

Étude des mouvements provoqués par l'exposition à un éclairage unilatéral (Séries D et C)

Objektyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **2 (1924-1928)**

Heft 4

PDF erstellt am: **17.07.2024**

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.

CHAPITRE VI

**Etude des mouvements provoqués par l'exposition à un
éclairage unilatéral.**
(Séries D et C).

Ces observations ont été faites d'août à octobre 1923 inclusivement, dans les conditions indiquées au début du chapitre V, mais à T_i moins variable (de 15° C à 18° C).

Technique.

Sources de lumière. — Nous avons utilisé alternativement ou simultanément deux lampes à incandescence à filament métallique qui fournissaient, d'après les indications industrielles, une lumière de même intensité (1500 bg.): une Philips $\frac{1}{2}$ w. (135 v., 750 w.), P, et une BAG (135 v.; 1500 bg.), B. Le filament, plus gros dans la lampe B, avait la même disposition dans les deux ampoules. Elles étaient suspendues verticalement et côte à côte (distance des centres 15 cm.) à l'intérieur d'une caisse noircie intérieurement, qui présentait une fenêtre rectangulaire au niveau des foyers (*fig.* 15, 17); nous n'avons pas utilisé de lentille, ni de réflecteur. Montées sur deux phases du courant de la ville, les lampes consumaient l'une 745 w. (P), l'autre 940 w. (B) sous 125 v. (le voltage des deux phases fréquemment mesuré a été trouvé très stable au cours des expériences). Les observations ont été faites dans les conditions suivantes:

Eclairage	0,5i	i	2i	4i	8i
Distance de la source	1,41 m.	2 m.	1,41 m.; 2 m.	1 m.; 1,41 m.	1 m.
Lampe	(0 sér. A)	B ou P	B ou P; B+P	B ou P; B+P	B+P
Catégorie	0	1	2	3	4

Température des feuilles. — En raison de la forte consommation d'énergie des lampes, l'air du laboratoire s'échauffait rapidement. Pour éviter dans la mesure possible l'échauffement des feuilles observées, nous avons installé une ventilation. L'air était aspiré de l'extérieur, à travers la caisse des lampes munie d'un tuyau de poêle (*fig.* 17), par un fort ventilateur qui le déversait dans un local contigu. Le courant froid avait la di-

rection feuille \Rightarrow lampe, de telle sorte que l'échauffement par convection a été presque complètement supprimé (parfois, l'air aspiré était trop chaud).

Comme dans les autres séries d'observations, la température de la feuille, T , a été observée continuellement. Au cours d'une observation, elle variait, mais sous les réserves suivantes :

1^o d'une expérience à l'autre, la variation de T à égalité d'éclairement est comparable en amplitude et en vitesse;

2^o la moitié de cette variation s'effectue pendant les dix premières minutes, puis la température monte régulièrement, mais très lentement, jusqu'à l'extinction;

3^o l'échauffement moyen dans les dix premières minutes est proportionnel à l'éclairement, comme il ressort du tableau suivant, dans lequel sont consignées les moyennes, pour l'ensemble des observations, des échauffements après 10 min. d'éclairage, et au moment de l'extinction (durée variant de 1 h. 30 min. à 2 h.).

L.	t	Distance		
		2 m.	1.41 m.	1 m.
B	10 min.	0,25° C	0,50°	1,10°
	fin	0,60°	0,95°	1,20°
P	10 min.	0,20°	0,50°	0,75°
	fin	0,45°	0,95°	1,30°
B+P	10 min.	0,50°	1,10°	1,80°
	fin	1,10°	2,20°	3,00°

L'échauffement, comme on en peut juger, a approximativement la même valeur qu'il s'agisse de la lampe P ou de la lampe B. et la valeur double s'il s'agit des deux ensemble, à la même distance. (La lumière moins blanche de B contenait probablement une proportion plus forte de radiations calorifiques). La concordance des échauffements observés nous paraît être une bonne vérification des indications industrielles relatives aux intensités que nous ne pouvions vérifier directement¹.

D'ailleurs, la divergence des courbes de réaction suivant qu'il s'agit de la lampe B ou la lampe P est du même ordre de grandeur que celle que présentent les réactions obtenues en utilisant la même lampe à des jours différents. En revan-

¹ La détermination photométrique de l'intensité de la lampe Osram (200 w), 0, utilisée dans la série A et pour quelques observations de cette série, offrait déjà de la difficulté et n'était que très approximative dans les conditions où nous pouvions la faire.

che, les réactions obtenues avec la même lampe, un jour donné, divergent très peu généralement. Si l'on prend, pour chaque disposition des lampes, la moyenne des réactions observées, Ar (celles d'un même jour comptant pour une), on voit que la moyenne pour la lampe B seule est inférieure à celle pour P seule, mais que leur rapport est très variable: (2i), $\text{Ar (B)}/\text{Ar (P)} = \frac{9}{10}$; (i), $\text{Ar (B)}/\text{Ar (P)} = \frac{3}{4}$; en outre, la combinaison B + P donne pour l'intensité 2i une moyenne plus faible que B seule, et par conséquent P seule, mais pour l'intensité 4i plus forte que P seule. La diversité des résultats individuels dépendant certainement d'autres facteurs, comme on en peut juger, que de la diversité des modes d'éclairage, qui d'ailleurs ont été employés alternativement, nous avons calculé les moyennes comme si la même lampe avait été utilisée pour toutes les observations.

Correction de température. — Une liaison systématique entre Ar et l'échauffement n'apparaît pas tant qu'il reste faible; mais elle se manifeste déjà pour (B + P) à 1,41 m. et surtout (B + P) à 1 m., en ce sens que les réactions observées sont plus fortes quand l'échauffement est plus considérable. Les remarques faites plus haut sur la variation de la température de la feuille permettent de corriger les courbes moyennes de réaction suivant l'échauffement moyen pour chaque catégorie. Nous avons effectué cette correction en admettant: 1° que l'échauffement rapide est assimilable à celui qui était provoqué dans les expériences B; 2° que l'Ar qui résulte de l'échauffement lui est proportionnelle (cf. série B); 3° que les effets de l'éclairage et de l'échauffement se somment.

Manière de procéder à une observation. — Nous avons procédé comme dans la série B. La feuille disposée pour l'observation, nous vérifions qu'elle était immobile, puis nous éclairons. Quand les folioles cessaient de se déplacer, nous éteignons, puis observons encore leur mouvement pendant un temps variable. Nous avons observé à intervalles de 5 minutes la température de la feuille, les positions des folioles, et plusieurs fois au cours d'une expérience la température ambiante et le voltage du courant d'alimentation des lampes. Les résultats numériques complets (55 observations) sont consignés dans les tableaux VII à XI inclusivement, publiés en appendice.

