Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 62 (1942-1945)
Heft: 260

Artikel: Évolution morphologique de la flore et structure anatomique du bois
Autor: Jaccard, Paul
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-273247

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: 09.07.2025

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

Evolution morphologique de la flore et structure anatomique du bois[1]

PAR

Paul JACCARD, professeur (Zurich).

(Séance du 26 mai 1943.)

Le corps ligneux des végétaux arborescents est constitué par trois sortes d'éléments anatomiques assurant trois fonctions essentielles pour la vie de la plante: 1. les vaisseaux et les trachéides par lesquels s'effectue le transport de l'eau et des substances minérales puisées dans le sol par les racines; 2. les fibres donnant au corps ligneux la solidité nécessaire pour supporter la frondaison et résister aux vents; 3. les cellules du parenchyme ligneux dans lesquelles s'emmagasinent les substances élaborées par les feuilles et qui ne sont pas utilisées immédiatement pour la croissance du végétal.

Ces trois sortes d'éléments fondamentaux sont loin d'avoir la même importance et la même capacité fonctionnelle chez toutes les espèces; ils présentent en outre dans leur structure histologique des différences en rapport avec la diversité du milieu biologique. Aux trois éléments anatomiques sus-mentionnés s'en ajoute un quatrième dont l'importance est, il est vrai, fort inégale suivant les espèces et qui, chez plusieurs, manque complètement. Il s'agit du *système excréteur* constitué par des canaux, des vaisseaux ou des cellules sécrétrices, très diversement et sporadiquement répartis et dans lesquels se déposent des produits d'excrétion, résine, latex, tanins, alcaloïdes ou cristaux. D'une façon générale, ces substances, à l'inverse de celles qui sont emmagasinées dans le tissu de réserve, ne jouent guère de rôle actif dans la nutrition du végétal. La résine, il est vrai, grâce à ses composants acides, agit dans la cicatrisation des tissus superficiels à la façon d'hormones de croissance en favorisant la formation d'un cal ou de cellules subéreuses.

[1] Texte et index bibliographique réduits par raison d'économie de guerre.

Pas plus les canaux résinifères que les canaux laticifères ne constituent une partie importante du corps ligneux. Ainsi, chez le mélèze, le nombre des canaux résinifères verticaux varie de 20 à 80 par cm^2, mais, par suite de leur faible diamètre, 20 à 25 μ en moyenne, ils n'occupent guère plus de 0,1 % du volume du bois.

Sans être, comme telle, une substance nutritive, l'eau n'en joue pas moins un rôle de premier plan dans l'alimentation du végétal; accumulée dans le corps ligneux dont elle imprègne tous les tissus, elle règle les échanges osmotiques dont dépend la croissance, et constitue une réserve permettant à la plante de se maintenir en état de fonctionnement physiologique pendant les périodes de sécheresse. Mentionnons à ce propos, que la quantité d'eau emmagasinée dans la tige et les branches des grands arbres peut atteindre quelques milliers de kilogrammes.

Sans constituer des éléments anatomiques proprement dits, les *ponctuations* sur lesquelles nous reviendrons à propos des vaisseaux et des parenchymes, ainsi que les *espaces ou méats intercellulaires*, méritent une mention toute spéciale ; ils assurent et règlent la pénétration de l'eau et de l'air, soit gazeux, soit dissous dans toute la masse du corps ligneux.

Exigences physiques et mécaniques.

Voyons d'abord à quelles exigences physiques et mécaniques doit satisfaire la structure du bois et celle de ses éléments histologiques.

La fonction primordiale du corps ligneux est, sans contredit, le transport de l'eau et des aliments minéraux en directions verticale, radiale et tangentielle. Chez tous les végétaux ligneux, des plus anciens aux plus récents, ce transport s'effectue par deux sortes d'éléments : les *trachées* et les *trachéides*, cellules allongées, et les *vaisseaux*, éléments tubuleux de longueur variable et plus ou moins cloisonnés. A cet égard, on distingue des dispositifs qui favorisent et d'autres qui entravent ou régularisent la circulation de l'eau.

a) *Dispositif favorisant ou régularisant la circulation.* — Parmi les particularités histologiques contribuant à régulariser l'ascension et la circulation de l'eau, signalons tout d'abord: 1. la *structure submicroscopique* ou *micellaire* des parois cellulaires, siège de forces d'imbibition et de capillarité qui, grâce à la cohésion de l'eau, rend l'ascension de la colonne liquide indépendante de la pression hydrostatique; — 2. la longueur

et le diamètre des vaisseaux ou des trachéides, l'ascension de l'eau étant d'autant plus facile que ces éléments sont plus longs, moins cloisonnés et à lumen plus ouvert. La capacité conductrice des lianes, dont les vaisseaux, chez plusieurs espèces, restent non cloisonnés souvent sur plus d'un mètre de longueur est certainement, toutes autres conditions étant égales, supérieure à celle du buis par exemple ou à celle des conifères dont les éléments conducteurs sont courts et ne dépassent pas quelques millimètres.

b) *Influence des secreta, des excreta et des thylles.* — En ce qui concerne la rétention de l'eau et le ralentissement qui en résulte dans la circulation, le rôle des *mucilages*, des *gommes*, des *tanins*, de certains *acides* ou d'autres produits imprégnant les parois ligneuses est plus facile à concevoir si ce n'est à évaluer quantitativement. Parmi les dispositifs qui entravent ou régularisent le transport ascensionnel de l'eau, mentionnons encore les *thylles* si fréquentes dans les bois poreux: *Robinia, Quercus, Eucalyptus*, etc. Ces formations, accompagnées d'une dégénérescence gommeuse ou de mucilage, obstruent, parfois sur une grande longueur, le lumen des grands vaisseaux, et régularisent ainsi l'irrigation du végétal en maintenant un juste équilibre entre l'apport d'eau par les racines et sa transpiration par les feuilles. Signalons qu'un résultat analogue est obtenu chez certains végétaux par la *guttation* ou par l'émission d'eau par les *hydathodes*.

Satisfaction des exigences mécaniques.

Pour capter l'énergie lumineuse qui leur est nécessaire, les arbres doivent utiliser au mieux l'espace aérien dont ils disposent; c'est la rôle de la tige et des branches de porter leurs organes nourriciers, les feuilles, et de les placer dans les conditions d'éclairage conformes aux besoins du végétal. Pour cela, tige et branches doivent satisfaire à certaines exigences mécaniques. Elles doivent résister à la flexion due au vent, à la compression de leurs tissus qui en résulte et soutenir leur propre poids. Les racines, de leur côté, pour résister au ploiement du tronc, doivent avoir une résistance appropriée. Les organes conducteurs de l'eau et des substances élaborées, dont les parois sont relativement minces, sont consolidés par les faisceaux fibreux, fibres ligneuses et libériennes, trachéides et fibres-trachéides, qui constituent le *tissu mécanique*. La disposition de ces éléments mécaniques répond visiblement et remarquablement aux exigences statiques et dynamiques mention-

nées plus haut. La tige des arbres est elle-même parfaitement adaptée à ces exigences, comme le montre par exemple le tronc des sapins ou des épicéas de haute futaie, qui, dans sa portion dénudée, réalise la forme d'un fût d'égale résistance à la flexion.

En réalité, qu'il s'agisse de Ptéridophytes arborescentes, de Monocotylédones, de Gymnospermes ou de Dicotylédones, leurs tiges, bien qu'elles diffèrent sensiblement par la structure anatomique, satisfont aux mêmes exigences mécaniques par des moyens tout à fait comparables. A cet égard, les exceptions confirment la règle; c'est ainsi que certaines lianes tropicales, soutenues par les troncs solides des arbres auxquels elles s'agrippent, réussissent à porter leurs organes assimilateurs et transpiratoires au niveau de la cime éclairée de leurs supports, malgré la faible épaisseur de leur tige dans laquelle le tissu vasculaire l'emporte sur les éléments mécaniques.

Ponctuations, striations, épaississements pariétaux.

Si l'on ne constate pas de différence essentielle entre les végétaux anciens et ceux de la flore actuelle quant aux éléments constitutifs du bois, vaisseaux, trachéides, fibres ou parenchyme ligneux, on observe par contre dans leur groupement respectif et leur importance relative, de notables différences suivant les divers types systématiques ou biologiques auxquels ils appartiennent, ainsi que certaines particularités concernant la conformation, le nombre et le groupement des ponctuations vasculaires, les épaississements secondaires ou tertiaires des parois des vaisseaux, des fibres et des trachéides.

En ce qui concerne les ponctuations aréolées, W. Bailey, qui en a fait une étude détaillée, en signale une diversité insoupçonnée; il en distingue plusieurs types caractérisés surtout par leur groupement et par la bordure de l'alvéole lisse ou frangée, parfois denticulée, mince ou épaisse. Une diversité semblable s'observe également dans la segmentation ou le cloisonnement des vaisseaux ou de certaines fibres sans qu'il soit possible de préciser la signification physiologique de ces particularités.

Un autre caractère des éléments vasculaires mérite une mention spéciale: il s'agit des *striations, sculptures* et *épaississements* qui apparaissent fréquemment sur leurs parois. Dans une publication récente, j'ai cherché à mettre en lumière la signification physiologique de ces particularités. A ce propos, je constate tout d'abord qu'il ne s'agit pas là de caractères

propres à toutes les espèces et provenant d'une même cause. Dans certains cas, ils semblent répondre à des exigences mécaniques ou tout au moins à un besoin de consolidation, mais plus souvent, ils paraissent n'avoir aucune importance mécanique; c'est le cas par exemple pour les épaississements plus ou moins denticulés des trachéides des rayons chez *Pinus sylvestris,* lesquels manquent complètement chez *Pinus cembra.* Qu'en est-il des striations et épaississements spiralés fréquents chez les fibres-trachéides ainsi que chez les vaisseaux de diverses dicotylédones où ils ont souvent la valeur de caractères spécifiques, comme chez *Tilia, Ulmus, Ilex, Prunus, Magnolia, Aesculus* et quelques autres? La fréquence et l'inclinaison de ces épaississements pariétaux varient d'ailleurs souvent d'une espèce à l'autre et entre individus d'une même espèce suivant leurs conditions de croissance; on ne saurait donc les attribuer à une cause unique. On ne voit pas, par exemple, pourquoi *Tilia* possède des vaisseaux spiralés tandis qu'ils manquent chez *Populus* dont le bois tendre et poreux présente de grandes analogies avec celui du tilleul.

Il est plausible par contre d'attribuer à l'action mécanique de la pesanteur la structure particulière des fibres ou des trachéides du bois des branches excentriques soumises à l'action antagoniste des tensions-compressions dues à leur propre poids. On constate cependant que la striation des parois de ces éléments, en particulier leur degré d'inclinaison, ne dépend pas uniquement de forces mécaniques agissant de l'extérieur. L'orientation micellaire des parois des fibres et des vaisseaux paraît être un caractère organique fondamental propre à ces divers éléments et semble être déterminée par des forces moléculaires sur lesquelles la pesanteur et le vent ont peu d'effet. A quoi donc attribuer la formation plus ou moins irrégulière des épaississements pariétaux des vaisseaux du bois secondaire chez de nombreux végétaux? S'agit-il d'un renforcement vis-à-vis de la compression d'éléments parenchymateux turgescents? S'agit-il au contraire d'une propriété spécifique due à la persistance du contenu plasmatique de ces éléments? Ou bien encore d'un compromis entre la solidité et la perméabilité des parois?

Comme on le voit, si le rôle essentiel des divers éléments constitutifs du bois nous apparaît clairement, il n'en est pas de même de la signification physiologique qu'il convient d'attribuer aux diverses particularités histologiques que ces éléments

présentent, aussi est-il difficile de les considérer comme un *perfectionnement* réalisé au cours de l'évolution de la flore. En effet, tandis que les conditions écologiques, lumière, chaleur, humidité, nature du sol, auxquelles s'ajoute l'action de la pesanteur et du vent ont, sur la morphologie externe des végétaux, une influence dominante, ce sont des forces moléculaires: imbibition, capillarité, adsorption, pression osmotique, gonflement plasmatique, — forces qui sont les mêmes dans tous les temps et en tous lieux — qui agissent directement sur la structure histologique des éléments constitutifs du bois et dont les manifestations diverses et les effets dépendent de la nature du plasma cellulaire propre à chaque espèce.

En réalité, c'est avant tout le groupement et la proportion relative des éléments du tissu ligneux, fibres, vaisseaux, trachéides, parenchyme, leur nombre et leurs dimensions, bien plus que les différences histologiques qu'ils présentent qui crée la diversité infinie qu'on observe dans la structure anatomique du bois, diversité telle que sur quelques milliers d'espèces de la flore arborescente on n'en rencontre pas deux qui soient absolument semblables. Même *Tilia* et *Liriodendron* dont les rameaux présentent en *coupe transversale* une ressemblance frappante, diffèrent notablement lorsqu'on compare leur coupe tangentielle ou radiale. Il n'est pas niable que la structure anatomique varie avec la différenciation spécifique de la flore ainsi qu'avec son adaptation aux changements millénaires du milieu climatique et édaphique. Il est par contre moins facile de comprendre et de préciser dans quelle mesure ces variations de structure anatomique constituent un progrès physiologique. A l'évolution systématique et morphologique caractérisée surtout par la conformation et la différenciation des organes reproducteurs ne correspond pas visiblement, ainsi que nous l'avons dit, une évolution parallèle de la structure anatomique du bois; celle-ci est en effet nettement différente dans les Ptéridophytes, les Gymnospermes, les Monocotylédones et les Dicotylédones arborescentes tout en répondant, dans chacun de ces types, également bien aux exigences physiologiques. Malgré les formes de transition fournies par les Gnétacées, les Trochodendron et d'autres Magnoliacées, qu'on observe entre les Gymnospermes et les Dicotylédones ainsi qu'entre les Cordaïtées, certaines Cycadées et les Gymnospermes,

on ne saurait voir dans la structure anatomique générale de la tige des Dicotylédones un perfectionnement de celle des Ptéridophytes ou des Gymnospermes.

Une certaine évolution parallèle à la différenciation morphologique et systématique semble cependant s'être réalisée chez quelques groupes de végétaux. A cet égard, l'étude de C. Houlbert concernant la « *Phylogénie des Ulmacées* » présente un réel intérêt. Je n'en mentionne ici que les conclusions. Cet auteur constate que la structure des anneaux ligneux dans le genre *Ulmus* varie avec l'âge de la plante: le bois de la première année rappelle celui des Conocéphalées et surtout des Boehmeriées par ses vaisseaux simples, non groupés, par ses fibres radiales et par le peu de largeur de ses rayons. Le bois du deuxième anneau présente par contre une grande analogie avec celui des *Planera* et des *Morus* inférieurs; celui des troisième et quatrième anneaux ressemble au bois des *Morus* supérieurs par leurs îlots de vaisseaux disséminés dans le bois d'automne. Vers la cinquième et la sixième année apparaissent les bandes caractéristiques des *Ulmus*, associées aux îlots vasculaires des *Morus*, ce qui rappelle la structure du bois des *Celtis* intermédiaire entre celles des *Morus* et des *Ulmus*. Dans les anneaux 7 à 9, les îlots vasculaires disparaissent complètement du bois d'automne et sont remplacés par des bandes continues de petits vaisseaux peu colorés. Ce n'est que vers la dixième année qu'apparaissent les caractères définitifs particuliers aux seuls *Ulmus*. En somme, au début de son développement, le bois d'*Ulmus* est comparable quant à sa structure anatomique à celui des Conocéphalées, plus tard à celui des Boehmeriées et plus tard encore à celui des Morées, d'où l'auteur conclut que ces trois sous-familles représentent les étapes de l'évolution des Ulmacées, le bois du genre *Ulmus* pouvant être considéré comme étant le plus différencié comparé à celui des autres genres de cette famille. Il n'est cependant guère possible de dire en quoi les *Morus* et les *Ulmus* seraient, quant à leur structure anatomique, supérieurs *physiologiquement* aux Conocéphalées ou aux Celtidées.

Il en est de même pour nombre de mutations qui font apparaître des formes nouvelles qui, malgré leur parenté avec les types originaux dont elles dérivent, ne présentent pas une supériorité physiologique apparente.

