

COMMENT LES PLANTES GÉOPHYTES A RHIZOMES
APPRÉCIENT LA PROFONDEUR OU SE TROUVENT
PLACÉS LEURS RHIZOMES

PAR

C. RAUNKIÆR

Depuis une quinzaine d'années que nous nous appliquons particulièrement à l'étude morphologique et biologique des organes souterrains chez les plantes herbacées du Danemark, nous avons tâché de résoudre quelques-uns des problèmes qui s'y rattachent, et nous avons eu recours pour cela soit aux observations faites dans la nature soit à des expériences. Parmi les résultats obtenus avant 1898, ceux qui concernaient les Monocotylédonées ont été consignés en majeure partie dans un travail publié par nous sous le titre „d'Histoire naturelle des Phanérogames danois. I. Monocotylédonées. 1895—99“¹. On y trouvera notés, entre autres choses, les résultats d'une série d'expériences destinées à nous apprendre quelles sont les influences qui déterminent la direction de croissance des rhizomes et leur distance de la surface du sol. Mais les remarques isolées qui se trouvent disséminées sur quelque 800 pages risquent fort de ne pas attirer l'attention, surtout n'étant pas rédigées dans une des grandes langues européennes. En

¹ C. Raunkiær, De danske Blomsterplanters Naturhistorie. I. Enkimbladede. Med 1089 Figurer i 293 Figurgrupper. Kjøbenhavn 1895—99. LXIX + 724 pag.

outre, les expériences y étaient souvent décrites d'une manière très sommaire. Nous tâcherons de remédier à ce défaut par un mémoire actuellement en voie d'élaboration; les lignes qui suivent contiennent la description détaillée d'une seule des espèces observées, celle du *Polygonatum multiflorum*.

Si nous nous sommes décidé à donner dès aujourd'hui la description d'une série isolée des expériences en question, la raison en est que M. J. MASSART a publié, en 1903, un ouvrage¹ où se trouvent mentionnées quelques expériences faites par lui sur les espèces *Crocus*, *Tulipa*, et *Ornithogalum*. La communication qui nous intéresse ici étant très courte nous nous permettrons de la reproduire textuellement. M. Massart écrit ceci (l. c., p. 139—140): „Les *Crocus* mis à la surface du sol et cultivés à la lumière présentent les racines charnues, contractiles, attirant la plante vers le bas² (voir la photographie à la fig. 2 du travail suivant³); elles font défaut aux individus placés également à la surface, mais maintenus à l'obscurité; ceux-ci se comportent donc de la même façon que s'ils étaient à une profondeur suffisante.

De même les Tulipes mises trop haut, enfoncent leur nouveau bulbe dans la terre (voir la photographie à la fig. 1 du travail

¹ Massart, J., *Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain*. Bulletin du Jardin botanique de l'État à Bruxelles. Vol. I. 1903.

² Nous avons déjà eu l'occasion de signaler ce fait que les tubercules situés à fleur de terre sont particulièrement sujets à produire de ces racines charnues (voir l. c., p. 245); en même temps nous faisons remarquer que ceux qui se trouvent au bon niveau ne sont pas toujours dépourvus de cette espèce de racines; c'est ainsi que sur 332 tubercules de *Crocus vernus* situés à la hauteur normale il y avait 8 p. 100 qui présentaient de telles racines tandis que sur 210 tubercules placés à fleur de terre ou même à la surface du sol, environ 70 p. 100 en étaient pourvus.

³ Massart, J., *Comment les plantes vivaces sortent de terre au printemps*. Bull. du Jardin botanique de l'État à Bruxelles. Vol. I, 1903. — L'auteur ne semble pas connaître le mémoire qu'a publié M. ARESCHOUG sous le titre de „*Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen*“ (Acta Reg. Soc. Phys. Lund. T. VI, 1896). Cet ouvrage, qui est accompagné d'un grand nombre de figures, traite longuement le même sujet qui a été discuté par M. Massart dans le mémoire cité ci-dessus.

suivant¹⁾ quand on les cultive à la lumière, mais elles forment le nouveau bulbe à côté de l'ancien si elles sont à l'obscurité.

Chez *Ornithogalum*, les racines des plantes superficielles se contractent fortement quand le bulbe est éclairé, et ne présentent pas la moindre trace de contraction à l'obscurité. Lorsque le bulbe est placé à la profondeur normale (2 à 3 centimètres), les caïeux (nouveaux bulbes) sont à côté de l'ancien, chez la plante à la lumière. Chez celle qui est cultivée dans la caisse noire, les caïeux sont pédicellés et poussés vers le haut par un entrenœud de 5 à 6 millimètres. Ceci montre encore une fois que la plante est complètement désorientée dans l'obscurité; on dirait qu'elle se croit à une profondeur trop grande, alors qu'en réalité elle est au bon niveau“.

„Ces divers exemples font voir que c'est le contraste entre l'obscurité et la lumière et non la différence de pression ou d'humidité, qui indique aux plantes en voie de croissance à quel moment elles sont encore dans le sol et à quel autre moment elles arrivent dans l'air. Mais comment la photos-thésie (sensibilité à la lumière) des feuilles retentit-elle sur les portions enfouies sous terre; comment l'excitation se transmet-elle à travers les tissus, et sous quelle forme arrive-t-elle aux organes souterrains pour y mettre en branle les tropismes, les phénomènes de croissance, les contractions, qui ont pour résultat de régler le niveau; comment la plante mesure-t-elle la distance qui sépare sa souche de la lumière? ... Il appartient à de nouvelles expériences d'élucider ces points“.

Déjà en 1899 nous avons répondu à cette question en ce qui concerne *Polygonatum multiflorum* (l. c., page 431). Nous avons tiré de nos recherches la conclusion que ce végétal mesure la profondeur où se trouve son rhizome, par la distance qui le sépare de la lumière ou plutôt par l'espace que traverse la tige verticale avant d'arriver dans la lumière.

En traitant de *Polygonatum multiflorum* (l. c., page 216)

¹ Massart, J., *Comment les plantes vivaces sortent de terre au printemps.*

nous avons parlé d'abord d'une expérience d'où il résultait que cette espèce est capable de se maintenir à une profondeur qui lui est normale, en changeant la direction de croissance de son rhizome: Quand celui-ci a été placé à une profondeur de 5 cm, le bourgeon de remplacement se dirige vers le bas, placé à 15 cm il suit une ligne à peu près horizontale, tandis qu'à 30 cm il croît obliquement vers le haut. Et nous ajoutons: „De nouvelles expériences montreront quels sont les facteurs qui déterminent les montées et les descentes du

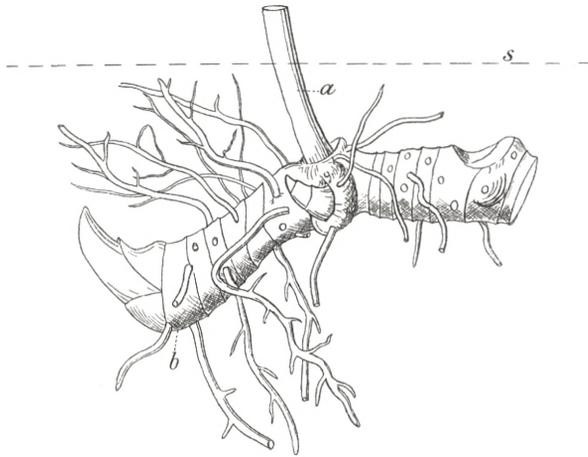


Fig. 1. *Polygonatum multiflorum*. Rhizome planté à 2 cm de la surface du sol; le bourgeon de remplacement (*b*) se dirigeait obliquement vers le bas. *a*, pousse aérienne; *s*, surface du sol. Échelle de $\frac{2}{3}$. (Cette figure, ainsi que les suivantes, a été dessinée par M^{me} INGEBORG RAUNKLER).

rhizome; elles nous apprendront si nous avons affaire ici à des effets de géotropisme, d'aérotropisme, ou d'hydrotropisme, ou bien si c'est la lumière dont l'action se fait sentir différemment selon qu'elle est plus ou moins éloignée“. Citons encore, à la page 431, un courte remarque provoquée par la constatation de phénomènes analogues chez *Heleocharis palustris*: „Nous avons rapporté, à la page 216, une expérience montrant que chez le *Polygonatum multiflorum* la direction de

croissance du rhizome change avec la distance où il se trouve de la surface du sol, de sorte que placé à une faible profondeur il se dirige plus ou moins obliquement vers le bas, tandis qu'à partir d'une certaine profondeur plus considérable il se courbe en haut; à un niveau intermédiaire la direction fut trouvée horizontale. Depuis, nous avons achevé une autre expérience qui fait voir que chez l'espèce en question la direction de croissance du rhizome dépend essentiellement

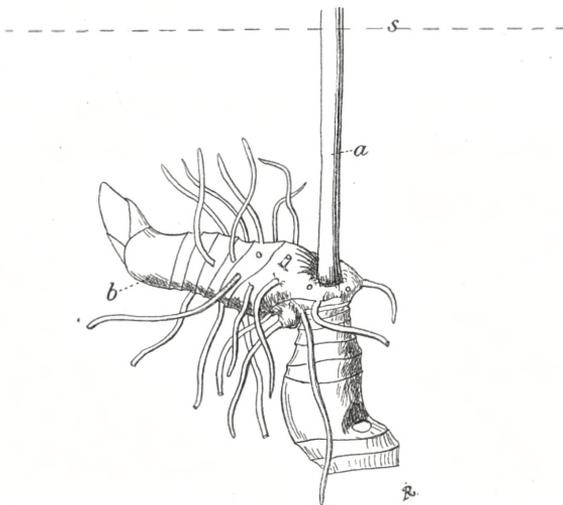


Fig. 2. *Polygonatum multiflorum*. Le rhizome avait été mis verticalement; le bourgeon de remplacement (b), qui se trouvait à son extrémité supérieure, était à 5 cm de la surface du sol, il prenait en se développant une direction à peu près horizontale, a pousse aérienne; s, surface du sol. Échelle de $\frac{2}{3}$.

de la lumière, c'est-à-dire de la distance entre le rhizome et le point où la tige verticale arrive dans la lumière“.

A cette communication, où nous croyons d'ailleurs avoir exposé d'une manière suffisamment claire notre conception du phénomène qui nous intéresse, nous allons ajouter une description détaillée des expériences effectuées avec *Polygonatum multiflorum*.

Expériences faites sur *Polygonatum multiflorum*.

Au début de cette série d'expériences nous avons planté verticalement quelques rhizomes et nous avons eu soin que leur région de croissance, dirigée en haut, se trouvât à une distance de 5 cm de la surface du sol. Il ressort de la fig. 2 que dans ces conditions le bourgeon de remplacement ne poussait pas dans le prolongement du rhizome-mère, comme c'est ordinairement le cas; il formait au contraire avec celui-ci un angle d'environ 90°. Nous en avons conclu que la direction horizontale généralement adoptée par les bourgeons de remplacement n'est pas fortuite; elle sera reprise par les plantes qu'on en aura fait dévier. Tel est du moins le cas lorsque le rhizome se trouve à cette distance de la surface.

Pour vérifier si le rhizome était peut-être affecté de dorsiventralité, en d'autres termes: s'il y avait quelque différence essentielle entre ses faces supérieure et inférieure, et s'il fallait attribuer à cette différence sa croissance horizontale, nous avons placé quelques rhizomes sens dessus dessous, la face supérieure tournée en bas. Parmi ces rhizomes, qui avaient été mis à 5 cm de profondeur, quelques-uns ont été laissés absolument tranquilles. Leur pousse aérienne décrivait une courbe en traversant la couche de terre superposée; elle se développait d'ailleurs d'une manière tout à fait normale (fig. 3, A). D'autres individus ont eu leur pousse aérienne conduite à travers un tuyau pratiqué dans le fond de la boîte de culture (fig. 3, B), arrivées dans l'air, ces pousses se dressaient et présentaient la courbe si caractéristique de cette espèce. Dans les deux cas le bourgeon de remplacement suivait une ligne à peu près horizontale ou légèrement courbée vers le bas; l'ancienne face inférieure restait tournée en haut sans laisser voir aucune torsion. Le rhizome est donc exempt de dorsiventralité.

Supposons que la direction de croissance du rhizome fût

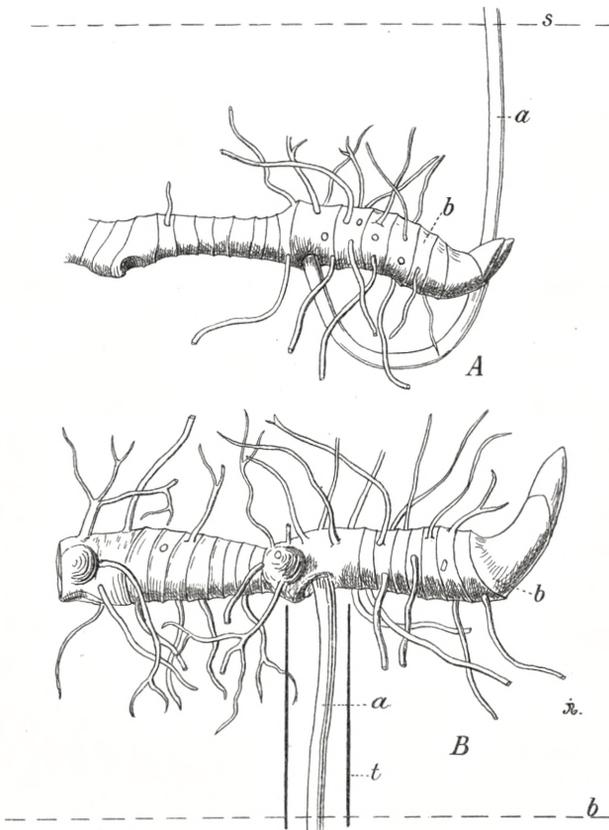


Fig. 3. *Polygonatum multiflorum*. A, rhizome mis horizontalement, à une profondeur de 5 cm, la surface supérieure tournée en bas; le bourgeon de remplacement (*b*) se dirigeait quelque peu vers le bas, la surface inférieure se développant en surface supérieure et, réciproquement, celle qui avait été ébauchée comme supérieure prenant l'aspect d'une surface inférieure. *a*, pousse aérienne; *s*, surface du sol. — B, rhizome planté horizontalement, la surface supérieure en bas, à 5 cm du fond de la boîte de culture, *b*, (ligne discontinue). Arrivée au fond de la boîte, la pousse aérienne fut conduite par un tuyau qu'on y avait pratiqué; le bourgeon de remplacement se comportait comme celui de la fig. A.

Échelle: $\frac{2}{3}$.

constamment horizontale, l'espèce y trouverait son compte dans un grand nombre de cas, à savoir toutes les fois que la surface du sol serait horizontale; dans d'autres cas la destruction de la plante en résulterait inévitablement lorsque le rhizome arriverait dans un terrain à surface sensiblement plus ou moins élevée que celui d'où il était sorti.

Afin de savoir si la plante choisit elle-même le niveau de son rhizome en changeant sa direction de croissance, nous avons planté, en 1894¹, 6 rhizomes également vigoureux à des profondeurs différentes: 2 à 5 cm, 2 à 15 cm, 2 à 30 cm de la surface du sol, et nous avons eu soin de leur donner à tous une direction horizontale. Les boîtes de culture étaient remplies de terreau qu'on avait passé au sas pour éviter les obstacles fortuits qui pourraient fausser la direction du rhizome en voie de croissance. Les individus en expérience ayant été déterrés en automne, il fut constaté que chez ceux qui avaient été plantés à 15 cm de profondeur la partie jeune du rhizome, qui s'était développée pendant l'été, avait suivi une ligne horizontale, tandis que la même partie était dirigée obliquement en bas chez ceux de 5 cm de profondeur, et obliquement en haut chez ceux de 30 cm (voir plus haut). *Polygonatum multiflorum* peut donc donner au bourgeon hivernant une direction descendante dans les cas où le rhizome est devenu trop superficiel, et le faire monter s'il se trouve trop enfoncé dans la terre. — C'est à ce même résultat qu'ont abouti les recherches de M. Rimbach².

Quelles sont maintenant les influences extérieures qui déterminent le rhizome en voie de croissance à changer de direction toutes les fois qu'il se trouve à un niveau qui ne lui est pas normal? Sans doute nous avons ici affaire à des circonstances qui changent régulièrement avec la profondeur;

¹ Raunkjær, C., l. c., p. 216.

² Rimbach, A., Das Tiefenwachstum der Rhizome. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. Herausgeb. v. M. Fünfstück. T. III. 1899.

on pourrait croire par exemple à des influences exercées 1° par la constitution de l'air terrestre, sa richesse en oxygène, etc., 2° par la quantité d'eau contenue dans le sol, 3° par la température, 4° par l'action directe de la lumière agissant à travers la couche de terre intermédiaire, 5° par la résistance qu'oppose cette couche à la pousse aérienne qui doit la percer pour arriver dans l'air.

Afin d'arriver à connaître l'influence exercée par l'air terrestre sur le géotropisme du rhizome et les changements qui pouvaient en résulter dans la direction de croissance aux différentes profondeurs, nous avons planté quelques rhizomes à 5 cm, d'autres à 30 cm de la surface du sol. Au-dessous des derniers fut disposée une couche de brindilles et de galets qui communiquait, avant et derrière les rhizomes plantés, avec un tuyau assez large aboutissant dans l'air à la surface du sol. Nous supposons que grâce à ce système d'aération, l'air contenu dans la couche immédiatement voisine des rhizomes se maintenait au moins aussi riche en oxygène que l'est, dans des conditions normales, l'air terrestre à 10 cm de la surface du sol. A cette profondeur le bourgeon de remplacement prend ordinairement une direction horizontale, mais dans le cas qui nous occupe il se dirigeait obliquement vers le haut. Nous en concluons que ce n'est pas la composition de l'air terrestre qui détermine la direction de croissance du rhizome, ou du moins que ce n'est pas là le seul agent dont il faille tenir compte. Reconnaissons cependant que l'angle compris entre l'axe du bourgeon et l'horizontale était moins considérable dans les cas considérés que dans d'autres où les rhizomes avaient été mis à la même profondeur de 30 cm mais sans couche aëri-fère. Nous laissons en suspens la question de savoir si ce fait était dû à quelque influence exercée par la constitution de l'air terrestre sur le géotropisme des rhizomes ou bien si les différences de direction devaient s'expliquer par des tendances particulières aux rhizomes observés.

L'existence de propriétés spéciales à un seul individu ou à toute une lignée, est un phénomène que nous avons eu maintes fois l'occasion de constater au cours de nos expériences sur cette espèce et sur d'autres encore.

Pour savoir si la direction du rhizome dépendait de la quantité d'eau contenue dans le sol, nous avons mis quelques rhizomes, à une profondeur de 5 cm, dans deux pots de fleurs dont l'un fut maintenu dans un état assez sec, tandis que l'autre était placé dans de l'eau de manière à avoir constamment le fond inondé; la terre y restait donc humide et elle l'était de plus en plus à mesure qu'elle se trouvait plus rapprochée du fond. Dans les deux pots les bourgeons de remplacement se courbèrent vers le bas suivant la même direction oblique. Donc le degré d'humidité du sol n'influa pas sur la direction de croissance, sans quoi les rhizomes du pot humide se seraient courbés vers le haut. Comme l'aération a certainement différé d'un pot à l'autre, cette dernière expérience vient confirmer la conclusion que nous avons tirée de la précédente, à savoir que l'air terrestre n'a pas une influence prédominante sur le phénomène qui nous intéresse.

Quant à l'action exercée par les différences de température qui existent entre les différents niveaux du sol, nous inclinons à croire qu'elle est négligeable, vu les oscillations de température très remarquables qui se produisent partout à chaque profondeur particulière, sans qu'il en résulte pour le rhizome en voie de croissance des changements correspondants dans la direction une fois adoptée.

L'influence directe de la lumière agissant sur le rhizome à travers une couche de terre de plusieurs centimètres était peu probable à première vue. Elle devrait avoir pour effet de décider le rhizome trop haut placé, et par conséquent trop exposé à l'action lumineuse, à se diriger vers le bas, tandis que le rhizome trop enfoncé dans la terre et peu ou point influencé serait déterminé, par défaut de lumière, à se rappro-

cher de la surface du sol. Pour voir ce qui en était, quelques rhizomes furent plantés à 5 cm de profondeur (à ce niveau le bourgeon de remplacement se dirige ordinairement plus ou moins vers le bas), et afin d'exclure la possibilité d'une influence des radiations lumineuses à travers le sol, la couche de terre superposée fut couverte d'une plaque de zinc percée de petits trous par lesquels les pousses aériennes devaient être dirigées lorsqu'elles arrivaient à fleur de terre. Si la lumière solaire était normalement capable d'influencer le rhizome à travers la couche de terre intermédiaire et de déterminer ainsi la direction de croissance, on devait s'attendre à voir le bourgeon se diriger vers le haut maintenant que la lumière était empêchée d'agir, grâce à la plaque de zinc interposée. Or cette expérience donna pour résultat que le bourgeon se dirigeait un peu vers le bas comme c'est le cas pour les rhizomes plantés à 5 cm de profondeur et dans des conditions normales.

Pour ce qui est de la résistance opposée par la couche de terre à la pousse aérienne, il semble résulter d'observations faites dans la nature que ce n'est pas là non plus que nous devons nous attendre à trouver la solution du problème. En effet, si cette résistance était l'agent que nous nous proposons de découvrir, les rhizomes seraient en règle générale situés plus haut dans un sol ferme que dans un terrain sans cohésion, où la difficulté à vaincre est beaucoup moins grande. Cependant il nous a été impossible de constater — toutes choses égales d'ailleurs — des faits qui puissent s'interpréter dans ce sens.

De toutes les observations rapportées ci-dessus nous avons tiré cette conclusion que la plante est avertie de la profondeur où se trouve son rhizome par des influences qui ne lui viennent pas du sol environnant, par des influences qui ne changent pas avec la profondeur mais qui doivent siéger en dehors du sol et ne commencer à agir sur la plante qu'au

moment où la pousse verticale atteint la surface du sol. Dès lors, les radiations lumineuses sont pour ainsi dire le seul agent qui puisse entrer en considération.

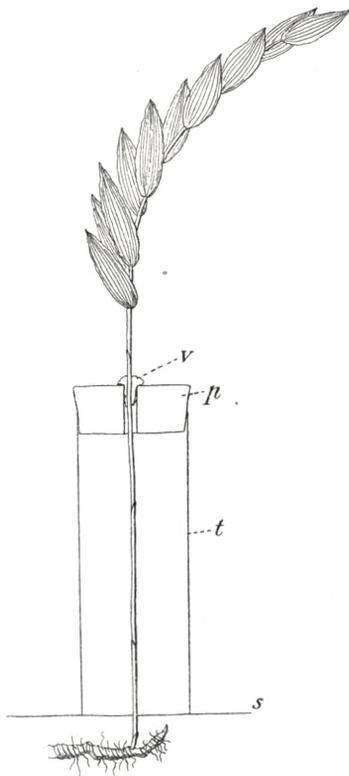


Fig. 4. Expérience sur *Polygonatum multiflorum* (dessin schématique); s, surface du sol; t cylindre, haut de 25 cm; p, bouchon; v, ouate. Voir le texte. Échelle: $\frac{2}{3}$.

Nous avons donc été amené à supposer que la plante mesurait d'après l'intensité de quelque fonction la distance entre le rhizome et le point où la pousse aérienne arrive à la lumière. S'il en était ainsi, il devait être possible de tromper la plante en remplaçant une couche de terre (superposée au rhizome) par une couche d'air non éclairé, de la même épaisseur, et faire adopter à un rhizome relativement superficiel une direction ascendante, en ayant soin que la pousse aérienne ne fût pas exposée à la lumière immédiatement après sa sortie de terre mais forcée de passer d'abord par un espace noir rempli d'air au lieu de terre.

Pour savoir ce qui en était, nous avons planté, en novembre 1896, un certain nombre de rhizomes, lesquels

furent disposés horizontalement à des profondeurs différentes, qui à 5, qui à 15, qui à 30 centimètres de la surface du sol, mais dans des conditions autant que possible égales sous tous les autres rapports. Au-dessus de quelques-uns des rhizomes placés à 5 cm de profondeur, furent posés des cylindres

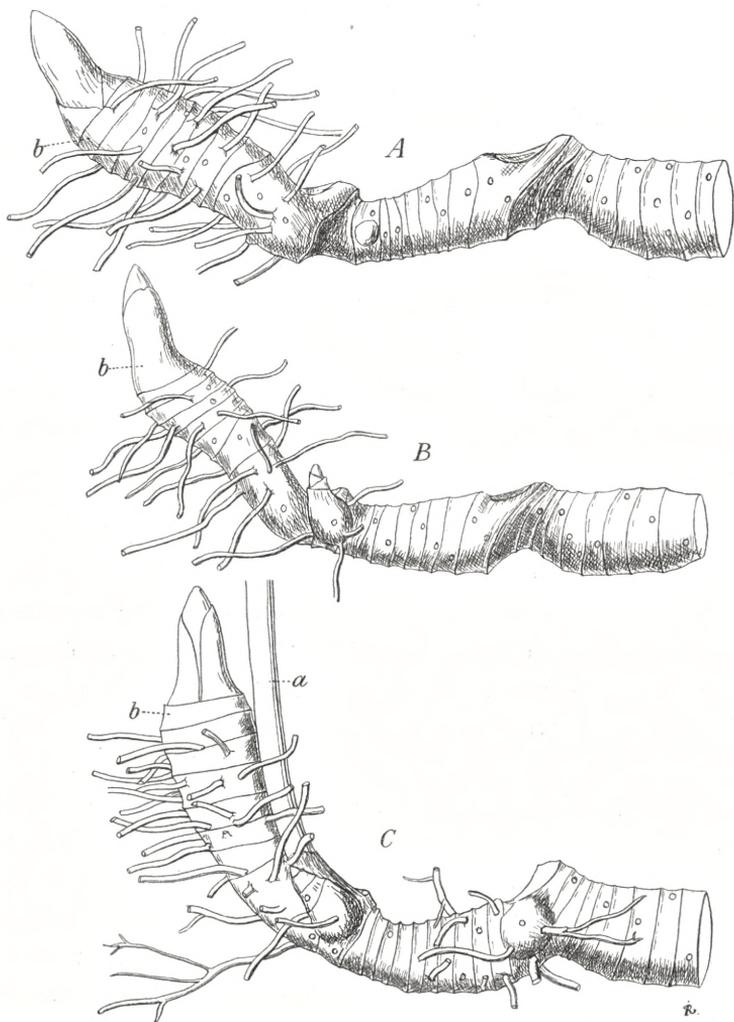


Fig. 5. *Polygonatum multiflorum*. Trois rhizomes mis aux profondeurs respectives de 5 cm (A), de 15 cm (B) et de 30 cm (C). La pousse aérienne de A fut amenée par un cylindre (hauteur 10 cm) posé à la surface du sol. a pousse aérienne; b bourgeon de remplacement développé au cours de l'expérience. Voir le texte. Échelle: $\frac{2}{3}$.