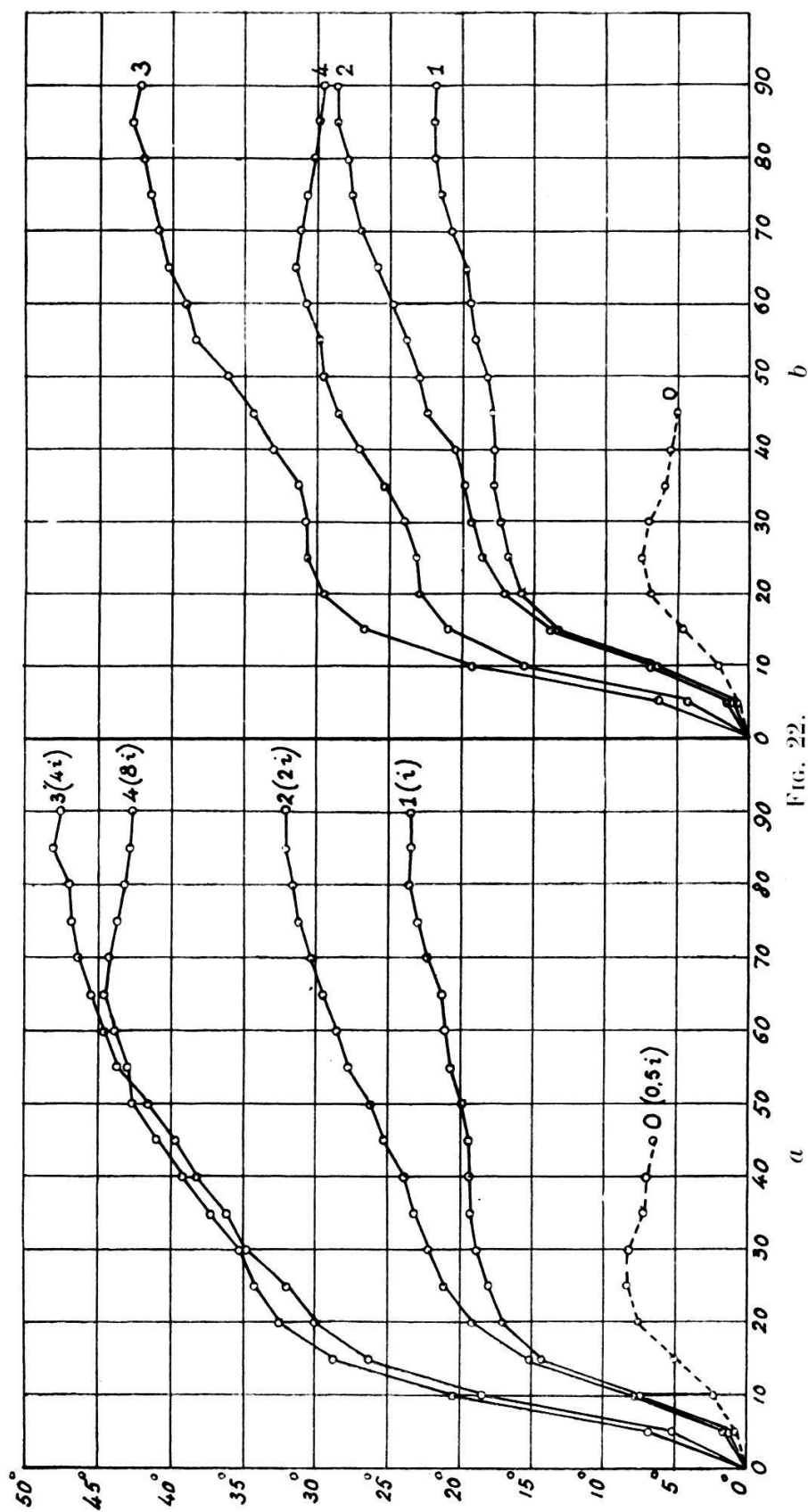


FIG. 22.

Série D. Courbes moyennes de réaction non corrigées (a) et corrigées (b). En abscisse, le temps (en minutes) ; en ordonnée, le déplacement angulaire de la foliole C—Ci (en degrés).

Résultats. Série D.

*Courbes de réaction*¹. — Dans chaque catégorie, les courbes de réaction forment un faisceau divergent, ou parfois deux : d'une part les réactions les plus fortes, qui sont aussi les plus nombreuses, d'autre part les réactions faibles. La plupart des courbes présentent une branche ascendante *a* (passage de l'obscurité à la lumière), brusquement coudée; une branche parallèle à l'axe du temps ou faiblement ascendante *b* (éclairage constant); une branche descendante *c* (extinction).

Les courbes moyennes corrigées et non corrigées sont données dans la *fig. 22*. La correction de température les affecte de la manière suivante:

Catégorie	0	1	2	3	4
Correction	$-\frac{1}{7} B_1$	$-\frac{1}{6} B_1$	$-\frac{1}{3} B_1$	$-\frac{1}{2} B_1$	$-\frac{6}{5} B_1$

Il faut remarquer que la correction ne modifie pas l'allure des courbes, ni leur répartition: corrigées ou non, les courbes moyennes sont peu distinctes à l'origine et la courbe 4 inférieure à la courbe 3. Les considérations qui suivent ont rapport aux courbes corrigées.

Temps de réaction, tr. — Comme dans la série B, il n'est question ici que d'une limite supérieure.

Catégorie	Nombre d'obser.	10 > tr > 5	5 > tr > 0
0	5	3	2
1	11	5	6
2	15	2	13
3	12	1	11
4	12	2	10

Dans toute la série d'observations, nous n'avons pas constaté de $tr > 10$ min.; en moyenne, pour toutes les catégories, la réaction est déjà visible au bout de 5 min., et le nombre des cas où $tr > 5$ min. diminue avec l'intensité lumineuse. Nous pouvons répéter ce que nous disions des réactions B: toujours relativement court, le temps de réaction diminue tandis que croît l'intensité lumineuse qui provoque la réaction.

¹ Les définitions sont données dans le chapitre V.

Vitesse de réaction, V_r (fig. 23, 24). — Au cours d'une réaction, V_r présente une oscillation principale suivie d'oscillations secondaires; on en compte en général deux, qui apparaissent plus régulièrement soit dans les réactions individuelles, soit dans les moyennes, que dans la série B. Lorsque l'intensité lumineuse croît, le premier maximum et le second sont atteints plus vite, la chute de la vitesse est plus rapide. Les points manquent pour tracer avec sécurité les courbes représentatives de la variation de V_{r_i} et V_{r_m} (v. initiale et maximum) en

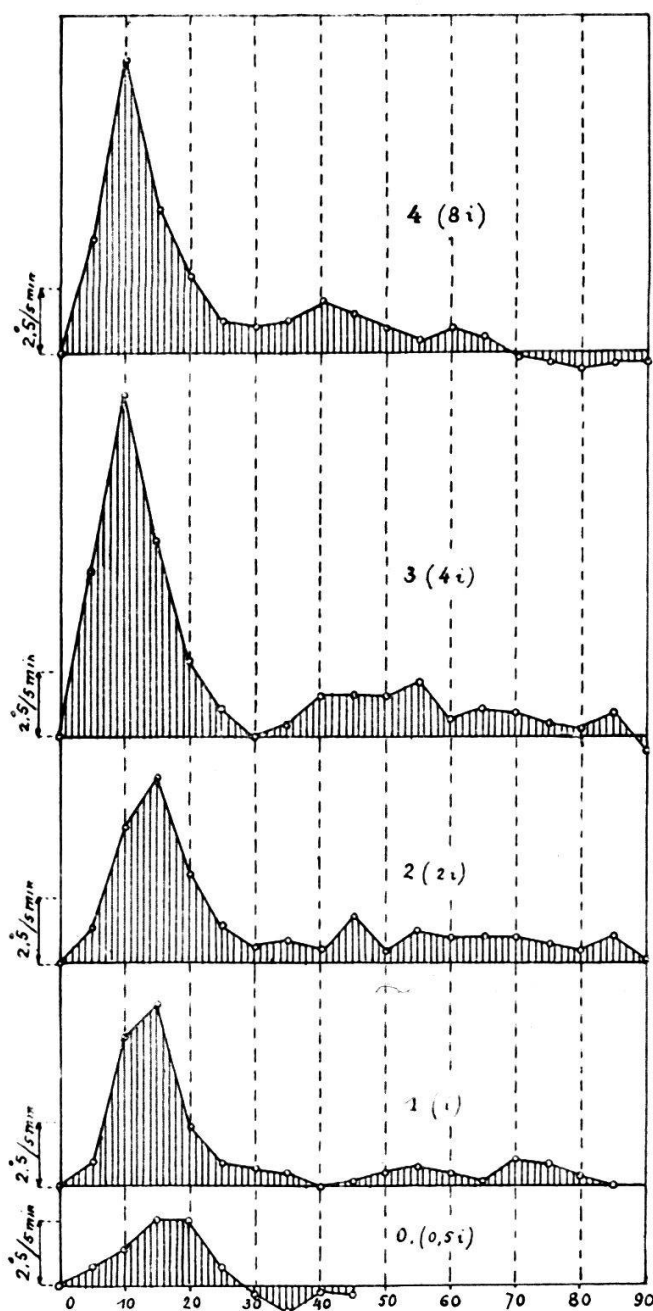


FIG. 23. — Série D. Courbes moyennes de vitesse de réaction. En abscisse, le temps (en minutes); en ordonnée, la vitesse de réaction.

fonction de l'intensité lumineuse, d'autant plus que les moyennes des catégories 1 et 2 sont trop peu distinctes; mais on voit que ces deux valeurs de la vitesse croissent jusqu'à une valeur de l'intensité lumineuse comprise entre $4i$ et $8i$, puis diminuent.

Amplitude de réaction, Ar. — Ar_a , l'amplitude de la réaction au premier minimum de la vitesse, et Ar_m , l'amplitude maximum, varient de la même façon en fonction de l'intensité lumineuse, et à première vue suivant une parabole, dont le sommet correspondrait à une intensité lumineuse d'env. $5i$ (fig. 25).

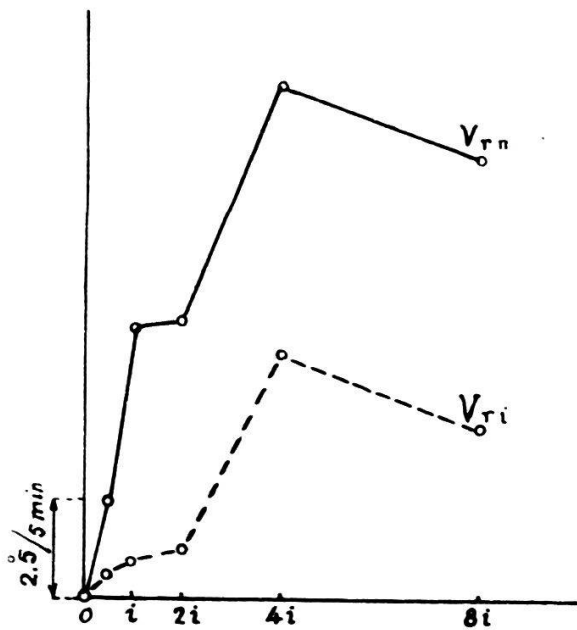


FIG. 24. — Série D. Les deux valeurs définies de la vitesse de réaction, V_{r_m} et V_{r_i} , en fonction de l'éclairement.

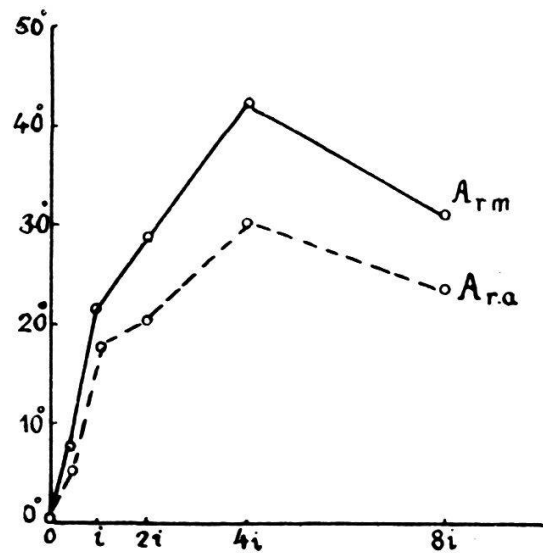


FIG. 25. — Série D. Les deux valeurs définies de l'amplitude de réaction, Ar_a et Ar_m , en fonction de l'éclairement.

Les plus fortes valeurs de V_{r_i} , V_{r_m} , Ar_a et Ar_m sont celles que fournit la catégorie 3 ($4i$). On voit qu'en règle générale chacune d'elles peut également caractériser une réaction donnée. Fait important à noter, non seulement ces variables ont des valeurs plus faibles pour l'intensité $8i$ que pour l'intensité $4i$, mais encore (exception faite de la catégorie 0 qui n'est pas exactement comparable aux autres) le nombre des cas individuels où Ar diminue après avoir atteint son maximum à éclairement constant augmente avec l'intensité lumineuse. L'action prolongée d'un fort éclairement dissymétrique a donc pour effet de renverser le mouvement d'abord positif.

Examinons maintenant la fréquence des mouvements $V \Rightarrow S'$ et les conditions dans lesquelles ils ont été observés. En raison de l'échauffement inévitable, les observations n'ont pas été prolongées au delà de 1 h. 30 min. à 2 h. En règle générale C^1 se stabilise ou augmente faiblement pendant la 2^e heure aux intensités lumineuses moyennes, et diminue aux intensités les plus fortes essayées. A plusieurs reprises, nous avons observé dans ces conditions un mouvement de sens $S' \Rightarrow S$ qui pouvait annuler la réaction positive au cours de la 3^e heure d'éclairage.

Sur 55 observations, dans 19 seulement la position V a été dépassée, encore s'agit-il des réactions non corrigées. Le nombre des cas où $C_{\max.} > 0$ augmente avec l'intensité lumineuse; mais s'il est de 10 dans la catégorie 4, contre 7 dans la catégorie 3, il faut tenir compte, d'une part, de la correction plus forte à effectuer pour la catégorie 4, d'autre part, de ce que C initial moyen était supérieur pour cette catégorie.

Nous arrivons à cette conclusion: à température moyenne ($T < 20^\circ \text{C}$) et pour des feuilles ayant séjourné environ 12 heures à l'obscurité, *l'exposition à un éclairage unilatéral* (normal à la face supérieure de la feuille) *n'est pas une condition suffisante pour faire prendre aux folioles la position S'* . L'intensité de l'éclairage joue un rôle important dans la production des mouvements étudiés. Et les observations que nous venons de résumer conduisent à ce résultat étonnant que l'action de la lumière paraît être limitée par une contre-action, déjà à l'intensité la plus forte essayée ($8i$, soit env. 3000 bgm)².

Les Ar les plus fortes que nous ayons observées (correction faite) sont de 70° , et l'on peut évaluer à 90° le maximum qu'on obtiendrait vraisemblablement pour une intensité $5i$. L'amplitude des réactions ne dépasse donc pas celle qu'on obtient par élévation brusque de la température.

La variabilité des amplitudes de réaction résulte en partie sans doute des différentes conditions d'éclairage, mais comme nous en avons fait plus haut la remarque, elle paraît dépendre aussi, et fortement, des « dispositions » des feuilles qui varient d'un jour à l'autre. Comme le dispositif de ventilation ne per-

¹ Nous rappelons qu'il s'agit du complément de l'angle formé par la direction de la foliole avec le plan de symétrie de la feuille.

² Nous parlons ici d'intensités, puisque les expériences ont été faites à éclairage continu prolongé « Dauerbelichtung »; il s'agit probablement d'effets de la quantité de lumière.

mettait pas de déplacer commodément la caisse des lampes, nous avons fait agir B, ou P, ou B + P, alternativement, à une distance donnée, pendant plusieurs jours consécutifs. L'influence des conditions météorologiques ne s'est donc pas exercée tout à fait au hasard sur les résultats. La moyenne des Ar observées pendant une période donnée, en alternance avec des expériences B) permet de constater — comme nous l'avons fait déjà en ce qui concerne les observations B — que le mauvais temps diminue la capacité de réagir des feuilles. Il y a coïncidence satisfaisante entre des réactions plus faibles que la moyenne et un temps pluvieux et froid, et vice versa. Par exemple, nous trouvons pour les catégories 3 et 4:

4;	du 28 au 31 août;	7 expér.;	Ar (moy., non corrigée)	=	31,6
3;	»	»	»	=	35,6
4;	du 1 ^{er} au 15 sept.	4	»	=	42,4
3;	»	5	»	=	47,5

et les procès-verbaux indiquent un temps pluvieux et froid du 28 au 31 août et un temps beau, chaud ou frais, du 1^{er} au 15 septembre.

Série C.

Jusqu'ici nous avons parlé des mouvements que l'on provoque en exposant la face supérieure des folioles à la lumière. Que se passe-t-il lorsque, toutes choses égales d'ailleurs, c'est la face inférieure qu'on éclaire? Cette question nous intéressait, parce qu'elle devait permettre, pensions-nous, de comparer les deux côtés du renflement moteur au point de vue de l'excitabilité. Nous nous sommes donc proposé de l'aborder en procédant comme dans la série D. Quoique peu nombreuses (18), ces observations faites au début d'octobre 1923 avec du matériel encore convenable, mais que l'avancement de la saison a limitées, fournissent des indications précieuses sur le mécanisme des réactions provoquées par un éclairage dissymétrique.

Les premiers essais montrèrent que dans le temps où une courbure positive aurait dû se dessiner (mouvement $S' \Rightarrow S$), se produisait au contraire une courbure négative faible et qui paraissait correspondre assez exactement à celle que l'échauffement simultané pouvait déterminer. Fallait-il en conclure que le côté inférieur de l'articula-

tion n'est pas sensible à l'action de la lumière? Ce résultat ne provenait-il pas plutôt de l'état du matériel utilisé? Pour en décider, nous avons, après extinction de la lumière, retourné la feuille observée, puis allumé de nouveau. Les folioles ont effectué un mouvement positif qui témoignait de leur état de sensibilité satisfaisant, mais ce mouvement, comparé au mouvement normal (D), était d'allure assez différente. Cette observation répétée nous a conduite à en rassembler un certain nombre.

Nous avons procédé comme suit: La feuille était disposée comme à l'ordinaire, mais la face inférieure du côté de la lumière. Nous l'éclairions et observions le déplacement des folioles et leur température jusqu'au moment où elles s'immobilisaient; nous éteignons alors et laissons à la feuille un temps de repos variable, pendant lequel les folioles effectuaient un mouvement de sens inverse, sans toujours revenir à leur position première. Dans l'intervalle, la feuille était retournée délicatement, sans secousse. Ensuite nous rallumons et poursuivons l'observation pendant 1 h. environ.

Les observations sont réparties en deux catégories très inégales:

Cat. 1, 4 expériences (dont 3 complètes), intensité $2i$ }
 Cat. 2, 14 expériences (dont 12 complètes), intensité $4i$ }lampe P

Le matériel était ici moins choisi, et les Ar sont encore plus variables; mais ici aussi on remarque, et à plus forte raison, la concordance très satisfaisante des réactions individuelles dans le temps. Les courbes moyennes en indiquent donc assez exactement la forme; les Ar d'ailleurs divergent moins au début qu'à la fin des observations. Les résultats numériques sont consignés dans les tableaux XII et XIII de l'appendice et résumés dans la *fig.* 26. Nous avons représenté, pour les deux intensités lumineuses (catégories 1 et 2) le mouvement effectué pendant que la face inférieure était tournée vers la lumière (phase 1), et pendant que la face supérieure l'était (phase 2), et rappelé avec cette seconde partie des courbes de réaction la courbe moyenne D pour la même intensité lumineuse. Enfin, nous avons figuré indépendamment les vitesses correspondantes.

La correction de température (la même que dans D) affecte ici comme ailleurs l'amplitude, et non la forme des réac-

tions. Cette correction ne diminue donc pas la portée des considérations que nous allons développer et qui pourraient s'appliquer presque intégralement aux courbes non corrigées.

Comparons deux à deux les courbes de réaction :

1^o *Phase 1.* — Les courbes C_{11} et C_{21} ont exactement la même forme. Elles représentent toutes deux un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$ (même après soustraction de la réaction thermonastique), donc une réaction négative par rapport à la source de lumière; mais il importe de remarquer que l'amplitude de ce mouvement est plus forte pour C_{11} , provoquée par une intensité moitié plus faible que C_{21} (ceci est encore vrai des courbes non corrigées, quoique la correction à effectuer sur C_2 soit plus forte que sur C_1). Enfin, dans les deux cas, un faible mouvement de sens contraire est esquissé, du 2^e au 5^e intervalle de temps après le début de la réaction; il est plus accentué pour C_{11} que pour C_{21} .

2^o *Phase 1 et D correspondantes.* — La courbe C_{11} , d'abord presque confondue avec sa correspondante D_2 , en diffère par l'inflexion qu'elle présente dès le 2^e intervalle de temps; en outre, après 45 minutes, son amplitude est de 10°, contre 22° pour la courbe normale.

La courbe C_{21} est immédiatement déprimée par rapport à sa correspondante D_3 ; elle en diffère aussi par son inflexion dès le 2^e intervalle de temps et par son amplitude réduite, après 45 minutes, de 34° à 5°.

3^o *Phases 1 et 2.* — Pour C_1 et C_2 on constate que la réaction, plus forte dans la phase 2, a même sens et même forme que dans la phase 1. Quinze minutes après le début de la réaction pour C_{12} , 20 minutes après pour C_{22} , une réaction de sens opposé se dessine; l'inflexion est à la fois plus brusque et plus accentuée dans C_{12} que dans C_{22} .

Rapprochant les indications sous chiffres 3^o et 1^o, nous arrivons à cette conclusion que les réactions observées dans les deux cas sont de même nature. *Ce sont les résultantes de courbures tendant à se faire dans deux directions opposées*, d'où résulte dans les deux cas un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$.

4^o *Phase 2 et D correspondantes.* — Les réactions « anormales » de la phase 2 diffèrent des réactions normales D de la même manière que les réactions de la phase 1. La courbe C_{12} , d'abord plus élevée que sa correspondante D_2 , s'infléchit,

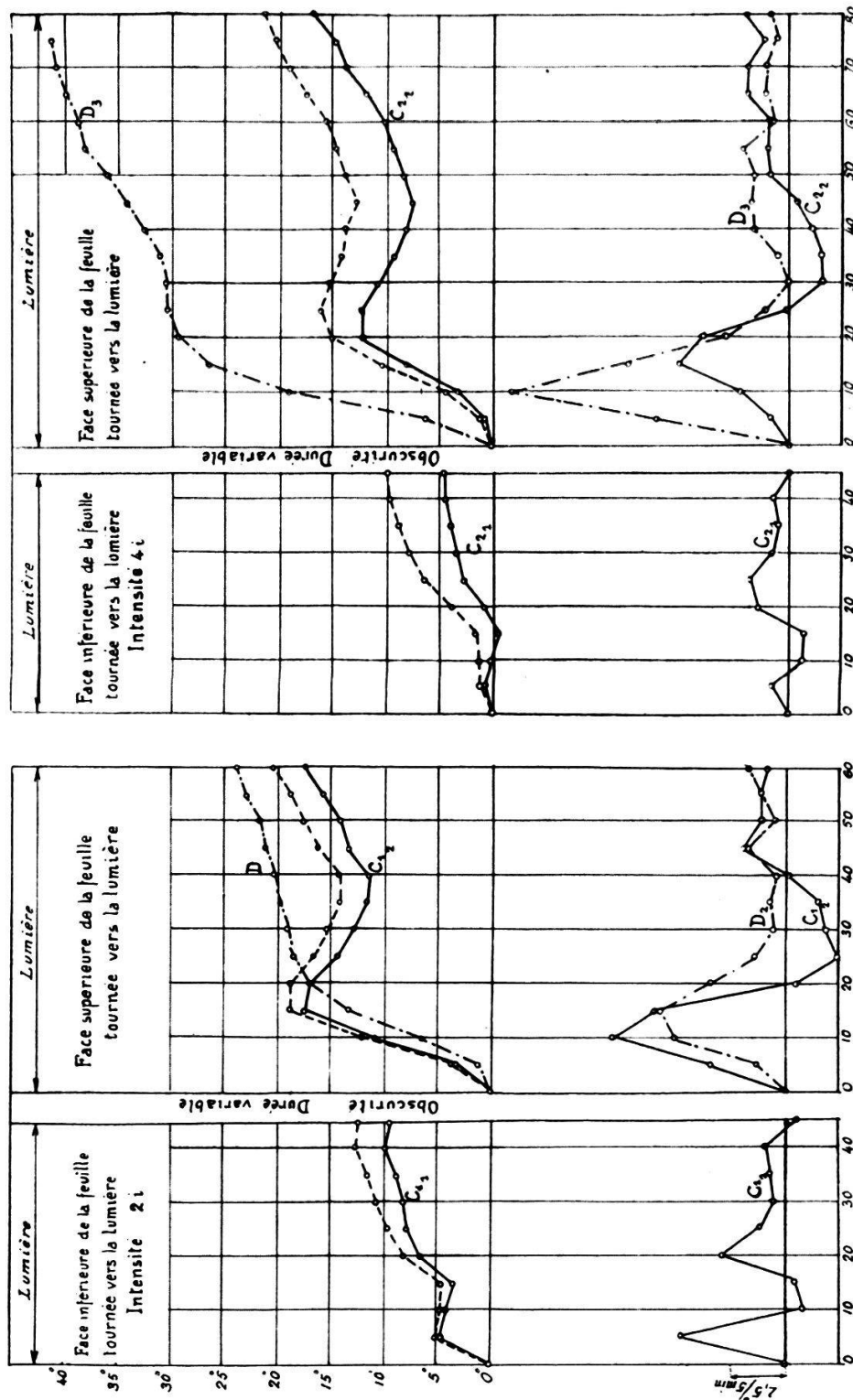


FIG. 26. — Série C. Courbes moyennes de réaction (en haut) et de vitesse de réaction (en bas), en traits pleins; en traits brisés, les courbes non corrigées et les courbes D à comparer. En abscisse, le temps (en minutes); en ordonnée, le déplacement angulaire de la foliole C — Ci (en degrés), et la vitesse de réaction.

de telle sorte qu'une heure après le début de la réaction son amplitude n'atteint que les $\frac{2}{3}$ de la valeur normale. [Il est douteux que C_{12} l'emporte réellement sur D_2 pendant le premier quart d'heure; C_{12} est la moyenne, probablement trop forte, de 3 résultats dont 2 du même jour, et D_2 , moyenne de 15 observations, est cependant trop faible à en juger par la variation de A_r dans la série D (fig. 25).]

Quant à C_{22} , elle est aussitôt fortement déprimée par rapport à la courbe normale D_3 , et son amplitude une heure après le début de la réaction n'atteint que $1/4$ de la valeur normale. Ici aussi, l'intensité lumineuse la plus élevée provoque la réaction de plus faible amplitude.

Si C_{12} diffère de D_2 par sa forme, en revanche la similitude de C_{22} et D_3 est si frappante qu'on n'hésiterait pas à voir en elles deux courbes d'une même famille (toutes deux moyennes de 12 observations). Leurs vitesses ont même période, mais le maximum dans C_{22} est fortement déprimé et retardé de 5 minutes. Quoique moins exacte, la coïncidence des vitesses dans C_{12} et D_2 est encore satisfaisante.

On est dès lors amené à en conclure par analogie que *les réactions normales D sont elles aussi les résultantes de deux courbures antagonistes, aboutissant, aux intensités lumineuses essayées, à un mouvement de direction $S \Rightarrow S'$.*

*
* *
*

Comment interpréter ces résultats?

Nous remarquerons d'abord que les conditions C phase 1 et D ne diffèrent que par le côté de la feuille exposé à la lumière. Les différences signalées entre ces réactions doivent donc être rapportées à ce fait uniquement que, dans un cas, la face supérieure (D), dans l'autre, la face inférieure (C) était tournée vers la lumière. Les conditions C phase 2 et D diffèrent en ce sens que, dans la série D, l'éclairement succédait à un long intervalle d'obscurité (au moins 12 h.), tandis que dans la série C il faisait suite à un court intervalle d'obscurité (env. 45 minutes, variable) précédé par 45 minutes d'exposition de la face inférieure à la lumière. Il y a donc eu, par rapport aux conditions normales D, modification antérieure dissymétrique du renflement moteur.

Nous allons faire une hypothèse: les moitiés de l'articulation motrice réagissent indépendamment l'une de l'autre, chacune tendant à provoquer une courbure dont le sens et l'intensité dépendent directement de l'action de la lumière sur la turgescence des tissus. La courbure observée est la résultante des courbures que chacune des moitiés déterminerait si elle réagis-

sait seule. En un mot, nous supposons que ces courbures obéissent au schéma des tropismes de BLAAUW (9).

L'analyse des mouvements phototropiques de croissance a été poussée très loin, dans ces dernières années, et avec des méthodes de haute précision. Des mouvements phototropiques par variation de turgescence, en revanche, nous ne savons presque rien; le problème de la nyctinastie et de son énigmatique périodicité a accaparé l'attention, au détriment de l'étude des autres types de réactions que la présence d'un renflement moteur rend possibles. Cependant, l'ensemble des recherches concernant l'action directe de la lumière sur les tissus autorise à croire qu'il existe une analogie profonde entre les modifications de la croissance et celles de la turgescence qu'elle provoque. Tout récemment, BRAUNER (17) a exposé dans une communication préliminaire les premiers résultats d'une étude sur la photoréaction de la turgescence et ses rapports avec les courbures phototropiques du renflement moteur chez le *Phaseolus*. Les résultats obtenus, s'ils ne coïncident pas jusque dans le détail avec les prévisions qu'on déduit de la théorie de BLAAUW, sont cependant nettement en sa faveur. L'hypothèse que nous faisons est donc justifiée.

Nous avons conclu de l'examen des courbes C et D qu'elles doivent être les résultantes de réactions antagonistes, dont l'une, bientôt dominée, ne se manifeste que passagèrement. Ces réactions élémentaires ont une importance relative qui varie avec les conditions d'éclairement des deux faces de l'articulation et leur état antérieur. Il est dès lors tout naturel de les identifier avec les réactions antagonistes des deux côtés de l'articulation dont nous avons admis l'existence à titre hypothétique.

Reprenons, ceci dit, la comparaison des courbes C_{11} et C_{21} . Il s'agit de réactions négatives par rapport à la source de lumière, et dont la plus forte est provoquée par l'intensité la plus faible. Dans notre hypothèse, des réactions résultantes négatives peuvent se produire de plusieurs manières: soit que les deux côtés réagissent par une augmentation de turgescence, mais l'inférieur plus énergiquement; soit que l'inférieur réagisse par une augmentation et le supérieur par une diminution de turgescence; soit enfin que tous deux réagissent par une diminution de turgescence, mais le supérieur plus énergiquement.

Comme il est établi par ailleurs que dans les mouvements des articulations provoqués par la lumière la turgescence baisse,

ou tout au plus reste stationnaire, la première supposition est par là même exclue.

On conçoit que, dans la deuxième, une réaction négative puisse se produire, puisque l'effet de la lumière sur le côté inférieur et celui qu'à travers l'organe ténu et translucide elle exerce, quoique plus faiblement, sur le côté supérieur, ont alors même sens. Mais comment s'expliquer la réaction opposée transitoire? Bien plus, l'effet résultant devrait être plus fort pour une intensité d'éclairement plus élevée, au moins jusqu'à une intensité limite qui, d'après la série D, n'est certainement pas dépassée pour le côté supérieur, et que nous n'avons aucune raison de supposer dépassée pour le côté inférieur. C'est le contraire qu'on observe; aussi cette supposition est-elle à son tour exclue.

Qu'en est-il de la troisième? On prévoit que les effets de la lumière sur les côtés opposés de l'articulation motrice entreront en conflit et tendront à courber l'organe en des sens opposés, que l'une ou l'autre des réactions antagonistes l'emportera, suivant l'intensité d'éclairement et suivant que le côté le plus excitable ou celui qui l'est le moins sera exposé à la lumière. La forme des réactions C phase 1 s'explique immédiatement, et le sens des mouvements observés permet de conclure que pour les intensités d'éclairement essayées (2i, 4i) le côté inférieur est moins excitable que le supérieur. Si comme il y a des raisons de le croire, nous sommes en dessous de la limite d'intensité de la lumière où une inversion de son action pourrait intervenir, on comprend que l'amplitude de la réaction négative diminue, pour des intensités d'éclairement croissantes, dans la mesure où croît l'effet de la lumière sur le côté proximal (par rapport à la source); mais cette amplitude ne sera pas nécessairement plus faible, car on doit supposer que l'effet de la lumière transmise au côté distal augmente aussi avec son intensité. La diminution d'amplitude de la réaction négative implique un inégal accroissement des réactions antagonistes avec l'intensité d'éclairement. Appelons R_s et R_i respectivement pour le côté supérieur et le côté inférieur du renflement moteur le rapport de la grandeur de la réaction à l'intensité d'éclairement, c'est-à-dire l'« excitabilité »; E et $\frac{E}{n}$, les éclairements du côté proximal et du côté distal. Si le rapport $\frac{R_s}{R_i}$ était constant, la réaction résultante serait constamment positive, nulle ou négative, suivant que $\frac{R_s}{R_i}$ serait $< n$, ou $= n$,

ou $> n$. Donc, $\frac{R_s}{R_i}$ varie, ce qui est conforme à tout ce qu'on sait d'autre part concernant l'action de la lumière sur les plantes: la réaction croît plus lentement que l'excitation; elle est limitée, et d'autant plus vite qu'elle est plus forte (R plus grand) pour les intensités faibles de l'excitation.

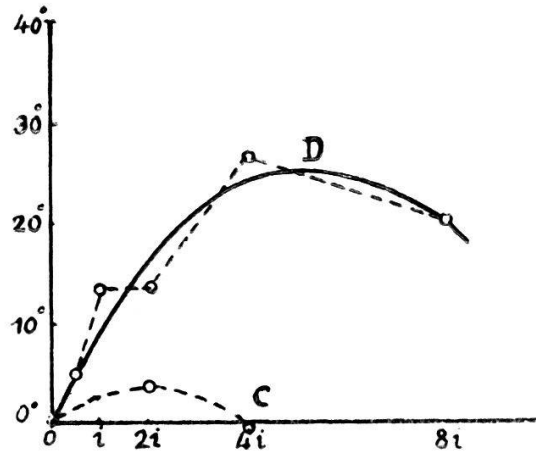


FIG. 27. — Séries D et C: Amplitudes de réaction (A_r , en degrés) $\frac{1}{4}$ h. après le début de l'éclairage en fonction de l'éclairement.

Dans la *fig.* 27, nous avons représenté les amplitudes de réaction (A_r) $\frac{1}{4}$ d'heure après le début de l'éclairage dans les séries D et C. La courbe C, dont deux points seulement sont donnés, a probablement la même forme que la courbe D. Il nous suffit d'ailleurs de savoir que pour une intensité d'éclairement $< 4i$ la courbure négative atteint son maximum, et que $4i$ détermine un état proche de l'indifférence, c'est-à-dire qu'alors $\frac{R_s}{R_i}$ est presque égal à n .

Nous nous représentons les choses comme suit:

Dans les conditions C, les intensités d'éclairement (E) faibles produisent d'abord des courbures négatives; $\frac{R_s \cdot E}{n}$ s. est $> R_i \cdot E$ jusqu'à une valeur de E voisine de $4i$. Puisque la courbure négative atteint pour une intensité E_x un maximum ($0 < E_x < 4i$), on doit supposer que $\frac{R_s \cdot E}{n}$ croît jusqu'à cette limite plus vite que $R_i \cdot E$ (R_i est peut-être nulle aux intensités très faibles): l'amplitude du mouvement négatif augmente avec E . A partir d' E_x , $R_i \cdot E$ croît plus rapidement que $\frac{R_s \cdot E}{n}$ jusqu'au moment où ces facteurs sont égaux: l'amplitude du mouvement

négalif diminue avec E (région observée). Puis survient l'état d'indifférence, au delà duquel on peut prévoir un champ étendu de réactions positives, pour les valeurs de E telles que $R_i \cdot E > \frac{R_s \cdot E}{n}$ (nous rappelons ici les fortes courbures positives observées au soleil; cf. chapitre II).

L'incertitude du tracé de la courbe C et l'ignorance où nous sommes du rapport $\frac{1}{n}$ nous réduisent à des suppositions quant à la valeur du rapport $\frac{R_s}{R_i}$. Au moins peut-on dire que dans la région explorée $R_i < R_s$; mais on voit que la différence entre ces deux facteurs n'est pas si grande qu'on ne puisse trouver des intensités pour lesquelles on obtienne en éclairant la face inférieure une courbure positive.

Une remarque encore est nécessaire. Ce que nous disons des réactions C est relatif à la durée des observations¹. Nous ne pouvons en aucune manière affirmer que le mouvement négatif ne soit pas remplacé par un mouvement positif après une action suffisamment prolongée de la lumière, ni que les réactions positives prévues dans le même temps ne soient pas précédées encore d'une réaction négative transitoire. C'est même ce que paraissent montrer les observations analogues faites en plein air (cf. chapitre II; il est vrai qu'une réaction thermonastique intervient alors). D'ailleurs, il y a tout lieu de croire que dans les phénomènes de turgescence, comme dans ceux de croissance, l'excitabilité est une fonction très compliquée de l'intensité et de la durée de l'éclairement (cf. 2, 9, 58).

Appliquons aux courbes D les mêmes considérations. Nous sommes dans le cas où le côté le plus excitable (aux faibles intensités d'éclairement au moins) l'emporte, et à plus forte raison puisqu'il est mieux éclairé, sur son antagoniste. Pour toutes les intensités utilisées $R_s \cdot E > \frac{R_i \cdot E}{n}$. Cependant (cf. *fig. 25*), pour $E = 8i$, la réaction, toujours positive, est plus faible que pour $E = 4i$. Il semble donc qu'on puisse prévoir, même dans ce cas, des réactions négatives aux intensités élevées.

Les conditions dans lesquelles le côté supérieur plus excitable est placé sont telles que l'accroissement de R_s avec E doit être

¹ Nous avons parlé des réactions mesurées $\frac{1}{4}$ h. après le début de l'éclairement.

bientôt plus faible que celui de R_i , que même R_s peut décroître déjà tandis que R_i croît encore. La réaction du côté inférieur doit donc pouvoir se manifester mieux aux intensités les plus fortes essayées, c'est-à-dire aussi qu'elle doit atteindre plus vite son maximum. Si maintenant nous nous reportons à la *fig.* 23, nous constatons que le premier minimum de la vitesse est atteint plus rapidement pour des intensités lumineuses croissantes. L'existence de ce minimum, autrement dit le passage brusque de la phase *a* à la phase *b* de la réaction (si net dans beaucoup de cas individuels qu'on pouvait en déterminer le moment par avance au cours des observations) nous paraît être une manifestation de l'activité antagoniste du côté proximal. Les courbes moyennes de vitesse dont nous parlons présentent des irrégularités assez fortes pour que notre interprétation semble forcée. Mais l'anomalie des courbes C phase 2 fournit en sa faveur un nouvel argument. La dépression qui les distingue des courbes D coïncide avec le passage brusque de la phase *a* à la phase *b* de la réaction, qui se traduit par un court palier dans les courbes D_3 et D_4 . Cette anomalie est un fait certain : les 3 courbes $C_{1,2}$ présentent une inflexion ; 2 courbes $C_{2,2}$ ne présentent qu'un palier, mais les 12 autres une inflexion très apparente.

