-même de la viscosité du milieu plasmatique et de la température, suffit à faire entrevoir quelle est la vraie signification des lois mathématiques du géotropisme.

Si notre manière de voir ne nous renseigne pas sur la cause première des tropismes, les théories finalistes ne le font pas davantage; leur tentative d'explication du géotropisme constitue une véritable pétition de principe, puisqu'elle considère ce phénomène comme la manifestation d'une sensibilité particulière, sorte de morphaesthésie localisée dans le sommet végétatif fonctionnant comme organe de perception et réglant la croissance de la plante et de ses organes de telle sorte qu'ils prennent vis-à-vis de la pesanteur la position la plus favorable à leur développement.

Les travaux de Haberlandt et plus spécialement ceux de P. Stark, Boysen-Jensen, Paal, Snow, Brauner entr'autres, concernant la formation et la diffusion rapide de substances spécifiques de nature encore mystérieuse, les hormones de croissance, substances prenant naissance dans les sommets végétatifs soumis à des excitations photo- ou géotropiques, semblent au premier abord, il est vrai, appuyer l'explication téléologique des tropismes en révélant l'existence d'un agent de transmission des excitations sus-mentionnées. Il reste cependant à établir par quel mécanisme les dites hormones, dont on peut à la rigueur comprendre le transport rapide grâce à leur grande diffusibilité, arrivent à déterminer dans la tige inclinée d'un arbre qui se

redresse géotropiquement, et cela parfois à une assez grande distance du sommet où elles prennent naissance, une accélération de croissance du bois juste à l'endroit où il est utile que l'organe soit mécaniquement renforcé.

Si l'on admettait une perception généralisée de la pesanteur par les cellules du cambium, capables chacune de produire des hormones de croissance, il serait alors inutile pour expliquer les tropismes de leur attribuer un pouvoir morphorégulateur en rapport avec leur rapide diffusibilité.[1]

En songeant au rôle considérable tant physiologique que morphologique joué par les hormones et, d'une façon générale par les sécrétions des glandes endocrines chez les animaux, il paraît, à première vue, plausible d'attribuer aux hormones végétales une importance semblable dans la croissance. Il serait exagéré néanmoins de conclure à un parallélisme étroit entre l'action de ces agents chez les animaux et chez les plantes. Chez les premiers, l'existence d'un courant circulatoire rapide et ininterrompu met en communication constante tous les organes du corps facilitant ainsi les corrélations fonctionnelles. Chez les plantes, les correlations de croissance sont plutôt dominées par la concurrence qui s'établit entre leurs divers organes vis-à-vis de l'eau et des substances nutritives disponibles, concurrence favorisée ou entravée par la position relative de ces organes.

Vis-à-vis de l'action morphogénique de la pesanteur, les plantes et les animaux supérieurs se comportent d'ailleurs d'une façon essentiellement différente. Ces derniers qui sont au sens large du mot des organismes automobiles, c'est-à-dire des mobiles produisant eux-mêmes la force qui les déplace,

[1] D'après les théories électroniques récentes (voir entr'autres N. CHOLODNY, „Zur Frage nach der Rolle der Ionen bei geotropischen Bewegungen" (Metallionentheorie des Geotropismus), Berichte der deutsch. botan. Gesell. Bd. 41, 1923, p. 300, ces intermédiaires (les hormones régulatrices de la croissance) deviendraient superflus: d'après cette manière de voir, la croissance de chaque cellule serait déterminée par le rapport des ions mono- et des ions bivalents qui, suivant leur charge électrique se sédimenteraient en quelque sorte sous l'influence de la pesanteur en développant une force électromotrice dirigée suivant les cas soit vers le haut soit vers le bas. La polarité électrique ainsi produite, en influant sur la croissance des cellules, déterminerait le sens des courbures géotropiques.

doivent à l'action mécanique de la pesanteur leur symétrie bilatérale ainsi qu'une conformation de leur squelette assurant l'équilibre de leur corps pendant la marche. Il en est tout autrement chez les plantes; chez elles, la pesanteur agit d'une façon beaucoup plus directe et plus immédiate exerçant son action morphogénique sur chacun de leurs organes en particulier et durant tout le cours de leur croissance qui ne cesse qu'à la mort du végétal. De ce fait, la dépendance des plantes vis-à-vis de la pesanteur en est d'autant plus étroite, et se traduit par ce qu'on considère comme une adaptation géotropique.

Institut de Physiologie végétale de l'Ecole polytechnique fédérale.
Zurich, décembre 1924.

Achter Teil

Anthropo-Botanik

I.

Kulturpflanzen-Eigenschaften bei Unkräutern

Nach einer am 28. November 1923 vor der Zürcherischen Botanischen Gesellschaft abgehaltenen Demonstration

Von A. THELLUNG, Zürich

Eingegangen 20. Oktober 1924

Viele Kulturpflanzen besitzen gewisse Eigenschaften, die bei den Vertretern verschiedener systematischer Familien in völlig analoger Weise wiederkehren, sodass für ihre Entstehung eine bestimmte Gesetzmässigkeit angenommen werden muss. Solche «Kulturpflanzen-Eigenschaften», die sich für die Zwecke unserer gegenwärtigen Betrachtungen besonders eignen, sind z. B.: