

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE LYON

Année 1866.

—
(NOUVELLE SÉRIE.)
—

TOME QUATORZIÈME

PARIS

F. SAVY, LIBRAIRE

rue Hautefeuille, 24.
—

15 Janvier 1867.

ESSAI SUR LA CONSTITUTION

DE LA

CELLULE VÉGÉTALE

D'APRÈS LES TRAVAUX LES PLUS RÉCENTS

Par M. L. DEBAT.



Depuis qu'une observation plus approfondie a mis en relief le rôle de la cellule au sein des organismes, elle est devenue l'un des objets les plus intéressants à étudier en physiologie. A l'origine, on n'avait vu dans le vaste système cellulaire qu'une espèce de charpente admirablement construite, une façon de squelette dont les parties diversement agencées constituaient les divers organes. Aujourd'hui, les rôles semblent changés. Les cellules paraissent être le théâtre de transformations multiples dues à cette force mystérieuse qu'on appelle la vie, et, bien qu'unies entre elles par des liens de solidarité qui font de leur réunion totale un tout harmonique et complet, elles offrent isolément une scène vivante où l'on voit se dérouler, comme sous l'influence d'une énergie intrinsèque, les diverses phases du développement organique.

L'on conçoit qu'en élargissant d'une manière considérable le rôle de la cellule, ce nouveau point de vue rend son étude très-attractive; mais en même temps il ajoute aux difficultés de nos recherches, et nous ne serons point taxés de timidité en faisant pressentir d'avance que nous n'avons point la prétention de tracer un tableau complet de la

science cellulaire. Néanmoins beaucoup de faits ont été découverts depuis que l'on est entré dans cette nouvelle voie; beaucoup d'erreurs ont été redressées et, s'il reste encore beaucoup à découvrir, il n'est point inutile de résumer ce que les travaux les plus accrédités ont fait connaître sur cette importante question.

Dans ce qui va suivre, nous étudierons spécialement la cellule chez les végétaux, attendu que sa conformation se prête mieux que celle des animaux à des observations aussi délicates que nombreuses. Malgré les travaux d'un incontestable mérite, qui ont eu pour but de déterminer, chez les êtres doués de la vie animale, les phénomènes cellulaires, l'étude de ces phénomènes est encore peu avancée par suite de difficultés matérielles que l'on n'a pu vaincre. Les tissus animaux sont en général imprégnés d'une substance grasseuse ou faiblement translucide qui masque en grande partie les détails intérieurs. L'adhérence des éléments cellulaires y est assez grande, et même dans les circonstances les plus favorables, on devine plutôt qu'on n'aperçoit réellement les faits qu'il serait si important de constater avec précision. Les réactifs employés pour faciliter la dissociation des cellules, augmenter leur translucidité, sont eux-mêmes une cause d'erreur par suite des altérations qu'ils déterminent dans les tissus organiques. Chez les végétaux, au contraire, les masses cellulaires sont en général d'une grande transparence, quand on opère sur des tranches minces. La lumière, en pénétrant sans peine dans leur profondeur, permet d'en saisir avec facilité les particularités les moins apparentes. Les réactions y sont plus caractéristiques même en employant des doses très-étendues de réactif. La forme des organes eux-mêmes beaucoup moins compliquée est une circonstance heureuse qu'on peut mettre à profit pour se procurer par des dissections très-simples, les éléments nécessaires à de bonnes observations. Pour ces divers motifs et beaucoup d'autres qu'il est superflu d'énumérer, nous avons dû nous circonscrire dans le cadre de l'organographie élémentaire végétale; le sujet est assez vaste, même dans ces limites, pour que nous n'ayons pas la prétention de ne rien omettre.

Lorsqu'on examine avec soin, à un fort grossissement, un tissu végétal jeune et en voie d'accroissement, une coupe faite sur un jeune

embryon, par exemple, on y remarque des éléments de diverses natures. Ce sont d'abord des granulations en nombre considérable, nageant au sein d'un liquide mucilagineux et dont les dimensions ne dépassent guère 1/100 de millimètre, la plupart étant même beaucoup plus petits; ces granules paraissent en général pleins, ou du moins, il est impossible d'apercevoir une cavité intérieure. Ils sont formés en apparence d'une substance homogène, et leur forme est presque toujours globuleuse ou ovoïde, bien que souvent aussi, comme nous l'indiquerons plus tard, ils présentent dans certaines circonstances des figures très-remarquables. En nombre beaucoup plus restreint, on aperçoit dans le même liquide des corpuscules d'une grosseur plus considérable et qui offrent ceci de caractéristique, c'est qu'ils ont une enveloppe et un contenu distinct; ce contenu est souvent parfaitement transparent, souvent aussi il est constitué par des granulations analogues à celles que nous venons de décrire. L'enveloppe est très-délicate et la moindre pression la déforme, ou même la fait éclater sur un ou plusieurs points; elle est en outre parfaitement transparente et doit à cette dernière circonstance d'être quelquefois difficilement discernable. Ces éléments faciles à distinguer des granulations, par leur volume et leur plus grande complication sont des *vésicules*. Enfin la masse du tissu paraît constituée par l'assemblage d'un grand nombre de corps ovoïdes, rectangulaires ou polyédriques étroitement unis les uns aux autres dans l'état naturel, mais qu'il est possible de séparer en agissant comme nous l'avons dit, sur un tissu jeune et en voie de croissance rapide. Un examen attentif fait alors découvrir que chacun de ces corps est un sac clos, dont l'enveloppe offre une consistance plus considérable que celle des vésicules; que leur dimension, assez variable, du reste, est beaucoup plus grande que chez ces dernières; que leur contenu paraît avoir une composition plus complexe, enfin, que la membrane enveloppante est loin d'offrir la même simplicité que celle des simples vésicules. Le nom de cellules leur a été exclusivement réservé. Nous pouvons même dire, dès à présent, que la distinction que nous venons d'indiquer entre les simples granulations, les vésicules et les cellules est plus apparente que réelle. Il a fallu en quelque sorte désorganiser, détruire le tissu pour l'établir; en effet, une fois ces distinctions établies, exa-

minons de nouveau un tissu semblable, mais sans exercer sur sa tranche mince une pression qui l'altère, et nous verrons qu'il ne se compose en réalité que de cellules accolées les unes aux autres : les granulations, les vésicules apparaîtront à l'intérieur des cellules et feront partie intégrante de leur contenu. Leur histoire ne peut donc pas se séparer de celle de la cellule, dont elles sont un élément constituant, et si nous avons paru un instant les en distinguer, c'était pour faire comprendre qu'une description complète de la cellule doit avoir deux chapitres principaux : l'un qui traitera de l'enveloppe, de la membrane qui forme la paroi cellulaire; l'autre où l'on étudiera le contenu, les divers éléments que l'on aperçoit dans la cavité intérieure. Cette distinction entre l'enveloppe et le contenu de la cellule ne repose pas seulement sur la diversité de caractères bien tranchée qu'offrent au premier aspect ces deux parties d'un même tout; elle acquiert une nouvelle importance depuis que la chimie nous a révélé, dans leur composition intime, des différences essentielles; si, en effet, nous humectons le jeune tissu que nous avons pris pour exemple avec de la teinture d'iode, l'action du réactif s'exerce tout autrement sur le contenu que sur l'enveloppe. Le premier se contracte, se durcit, et se colore en jaune; la membrane prend une belle couleur bleue, indice du principe amylacé, tandis que le bleuissement de l'enveloppe nous apprend que nous avons affaire à une substance qui rappelle l'amidon par sa composition; la coloration en jaune du contenu, sa contraction et son durcissement nous révèlent qu'il a des rapports avec la substance animale dont les réactions sont identiques, et que par conséquent il renferme des éléments azotés. Il ne faudrait pas s'imaginer, cependant, que l'on puisse obtenir dans tous les cas ces réactions caractéristiques, elles ne réussissent que pour les tissus nouvellement formés, et nous verrons plus tard quelles circonstances peuvent les modifier. En tous cas, il est certain que la différence que nous venons de signaler entre l'enveloppe et le contenu de la cellule est fondamentale; elle subsiste indépendamment des phénomènes accessoires qui peuvent la dissimuler plus ou moins complètement.

Cette distinction admise comme base d'une étude de la cellule, procédons à l'examen successif de ces deux parties constituantes de l'élément végétal.

DU CONTENU CELLULAIRE.

Il semble, au premier abord, que nous devrions commencer par l'étude des membranes cellulaires. Situées à l'extérieur, elles se présentent pour ainsi dire les premières à nos regards, et leurs apparences variées ont dû provoquer les premières observations. Mais, d'un autre côté, quand on suit pendant quelque temps le développement d'une portion de tissu cellulaire, il est impossible de ne pas voir dans le contenu intérieur le siège et l'origine des diverses modifications qui se manifestent dans ce tissu. La cellule est un véritable laboratoire microscopique, théâtre des réactions les plus variées; mais c'est surtout son contenu qui paraît renfermer les principes auxquels la plante emprunte ses éléments nutritifs pendant les diverses phases de son développement. L'enveloppe ne semble jouer qu'un rôle secondaire.

Il est donc rationnel d'étudier d'abord le contenu cellulaire, les phénomènes qui s'y produisent devant nous éclairer sur la formation de la cellule elle-même tout entière.

Au début, nous avons indiqué que le contenu cellulaire se composait d'un liquide mucilagineux au sein duquel apparaissaient de nombreuses granulations, et assez généralement aussi des vésicules. Le liquide est presque toujours parfaitement limpide. Le plus souvent il est incolore; parfois il est coloré en vert, en rouge, en bleu ou couleurs analogues: mais sous toutes ces formes, sa limpidité parfaite rend son observation directe inutile. Sous le microscope les corps à étendue circonscrite, définie, sont les seuls qui soient susceptibles d'une description scientifique. Les liquides homogènes échappent à nos recherches par le fait de leur simplicité. La chimie ne nous fournit pas beaucoup plus de renseignements que la vision directe, vu l'impossibilité d'isoler la partie liquide des granulations innombrables et d'une ténuité excessive qui s'y trouvent renfermées. Ce qui est probable, c'est que ce liquide est l'excipient des divers principes solubles que nous verrons, plus tard, contribuer à la formation des granulations des vésicules et des cellules. Aussi les physiologistes n'ont point séparé son étude de celle des gra-

nulations elles-mêmes, première manifestation de l'organisation. Ainsi considérés, le mucilage et les innombrables particules qu'il renferme sont connus sous le nom générique de *protoplasma* par lequel nous les désignerons désormais. Ils constituent presque en totalité ce que Mirbel appelait le cambium, dans les portions de tissu en voie de formation, ce que plus tard on a appelé le blastème, en observant que même dans les tissus anciens il se produit des phénomènes vitaux d'assimilation, et que le travail d'organisation n'est pas concentré dans une couche étroite de cellules végétales.

Le Protoplasma est, comme on peut le concevoir déjà, une substance passablement complexe, et même, sans avoir recours à l'analyse chimique on peut, à l'aide de la simple vision, y discerner un assez grand nombre d'éléments.

Malgré les perfections qu'ont atteint, dans ces dernières années, les instruments d'optique, la petitesse des granulations est un obstacle insurmontable à leur étude descriptive. La chimie nous y dévoile la présence de diverses substances que nous indiquerons en leur lieu : mais pour le moment nous ne pouvons que déplorer les limites assignées à la pénétration de notre vue. Pour que les granulations puissent offrir à ce point de vue des faits intéressants à noter, il faut que leur accumulation ou leur disparition en certaines places témoigne de cette action vitale dont nous cherchons à étudier les manifestations ; nous les considérerons seulement comme la première phase du travail organique. Dès que le liquide hyalin devient granuleux, la vie cellulaire est en pleine activité ; elle se termine quand les granulations ont disparu à leur tour.

Parmi les éléments que renferme le contenu cellulaire, il en est un que nous avons omis pour y revenir ici avec plus de détail, parce qu'il mérite une mention particulière. Nous voulons parler du nucléus ou noyau que l'on aperçoit dans la presque totalité des cellules encore jeunes. Le nucléus n'est réellement connu que depuis 1833, où son existence fut signalée dans les cellules d'un grand nombre de familles végétales par Robert Brown. Il lui apparut comme une petite aréole légèrement convexe, plus ou moins granulaire, insérée à la face interne de la membrane cellulaire ou vers le centre de la cellule.