Je ne discuterai pas ici le bien-fondé des déductions de Houlbert quant à la systématique des Ulmacées dans ses rapports avec les autres Urticacées. L'arbre généalogique des Apétales, spécialement celui des Apétales superovariées, pré-

sente d'ailleurs encore plusieurs inconnues. Dans son étude très approfondie de la structure anatomique du bois secondaire de ces plantes, ce même auteur constate cependant qu'il n'existe aucune différence *essentielle* entre les espèces fossiles et celles qui vivent actuellement. La disposition relative des divers éléments du bois constituant leur *plan ligneux* reste, malgré quelques variations dans la longueur, le nombre et le diamètre des vaisseaux et des fibres, reconnaissable chez toutes les espèces de ce groupe depuis le tertiaire jusqu'à nos jours.

Influence du milieu biologique.

Pas plus qu'il n'existe un climat uniforme, il ne saurait y avoir de tissu conducteur uniformément constitué, capable d'assurer dans tous les cas le transport de l'eau ainsi que l'équilibre nécessaire entre l'absorption de la sève minérale par les racines et la transpiration par les feuilles. L'influence du milieu biologique seule ne nous donne d'ailleurs pas la raison de la diversité de structure anatomique du bois, car nombre d'espèces ligneuses vivant côte à côte dans des conditions climatiques et édaphiques semblables présentent une structure anatomique nettement différente. En réalité, chaque espèce possède ses exigences propres, en un mot sa *personnalité,* de sorte que toutes ne réagissent pas de la même manière vis-à-vis du milieu écologique.

A cet égard, le tissu ligneux constitue un véritable appareil enregistreur décelant les changements capables d'influer sur la croissance. On connaît les déductions tirées de l'inégale épaisseur des couches annuelles des *Sequoia,* quant aux variations séculaires du climat en Californie. J'ai moi-même publié dans le *Journal forestier suisse* 1924 une étude suggestive concernant les différences considérables d'épaisseur et de constitution des couches annuelles chez deux exemplaires d'épicéas : l'un ayant crû à 1760 m d'altitude dans les Alpes vaudoises, l'autre provenant d'une station de plaine à 500 m sm. Le premier, âgé de 240 ans, avait des cernes de 0,06 mm formés de trois rangées seulement de trachéides! Chez le second, les cernes atteignaient une largeur de 10 à 17 mm, formés de 400 à 500 rangées de trachéides, le bois d'automne ne formant qu'une mince couche de 1 mm d'épaisseur seulement. Durant une seule période de végétation de 100 jours environ, cet arbre arrivait donc à produire de 8 à 10 assises de trachéides conductrices par jour!

A côté des différences susmentionnées, imputables à des causes climatiques, il en est d'autres qui paraissent sans rap-

port avec elles, telles sont, en particulier, les *structures anormales* dues à un fonctionnement asymétrique et irrégulier de l'assise libéro-ligneuse. Les plus caractéristiques se rencontrent chez les lianes, *Serjania, Bauhinia, Bignonia, Menispermum,* chez les Chénopodiacées, Amarantacées, Gnétacées, et parmi les Monocotylédones, entre autres, chez *Jubea* et *Dracaena,* enfin chez quelques Gymnospermes où elles présentent, il est vrai, un caractère moins marqué. Ces anomalies dans l'activité du méristème secondaire, loin d'être une rareté, sont en réalité assez fréquentes. H. Pfeiffer dans « *Das abnorme Dickenwachstum* » en distingue une cinquantaine de types différents se rencontrant dans les familles les plus diverses.

Les auteurs qui ont cherché à expliquer les causes de ces anomalies de croissance n'ont guère pu faire à ce sujet que des hypothèses, sauf pour les lianes dont la structure paraît dans une certaine mesure conforme au mode de croissance de ce type biologique, tant au point de vue mécanique qu'à celui de la circulation de l'eau et des substances élaborées. Pareille explication finaliste ne saurait s'appliquer à tous les cas: le concept ontogénétique de W. Roux (Entwicklungsmechanische Theorie) pas plus que la « loi des surfaces libres » de E. Bauer et de C. Bertrand, la « théorie différentielle » de Pfeiffer, et d'autres encore, ne nous donnent une explication satisfaisante de ces anomalies dont les causes doivent être d'ailleurs fort diverses. Invoquer la phylogénie ne nous avance guère non plus. Le point de vue de J.-H. Priestley, d'après lequel l'activité du cambium et des couches d'accroissement qui en résulte serait en relation avec l'inégale concentration des ions d'hydrogène entre le xylème à réaction acide (pH 3,4 à 5,0) et le phloème à forte alcalinité (pH 7,8) présente un réel intérêt. En se basant sur une donnée contrôlable et mesurable, cet auteur nous donne une explication plausible du *mécanisme physico-chimique* des phénomènes qui conduisent à la division cellulaire, mais ne nous renseigne pas non plus, il est vrai, sur les *causes* des modalités si variées de la croissance du tissu libéro-ligneux.