de zinc ouverts aux deux extrémités et ayant chacun 8 cm de diamètre et 10 cm de haut, de sorte que la pousse aérienne qui devait se développer au printemps était obligée de passer par le cylindre et de n'arriver dans la lumière qu'à son extrémité supérieure.

Pour empêcher la lumière de pénétrer dans les cylindres, on les avait tous fermés en haut par un couvercle, lequel fut plus tard remplacé par un bouchon de liège percé au milieu par un trou qui laissait libre passage à la plante. Les ouvertures laissées par la tige dans le trou du bouchon furent remplies de ouate. Au-dessus de quelques autres rhizomes, plantés eux aussi à la profondeur de 5 cm, furent disposés des cylindres de 25 cm de haut (fig. 4) et au-dessus de quelques-uns des rhizomes plantés à une profondeur de 15 cm, on plaça des cylindres ayant une hauteur de 15 cm.

Au mois d'août de l'année suivante les individus en expérience furent retirés de la terre, et on détermina la direction de croissance de la nouvelle partie de rhizome qui avait poussé au cours de l'été; les résultats se trouvent notés dans le tableau ci-contre. Chez les exemplaires appartenant à l'expérience *A* (voir le tableau) la direction de croissance du bourgeon de remplacement était à peu près horizontale ou légèrement dirigée vers le bas; chez tous les autres (objets des expériences *B—F*) la partie jeune du rhizome s'était courbée plus ou moins vers le haut. Sous la rubrique 5 sont donnés les angles compris entre les parties récentes des divers rhizomes et l'horizontale, et sous la rubrique 6 on trouvera les moyennes des angles obtenus à chaque expérience.

Il résulte de ces expériences qu'il est vraiment possible de tromper la plante, c'est-à-dire de la faire se comporter comme si elle se trouvait située plus bas qu'elle ne l'est en réalité, en ayant soin qu'elle traverse à sa sortie de terre un espace noir et n'arrive dans la lumière qu'à un niveau beaucoup plus élevé qu'elle ne le ferait normalement.

Lettres désignant les expériences	Nombre des individus observés	Profondeur où avaient été plantés les rhizomes (en cm)	Hauteur du cylindre qu'avait traversé la pousse aérienne (en cm)	Angle compris entre la partie récente des divers rhizomes et l'horizontale	Moyenne approximative de l'angle sous lequel mon- taient dans chaque expérience les parties récentes des rhizomes.
A	4	5	(Pas de cy- lindre)	(Extrémité récente à peu près horizontale)	"
B	4	5	10	$\left. \begin{array}{l} 20^\circ \\ 27^\circ \\ 40^\circ \\ 43^\circ \end{array} \right\}$	33°
C	4	5	25	$\left. \begin{array}{l} 25^\circ \\ 37^\circ \\ 44^\circ \\ 45^\circ \end{array} \right\}$	38°
D	4	15	(Pas de cy- lindre)	$\left. \begin{array}{l} 27^\circ \\ 42^\circ \\ 50^\circ \\ 50^\circ \end{array} \right\}$	42°
E	3	15	15	$\left. \begin{array}{l} 54^\circ \\ 61^\circ \\ 63^\circ \end{array} \right\}$	59°
F	4	30	(Pas de cy- lindre)	$\left. \begin{array}{l} 66^\circ \\ 73^\circ \\ 75^\circ \\ 79^\circ \end{array} \right\}$	73°

Parmi les rhizomes observés dans l'expérience A, ceux qui avaient été mis à une profondeur de 5 cm suivaient une ligne sensiblement horizontale, à l'exception de deux qui se courbaient un peu vers le bas; dans d'autres expériences le rhizome se dirigeait plus ou moins rapidement vers le bas s'il était planté à 5 cm de profondeur. Il ressort de là que les divers individus peuvent avoir des tendances très différentes: exposés aux mêmes influences, ils ne réagissent pas toujours de la même manière. C'est encore ce que montrent

les autres essais (*B—F*) où nous constatons chez les exemplaires appartenant à une même expérience des différences assez notables entre les angles formés par l'axe de la partie récente du rhizome et l'horizontale.

Comme nous venons de le dire, les rhizomes de l'expérience *A* qui avaient été plantés à 5 cm de profondeur, suivaient des directions presque horizontales, et tous les rhizomes des expériences *A—F* s'étant trouvés dans des conditions égales avant les expériences, nous pensons que plantés à 5 cm de profondeur, dans des conditions normales, ils auraient tous suivi une ligne à peu près horizontale, comme c'était le cas pour ceux de l'expérience *A*; en tous cas il se seraient plutôt dirigés vers le bas que vers le haut, à en juger par les résultats obtenus dans d'autres essais.