R. Brown crut apercevoir qu'en se divisant dans les cellules-mères du pollen, il se transformait en granules polliniques ; en 1838, Schleiden assigne au nucléus un rôle capital. Il en fait l'origine de la cellule elle-même. Au début, un grain ou *nucléole*, s'entoure d'autres granulations invisibles, et de cette union résulte le *cytoblaste*, mot nouveau par lequel le célèbre physiologiste désigne le nucléus. Dès que le cytoblaste est complètement formé, on voit apparaître à la surface une membrane délicate qui le recouvre d'un côté comme le verre d'une montre. Bientôt un vide de plus en plus grand se manifeste entre le cytoblaste et la membrane. Celle-ci s'agrandit et devient plus consistante ; elle finit par entourer le cytoblaste qui, toutefois, reste fixé à l'une des parois, et disparaît lorsque la vésicule s'est transformée en véritable cellule par le dépôt d'une couche de cellulose.

M. Nageli admet que le nucléus est une vésicule ; il naît dans une cellule déjà formée par un dépôt de protoplasma autour d'un grain ou nucléole, dépôt qui serait limité au bout d'un certain temps par une membrane propre. Quelquefois, dans un nucléus formé, naîtraient deux nucléoles qui se comporteraient de la même manière et produiraient deux nucléus : M. Nageli admet donc, contrairement à M. Schleiden, que le nucléus apparaît plus tard que la cellule ; néanmoins il affirme ailleurs que dans une cellule-mère, un ou plusieurs nucléus peuvent, en attirant autour d'eux le protoplasma de cette cellule, déterminer la formation de nouvelles cellules.

Modifiant un peu sa première théorie, M. Schleiden, en 1849, fait naître le nucléus par la condensation du protoplasma ; il n'est plus question de nucléole. Dans le même travail, la cellule elle-même paraît se former sans le concours du nucléus, par le seul développement d'une membrane cellulosique autour de masses arrondies du protoplasma ; ce dernier semble donc avoir pris, dans le nouveau système de l'auteur, toute l'importance qui avait d'abord été assignée au nucléus. Celui-ci, quand il apparaît, serait plus jeune que la cellule elle-même.

Bien que Schleiden ait assez souvent varié, la plupart des savants ont adopté sa première théorie et nous la trouvons admise par Hofmeister, par Hugo Molh, par Schacht, Jussieu, etc. ; elle a pris rang dans la science. S'il y a quelques variantes entre les opinions des

savants cités, elle se borne à des faits accessoires. Schacht et Nageli admettent que les nucléoles naissent avant le nucléus. Hofmeister assure qu'ils lui sont postérieurs. Ce dernier et Nageli voient dans le nucléus une vésicule. Les autres rejettent la formation vésiculaire et font consister le nucléus en un amas de granulations.

Ces divergences de la part d'observateurs habiles devaient provoquer de nouvelles recherches ; c'est ce qu'entreprit M. A. Trécul en 1837, et les faits que nous allons analyser, en suivant ses indications, vont nous rendre raison de la diversité des opinions précédentes.

Le nucléus apparaît en réalité tantôt comme un amas granulaire sans membrane propre, tantôt comme une vésicule ; mais sous chacune de ces formes il remplit un rôle différent.

Là, où la multiplication des cellules est active, dans les tissus de l'extrémité des tiges ou des jeunes racines par exemple, le protoplasma subit des changements rapides dans sa composition. La partie centrale et la partie périphérique offrent peu de différence d'aspects, et le noyau n'apparaît que comme une réunion de granules que leur plus grand rapprochement distingue des granulations qui l'entourent. Il est en quelque sorte le centre vital d'où rayonne l'énergie organisatrice. Une comparaison empruntée aux forces chimiques, dont le rôle n'est peut-être point étranger à ce phénomène, fera encore mieux comprendre notre idée. On sait que certaines réactions se produisent lorsqu'on introduit au sein des substances soumises à l'expérience, une dose très-minime de ferment. Berzelius qui, le premier, a insisté sur ce fait, a imaginé pour l'expliquer la force catalytique. Sans insister sur la valeur de cette explication, le fait en lui-même n'est pas contestable. Chaque particule de ferment ajouté devient donc un espèce de centre au contact duquel les décompositions s'opèrent, et d'où elles rayonnent peu à peu dans le reste de la masse. A l'origine, chacun de ces centres et de la petite sphère qui les entoure, se distinguent des couches plus éloignées, où la décomposition n'a pas encore eu lieu.

C'est par une raison analogue que le nucléus ou amas granuleux central apparaît visible au sein du protoplasma ambiant.

Si, au contraire, la multiplication utriculaire est lente, ou si le protoplasma subit des modifications très-rapides, la majeure partie de ce

dernier paraît homogène et l'on n'aperçoit pas de noyau central ; mais alors, en général, quand la cellule grandit, la petite quantité de protoplasma granuleux qui subsiste se répartit sur la circonférence, ou s'accumule seulement sur quelques points de cette circonférence, il s'y dispose en petites masses ovoïdes qui se recouvrent d'une membrane et deviennent de véritables vésicules.

Dans un grand nombre de cas, la reproduction du protoplasma granuleux, ne marchant pas aussi vite que le développement de la cellule, le nucléus granulaire, né d'abord au centre de la cellule, est transporté à la périphérie de l'utricule et s'y revêt d'une membrane. Loin donc que le nucléus, ainsi que le prétendaient MM. Schleiden et Nageli, attire le protoplasma autour de lui, il serait entraîné par celui-ci, qui ne remplissant plus la totalité de la cavité utriculaire se dispose de préférence sur la surface interne. Le fait est surtout évident quand il se développe plusieurs centres nucléaires granuleux dans la même utricule, phénomène facile à observer dans les cellules-mères du pollen. A l'origine, il n'existe qu'un seul nucléus, d'abord homogène, à peine granuloïde ; mais on distingue bientôt une douzaine de masses granuloïdes au sein du protoplasma, qui dans la première période offrent une grande limpidité, et où se développent des granulations très-fines. On les aperçoit surtout dans la partie centrale, et elles ne tardent pas à s'interposer entre les masses granuleuses du nucléus, qu'elles divisent en deux parties à peu près égales, en les écartant progressivement l'une de l'autre. Les deux portions du nucléus central sont refoulées insensiblement vers la périphérie où l'on n'observe encore qu'un protoplasma homogène, par conséquent moins élaboré, tandis que la portion diamétrale de la cellule est occupée par un protoplasma transformé et riche en granulations. Encore quelque temps, et une membrane délicate apparaît dans ce protoplasma en partageant la cellule en deux parties, qui à leur tour peuvent offrir une division semblable par une répétition des mêmes phénomènes. Nous voyons ici le rôle et la composition du nucléus sous sa forme granulaire. Il fournit à l'élaboration du protoplasma les éléments nécessaires ; mais à part cette fonction importante, il n'en n'est point indépendant. La puissance organisatrice y trouve son point de départ, mais non son siège unique. Le protoplasma tout entier

participe au développement final qui a pour résultat la constitution de la cellule.

En est-il de même lorsque le nucléus se présente sous la forme vésiculaire : c'est ce qu'il faut maintenant examiner. Nous avons déjà dit que le nucléus affecte spécialement la forme de vésicule lorsqu'il est placé dans la couche périphérique, soit qu'il s'y soit développé dès l'origine, soit qu'il y ait été transporté par suite du développement cellulaire. En cet état, il apparaît d'abord comme un corps lenticulaire qui bientôt devient globuleux et se revêt alors d'une fine membrane enveloppant un contenu liquide et granuleux. On voit alors apparaître à son intérieur un ou deux granules plus gros que les autres. Ce sont les nucléoles. Quelquefois mêmes ceux-ci sont assez développés pour qu'on y reconnaisse des vésicules semblables à la vésicule nucléaire, et à l'intérieur desquelles se montrent des nucléolules. C'est, sous un volume plus petit, la reproduction des mêmes phénomènes. Comme ces diverses apparences dépendent du plus ou plus moins de développement de la vésicule nucléaire, on comprend que celle-ci doit offrir une assez grande variabilité de grandeur. Cette variabilité est assez grande pour que, dans certains cas, le nucléus vésiculaire atteigne la dimension d'une cellule parfaite. Dans certaines espèces d'*Allium*, on en voit qui mesurent 0,04 de millimètre.

Le contenu nucléaire est lui-même aussi très-variable de composition, il est limpide ou granuleux, incolore ou coloré en jaune, bleu, vert ou rose. Ces modifications dans la couleur correspondent à des productions de chlorophylle, d'amidon et de diverses matières colorantes. On peut se demander si ces nouvelles combinaisons sont produites par la vésicule nucléaire elle-même, ou si celle-ci subit l'influence du contenu cellulaire environnant. Bien qu'il y ait lieu d'admettre une action réciproque, certains faits semblent établir que le rôle du nucléus est en général prépondérant. Il arrive fréquemment, en effet, que les matières vertes ou amylacées s'accumulent autour de la vésicule nucléaire et paraissent en être excrétées sous forme de gouttelettes qu'on aperçoit suinter à travers la membrane délicate qui constitue son enveloppe. Les observations de M. A. Trécul sur la *Vanilla planifolia* ne laissent pas subsister de doutes à cet égard.

Nous avons aperçu nous-mêmes les poils glanduleux du *Viola tricolor* des vésicules nucléaires isolées dans une cellule vide en apparence, le protoplasma granuleux ayant presque complètement disparu, des expansions plus ou moins ramifiées et semblables à des processus de spores en voie de germination perçaient la membrane vésiculaire, et en déversaient le contenu dans le liquide hyalin qui remplissait l'utricule. Le même végétal nous a offert de beaux exemples de transformation du nucléus central en vésicule.

Nous avons maintenant à indiquer une fonction du nucléus vésiculaire beaucoup plus remarquable, et qui le distingue nettement du nucléus granuleux que nous avons étudié en premier lieu. Nous avons déjà dit que la dimension de la vésicule nucléaire est très-variable et que, dans certains cas, elle atteignait celle d'une cellule. Mais la ressemblance ne se borne point à ce fait de peu de valeur ; à un certain moment de son développement, l'enveloppe de la vésicule se revêt d'une couche de cellulose : elle est devenue alors une véritable cellule. Or, comme il arrive souvent que plusieurs vésicules nucléaires de grande dimension se produisent dans la même utricule, chacune se transformant en cellule, si l'utricule-mère est résorbée, nous découvrons, dans ces importants phénomènes, un nouveau mode de multiplication cellulaire. Les albumens de plusieurs plantes se présentent dans des circonstances spécialement favorables à l'observation de ces faits. Tels sont ceux du *Sparanium ramosum*, du *Zea mayas* et du *Pisum sativum*. Toutefois, dans ces deux derniers, d'autres modes de multiplication cellulaire se combinent à celui que nous décrivons, et nous aurons à y revenir. La vésicule nucléaire transformée en cellule, l'énergie vitale ne s'arrête pas. Le nucléole joue le même rôle qu'a rempli le nucléus. Bientôt il acquiert la dimension de la vésicule nucléaire primitive, et si celle-ci devenue cellule disparaît à son tour, le nucléole la remplace dans le tissu cellulaire, et son nucléolule devient une vésicule nucléaire. La marche des phénomènes est quelquefois assez rapide pour que l'on puisse voir ainsi dans l'intérieur de la même cellule plusieurs granulations de nucléus et nucléoles en voie de développement cellulaire. Une circonstance importante à noter, c'est que les vésicules nucléaires qui subissent cette

transformation importante ne sont point nées sur la périphérie de la cellule même : elles naissent dans le sein de la masse protoplasmique elle-même, mais se distinguent facilement des noyaux granuleux décrits précédemment par la présence d'une membrane propre.