Diversité de structure des rayons.

La même difficulté se présente quant à l'interprétation physiologique des divers types de rayons de la tige des Dicotylédones. Ces organes importants ont, en effet, de multiples fonctions: coussinets élastiques interposés entre les éléments fibro-vasculaires, ils atténuent la rigidité de la tige, la rendent plus élastique et partant plus résistante vis-à-vis du vent;

leurs cellules plasmatiques servent au transport des matières plastiques et à l'emmagasinement des réserves, leurs éléments trachéidaux à la circulation de l'eau tandis que leurs méats assurent l'aération plus ou moins complète des cellules vivantes jusque vers le centre de la tige; enfin, dans nombre d'espèces, ils renferment des organes sécréteurs ou excréteurs dans lesquels s'accumulent divers produits du métabolisme plasmatique. On conçoit dans ces conditions qu'il soit difficile d'établir la raison d'être des structures variées qu'on rencontre chez des espèces dont on ne connaît le plus souvent pas exactement les besoins physiologiques. Ceci n'empêche pas la systématique de trouver dans la structure des rayons d'utiles indications. C'est ainsi que M. M. Chattaway dans « Ray development in the Sterculiacaen » distingue dans cette famille sept groupes caractérisés par la structure de leurs rayons, les uns variant par leur nombre et dimensions, d'autres par la présence, l'absence ou la distribution d'éléments fusiformes ou de cellules vasculaires, par l'uniformité ou la variété de conformation de ceux-ci, enfin par la présence, l'absence d'organes sécréteurs ou par la nature de leur contenu, sans qu'on puisse établir un rapport certain entre ces variations de structure et les conditions de croissance des espèces en question.

Organes sécréteurs et produits sécrétés.

Van Tieghem, dans ses « Leçons sur l'anatomie comparée » (1883-1884), résumant les recherches de nombreux anatomistes, constate que le bois et le liber ont rarement une structure uniforme chez tous les membres d'une même famille; ce sont plutôt les organes sécréteurs qui, tant par la nature de leur contenu que par leur conformation et leur distribution, fournissent à la systématique une base permettant de caractériser des genres ou des groupes de genres. A. Dumont se basant sur la présence, l'absence ou la rareté des canaux ou des poches gommeuses, distingue chez les Sterculiacées sept sous-tribus différentes. M. Chattaway signale dans les rayons des Malvacées la présence de cellules gommeuses diversement distribuées suivant les genres. Cet auteur décrit en outre la structure très variée de ces rayons due en partie à l'inégale disposition et à la proportion relative des cellules palissadiques allongées radialement alternant avec d'autres ayant leur plus grand diamètre dans le sens vertical, ce qui fournit d'utiles indications pour la délimitation des genres, mais ne nous renseigne pas sur les raisons physiologiques de ces différences.

Plus encore que la *structure* des organes sécréteurs, la *nature* des substances sécrétées varie d'une famille à l'autre. Mentionnons en passant les divers alcaloïdes et glycosides des Solanées, Apocynées, Asclépiadées, Euphorbiacées, Papavéracées, Légumineuses, etc. La strychnine des Loganiacées, les huiles éthérées des Labiées et des Ombellifères, les gommes des Malvacées, les résines, baumes et terpènes des Conifères, appelées aussi « résineux » grâce à la nature chimique de leur sécrétion, le caoutchouc contenu dans les latex de *Hevea*, *Ficus* et d'autres plantes, les graisses, acides, sels et cristaux de diverses espèces, etc., etc. Quelle est la cause de cette diversité chimique?