Les quatre rhizomes observés dans l'expérience *B* avaient été mis à la même profondeur, ils est vrai, que ceux de l'expérience précédente, mais leur pousse aérienne avait dû passer par un cylindre haut de 10 cm. Ces exemplaires avaient tous l'extrémité récente du rhizome nettement courbée vers le haut, faisant avec l'horizontale un angle de 33°. Chez ceux de l'expérience *C* la direction ascendante était encore plus prononcée; la partie jeune du rhizome se dirigeait vers le haut sous un angle de 38° environ. Ils avaient été plantés à la même profondeur de 5 cm, mais leurs pousses aériennes avaient été entourées de cylindres de 25 cm.

Dans l'expérience *E*, quatre rhizomes plantés à 15 cm de profondeur et dont les pousses aériennes avaient traversé des cylindres hauts de 15 cm, se courbaient vers le haut sous un angle de 59°, tandis que d'autres (expérience *D*), qu'on avait plantés à la même profondeur mais sans soumettre leurs pousses aériennes au régime des cylindres, ne faisaient avec l'horizontale qu'un angle de 42°.

Il résulte des expériences ci-dessus rapportées qu'une plante qui aura été obligée, en sortant de terre, de traverser un

espace non éclairé, se croira placée plus bas qu'elle ne l'est en réalité; cependant en comparant les résultats obtenus par les expériences *C* et *E* avec ceux donnés par l'expérience *F*, et ceux de *B* avec ceux fournis par *D*, nous sommes conduits à croire que l'influence exercée par un espace noir n'équivaut pas tout à fait à celle d'une couche de terre d'égale épaisseur: les trois groupes d'individus observés dans les expériences *C*, *E* et *F* avaient leurs rhizomes situés à la même distance de la lumière et néanmoins l'angle d'ascension de la partie récente de ces derniers n'était que de 38° dans l'expérience *C*, et de 59° dans l'expérience *E*, tandis que dans *F* il était de 73° . Il est d'ailleurs tout à fait possible qu'une couche de terre ne se laisse pas entièrement remplacer à cet égard par un espace noir d'égale épaisseur et qu'il y ait en dehors de la distance de la lumière d'autres facteurs dont l'influence se fait sentir dans la direction de croissance des rhizomes. Nous ferons toutefois remarquer que les divergences observées entre les groupes *C* et *E* d'un côté et d'autre part le groupe *F*, aussi bien que celles qui ont été notées entre le groupe *B* et le groupe *D*, peuvent être dues en tout ou en partie à ce fait que dans les expériences *C*, *E* et *B* les pousses n'étaient pas constamment privées de l'action de la lumière pendant le temps qu'elles mettaient à arriver de la surface du sol au bord supérieur du cylindre. Tous les jours, ou à peu près, le couvercle était enlevé pendant quelques instants afin qu'on pût noter la hauteur atteinte par la pousse; la faible lumière qui éclairait alors la partie aérienne de la plante a peut-être suffi pour provoquer la différence en question.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons regarder comme avéré que *Polygonatum multiflorum* est à même de percevoir la distance qui sépare son rhizome de la surface du sol, ou plutôt du niveau où la plante arrive à la lumière, et aussi qu'il se sert de la pousse aérienne pour mesurer cette distance.

La question, plus difficile, qui se pose ensuite concerne la fonction par laquelle la plante est renseignée sur cette distance et la manière dont s'opère l'altération de géotropisme qui a lieu dans le bourgeon de remplacement et qui détermine dans la pousse souterraine une direction de croissance aberrante dans les cas où le bourgeon se trouve placé à un niveau qui ne lui est pas normal.

D'après M. Rimbach (l. c., pages 202—204) la direction horizontale du rhizome résulterait d'un rapport d'équilibre entre la recette et la dépense de la plante. Lorsque les matières dépensées dans le développement de la pousse aérienne contrebalancent celles que la plante a acquises par l'activité assimilatrice de cette même pousse, le bourgeon de remplacement en serait affecté de manière à prendre une direction horizontale et, par contre, toutes les fois que cet équilibre serait troublé, il se produirait des changements dans la direction de croissance du rhizome: si la recette dépassait la dépense le rhizome se dirigerait vers le bas, tandis que dans les cas où la dépense aurait le dessus il en résulterait pour le rhizome une tendance ascendante. Supposons que le rhizome soit trop enfoncé dans le sol; la dépense augmenterait alors à cause de la longueur plus considérable requise dans la tige aérienne pour que les feuilles et les fleurs arrivent à la lumière; en même temps la recette, loin d'augmenter, serait plutôt diminuée; l'équilibre serait donc troublé, la dépense l'emporterait sur la recette, ce qui aurait pour effet de faire courber vers le haut le bourgeon de remplacement. Si au contraire le rhizome se trouve plus rapproché de la surface du sol qu'il ne l'est normalement, la dépense nécessitée par l'évolution de la nouvelle pousse aérienne serait moins considérable qu'elle ne l'est d'ordinaire, vu la longueur relativement faible que présentera la tige, et la recette de son côté ne serait certainement pas diminuée; l'équilibre serait donc troublé, mais autrement que dans le cas précédent, la

dépense étant inférieure à la recette, du moins si nous devons croire qu'elle la contrebalance dans le budget normal: D'après M. Rimbach, le bourgeon de remplacement s'en trouverait incliné vers le bas.