Il nous reste à résumer ce que les observations précédentes nous apprennent sur le nucléus. Nous citerons les conclusions de M. A. Trécul, qui nous a servi de guide :

« On a donné le nom de nucléus : 1^o soit à un amas de protoplasma
 « imparfait qui s'élabore au centre de la cellule et fournit au protoplasma
 « périphérique les éléments propres à la production des membranes
 « cellulaires; 2^o soit à des vésicules nées du protoplasma central ou
 « du protoplasma périphérique qui sont chargées de produire des secré-
 « tions de nature diverse; 3^o soit à des vésicules nucléaires semblables
 « aux précédentes bien que nées dans des circonstances un peu
 « différentes et qui concourent à la multiplication utriculaire. Dans
 « ce dernier cas surtout, la membrane de cellulose apparaît autour
 « du nucléus quand la cellule-mère a disparu (*Sparganium ramo-*
 « *sum*); tantôt elle se montre même avant l'absorption de l'utricule
 « mère (*Pisum sativum*). »

Les vésicules nucléaires et les nucléoles éprouvent quelquefois une transformation qui doit être mentionnée à cause de sa singularité. Si la multiplication utriculaire vient à cesser, ils perdent leur forme arrondie et affectent une figure cristalline très-caractérisée. Ordinairement, ils présentent l'apparence de rhomboïdes ou de lames hexagonales. Cette tendance de certaines vésicules à se rapprocher des formes qui appartiennent au règne minéral n'est point aussi rare qu'on pourrait le croire; certaines graines d'amidon en fournissent de beaux exemples. Nous citerons, entr'autres, l'amidon de riz, que nous avons eu l'occasion d'examiner il y a peu de temps, et dont chaque granule est un tétraèdre bien conformé. Les planches de la chimie industrielle de Payen nous représentent l'amidon du maïs, du sorgho rouge, du *panicum italicum*, du *cactus tuna*, de *l'alyantus glandulosa* (écorce) avec des formes qui appartiennent au système cristallin hexagonal. Le principe amylicé paraît éminemment favorable à ce développement spécial du nucléus. Si on observe avec soin les diverses phases de cette transfor-

mation, on remarque que c'est tantôt le nucléus, tantôt le nucléole qui affecte la forme cristalline. Dans un nucléus développé, la configuration vésiculaire persiste; c'est le nucléole qui échange sa forme globuleuse contre des faces polyédriques. Que le cristal primitif provienne d'un nucléus ou d'un nucléole on voit s'accumuler sur ses diverses faces des granulations amylacées, que leur réaction caractéristique par la teinture d'iode, distingue facilement du noyau cristallin central. Ce dernier jaunit sous l'influence du même réactif qui bleuit les particules d'amidon. Ces vésicules cristalligères sont loin d'être uniformes. Souvent le cristal est simple, mais, souvent aussi, certaines de ces faces semblent grandir par des dépôts successifs, et offrir elles-mêmes des figures géométriques; en sorte qu'on a toujours sous les yeux un cristal composé. Tantôt encore, ce développement du premier cristal altère sa forme régulière, et des protubérances arrondies, mamelonnées, apparaissent à la place d'une ou de plusieurs faces planes. Il n'est pas rare de voir, à l'origine, la surface interne du nucléus ou du nucléole se transformer seule en cristal. La membrane vésiculaire persiste assez longtemps et finit par disparaître.

Les vésicules nucléaires ou nucléolaires ne sont pas les seules où l'on puisse découvrir la transformation cristalline. Il est bien entendu qu'il ne s'agit pas ici, comme dans ce qui précède, de cristaux appartenant au règne minéral, dont on trouve de nombreux exemples chez certaines familles de plantes. Les cristaux dont nous parlons constituent une forme spéciale des granulations et vésicules protoplasmiques de la cellule; ce ne sont pas seulement des substances organiques, ce sont des substances organisées. Ceci bien compris, revenons à nos vésicules cristalligères différentes du nucléus. La présence de ce dernier dans la même cellule ne permet pas de les confondre avec les précédentes, mais, à part cette distinction, elles offrent les mêmes séries de phénomènes que nous avons décrits. Tantôt c'est la vésicule entière qui, de globuleuse, devient polyédrique, et affecte les formes propres au système cubique, le cube, l'octaèdre, le dodécaèdre rhomboïdal; tantôt la cristallisation se produit à l'intérieur de la membrane vésiculaire, et alors, en général, on a un groupe globuleux de cristaux enchevêtrés. La membrane résorbée, la masse cristalline flotte libre au milieu de la

cellule. Les baies de chèvrefeuille des jardins nous ont offert de nombreux spécimens de cette dernière forme; dans ce cas, peut-être, a-t-on affaire à de véritables cristaux de composition minérale. C'est un doute que nous soulevons, les études sur les vésicules cristalligères étant encore très-incomplètes.

Passons maintenant à un autre ordre de faits. Il n'est pas rare de voir se produire au sein du protoplasma granuliforme des cavités variables en dimension et remplies d'un liquide hyalin dont la transparence tranche nettement avec la plus grande opacité du protoplasma environnant. Si l'on a affaire à de véritables vacuoles nées au sein du liquide granuleux, le phénomène n'a pas une grande importance; mais il arrive souvent que l'on distingue à la périphérie de la cavité une membrane véritable, qui donne naissance à une vésicule bien déterminée. La membrane vésiculaire échappe quelquefois à l'observation par sa ténuité, et lorsque le protoplasma est riche en granulations, elle se confond avec lui. C'est ce qui a trompé plusieurs observateurs, entr'autres M. Nageli, qui n'a pas cru à l'existence des vésicules dont nous faisons l'histoire. Lorsqu'au contraire le protoplasma granuleux disparaît, on aperçoit nettement le linéament membraniforme, et l'on ne peut nier la présence d'une enveloppe. M. A. Trécul recommande leur étude spécialement dans les fruits pulpeux du *Solanum nigrum* et du *Lycopersicum esculentum*. Ce dernier fruit, et celui du merisier, nous en ont présenté de beaux exemples. La limpidité du contenu cellulaire, à une certaine époque du développement, permettait de voir avec une netteté parfaite la membrane vésiculaire.

Ces vésicules que nous appellerons avec M. A. Trécul, vésicules fausses vacuoles jouent quelquefois un rôle important dans la multiplication cellulaire. Nous savons déjà, par ce qui précède, que le protoplasma granuleux n'étant plus assez abondant pour remplir la cellule se répartit sur la périphérie. Mais il arrive souvent, et le phénomène se produit spécialement dans les cellules de forme allongée, qu'une bande de protoplasma traverse l'utricule suivant un plan méridien, partageant ainsi la cavité cellulaire en deux grandes vacuoles. Quand ce cas se présente, on ne tarde pas à voir apparaître une membrane du cellulose là où n'existait que le protoplasma méridien, et cette membrane en se conti-

nuant à la périphérie des deux vacuoles détermine la formation de deux cellules au sein de la cellule primitive. Nous avons ici un mode de division utriculaire essentiellement différent de celui déjà examiné, bien qu'il y ait ceci de commun, la transformation du protoplasma en membrane cellulosique.

Au lieu d'une cavité, concevons une petite masse arrondie de protoplasma très-finement granuleux, isolée au sein du mucilage utriculaire, on verra fréquemment, si l'on a pris pour sujet d'observation le contenu d'un fruit pulpeux de la famille des solanées, une fine membrane se dessiner autour du noyau protoplasmique. Ce noyau ou ces noyaux, car il en existe plusieurs en général dans la même cellule, ne doivent point être confondus avec le nucléus que l'on aperçoit distinctement dans l'utricule : mais l'analogie de constitution leur a fait donner le nom de vésicules pseudo-nucléaires quand ils sont entourés d'une membrane propre. Ces vésicules offrent de nombreuses variations. On peut néanmoins les ramener à deux types. Ou bien la membrane formée, le protoplasma interne est refoulé peu à peu à la périphérie, et la cavité intérieure est occupée par une vacuole qui se transforme elle-même en vésicule fausse vacuole ; ou bien il se divise en plusieurs petites masses arrondies qui se revêtent à leur tour d'une enveloppe et deviennent de nouvelles vésicules. Les vésicules pseudo-nucléaires présentent donc en petit les mêmes phénomènes que la cellule elle-même. Nous n'étonnerons par conséquent personne en disant que certaines de ces vésicules se transforment en véritable cellule, c'est-à-dire se revêtent d'une membrane cellulosique au sein de la cellule-mère. Celle-ci résorbée est remplacée par ses filles qui deviennent mères au même titre et reproduisent les mêmes phases de développement. A côté des vésicules pseudo-nucléaires, il faut en placer d'autres qui formeraient un troisième type. M. A. Trécul les a observées dans le pédoncule charnu du *Podocarpus sinensis* ; mais nous les avons vues nettement aussi dans les baies du *Lycopersicum esculentum*. Leur contenu est hyalin. Leur membrane, en général épaisse, s'amincit en certaines places : à la surface des parties amincies on voit poindre des renflements qui affectent la forme d'ampoules et deviennent eux-mêmes des vésicules complètement closes. Tantôt ce développement périphérique de jeunes vési-

cules a lieu à l'intérieur, tantôt à l'extérieur. On peut quelquefois observer plusieurs générations successives de vésicules nées les unes des autres, et dont l'âge est d'autant moins avancé que la dimension est plus faible.

Jusqu'à présent nous avons étudié le protoplasma cellulaire sous sa forme la plus générale, celle qui est représentée par un amas de granulations ou de vésicules incolores, entouré d'un liquide également dépourvu de toute espèce de coloration. Mais il existe dans les plantes un grand nombre d'organes où le contenu intra-cellulaire manifeste une coloration constante, d'où l'on doit conclure que sa composition chimique est notablement différente. Les couleurs appartiennent, en général, aux diverses nuances de vert, de jaune, de rouge et de violet. La première est de toutes la plus abondante, et mérite, en conséquence, une mention spéciale. Il est fort probable, d'ailleurs, que la multiplicité des matières colorantes tient à des degrés divers d'oxidation d'un principe unique ; c'est ce qui semblerait résulter des travaux les plus récents sur les transformations que peuvent subir les principes colorants d'origine végétale. Quoi qu'il en soit, nous avons à étudier ici les apparences variées sous lesquelles se montrent, au sein de la cellule, ces nouveaux éléments du protoplasma et les circonstances qui président à leur naissance.

Commençons par la matière verte, connue sous le nom de chlorophylle, attendu que leurs feuilles lui doivent leur coloration. La matière verte a été l'objet de nombreuses observations : nous passerons sous silence la plupart des opinions qui ont été émises pour expliquer sa formation. Pour les unes, les faits ont été mal décrits, par suite de l'imperfection des moyens d'observation ; pour les autres, ils l'ont été incomplètement et sous l'empire d'un système préconçu. Avant les travaux de M. Trécul, les recherches les plus complètes sur la chlorophylle sont renfermées dans les mémoires de MM. Arthur Gris et Ch. Morren. Ayant eu l'occasion de rendre compte, ici même, de l'ouvrage de M. Charles Morren, et d'en comparer les résultats à ceux obtenus par M. A. Gris, nous ne reviendrons pas sur ce sujet, et nous aborderons immédiatement, avec M. A. Trécul, l'étude des faits.

La chlorophylle apparaît en dissolution, soit au sein du protoplasma

qui remplit les cellules, soit dans le nucléus, soit à la périphérie dans les petites masses du protoplasma vésiculeux que nous avons vu s'y développer. Est-elle due à une modification chimique de ce protoplasma, ou à l'existence, dans certaines cellules, d'un principe spécial? C'est ce qui échappe à l'observation; néanmoins, cette circonstance bien connue que la chlorophylle ne se développe que dans les parties de la plante en contact avec l'air et sous l'influence de la lumière, doit faire pencher en faveur de la première hypothèse. Sous sa première forme, la chlorophylle ne serait donc autre chose que le liquide protoplasmique lui-même coloré en vert au lieu d'être incolore; mais nous savons que la puissance vitale fait naître rapidement au sein de la partie liquide des produits révélant une organisation plus avancée. Les granulations apparaissent et se montrent revêtues de la couleur verte due au nouvel élément introduit dans la cellule. Assez souvent, la couleur paraît être l'effet d'un dépôt extérieur. La matière verte ne constitue pas la substance des granulations, elle n'en n'est que le revêtement; mais il est d'autres cas où les grains et granules paraissent bien réellement être formés tout entiers par la coagulation de la chlorophylle amorphe; le fait apparaîtra surtout évident si les observations embrassent un autre ordre de phénomènes. Nous avons dit, en effet, que la chlorophylle paraissait, dans plusieurs circonstances, se former au sein du nucléus ou à la périphérie interne des cellules; dans ce dernier cas, on voit se produire des masses vertes isolées ou confluentes. Après s'être maintenues quelques temps adhérentes à la paroi où elles sont nées, quelques-unes s'en détachent et nagent librement dans la cellule; d'autres restent fixées par une de leurs extrémités plus ou moins atténuées; mais sous l'une et l'autre forme, il est impossible de méconnaître que ces petites masses arrondies ou fusiformes sont entièrement formées de matière verte. Le même phénomène peut se produire au sein du nucléus ou autour de cet organe, et c'est pour avoir seulement étudié ce cas spécial que M. Arthur Gris s'est cru en droit de conclure que toute la chlorophylle était un produit d'élaboration du nucléus. Nous venons d'indiquer le mode de formation des grains de chlorophylle. Ces grains sont-ils oui ou non de nature vésiculaire? en d'autres termes, sont-ils limités par une membrane, une

enveloppe spéciale ? Dans beaucoup de circonstances la négative n'est pas douteuse. Le contact de l'eau suffit, en effet, alors pour délayer ces petites masses vertes sans qu'il subsiste, après leur dissolution, aucune trace de membrane. Mais souvent aussi l'aspect vésiculaire prend un caractère d'évidence que l'on ne saurait nier. C'est ainsi que l'on voit se développer autour du nucléus, dans les baies du *solanum tuberosum* des vésicules ovoïdes entourant des grains d'amidon. Ces vésicules acquièrent en général une grande dimension, mais comme on peut en suivre le développement, on voit qu'elles débutent par être semblables, au début, à ces petites masses vertes que nous savons se produire autour du nucléus ; si, dans les premiers instants de leur apparition, l'existence de la membrane qui les limite peut être contestée, il n'en n'est plus de même lorsque, plus tard, la vésicule a grandi et se révèle avec tous ses caractères.