A. Frey-Wyssling distingue dans la *sécrétion* (*sensu lato*) trois processus différents: 1. la sécrétion de substances minérales inutilisées (silice, calcium) en rapport avec leur *absorption* par la plante; 2. la *sécrétion* proprement dite, consécutive à l'*assimilation*; 3. l'*excrétion* de produits résultant de la *dissimilation*.

Aucune de ces manifestations de l'activité plasmatique, malgré l'utilité écologique de certaines d'entre elles, n'est explicable d'une manière satisfaisante du point de vue finaliste. Il s'agit là de phénomènes biochimiques, conséquence du métabolisme, qui sont aussi nécessaires à l'organisme végétal qu'au corps animal et sans lesquels l'activité plasmatique serait rapidement arrêtée.

Malgré les progrès de nos connaissances concernant la structure moléculaire du protoplasma et de ses dérivés, il est encore difficile de préciser le mécanisme physico-chimique conduisant à la formation chez les diverses espèces de plantes de produits de nature variée.

Pas plus que l'infinie diversité des combinaisons du carbone, celle du plasma vivant ne nous est compréhensible. Nous savons que, par addition ou substitution, les propriétés d'une combinaison carbonée peuvent varier considérablement et donner naissance à des produits fort différents. Les substances inorganiques elles-mêmes subissent par l'adjonction de quantités minimes d'éléments étrangers des modifications inattendues qui en changent profondément le caractère. (Fers et aciers par exemple.)

Il est plausible d'admettre que la nature du milieu écologique capable de retentir sur l'alimentation a dû jouer un rôle prépondérant dans les variations du chimisme végétal. A ce propos, relevons que la complexité des produits engendrés par le métabolisme du plasma est nettement accrue par

la chaleur et la lumière dont l'action concordante sur la végétation atteint son optimum d'efficacité dans les climats tropicaux. Cette complexité chimique paraît d'ailleurs sans corrélation directe et constante avec la distribution et la proportion relative des éléments du tissu ligneux, pas plus qu'avec ses fonctions physiologiques essentielles.

Cette diversité chimique des produits sécrétés, comme du reste les formes spécifiques infiniment variées apparues au cours des âges, résulte, selon toute probabilité, de *mutations* soit spontanées, soit provoquées par la diversité croissante des conditions écologiques consécutives aux changements climatiques, édaphiques et orographiques intervenus depuis la période paléozoïque.

Toutes les espèces végétales étant, en définitive, issues les unes des autres soit par hérédité directe soit par hybridation ou par mutation, *la phylogénie peut nous renseigner sur leur parenté, mais non sur leur diversité de structure, laquelle en réalité n'est que la conséquence et l'expression de leur diversité chimique.*

En face de l'uniformité remarquable de la photosynthèse chlorophyllienne et des produits de base qu'elle engendre — cellulose et hydrates de carbone — on s'étonne de la multiplicité des composés chimiques qui en dérivent. Synthétisant les éléments constitutifs de l'air et de l'eau, auxquels s'ajoutent, en quantité minime, une dizaine de combinaisons minérales simples existant peu ou prou à peu près dans tous les terrains, le plasma végétal paraît capable de réaliser des édifices moléculaires en nombre illimité.

Alors même qu'il nous apparaît à première vue comme un composé albuminoïde uniforme, le cytoplasma végétal n'en est pas moins d'une complexité infinie et longtemps insoupçonnée; c'est ce que les réactions sérologiques ont mis en lumière en décelant l'existence de parentés chimiques ou de différences spécifiques concordant, dans nombre de cas, avec le degré de parenté systématique basé sur la morphologie.

Conclusion.

Revenons à la question posée en tête de cette étude: Dans quelle mesure les variations climatiques ont-elles, au cours des âges, influé sur la structure et les fonctions physiologiques du tissu ligneux? Autrement dit, constate-t-on, en concordance avec la succession des flores à partir des premières plantes vasculaires du paléozoïque jusqu'à la végétation arborescente

actuelle, une évolution dans la structure anatomique du bois telle que certaines structures puissent être considérées comme inférieures par rapport à d'autres quant à la satisfaction des besoins physiologiques de l'espèce?