Comme il y avait parmi les expériences effectuées par nous, quelques-unes dont les résultats pouvaient être interprétés dans le même sens, nous avons imaginé le procédé suivant pour savoir ce qui en était.

Dans un groupe de plantes dont les rhizomes avaient été disposés à 5 cm de la surface du sol, deux individus furent dépouillés de toutes leurs feuilles excepté deux ou quatre, respectivement, des plus haut placées. Les feuilles ont été ôtées après que les pousses eurent atteint toute leur longueur, mais avant la floraison. Ces plantes avaient donc eu la dépense normale pour la pousse aérienne, mais la recette avait été beaucoup plus faible qu'elle ne l'est habituellement, presque toutes les feuilles ayant été enlevées immédiatement après qu'elles eurent atteint le terme de leur développement. On se serait donc attendu, d'après la théorie de M. Rimbach, à voir se diriger vers le haut le rhizome en voie de croissance; cependant il n'en fut rien. En automne, lorsque les plantes furent déterrées, on a constaté que le rhizome s'était légèrement courbé vers le bas comme c'était aussi le cas chez les individus qui avaient été plantés à la même profondeur et dont les tiges aériennes n'avaient pas été défeuillées. La théorie se trouve ainsi infirmée par l'expérience, et nous n'avons, jusqu'à nouvel ordre, pour nous renseigner sur le véritable état de choses, que les quelques indications résultant des expériences rapportées ci-dessus.

La plante mesure probablement la distance où elle se trouve de la surface du sol d'après l'augmentation ou la diminution de quelque substance contenue en elle ou bien par quelque autre changement graduel survenu dans son intérieur. S'il en est ainsi, le rhizome en voie de croissance, même placé à un niveau relativement superficiel, doit se

courber obliquement vers le haut dans le cas où la pousse aérienne est détruite avant d'arriver à la lumière. Et en effet c'est ce qui a lieu dans la réalité. Sur six rhizomes qui avaient été plantés à 5 cm de profondeur en vue d'une expérience à faire, trois ont développé une pousse aérienne normale; les autres ont produit il est vrai une pousse aérienne mais qui mourut avant de sortir du sol. Les trois derniers rhizomes, tout comme les autres, ont développé au cours de l'été un bourgeon de remplacement; il y avait pourtant cette différence que les individus dont les pousses aériennes avaient prospéré présentaient en automne des portions récentes de rhizome légèrement courbées en bas, comme c'est généralement le cas lorsque le rhizome est situé à 5 cm seulement de profondeur, tandis que chez ceux qui n'avaient pas poussé jusqu'à la lumière leurs tiges verticales, les parties de rhizome correspondantes se dirigeaient vers le haut formant avec l'horizontale des angles respectifs de 25°, 30° et 30°.

Un résultat analogue a été noté chez une plante appartenant à l'expérience *E* de la série mentionnée à la page 344. Cette expérience comprenait quatre rhizomes plantés à une profondeur de 15 cm et disposés de manière que leurs tiges aériennes étaient obligées de passer par des cylindres hauts de 15 cm. Au bout de l'expérience il fut constaté que dans trois exemplaires les parties jeunes des rhizomes avaient pris des directions faisant avec l'horizontale des angles de 54°, 61° et 63°, respectivement. Le quatrième individu observé a produit une pousse aérienne qui s'est éteinte avant d'arriver à la surface du sol; la partie jeune du rhizome, qui s'est développée quand même, s'est dirigée vers le haut sous un angle de 57°; elle n'a donc pas été moins redressée chez cet exemplaire que chez les autres observés dans la même expérience.

Les résultats obtenus par M. Massart à l'aide d'expériences effectuées sur des exemplaires de *Crocus* de *Tulipa* et d'*Orni-*

thogalum s'accordent aussi très bien avec notre hypothèse. Dans ces expériences des individus plantés à une faible distance de la surface du sol et cultivés dans l'obscurité se comportaient à certains égards de la même façon que d'autres qui furent cultivés dans des conditions normales de lumière mais qui avaient été plantés à des profondeurs considérables.

Résumons-nous: Il résulte des expériences ci-dessus rapportées, qui avaient eu pour objet le *Polygonatum multiflorum*, que placé à un certain niveau du sol le rhizome est transversalement géotropique; à toute autre profondeur son géotropisme change de caractère de sorte que nous le voyons devenir de plus en plus positivement géotropique si nous nous rapprochons de la surface du sol, et au contraire toujours plus négativement géotropique à mesure que nous descendons dans la terre. Grâce à ces changements de direction de croissance, le rhizome se maintient à une profondeur déterminée qui s'est montrée favorable au développement de la plante et qui est selon toute probabilité la meilleure.

Ce qui indique à la plante la profondeur où se trouve son rhizome, c'est la distance qui sépare celui-ci du niveau où la pousse aérienne arrive à la lumière. En règle générale cette distance coïncide avec l'épaisseur de la couche de terre qui couvre le rhizome, mais il résulte des expériences précitées que cette couche de terre n'a pas d'importance par sa substance même et que c'est la distance par rapport à la lumière qui détermine le géotropisme de la plante: en obligeant la pousse aérienne à passer par un espace noir rempli d'air avant d'arriver dans la lumière, on obtient que la plante se comporte comme si elle était placée à une profondeur plus considérable qu'elle ne l'est en réalité.

Dans le cas où la pousse aérienne vient à mourir avant d'arriver à la lumière, le rhizome sera déterminé à faire comme s'il se trouvait à une grande profondeur, même si tel n'est pas le cas.