Nous avons vu que les vésicules nées au sein du protoplasma contribuaient à la multiplication cellulaire par leur transformation en véritables cellules. Les faits observés pendant la maturation des baies du *Solanum nigrum* semblent établir que la vésicule chlorophyllienne est apte à jouer le même rôle que ses analogues. En comparant avec soin les observations correspondantes à divers degrés de développement, on reconnaît, en effet, qu'il y a un passage graduel et constant du simple grain de chlorophylle, ne dépassant pas deux millièmes de millimètre à la vésicule atteignant quatre centièmes, dimension de beaucoup de cellules. A ce degré de développement, la vésicule colorée présente, d'ailleurs, toutes les apparences d'une organisation très-avancée. Elle renferme des granulations et d'autres vésicules, ces dernières offrant à leur tour une composition plus ou moins complexe. En présence d'une série de formes si analogues à celles que nous avons eu l'honneur d'étudier au début de notre travail, il est difficile de ne pas y voir l'expression nouvelle d'une loi générale de l'organisation cellulaire.

Bien que nous ayons glissé assez rapidement sur l'histoire de la chlorophylle, le résumé qui précède nous permettra d'être plus concis encore à l'égard des autres matières colorantes. Pour les étudier, il faut s'adresser aux végétaux dont le fruit est une baie colorée, aux *solanées*, par exemple, que nous avons déjà eu l'occasion d'indiquer. Les *caprifoliacées*, les *aspa-*

rugées, certains genres de *rosacées*, etc., fournissent aussi d'amples sujets d'observations. Mais comme il ne saurait entrer dans notre plan de décrire les formes excessivement variées sous lesquelles la matière colorante peut apparaître au sein des cellules, il nous suffira d'indiquer les relations étroites qui rapprochent des faits qui précèdent ceux que nous aurions à décrire. Qu'elle soit rouge, orangée, jaune, etc., la matière colorante se produit dans des conditions analogues à celles où nous avons vu se développer la chlorophylle. Une matière amorphe en dissolution pour point de départ; puis ensuite les granulations, les grains et les vésicules. Ces dernières sont très-faciles à reconnaître dans la plupart des familles de végétaux que nous avons mentionnées. Les *solanum nigrum*, *dulcamara*, *lycopersicum esculentum*, divers *lonicera* et *cerasus* nous en ont offert de beaux exemples. Inutile d'ajouter que ces vésicules atteignent quelquefois la dimension énorme de quinze centièmes de millimètre; elles doivent servir à remplacer les cellules au sein desquelles elles sont nées. Dans le fruit de l'*abricotier*, cette transformation nous a paru évidente. Entre certains organes dont la constitution vésiculaire n'était pas douteuse lorsqu'on observait leur filiation, et d'autres que leur revêtement de cellulose rangeait définitivement dans la catégorie des cellules véritables, il n'y avait aucune autre différence appréciable que l'organisation plus complexe de l'enveloppe. Il était même quelquefois possible de saisir le passage, en voyant un faible linéament bleuâtre se dessiner à la surface de la membrane vésiculaire au contact de l'iode.

Les diverses substances que nous avons examinées jusqu'à présent appartiennent au groupe des matières protéïques ou azotées; il en est d'autres qui ne rentrent point dans ce cadre, et qui, néanmoins, jouent un rôle trop important dans le développement des organismes végétaux pour que nous puissions les négliger. Toutefois, parmi ces divers composés, un seul a été assez étudié pour que son histoire offre de l'intérêt dans un travail destiné à résumer des faits acquis et non à provoquer des recherches. Nous voulons parler de la matière amylicée, de l'amidon. Il est peu de sujets scientifiques qui aient donné lieu à de plus nombreux travaux, et malgré le talent incontestable des observateurs, il suffit de comparer entre elles leurs assertions souvent contradictoires

pour être assuré d'avance que la science n'a pas dit son dernier mot sur cette importante question. La matière amylacée apparaît tantôt sous l'état de substance amorphe dissoute dans le liquide protoplasmatique, tantôt sous forme de granulations, atteignant quelquefois un volume assez considérable, tantôt comme élément essentiel de la membrane cellulosique qui circonscrit la cellule.

Il est admis depuis longtemps que le réactif le plus sûr pour décèler la présence du principe amylacé est l'iode. Toutefois l'expérience nous fournit à cet égard un renseignement précieux. Dans certains cas, le contact de l'iode détermine immédiatement la coloration bleue caractéristique de l'iodure d'amidon ; en d'autres circonstances, l'addition d'un acide est nécessaire. Frappé de cette différence, M. Nagéli a cru devoir affirmer que la membrane des cellules n'était pas, comme on l'avait cru, constituée uniquement par le principe amylacé, mais qu'elle se composait de deux substances : la granulose ou amidon chimiquement pur, et la cellulose ou amidon impur. En s'associant en diverses proportions, ces deux substances granulose et cellulose donneraient lieu à des composés variables quant à leur réaction. Pure, la granulose serait l'amyloïde bleuissant immédiatement au contact de l'iode seul. Une addition de cellule, la transformerait en *mesamylin* exigeant pour bleuir l'intervention de l'acide sulfurique. Une plus forte proportion de cellulose constituerait le *dysamilin* qu'il faut traiter préalablement par l'acide nitrique pour obtenir la coloration bleue par l'iode.

L'amyloïde, le mesamylin et le dysamilin peuvent à leur tour se mélanger en proportions diverses et constituer le gelin qui se gonfle dans l'eau froide, le medullin qui se ramollit sans gonflement, le lignin, qui ne dissout que dans les acides concentrés. Cette classification savante perd de son autorité quand on la soumet au contrôle de l'expérience. Il est très-difficile, en effet, de saisir les limites où l'amyloïde cesse d'exister pour faire place au mesamylin et au dysamilin ; et, quant à ce qui concerne la distinction du gelin, du medullin et du lignin, les lignes de démarcation sont illusoire. N'est-il pas alors rationnel de rejeter des dénominations qui ne satisfont pas aux exigences des faits, et, puisque les nuances si délicates de la composition chimique nous échappent, de nous en tenir à l'étude purement organographique.

Pour le même motif, nous n'admettons point la distinction faite récemment par M. Frémy, entre la cellulose qui se dissout dans l'ammoniaque de cuivre, et la paracellulose qui ne s'y dissout point. Dans l'une et dans l'autre, la matière amylacée existe. Dans quelles proportions exactes ? nous l'ignorons. La cellulose de M. Frémy comprend, sous un même nom, l'amidon qui bleuit immédiatement par l'iode et celui qui ne bleuit pas. Il y aurait à distinguer. La chimie seule ne nous donne donc ici que des résultats incomplets, et, comme il s'agit d'éléments anatomiques, il est préférable de les étudier au point de vue de la forme qu'ils affectent pendant la vie cellulaire. Ceci admis, nous pouvons reconnaître l'existence de la matière amylacée sous trois formes différentes : elle est amorphe, granuleuse ou cellulaire. Sous cette dernière apparence, son histoire appartient à celle des enveloppes de la cellule, et trouvera sa place dans la deuxième partie de notre travail.

A l'état amorphe, la matière amylacée est dissoute et se révèle par la coloration que produit l'introduction de l'iode au sein du liquide protoplasmique. Dans certains cas elle est assez abondante pour transformer le liquide dissolvant en une espèce d'empois, qui n'est autre chose que le gelin de M. Nagéli. Le caractère d'une matière amorphe étant de ne présenter aucune trace d'organisation, il est inutile de s'arrêter plus longtemps sur cette première forme de la substance amylacée.

La forme granuleuse de l'amidon est depuis longtemps connue, soit à cause des nombreuses variétés qu'elle présente, soit à cause du rôle important qu'elle joue dans l'alimentation. Néanmoins les observateurs ont émis à ce sujet des opinions très-diverses. C'est qu'en effet la structure de certains grains d'amidon est, au premier abord, des plus singulières. Si les plus petits présentent une assez grande simplicité, et affectent la forme sphérique ou ovalaire commune à la plupart des granules protoplasmiques, il en est d'autres qui présentent des faces cristallines et constituent des polyèdres réguliers ou hémihédriques. Chez les grains d'un plus grand volume, on aperçoit des lignes ou stries tantôt concentriques tantôt excentriques qui ont exercé à l'envi la perspicacité des observateurs ; enfin, la lumière polarisée y détermine des effets analogues à ceux observés dans certains cristaux

doublement réfringents. Toutes ces apparences dénotent chez les grains d'amidon une structure assez compliquée, et rendent leur étude d'autant plus attrayante. Raspail les considérait comme des vésicules à membranes insolubles à froid dans l'eau et les acides, enveloppant une substance soluble et gommeuse. Une partie du contenu venant à s'évaporer, la membrane se ride et détermine l'apparence de stries concentriques.

L'action de la lumière polarisée fit affirmer à Riot que les grains de fécule se composent de couches d'inégale densité. Cette affirmation était d'une haute valeur scientifique et introduisait un élément précieux dans l'étude intime de l'amidon.

L'idée de couches superposées admise, on dut se demander comment elles se forment. Fritzsche, en 1834, après avoir déclaré qu'il était inutile de consulter l'observation sur ce point, n'hésita pas à conclure que la plus extérieure était la plus récente.

M. Payen est de l'avis diamétralement contraire. Les couches se déposent intérieurement. Le grain constitué à l'origine sous forme de vésiculaire s'accroît par l'absorption de substance amylacée ambiante. Des dépôts se produisent sur la face interne. Tant que la première membrane offre assez de superficie pour s'étendre, le nombre des couches internes augmente, à un certain moment elle résiste, et le grain crève sur un ou deux points correspondant au hile, c'est-à-dire à l'endroit par où l'absorption avait été la plus active.

Schleiden adopte les idées de Fritzsche, tandis que Hugo Molh penche plutôt pour celles de Payen.

Pour M. Hartig, à l'intérieur d'un grain d'amidon qui se développe, le contenu se divise en plusieurs autres granules, qui grandissent à leur tour et passent par les mêmes phases. Pour expliquer l'apparence de couches stratifiées, cet observateur affirme qu'un granule intérieur se développant seul, son enveloppe viendrait à doubler la membrane vésiculaire du grain primitif; mais comme son développement est en retard, elle se découperait en lame spirale, comme cela s'observe dans les cellules à réticulations annulaires.

M. Nagéli croit comme M. Payen que le développement de l'amidon a lieu de la circonférence au centre. Mais sa théorie diffère par un

point essentiel. M. Nagéli n'admet point de membrane vésiculaire. Les atomes amylacés qui existaient d'abord dissous dans le liquide intracellulaire se groupent en une petite masse qui s'entoure d'une enveloppe d'eau et d'une atmosphère de dissolution plus dense. De nouvelles molécules se précipitent et se concentrent autour de ce centre d'attraction. La solution pénètre dans l'intérieur de la masse par endosmose, et y trouve les éléments nécessaires à une transformation rapide de l'amidon en matière solide. Une fois formé, l'amidon solide est repoussé vers la circonférence en refoulant en dehors de lui les couches précédemment constituées, et ainsi de suite.

Dans toutes ces interprétations, l'hypothèse a plus de part que l'expérience. Il convient donc d'observer les faits avec la plus scrupuleuse attention. Si l'on examine, à divers degrés de développement, l'évolution du péricarpe farineux d'un grand nombre de graines, spécialement chez les graminées, on ne tarde pas à reconnaître au moyen de l'iode que la matière amylacée se produit soit dans le protoplasma cellulaire soit à la surface du nucléus, soit dans l'intérieur du nucléus, mais son apparition a lieu sous trois formes différentes : nous les désignons sous le nom de grains multiples, de grains simples et de grains composés.