Au premier abord il ne le semble pas. Le bois des végétaux les plus anciens, tels que les *Paleopteris* et les *Psaronius*, les *Lycopodites* et les *Lepidodendron* du Dévonien, possède des éléments vasculaires scalariformes, réticulés et spiralés tout à fait semblables à ceux des fougères vivant de nos jours, ainsi que des trachéides réticulées et ponctuées, des fibres, du parenchyme ligneux, des cellules grillagées telles qu'on en rencontre dans les bois actuels. Les *Calamodendron* du Carbonifère, par exemple, ont le même type de structure que les *Equisetum* et rappellent les Dicotylédones par la croissance centrifuge de leur bois.

Les différences anatomiques que présentent ces types anciens par rapport aux espèces récentes concernent le groupement et l'importance relative de leurs éléments constitutifs, déterminent ce que HOULBERT appelle leur *plan ligneux*, mais, les unes comme les autres sont dominées par les mêmes besoins et les mêmes exigences, chacune d'elles sachant s'adapter au milieu nourricier qu'elles occupent.

Zurich, Institut de physiologie végétale de l'Ecole polytechnique fédérale, février 1943.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

J. W. BAILEY and KERR THOMAS. — The visible structure of the secundary wall of tracheary cells and fibres. *Journal of the Arnold Arboretum*, Vol. XVI, 1935, with 27 fig. Cambridge U. S. A.

A. DE BARY. — Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne. Leipzig, 1877.

F. CZAPEK. — Biochemie der Pflanzen, III. Band. G. Fischer, Jena, 1921.

M. M. CHATTAWAY. — Tile cells in the rays of the Malvales. *New Phytologist*, XXXLI, N° 4, 1933.

A. DUMONT. — Recherches sur l'anatomie des Malvacées, Bombacées, Tiliacées et Sterculiacées. *Annales des sciences naturelles, Botanique*, Série 7, Tome 6, Paris, 1887.

R. GÉRARD. — L'anatomie végétale appliquée à la classification. Thèse. Ecole sup. de pharmacie, Paris, 1884.

C. HOULBERT. — Structure comparée du bois secondaire dans les Apétales. *Annales des sciences naturelles, Botanique*, Série 7, Tome 17, Paris, 1893.

— Recherches sur la Phylogénie des Ulmacées. *Revue générale de Botanique*, Tome XI, Paris, 1899.

JACCARD P. — Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes. *Bericht der schweiz. botan. Gesellschaft*, Bern, Bd. 48, 1938.

— Zuwachsschwankungen bei einheimischer Nadelhölzer. *Schw. Zeits. für Forstwesen*, Bern, 1934.

— Ueber die Ursache des Dickenwachstums der Bäume. *Naturw. Zs. für Forst- und Landwirtschaft*, Bd. 13, 1915, Ulmer, Stuttgart.

— Sur les épaississements spiralés et les striations des parois des fibres, des vaisseaux ou des trachéides du bois et leur signification. *Bull. de la Soc. botan. suisse*, Tome 50, 1940.

— Formation et distribution de la résine dans le mélèze. Laborat. d'essais des matériaux et Institut de recherches, Zürich, Avril 1939.

JACCARD P. et FREY-WYSSLING A. — Einfluss von mechanischen Beanspruchungen auf die Micellarstruktur des Zug- und Druckholzes von Laub- und Nadelhölzern. 12 Abbildungen und 1 Tafel. *Jahrbuch für wiss. Botanik*, Bd. 69, S. 549, 1928.

FREY-WISSLING A. — Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. J. Springer, Berlin, 1935.

PFEIFFER H. — Das exzentrische Dickenwachstum, Handbuch der Pflanzenanatomie. Linsbauer, Bd. IX, Gebr. Bornträger, 1926.

POTONIÉ H. — Lehrbuch der Palaeobotanik, G. Bornträger, Berlin, 1921.

SCOTT D. H. — Studies in fossil Botany, 2 vol., London, 1920-1923.

SOLEREDER H. — Ueber den systematischen Wert der Holzstruktur, München, 1885.

VAN TIEGHEM. — Traité de Botanique, 2e édit., Paris, 1891.

ZITTEL-SCHIMPER. — Traité de Paléontologie végétale, édit. française, Paris, 1869-1874.