L'allure différente des courbes D et C phase 2 doit être rapportée, nous l'avons vu, au fait qu'un éclaircissement antérieur dissymétrique, à l'avantage du côté inférieur, a précédé la réaction C_2 . Elle peut résulter soit d'une augmentation de l'excitabilité du côté inférieur, soit d'une diminution de l'excitabilité du côté supérieur, soit de ces deux causes réunies. L'ignorance à peu près complète où nous sommes de la photo-réaction de la turgescence nous réduit à de pures suppositions quant à la manière dont le premier éclaircissement modifie les propriétés du renflement moteur. Tout d'abord, il faut bien admettre que l'intervalle d'obscurité (15-55 minutes ; il n'y a pas de liaison entre sa durée et la grandeur de l'inflexion de la courbe de réaction) qui sépare les deux phases de la réaction (C n'était pas suffisant pour en annuler l'effet. Faut-il penser — toujours par analogie avec les réactions phototropiques par croissance (cf. ARISZ, 2, p. 210) — que la quantité d'énergie absorbée préalablement par le côté distal (par rapport au second éclaircissement), et qui n'a pas été dépensée en courbure, se somme avec la quantité d'énergie apportée par le second

éclairage, de telle sorte que la réaction du côté distal surmonte d'une manière plus durable et plus marquée la réaction du côté proximal? Un même effet se produit-il du côté proximal et facilite-t-il, en raison de son excitabilité plus rapidement diminuée, puisqu'elle est à l'origine plus élevée, l'apparition d'une courbure négative? On comprendrait alors que C_2 soit non seulement plus fortement déprimée par rapport à D_3 que C_1 , par rapport à D_2 , mais soit encore d'amplitude plus faible que C_1 , dans l'intervalle d'observation. Ou bien encore la capacité de réagir du côté proximal serait-elle simplement diminuée du fait qu'il a réagi plus activement dans la première phase de la réaction? Nous pouvons affirmer seulement que tout se passe comme si le premier éclaircissement avait diminué la dissymétrie physiologique de l'articulation, ainsi qu'il ressort de la ressemblance des réactions anormales C phase 2 et des réactions C phase 1, obtenues dans des conditions telles que la dissymétrie de l'éclaircissement intervient en opposition avec la dissymétrie de l'organe, et par conséquent en diminue l'effet.

*

* *

Les courbures par variation que provoque un éclaircissement unilatéral n'ont été jusqu'ici l'objet que d'observations qualitatives. On s'est préoccupé surtout de la direction des mouvements observés et de la position d'équilibre des feuilles placées dans ces conditions, mais on n'a pas étudié la réaction transitoire, ni cherché si la forme en était la même suivant qu'on exposait à la lumière la face supérieure ou la face inférieure de l'organe. Aussi ne trouvons-nous, dans l'ensemble de la bibliographie, que quelques expériences de BOSE (12, 14) qui soient comparables aux nôtres, et encore ne le sont-elles pas dans le détail.

Dans *Plant Response* (12, p. 629), un graphique représente le mouvement d'une foliole de *Robinia* dont la face supérieure est exposée au soleil; l'allure de la réaction est comparable à celle des réactions D observées. Mais on obtiendrait, d'après BOSE, un mouvement identique dans la direction opposée, lorsqu'on dirige la lumière sur la face inférieure. BOSE, contrairement à nos propres observations (cf. chap. II), n'a donc pas observé de réaction négative précédant la réaction positive. Aussi, dans sa théorie du parahéliotropisme, place-t-il le *Robinia* parmi les espèces à faible conductibilité transversale.

D'où provient ce désaccord entre nos observations? Il n'est pas possible d'en rechercher l'origine, vu le caractère sommaire des indications que l'auteur donne au sujet de cette expérience. En revanche, d'après BOSE, le mouvement négatif observé lorsqu'on éclaire fortement par dessous la foliole du *Mimosa pudica*¹ (type 1), ou par-dessus celle de l'*Averrhoa carambola* (type 2), serait précédé, comme une technique délicate le met en évidence, par un faible mouvement positif, très tôt dominé par la réaction antagoniste du côté le plus excitable (ici le distal) auquel est conduite l'excitation (14, II pp. 382 sq.). Si, comme nous, et pour la même raison, BOSE admet que l'exposition à un éclairage unilatéral détermine la même réaction dans les deux moitiés de l'articulation (une contraction, une baisse de turgescence), et que les deux réactions peuvent être décelées au cours du mouvement résultant, son point de vue diffère cependant du nôtre en ce sens qu'il s'agirait du renversement d'un mouvement tout d'abord positif², tandis que nous voyons dans les réactions décrites du *Robinia* le conflit de réactions inégales, simultanées, à la différence près des temps de réaction, et dont la résultante est immédiatement négative.

Une première manifestation de l'activité du côté proximal aurait-elle échappé à notre méthode d'observation, grossière comparée à celle de BOSE? C'est possible; mais quoi qu'il en soit, l'hypothèse d'une conduction de l'excitation à travers l'organe n'est pas nécessaire pour expliquer l'intervention du côté distal. Si l'on admet que les mouvements observés résultent de l'action directe de la lumière sur les cellules, on doit tout d'abord songer à l'effet immédiat, sur le côté distal, de la lumière qui lui parvient, et l'on conçoit très bien que le côté distal plus excitable puisse l'emporter, quoique moins éclairé, dès le début de la réaction visible.

Nous devons borner à ces quelques remarques le rapprochement entre nos observations et celles de BOSE, car il s'agit de plantes différentes, d'intensités lumineuses faibles (lampe de 100 bg.), comparées à celles que nous avons utilisées, enfin de réactions dont la durée n'est pas indiquée.

¹ D'après PFEFFER (72, p. 63), et HANSRIG (41, p. 121), toutes les Légumineuses réagissent positivement dans ces conditions au soleil. Peut-être la différence des observations tient-elle à la diversité des sources de lumière utilisées.

² L'auteur explique également le renversement des courbures phototropiques de croissance par la conduction de l'excitation du côté proximal au côté distal.