Les grains multiples naissent en général au sein du protoplasma, soit que celui-ci remplisse la cavité cellulaire, soit que, ne se multipliant pas en quantité suffisante, il soit réparti en couches ou en masses isolées sur la paroi interne de l'utricule. Dans ces divers cas, on voit apparaître, à un certain moment, une réunion de petits grains constituant un petit groupe arrondi. Ces grains accusent la réaction propre à l'amidon et croissent pendant un certain temps. S'ils se sont produits dans des portions isolées du protoplasma, les groupes restent séparés. Mais si le protoplasma remplit la cavité cellulaire, il peut se présenter deux cas. Tantôt ils apparaissent sur tous les points à la fois, et alors quand ils ont acquis leur grosseur définitive, les groupes, isolés au début, finissent par se toucher et remplir la capacité interne de l'utricule. Il est alors impossible, à qui n'a pas vérifié leur origine, de se rendre un compte exact de leur mode de formation. Tantôt encore les groupes restent toujours séparés les uns des autres et semblent se former autour de certains centres d'attraction déterminés. Le protoplasma ambiant ve-

nant à se résorber, les petites masses arrondies de granules nagent dans l'intérieur du liquide cellulaire, les granulations dont elles sont formées semblent retenues les unes sur les autres par une force moléculaire qui les empêche de se dissocier, sans leur interdire certains mouvements propres. C'est ainsi qu'il n'est pas rare de les voir s'agiter, s'écarter même à une certaine distance pour se réunir de nouveau : mais il est en tout cas impossible d'apercevoir la trace d'une enveloppe commune aux granulations d'un même groupe.

Indépendamment de ces grains, auxquels nous donnons le nom de multiples pour rendre raison de leur apparence, il se produit, soit autour du nucléus soit sur la périphérie interne de la cellule, des granulations isolées, qui grandissent assez rapidement, en affectant généralement une forme plus ou moins ovoïde ou allongée. Ces grains apparaissent au premier moment comme de petites éminences constituées par un liquide coagulé, qu'entoure après un certain temps une membrane très-fine que l'iode colore à peine, tandis qu'il réagit très-bien sur le contenu. La nature vésiculaire est ici nettement caractérisée. Ces grains naissent en nombre plus ou moins considérable dans l'intérieur de la cellule et leur grosseur est successivement variable chez les divers végétaux. Ce sont eux qui constituent la fécule de la pomme de terre; nous aurons bientôt à étudier d'une manière plus intime leur structure. Ce qu'il importe seulement de constater, pour le moment, c'est la distinction bien tranchée qui sépare les grains multiples des grains simples indépendamment de la différence qui résulte du nombre des éléments granulaires : les grains simples dénotent toujours une constitution vésiculaire. Ils se composent toujours d'une membrane plus ou moins épaisse renfermant un liquide, tantôt limpide, tantôt gélatineux, suivant la richesse des principes amylacés. Dans certaines cellules, où le nucléus est apte à produire de l'amidon, les granules peuvent se former à son intérieur ou à sa surface. Il n'est pas rare de les voir apparaître dans des points où le protoplasma forme au sein du liquide des traînées granuleuses unissant le nucléus central à la périphérie. D'une structure assez simple, quand ils sont de petite dimension, ils offrent quand ils sont susceptibles d'atteindre un fort volume une complication qui a fort embarrassé les observateurs et qui n'est expliquée

que depuis peu d'années. La plus simple observation suffit pour faire distinguer dans les gros grains d'amidon des stries tantôt concentriques si le grain est arrondi, tantôt excentriques si le grain est allongé ou ovale. En faisant l'historique de l'amidon, nous avons indiqué les principales explications données de ces apparences.

Mais depuis que l'action de la lumière polarisée d'une part, et la connaissance plus approfondie de l'organisation cellulaire de l'autre, ont révélé dans cette structure du grain d'amidon l'existence de plusieurs couches superposées, les observateurs n'ont plus hésité [qu'entre deux hypothèses : les couches se produisent-elles de l'intérieur à l'extérieur par dépôts externes successifs, ou de la circonférence au centre par dépôts internes ? Le vrai n'est ni dans l'une ni dans l'autre hypothèse, et c'est ce qu'un examen plus délicat permet d'établir. Si l'on fait agir sur un grain de fécule du ferment de salive ou une dissolution de chlorure de chaux, on arrive à se faire une idée très-nette de la structure de ce grain. L'action des réactifs, celle du chlorure spécialement, étant très-lente, il faut attendre quelquefois plusieurs semaines avant d'observer ; mais alors aussi la vision est plus nette et plus distincte. Après un laps de temps convenable, le grain nous apparaît comme constitué par des couches plus ou moins épaisses, séparées par des intervalles où l'action du réactif paraît s'être exercée plus spécialement en dissolvant une matière moins consistante. Dans les grains arrondis, il est assez ordinaire que les couches soient d'une épaisseur à peu près uniforme ; mais dans les grains allongés il en est autrement. Le point organique autour duquel s'étendent les couches est placé excentriquement, d'où il résulte que dans un certain sens l'épaisseur des couches devient très-considérable. Dans ce cas, au lieu d'offrir une composition homogène, on voit qu'elles se dédoublent en deux ou trois couches secondaires, séparées comme les couches primaires par des intervalles. Plus le grain est gros, plus il est excentrique, et plus ces subdivisions, en couches de première formation et en couches de seconde formation, sont nombreuses et perceptibles. En présence de ces phénomènes, il est difficile d'admettre l'hypothèse d'une multiplication de couches par simples dépôts successifs. Si cette explication suffit quand il s'agit des couches primaires, la formation de couches secondaires au sein des

précédentes indique que celles-ci sont le siège d'une action végétative spéciale. Sous cette influence, les couches de première formation s'épaississent, se dédoublent, dans les points où l'épaississement est le plus considérable. De là ces apparences singulières, souvent difformes, dont on ne peut se rendre compte en admettant une succession de couches uniformes, et que l'action du chlorure de chaux rend évidentes, en isolant les strates superposés. Cette action du réactif met encore en relief un autre fait, c'est que durant la période d'épaississement d'une couche, la matière accroissante était plus ou moins riche en principe amylicé. En général, dans chaque couche primaire, la partie interne est la plus dense et la plus brillante. La succession des couches correspondrait donc à des alternatives de variation dans la densité de la substance amylicée. Si le protoplasma cellulaire est riche sous ce rapport, les couches du grain sont plus épaisses, et la cavité centrale peut disparaître. Si le protoplasma est pauvre, les couches sont plus minces, moins dédoublées, et la cavité intérieure plus large.

La différence d'aspect que présentent les couches ne tient pas d'ailleurs à cette circonstance unique que la richesse en principe amylicé a varié pendant la période d'accroissement. N'oublions pas que les réactions chimiques indiquent dans la composition moléculaire des substances connues sous le nom générique d'amidon certaines différences; cette variabilité dans l'agrégation des molécules, en expliquant celle de la densité, nous révèle comment à certains points ces dépôts ont pu faire défaut, ou du moins la matière déposée être facilement dissoute. De là des fentes, des pores qui traversent les couches, et donnent à certains grains une apparence rayonnée caractéristique. Ces fentes donnent lieu, plus tard, à un phénomène remarquable. A une certaine époque, en effet, les grains d'amidon sont résorbés et finissent par disparaître. Sur les petits grains, cette résorption est accusée par une diminution graduelle du volume; mais sur les gros grains, il semble que ce soit un agent extérieur qui attaque les grains sur des points déterminés de la surface, et, en général, sur les points qui correspondent aux fentes. Celles-ci s'élargissent en entonnoir et font apparaître successivement les couches dénudées qui résistent un peu plus longtemps que la substance intermédiaire à l'action de l'agent dissolvant.

Il nous reste à parler de la troisième forme que peuvent présenter les grains d'amidon, et que nous avons désignée sous le nom de grains composés. Nous serons brefs, parce qu'à part quelques différences de peu d'importance, nous voyons ici se reproduire des faits connus. Étant admis qu'un grain simple d'amidon est une vésicule, il est facile d'admettre que le contenu de cette vésicule soit susceptible de se transformer en granulations et en vésicules plus petites. Celles-ci, en croissant avec la vésicule-mère, finissent par en remplir la capacité. On a donc sous les yeux une collection de grains renfermés dans une enveloppe commune qui n'est autre que la vésicule primitive très-agrandie. Une seconde génération de grains peut se former au sein de la première et augmenter le nombre des grains composants, si les membranes des grains secondaires viennent à être résorbées. N'insistons pas davantage sur ces faits qui sont la répétition de lois connues. Qu'il nous suffise d'ajouter, comme cas spécial, que la production des grains composés peut concorder avec l'existence de couches multiples.

Pour épuiser la liste des éléments qui constituent le contenu de la généralité des cellules, nous devrions parler de l'aleurone, principe découvert nouvellement par M. Hartig, et qui avait échappé jusqu'à ce jour aux observations par suite d'une propriété remarquable. Pour rendre plus facile l'étude des objets soumis à l'examen microscopique, on a l'habitude d'ajouter de l'eau. Or, l'aleurone se dissout facilement dans l'eau, et comme ses réactions sont analogues à celles de toutes les substances azotées du protoplasma, aucun indice n'avait décelé sa présence. En substituant l'huile à l'eau, l'aleurone apparaît sous les formes déjà étudiées de granulations et de vésicules. Vu l'absence de notions précises sur les propriétés et les formes de ce nouvel élément cellulaire, nous ajournerons à plus tard ce sujet digne de nouvelles études.

Nous n'avons point à parler ici des éléments spéciaux à certaines cellules, dans certaines espèces de végétaux, tels que les produits oléagineux, résineux, etc. Ce serait franchir les limites du cadre que nous nous sommes tracé. Nous avons voulu examiner les conditions générales sous lesquelles se présente le contenu cellulaire. Il nous reste à étudier sous le même point de vue général l'enveloppe de la cellule.

DES ENVELOPPES CELLULAIRES.

L'existence d'une enveloppe propre à chaque cellule est assez facile à constater dans un grand nombre de cas ; c'est ce qui a lieu par exemple lorsque les cellules d'un tissu jeune ou en voie de formation se dissocient les uns des autres, ou bien encore lorsqu'on a affaire à des cellules dont la destinée est de vivre isolées, sans lien les unes avec les autres : telles sont les utricules qui constituent les grains de pollen, les spores des cryptogames etc. Mais en ce qui concerne ce dernier genre d'organes, il a été fait une objection qui mérite d'être examinée. Partant de cette idée que toute cellule possédait une enveloppe de cellulose, on a refusé aux grains de pollen et aux spores qui paraissent en être dépourvus la dénomination de cellule. Nous ne saurions admettre cette exclusion. Que dans les tissus cellulaires, composés de cellules adhérentes, la cellulose soit toujours au moins pendant une certaine période de leur existence un élément constant, nous ne le nions pas : mais, lorsque plus tard, la substance des enveloppes cellulaires est imprégnée de matières ligneuses qui en modifient la composition au point de ne plus accuser aucune réaction cellulosique, faudra-t-il alors refuser le nom de cellules aux utricules ainsi modifiés ? Evidemment non. La composition chimique de l'enveloppe pas plus que celle du contenu ne peut donc suffire quand il s'agit d'organes vivants pour établir des distinctions sérieuses. Ce qu'il faut considérer surtout, c'est la forme anatomique de l'élément, son rôle physiologique. Les forces vitales ont leurs lois spéciales qui ne sont pas celles de la chimie, et vouloir en faire abstraction pour ne considérer que ces dernières dans une question où il s'agit spécialement d'étudier leur rôle et leur mode d'agir, ce serait s'exposer à de singulières illusions. Pour nous, la cellule est cet organe élémentaire essentiellement composé d'une enveloppe close et d'un contenu, au sein duquel s'élaborent divers produits appelés à concourir au grand acte de la production des tissus organismes plus compliqués, soit qu'elles remplissent ce rôle dès leur naissance, soit qu'elles doivent être placées dans des circonstances spéciales

pour accomplir leurs fonctions définitives. En se plaçant à ce nouveau point de vue, des observateurs d'un mérite incontestable en ont conclu que les grains de pollen et les spores étaient non des cellules, mais des organes doués d'une fonction *sui generis* : cette raison est spécieuse. A l'origine, les uns et les autres débutent par être de simples utricules ne différant en rien de leurs congénères. En outre, les spores comme les cellules proprement dites sont, au moment de la germination, le théâtre d'une véritable multiplication cellulaire analogue à celle qui a lieu au sein des tissus. Les grains de pollen ont, il est vrai, une destinée différente. Néanmoins, avant d'y voir des organismes d'une nature plus développée, il est légitime de les considérer comme de simples cellules.

Étant admis par expérience que dans tous les cas où les cellules se montrent isolées, elles apparaissent pourvues d'une enveloppe, en est-il de même lorsqu'elles constituent par leur réunion un tissu végétal ? L'observation directe ne permet pas toujours de résoudre facilement cette question, nous verrons même plus tard que, dans les tissus très-jeunes, les utricules contigües possèdent une enveloppe commune. Mais dans les tissus plus âgés, il suffit en général d'une amplification puissante unie à une grande netteté de vision pour vérifier l'existence à peu près constante d'une enveloppe spéciale à chacune des utricules. D'ailleurs l'emploi des réactifs facilite le plus souvent les recherches, et dans plusieurs circonstances où l'étroite connexion des cellules ne permettrait pas d'apercevoir sans préparation aucune la ligne de démarcation des membranes juxtaposées, il est possible de déterminer mécaniquement la séparation en faisant macérer le tissu dans un liquide acidulé.

Non-seulement l'observation nous fait découvrir dans chaque cellule une enveloppe propre, elle nous autorise encore à admettre que cette enveloppe se compose sous sa forme la plus parfaite de plusieurs couches, séparables quelquefois, mais en tout cas offrant des réactions caractéristiques qui permettent d'en assigner les limites distinctes. Nous devons toutefois faire, dès à présent, une remarque dont l'étude des faits justifie la convenance, et dont il faudra tenir compte pour apprécier les lacunes de notre travail. On admet généra-

lement que chaque cellule possède trois membranes étroitement superposées, et nous verrons bientôt que si l'existence de l'une d'elles, l'intérieure, a pu être contestée, l'existence des deux autres est un fait assez constant. Mais il arrive souvent aussi, et dans certains tissus spéciaux, c'est le cas normal, on peut apercevoir quatre, cinq ou plusieurs couches distinctes. Nous ne pouvons avoir la prétention d'examiner toutes les circonstances particulières dans lesquelles s'exerce l'activité vitale de la cellule. Ce n'est pas d'ailleurs le nombre plus ou moins considérable de couches qui importe; il ne s'agit point de savoir si chacune de ces couches ou membranes a une fonction rigoureusement déterminée, puisque nous n'avons jusqu'à présent aucun moyen de la préciser; il est beaucoup plus rationnel de chercher la loi qui préside à la multiplication des enveloppes, dans quelles conditions générales elles se constituent, et de suivre les phases diverses de leur développement.

En procédant dans cette étude de l'intérieur à l'extérieur, la première couche membraniforme dont nous avons à nous occuper est, grâce aux travaux de M. Hugo Molh devenu, le point de départ d'une théorie célèbre dans la science. M. Hugo Molh admet que, dès l'origine, le protoplasma cellulaire est renfermé dans un sac parfaitement clos, constitué par une substance azotée comme son contenu. L'ensemble constituerait ce qu'il appelle l'utricule primordiale.

Pendant la première période de croissance, il n'y aurait pas d'autre membrane utriculaire que la membrane azotée; mais elle ne tarderait pas à sécréter sur sa surface externe une ou deux couches de cellulose, et la cellule, lors même qu'elle serait encore susceptible de s'accroître en volume, aurait acquis néanmoins sa constitution définitive. Dans cet ordre d'idées, les grains de pollen, les spores des cryptogames n'étant point revêtus d'une enveloppe de cellulose, sont restés à l'état d'utricule primordiale, et ne méritent point le nom de cellules parfaites. Il y aurait arrêt de développement: toute cellule parfaite, au contraire, débute par naître sous forme d'utricule primordiale, et la membrane qui est spéciale à celle-ci subsiste pendant toute la vie cellulaire, bien que souvent à peine distincte, tant est grande son union avec celle des membranes de cellulose qui est la plus interne. Les réac-

tifs ont toutefois la propriété de la mettre en évidence. Sous leur influence, elle se contracte comme le protoplasma lui-même dont elle possède la composition chimique et le sépare de ses voisines. En d'autres circonstances, cette séparation a lieu en vertu des seules forces vitales. Dans une cellule déjà formée, et appartenant au tissu en voie de croissance, le protoplasma ne remplissant plus la capacité utriculaire, se condense dans l'une des extrémités de la cellule, et l'on aperçoit une portion plus ou moins étendue de l'utricule primordiale détachée de la membrane de cellulose. Une nouvelle couche de cette dernière substance est alors sécrétée à la surface libre. En s'unissant aux couches de la cellule primitive, elle partage celle-ci en deux nouvelles cellules. La multiplication cellulaire peut se faire par un autre mode. Un étranglement se manifeste suivant un plan méridien de la cellule. La surface de l'utricule primordiale paraît traversée par un sillon qui augmente peu à peu de largeur. Une cloison de cellulose s'organise dans ce sillon, et la scission définitive en deux cellules s'opère. Au lieu d'une seule division transverse, il peut s'en produire deux, suivant des plans perpendiculaires, et alors ce sont quatre cellules et non deux qui remplacent la première.

Telle est, réduite à sa formule la plus simple, la théorie de l'utricule primordiale. La réputation de son auteur l'a fait adopter sans beaucoup d'hésitation, et un grand nombre de faits semblent la justifier. Il est certain, en effet, que chez les grains de pollen et chez les spores des végétaux inférieurs, l'enveloppe cellulaire est constituée par une substance plus ou moins azotée. Il est certain que grand nombre de cellules débutent par être des vésicules à enveloppe simple et sans revêtement de cellulose : nous en avons décrit de nombreux exemples dans la première partie de ce travail. Il est facile aussi de vérifier que l'action d'un réactif acide détermine une contraction du protoplasma cellulaire, ou bien encore que dans certaines circonstances de la vie organique ce protoplasma refoulé n'occupe plus qu'une partie de la cavité primitive et paraît circonscrit par un linéament membraneux. Malgré l'importance de ces faits en faveur de l'existence d'une enveloppe azotée primordiale, plusieurs observateurs, et dans ces derniers temps M. Prigheim, ont nié son existence. Ils ont affirmé que toute membrane cellu-

laire avait pour élément constituant la cellulose. Si la réaction caractéristique de cette dernière substance n'est pas un fait constant, c'est que d'autres principes chimiques en altèrent la pureté. Mais, en thèse générale, sa présence est liée intimement à celle d'une membrane. Nous n'insisterons pas davantage sur les arguments employés par les défenseurs comme par les adversaires de l'utricule primordiale. Ceux tirés de la composition chimique ne nous touchent surtout que médiocrement tant que les desiderata de cette science ne seront point plus largement effacés. Mais qu'elle soit ou non formée en totalité d'une substance azotée, l'utricule primordiale existe-t-elle dans toutes les cellules ainsi que l'affirme M. Hugo Molh ? Si l'on compare au point de vue physiologique l'enveloppe qui circonscrit le contenu des diverses vésicules, on remarquera entre elles des différences assez tranchées. Chez les unes, la consistance du sac vésiculaire est nulle. La moindre pression le déforme et le fait éclater sur un ou plusieurs points : mais aussitôt, les divers fragments de la masse rompue se condensent en forme de sphère, et apparaissent de nouveau entourés d'une enveloppe parfaitement close. Le même phénomène se manifeste chez les spores des algues et de la plupart des végétaux cryptogames avant leur fécondation.

Ainsi les spores des vauchéries, à peine échappés des filaments qui les contiennent, se montrent sous forme d'un corps sphérique composé d'une multitude de grains verdâtres emprisonnés dans une enveloppe excessivement tenue. Le plus faible effort suffit pour rompre cette enveloppe : les petites masses fragmentaires se transforment de nouveau en autant de globules à la périphérie desquels on voit se dessiner comme autour de la masse primitive un linéament membraniforme. L'analogie de ces spores avec certaines vésicules nées au sein des cellules est évidente. A-t-on affaire ici à une membrane véritable ? ne serait-ce pas plutôt une simple pellicule produite par la coagulation de la portion externe du mucilage utriculaire ? Cette dernière explication nous semble résulter avec évidence d'une observation multipliée. Il serait donc plus juste de refuser le nom de membrane à cette couche si peu consistante qui n'a aucun des caractères propres à une enveloppe véritable. Chez d'autres vésicules les faits se présentent sous un tout autre

aspect. L'enveloppe de la vésicule chlorophyllienne, de la vésicule amy-lacée offre une certaine solidité, qui maintient la régularité de la forme. La dernière présente d'ailleurs une réaction spéciale qui rappelle celle de la cellulose. Or, comme les conditions dans lesquelles naissent ces vésicules ne diffèrent pas sensiblement entre elles, nous sommes en droit d'en conclure que la composition chimique doit être d'une faible considération quand il s'agit de comparer des éléments organiques soumis aux mêmes lois de formation. Si l'on voulait expliquer la supériorité d'organisation que présente l'enveloppe de la vésicule amy-lacée en s'appuyant sur la nature cellulosique, cette explication fait complète-ment défaut si l'on considère les utricules polléniques. Chez les grains de pollen, les réactions de l'enveloppe n'accusent pas l'existence de la cellulose, et cependant, nous voyons ici une organisation très-déve-lopée dans la membrane enveloppante. Cette membrane est double : la plus extérieure est pourvue de pores fermés par des opercules, et dans un certain nombre de familles végétales offre une structure assez com-pliquée.

Non-seulement l'étude des faits nous révèle qu'en proclamant l'exis-tence d'une membrane azotée chez les cellules naissantes, les spores des cryptogames, les grains de pollen, les défenseurs de l'utricule pri-mordiale ont confondu des organes de nature diverse, et qui sont loin de présenter des caractères identiques, elle va nous permettre d'affirmer qu'ils ont dépassé le but en généralisant outre mesure. Dans toute cellule parfaite, le contenu protoplasmique est renfermé, suivant M. H. Molh, dans un sac parfaitement clos et distinct des membranes de cellulose. Si ce contenu se rétracte, soit sous des influences naturelles, soit par l'effet de réactifs convenables, l'on aperçoit distinctement le contour de ce sac, lorsqu'il se détache de la paroi cellulaire. Malheureu-sément, une observation rigoureuse et faite sans parti pris n'autorise pas une affirmation aussi précise. Chez les végétaux supérieurs nous n'avons jamais aperçu le protoplasma entouré d'une membrane. Lorsque par l'effet des réactifs la substance azotée dont il se compose se contracte et se durcit, la surface de la matière contractée simule quelquefois une apparence membraniforme : même à l'état naturel, quand le proto-plasma ne remplit qu'une portion de la cavité cellulaire, la même illu-

sion se produit : mais en l'un et l'autre cas, l'habitude de l'observation microscopique met en garde contre ces apparences ; en réalité, aucune membrane ne délimite le protoplasma. Chez les végétaux cryptogames, l'erreur est encore plus facile à faire. De nombreuses vérifications nous permettent cependant d'affirmer que, chez ces derniers comme chez les phanérogames, aucun fait ne justifie d'une manière certaine et évidente les assertions de M. H. Molh. Ces faits, s'il en existe, seraient en tous cas l'exception et non la règle. Indépendamment de l'observation directe, il est d'ailleurs d'autres motifs de rejeter dans ce qu'elle a d'absolu l'hypothèse de l'utricule primordiale. Toute utricule primordiale dans le système de M. H. Molh apparaît autour d'un nucléus, que la matière du protoplasma enlace comme une atmosphère limitée par une enveloppe extensible. Or, il n'est pas rare de trouver des cellules sans nucléus. Chez d'autres, un second ou troisième nucléus, etc., naissent dans le sein du protoplasma, et déterminent la formation de jeunes cellules au sein de la première. Il faudrait dans ce dernier cas admettre une production successive d'utricules primordiales renfermées dans la même cellule, ce qui serait une contradiction. Ce mode de multiplication cellulaire est d'ailleurs radicalement différent de celui admis par M. H. Molh. Enfin une dernière objection que nous ferons à la théorie de l'utricule primordiale est celle-ci. Elle nous paraît décisive. Si la membrane de cette utricule est la première formée, si c'est elle qui sécrète plus tard les membranes cellulosiques, comment expliquer que ces dernières membranes puissent y puiser des éléments amylacés qu'elle ne possède point ? Une membrane azotée produisant de la cellulose nous paraît un fait essentiellement anormal, et quand une observation précise ne concorde pas avec une pareille hypothèse, il est peu rationnel de l'admettre.

Si nous avons donné autant d'importance à la question de l'utricule primordiale, c'est qu'elle compte encore parmi les savants un grand nombre d'illustres partisans. Son créateur, M. H. Molh, la défend avec autant de conviction que de persévérance contre les attaques de ses adversaires. Espérons que du choc de ces idées jaillira une connaissance plus intime des mystérieux phénomènes qui marquent les débuts de l'organisation végétale.

Les enveloppes dont on ne peut contester l'existence se montrent en général sous la forme d'une ou plusieurs couches minces, homogènes, dans lesquelles, à part l'existence des formations spirales, annulaires, etc., que nous aurons à examiner plus loin, l'œil n'aperçoit même à la plus puissante amplification aucune trace de structure. Néanmoins dans les couches d'une épaisseur suffisante, il est possible de reconnaître que cette homogénéité est plus apparente que réelle. L'on sait en effet que les substances perméables à la lumière sont plus ou moins réfringentes suivant que leur densité est plus ou moins considérable. Quelque faible qu'elle soit, toute différence dans la densité se traduit sous le microscope par un changement de nuance dans l'intensité de la lumière éclairante, nuance qu'un œil exercé saisit sans peine, et qui est pour l'observateur un indice certain de l'hétérogénéité (1). Les réactions chimiques viennent d'ailleurs confirmer ici les indications basées sur les seuls effets de la lumière. En ce qui concerne ces réactions, nous renvoyons à ce qui a été dit dans la première partie de ce travail à propos des réactions de la cellulose. Bornons-nous à dire que pour les membranes où ce principe existe, la coloration bleue produite au contact de l'iode est plus ou moins intense suivant que la cellulose est plus ou moins pure; que dans certaines couches où la substance amylicée est mêlée d'autres éléments, la coloration ne se manifeste qu'après l'addition préalable de l'acide sulfurique ou de l'acide nitrique. Il est enfin certaines membranes où la prédominance des matières azotées est telle qu'aucun bleuissement n'apparaît même après le traitement acide. Dans ce cas, on obtient des réactions diverses. Si la substance se dissout avec facilité et complètement dans la plante caustique, tout en se

(1) Il ne faudrait point se hâter de conclure que la substance la moins dure est celle dont la nuance est la plus claire. La différence de teinte est simplement un indice. Pour apprécier la densité, il faut éloigner ou rapprocher la lentille objective jusqu'à ce que la nuance la plus pâle soit devenue semblable à la plus foncée. Si, pour atteindre ce résultat, il a fallu éloigner l'objectif, la nuance primitivement plus claire comprend une plus grande densité. S'il faut, au contraire, rapprocher l'objectif, la densité est plus faible.

montrant réfractaire à l'action de l'acide sulfurique, il faut y reconnaître le principe appelé xylogène ou substance lignifiante.

La subérine est, comme le xylogène, soluble dans la potasse caustique, insoluble dans l'acide sulfurique ; mais elle ne se dissout pas comme lui par coction dans un mélange de chlorure potassique et d'acide sulfurique.

Les mêmes procédés qui nous font découvrir la non-homogénéité d'une couche membraneuse nous permettent d'affirmer l'existence de plusieurs membranes distinctes lors même que la ligne de démarcation qui la sépare échapperait par sa délicatesse à la pénétration du microscope. En thèse générale, toute variation dans la densité amenée par une différence dans l'intensité de la lumière est un indice dont on doit tenir compte, parce qu'elle révèle une tendance à la séparation en deux couches distinctes. Lorsque les réactions chimiques révèlent une grande analogie entre les couches voisines d'une même membrane, ou entre deux membranes contiguës, la différence de densité fournit une précieuse indication en ce qui concerne l'âge relatif de ces couches ou de ces membranes. Dans un tissu jeune, tous les produits de l'élabo-ration vitale offrent, toute chose égale d'ailleurs, une densité plus faible que dans les tissus plus âgés. Il est donc légitime de conclure que toute couche ou membrane moins réfringente à la lumière est de date plus récente que celle douée d'une densité plus considérable, pourvu que sa composition n'offre pas de différence essentielle. Ces principes nous serviront de guide dans nos recherches ultérieures.

Nous venons de décrire les formes les plus générales sous lesquelles apparaissent dans les tissus cellulaires les membranes enveloppes de la cellule. Quelle marche suivent-elles dans leurs évolutions ? Question délicate et qu'il est plus facile de poser que de résoudre. Nous pouvons cependant en étudiant les données même du problème tracer la méthode à suivre. Il est bien certain en effet qu'il ne peut être question ici de chercher comment se groupent les éléments chimiques qui entrent dans la composition des membranes. Mais si individuellement les atomes échappent à l'observation, leur aggrégation constitue des formes organiques visibles qu'il est possible d'étudier. S'il est vrai, comme nous l'avons déjà dit, que dans un grand nombre de cas, les membra-

nes se présentent sous l'apparence d'un tissu homogène dont la structure intime se soustrait à toute définition, très-souvent aussi, cette simplicité d'organisation n'existe point. Nous avons signalé un premier degré d'hétérogénéité dans la présence de plusieurs couches constituant une membrane unique. En outre, l'enveloppe cellulaire, soit simple soit multiple, offre chez un grand nombre de cellules les apparences connues sous le nom de pores, de raies, d'anneaux, de spires, etc. Les hypothèses n'ont point manqué pour expliquer ces formes variées. Dans l'impossibilité de les indiquer toutes, nous nous bornerons à signaler les principales. Dans ce qui va suivre, nous ne distinguerons point les cas où il s'agit de couches multiples dans la même membrane, et ceux dans lesquels il y a plusieurs enveloppes, la même théorie suffisant à les expliquer. L'existence de couches ou de membranes distinctes a été généralement considérée comme le résultat d'un dépôt, soit que les éléments aient été primitivement à l'état de dissolution dans les liquides du tissu, soit qu'ils aient été le résultat d'une sécrétion du nucléus ou des membranes préexistantes. Cette idée des dépôts répond naturellement aux données de la plus simple observation, et nous ne voyons aucun motif de l'exclure d'une manière absolue. Les expériences de M. Boucherie, pour la conservation et la coloration du bois, la confirment dans ses points essentiels, et l'accroissement des cellules ligneuses au sein des végétaux paraît réellement dû à ce mode de formation. Mais doit-il être admis à l'exclusion de tout autre? L'étude de l'enveloppe dans la vésicule amyliacée nous a déjà fourni un exemple d'un développement qui, loin de s'effectuer par simple dépôt, suppose un travail interne d'organisation au sein même du tissu membraneux. Nous aurons bientôt l'occasion d'en indiquer d'autres. Mais pour nous tenir momentanément aux cas où l'hypothèse des dépôts successifs peut être admise, il convient de se demander dans quel ordre procèdent ces dépôts. Se font-ils de l'extérieur à l'intérieur? La couche ou la membrane interne est-elle la première formée, les couches externes sont-elles les dernières déposées? A cette double question, les observateurs, faute de faits concluants, ont répondu diversement. Valentin admit le premier que la couche externe est la plus ancienne, et que l'accumulement a lieu par le dépôt de couches secondaires internes au

moyen d'éléments puisés dans le liquide même de la cellule. Cette théorie fût acceptée presque sans contestation, et Schleider, Unger, Hugo Molh lui donnerent l'appui de leur grave autorité. Un consentement si unanime ne parut point suffisant à M. Hartig. Interrogeant de nouveaux les faits, il arrive à une conclusion fort différente. Au commencement de la période de consolidation, les membranes primitives des cellules adjacentes sont appliquées l'une contre l'autre. Ces membranes les premières nées sont les Ptychodes, chaque cellule sécrète bientôt des matières qui se déposant à l'extérieur des Ptychodes constituent une seconde membrane dite astathe; une troisième couche sépare les astathes contiguës des cellules voisines et forme entre les utricules un ciment commun qui est l'eustathe. On voit que ce mode de développement des membranes est précisément l'inverse de celui adopté par Valentin. La théorie de M. Hartig provoqua de nouvelles recherches de la part de M. Hugo Molh. En s'appuyant sur sa théorie de l'utricule primordiale, M. Molh identifie la membrane azotée de cet utricule avec le Ptychode; à sa surface est sécrétée une membrane de cellulose dite membrane primaire, que des dépôts secondaires viennent accroître à l'intérieur. M. Hugo Molh comme il est facile de s'en convaincre a voulu concilier la théorie de Valentin et celle de M. Hartig. Le développement marche d'abord du centre à la circonférence, puis se modifiant en sens inverse, devient centripète de centrifuge qu'il était à l'origine. Toutes ces divergences entre des observateurs d'un mérite éminent montrent combien en ces questions délicates de l'organisation, il est difficile de discerner les faits avec ce degré de précision qui dissipe toutes les incertitudes. Ce qui va suivre nous en fournira de nouvelles preuves. C'est par l'étude des autres particularités que présentent les membranes cellulaires que nous allons chercher la loi générale qui préside à la formation de ces membranes. En s'éclairant les uns par les autres, les faits se grouperont dans un cadre plus harmonieux et que les caprices de l'hypothèse ne viendront plus déformer.

Quiconque a entrepris des études d'organographie végétale a pu voir les apparences remarquables que présentent un grand nombre de cellules et de vaisseaux. Tantôt ce sont des punctuations isolées, simulant

des pores, tantôt ce sont des lignes épaisses plus ou moins allongées, disposées parallèlement dans un ordre symétrique. Si ces lignes forment un tout complet, elles ont l'apparence d'anneaux parallèles courant comme des festons sur la périphérie de la cellule ou du vaisseau. Ailleurs elles sont contournées en spires élégantes à tours plus ou moins écartés. La spiricule ou fil hélicoïde paraît généralement simple mais souvent aussi elle semble formée de deux filaments parallèles. Enfin, dans les vaisseaux respiratoires ou trachées, toute la paroi du vaisseau tout entier est formée uniquement par cet élément spiral, et il suffit d'une légère traction exercée dans le sens longitudinal sur le vaisseau pour voir les tours de spire s'écarter sans effort les uns des autres, preuve évidente qu'ils ne sont unis entre eux par aucune membrane. L'explication de ces remarquables formations cellulaires a exercé vivement la sagacité des observateurs. De là une foule d'hypothèses. Parmi les plus curieuses, nous citerons celles de Grew qui date de 1682. Selon cet anatomiste, les enveloppes des cellules et des vaisseaux sont un tissu formé d'une chaîne longitudinale et d'une trame transversale. L'enveloppe venant à s'accroître en dimension, il se fait des déchirures en spirale des fils composant la trame, pourvu que les fils de la chaîne possèdent une plus grande ténacité. Si elle est peu exacte, l'explication est au moins ingénieuse.

D'autres observateurs, tel que Duhamel et Meyer voient dans la spiricule une fibre déliée analogue aux fibres ligneuses. Or, comme ces dernières ne sont que des cellules très-allongées, et par conséquent creuses, les auteurs cités admettent l'existence d'une cavité interne dans la spiricule, bien qu'ils n'aient pu la constater expérimentalement.

Rudolphi et Lineti considèrent le fil spiral comme aplati. Le dernier n'y voit même qu'une simple lame membraneuse. Cette nouvelle hypothèse diffère notablement de la précédente et s'explique par les progrès faits dans l'étude des vaisseaux. Étant reconnu, en effet, que ces derniers organes ne sont autre chose que des cellules modifiées, on dut leur appliquer la même organisation qu'aux cellules. Or, celles-ci possèdent en général une double enveloppe. Que la membrane interne soit plus lente à s'accroître que la membrane externe, et alors il arrivera que ne pouvant suivre cette dernière dans son développement, elle se

déchirera et ne recouvrira que par places la membrane externe. Ces déchirures s'effectuent toujours suivant un ordre régulier, mais néanmoins variable suivant les divers ordres de cellules. De là les apparences de punctuations, de raies, d'anneaux, etc. Telle est la théorie qui dans ces derniers temps était admise par les savants faisant autorité dans la science, et que Jussieu adoptait dans sa botanique classique. A cette doctrine se rattache celle de Hugo Molh. Schleiden s'en écarte peu lorsqu'il affirme que les courants intérieurs déterminent des dépôts en spirale qui épaississent par places la membrane cellulaire.

Quelle que soit l'opinion émise sur la nature de la spiricule, qu'on la considère comme une fibre déliée ou comme une lame mince, on s'accorde donc généralement à dire aujourd'hui, qu'aux points où elle existe correspond un épaississement de la membrane utriculaire. Qu'il s'agisse, au contraire, de punctuations ciselées, la membrane interne ou les dépôts secondaires ont fait défaut, et c'est à la plus grande transparence de la membrane aux places indiquées qu'est due l'apparence ponctuée. Il en est même qui croient à l'existence d'une perforation complète. Les punctuations seraient des pores véritables : c'était l'opinion de Mirbel. Poursuivant le même ordre d'idées, Mirbel affirmait que les punctuations allongées en forme de raies étaient également des fentes. Sans être aussi absolue, la science moderne admet que les raies correspondent à des épaisseurs moindres d'enveloppe cellulaire. Duhamel soutenait, au contraire, que toutes ces apparences étaient dues à des petits organes utriculaires, vésiculeux, déterminant des renflements ponctiformes ou linéaires sur la périphérie interne de la cellule. La spirale était l'espace compris entre deux renflements hélicoïdes. Où Mirbel voyait une fente, Duhamel voyait un épaississement, et *vice versa*. L'apparence annulaire a suscité les mêmes divergences. Pour les uns, les anneaux correspondent à des dépressions, à des lacunes dans les dépôts; pour les autres, au contraire, les anneaux sont constitués par des bourrelets faisant saillie dans l'intérieur de la cellule.

En présence d'affirmations aussi contradictoires, il était important de vérifier de nouveaux les faits et de les soumettre à une impartiale analyse. C'est ce qu'entreprit M. A. Trécul, dont nous allons résumer les travaux. Si l'on examine les cellules placées à la face interne de la

couche dite génératrice dans les *Echinocactus* et les *Mamillaria*, on s'aperçoit qu'elles renferment presque toutes des lames minces dont les unes sont contournées en hélice, dont les autres isolées et disposées dans des plans parallèles partagent la cellule en trois ou quatre segments. En remontant à l'origine de ces singulières formations, on découvre qu'elles débutent par des sillons très-déliçats qui se dessinent sur la surface interne de la membrane utriculaire, sillons hélicoïdes ou transversaux, suivant la nature de la formation qui doit en résulter. Plus tard, ce sillon a pris l'apparence d'une lamelle faisant saillie à l'intérieur de la cellule : mais en même temps on voit plus nettement qu'elle est une dépendance de la membrane cellulaire externe et non un simple dépôt. Ce qui le démontre encore mieux, c'est qu'en prenant de l'accroissement, cette lamelle, qu'elle soit contournée en spire, ou conformée en anneau, présente à son intérieur une cavité tubulaire remplie d'une matière gélatineuse, d'une couleur un peu plus foncée que celle de son enveloppe. Cette matière en augmentant de volume par intussusception, détend les parois de la spiricule ou de l'anneau ; de telle sorte qu'on ne peut se refuser à admettre que ces formations croissent par l'effet d'une élaboration interne et non par un dépôt externe. Les faits analogues peuvent être observés chez un grand nombre de végétaux. Avec les Cactées, ce sont les Balsaminées qui en offrent les plus remarquables exemples. Il arrive souvent que la membrane des cellules au sein desquelles s'est développée une spiricule est résorbée, et alors, la spiricule reste isolée au sein du tissu sans qu'on puisse s'expliquer son origine, si on a négligé d'en observer l'évolution, c'est ce qui a lieu sans doute de bonne heure pour les vaisseaux aériens dits trachées véritables. Ces vaisseaux ne se composent, en effet, que de l'élément spiral. Il n'en est pas de même des vaisseaux dits fausses trachées et des vaisseaux annulaires. En général, une seule membrane existe, et l'observation révèle que les tubes hélicoïdes ou annulaires sont nés dans son épaisseur et non simplement à sa surface. Dans les cas plus rares où il y a deux membranes, elles sont adhérentes aux points situés entre les spires et les anneaux, et écartées là où se sont développées les formations secondaires spirales ou annulaires. Une autre espèce de vaisseaux nous fournira matière à des explications

analogues. Au lieu de se continuer en hélice ou en anneau, l'élément né au sein de la membrane affecte la forme de mailles entre croisées qui constituent ce qu'on appelle un vaisseau réticulé. Cet élément est, du reste, tubuleux comme dans les cas précédents et offre les mêmes phases de développement. La membrane est souvent résorbée entre ces mailles, et le vaisseau se montre criblé de trous ou de fentes. On peut se convaincre qu'il n'y a pas illusion en humectant le tissu avec de la teinture d'iode. Les perforations restent incolores, tandis que les parties subsistantes de la membrane prennent une coloration jaunâtre.

Les anneaux et les spiricules auraient donc pour origine, suivant M. Trécul, un travail d'organisation interne de la membrane elle-même, phénomène analogue à celui qui détermine la formation de couches secondaires dans la vésicule amylicée. D'autres faits vont justifier cette manière de voir. En étudiant une série horizontale de fibres ligneuses à partir de la couche génératrice chez les conifères et spécialement chez le *Taxus baccata*, on observe que chez les plus jeunes la membrane des cellules contiguës est commune. Un peu plus tard, cette membrane commune se distend et s'épaissit : puis une division apparaît, la séparation en deux membranes est faite. Mais le phénomène ne s'arrête pas là. Entre les deux membranes adjacentes, une nouvelle matière s'organise et finit par entourer chaque cellule, c'est la matière intercellulaire. Or dans l'un et l'autre cas, il ne peut être question de dépôts. Evidemment il y a d'abord dédoublement d'une membrane commune, puis en second lieu sécrétion d'une seconde matière par ces membranes dédoublées. Cette différence d'origine est d'ailleurs établie par l'observation de la densité : deux membranes provenant par dédoublement d'une membrane primitive unique doivent offrir une densité identique. Toute membrane sécrétée est moins dense, au contraire, que la membrane sécrétante. Mais qu'il y ait dédoublement ou sécrétion, le fait principal que nous voulons mettre en relief c'est le travail d'organisation propre à la membrane cellulaire. Dans ces derniers exemples, l'énergie productrice a pour résultats des formations secondaires externes. Dans les premiers, les formations secondaires étaient internes. Il ne faut pas croire cependant que les spiricules et les anneaux appartiennent toujours à cette dernière catégorie. Les cellules de certaines

orchidées offrent des éléments hélicoïdes nés à l'extérieur, soit dans l'épaisseur de la membrane commune si les cellules sont jeunes, soit au sein de la matière sécrétée entre les deux membranes voisines.

Il peut se développer à la fois dans les tissus cellulaires des formations secondaires externes et des formations secondaires internes : en d'autres termes, la même force de sécrétion qui a produit extérieurement de la matière intercellulaire, peut à l'intérieur déterminer l'apparition d'une seconde couche membraneuse. Que cette couche soit réellement sécrétée et non déposée, c'est ce dont on peut se convaincre lorsqu'on la voit accompagnée d'éléments spiraux ou annulaires nés par le mode précédemment décrit. A côté de ces cellules où les spires et les anneaux sont développés, on en découvre qui ne présentent que des rudiments de spiricules et de formations annelées, mais où la nouvelle couche interne se montre avec une netteté parfaite. Chez d'autres, la membrane produite de la sécrétion existe seule ; mais il est impossible à qui a suivi les passages successifs de contester son origine commune. Cette membrane secondaire interne peut sécréter à son tour une membrane tertiaire : mais la nouvelle sécrétion, au lieu de s'effectuer à la surface interne de la membrane secondaire se produit à l'extérieur, en sorte que la troisième couche se trouve intercallée entre cette dernière et la membrane primaire. En résumé, sous son complet développement, la cellule se trouverait munie de trois enveloppes, l'une primaire qui en sécréterait une secondaire interne : de celle-ci naîtrait par sécrétion une membrane tertiaire placée entre les deux. Enfin, la membrane primaire sécréterait à l'extérieur une matière intercellulaire.

Nous n'avons point jusqu'à présent parlé des simples punctuations : il est temps de les examiner. Correspondent-elles à une perforation véritable, ou simplement à une épaisseur plus faible de la membrane ? La petitesse des punctuations, nous empêche d'employer pour résoudre cette question la réaction produite par la teinture d'iode. Mais si dans certains cas, la délicatesse des membranes cellulaires est un obstacle sérieux à l'observation, il en est d'autres où il n'est pas possible de se refuser à l'évidence des faits. Considérons par exemple les cellules à membranes épaisses et multiples qui constituent le parenchyme de

certains fruits, et spécialement de quelques espèces de poires. Sans aucune préparation, ces cellules offrent une petite cavité intérieure, remplie presque entièrement par un gros nucléus de forme polyédrique. L'enveloppe membraneuse paraît composée de quatre ou cinq couches assez épaisses, et la surface extérieure est semée de ponctuations qui correspondent à des canalicules traversant l'épaisseur des couches et disposées en rayons autour du centre organique de la cellule. Si l'on additionne d'acide sulfurique l'eau avec laquelle on a humecté ces cellules, l'action énergique du réactif distend les membranes de cellulose; le volume de la cellule s'accroît, et la substance ramollie s'étale en révélant d'une manière plus précise les détails de sa configuration. En cet état on voit la masse des couches constituer une série de bourrelets épais faisant une forte saillie à l'intérieur et séparés les uns des autres par des canaux qui s'avancent jusqu'à la membrane externe sans la pénétrer. Cette dernière reste intacte, mais à chacun des points où aboutit un canal, la faible épaisseur de l'enveloppe se trahit par une apparence ponctuée. Il n'y a pas là perforation. Cet exemple peut servir à expliquer une foule d'autres apparences analogues.

Mais à côté de ces exemples, il en est un où l'on ne peut nier l'existence d'une ouverture véritable. Sans parler des utricules polliniques, où la présence de pores véritables ne saurait être révoquée en doute, nous pourrions rappeler certains faits cités plus haut, et où, grâce à la réaction de la teinture iodée, il était possible de discerner les places où la membrane subsistait encore, et celle où elle faisait défaut. Nous préférons toutefois indiquer un mode remarquable de perforation dont M. Trécul a suivi les phases avec sa perspicacité habituelle. On sait que les cellules ligneuses des conifères ont une structure très-caractéristique, et que sous leur forme la plus parfaite, elles communiquent les unes avec les autres par des ouvertures entourées d'une aréole distincte. Si l'on observe deux cellules contiguës à l'état jeune, on remarque ainsi qu'il a été déjà expliqué, qu'elles possèdent à l'origine une membrane commune. Peu à peu cette membrane s'épaissit, et alors on voit naître en certains points de son épaisseur une espèce de vésicule remplie d'une substance gazeiforme. A partir de ce moment la membrane ne croît pas en épaisseur aux points correspondants à ces vésicules.

Partout ailleurs, son développement interne continue, et elle finit par se dédoubler. Toutefois ce dédoublement s'arrête à une très-petite distance des vides vésiculaires, en sorte que la membrane d'une cellule paraît, être en continuité avec celle de la cellule voisine. Lorsque ce dédoublement est opéré, la faible pellicule qui séparait les vésicules des cavités cellulaires a disparu, et un petit canal fait communiquer les deux cellules contiguës. En même temps que nous voyons ici apparaître une véritable perforation, nous y découvrons une nouvelle preuve de cette force organisatrice qui réside dans les membranes elles-mêmes, et qui leur permet d'être le siège de modifications essentielles. Telle est la conséquence rigoureuse à laquelle nous conduit l'examen des faits énoncés dans ce chapitre. Les enveloppes cellulaires ne sont pas des récipients inertes uniquement destinés à renfermer les éléments de la vie cellulaire. Elles concourent activement à l'évolution générale des tissus, et s'il faut reconnaître qu'elles empruntent probablement à leur contenu les principes immédiats qu'elles s'assimilent, leur rôle n'en est pas moins très-réel et très-varié. Indépendamment des formes multiples qu'elle présentent, elles constituent des organismes compliqués, tels que les vaisseaux spirifères, annulaires, réticulés; les cellules à spires, à anneaux, à ponctuation, etc. Or, en considérant avec quelle régularité constante ces formations diverses, apparaissent au sein des tissus végétaux, on ne peut y méconnaître les effets d'une loi aussi rigoureuse que générale. L'énergie vitale agit avec une intensité égale au centre de la cellule et à sa circonférence. Tant que le but de la nature n'est pas atteint, elle exerce sans relâche son activité créatrice. Nous avons essayé de retracer les phases principales des phénomènes au sein des cellules, tels que les travaux les plus récents nous les faisaient connaître. En des questions si complexes, les lacunes sont nombreuses et les hésitations permises. Qu'il nous suffise d'avoir signalé quelques points litigieux et interprété quelques faits. Une analyse aussi persévérante que sérieuse, peut seule dissiper tous les doutes en écartant les hypothèses hasardées, et asseoir une théorie définitive sur le contrôle impartial de l'expérience.