

Cours de physiologie moléculaire : fait au doctorat en sciences botaniques en 1903 / par Léo Errera ; leçons recueillies et rédigées par H. Schouteden.

Contributors

Errera, Léo 1858-1905.
Schouteden, H.

Publication/Creation

Bruxelles : Henri Lamertin, 1907.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/y8gt9k98>

License and attribution

Conditions of use: it is possible this item is protected by copyright and/or related rights. You are free to use this item in any way that is permitted by the copyright and related rights legislation that applies to your use. For other uses you need to obtain permission from the rights-holder(s).

**wellcome
collection**

Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>



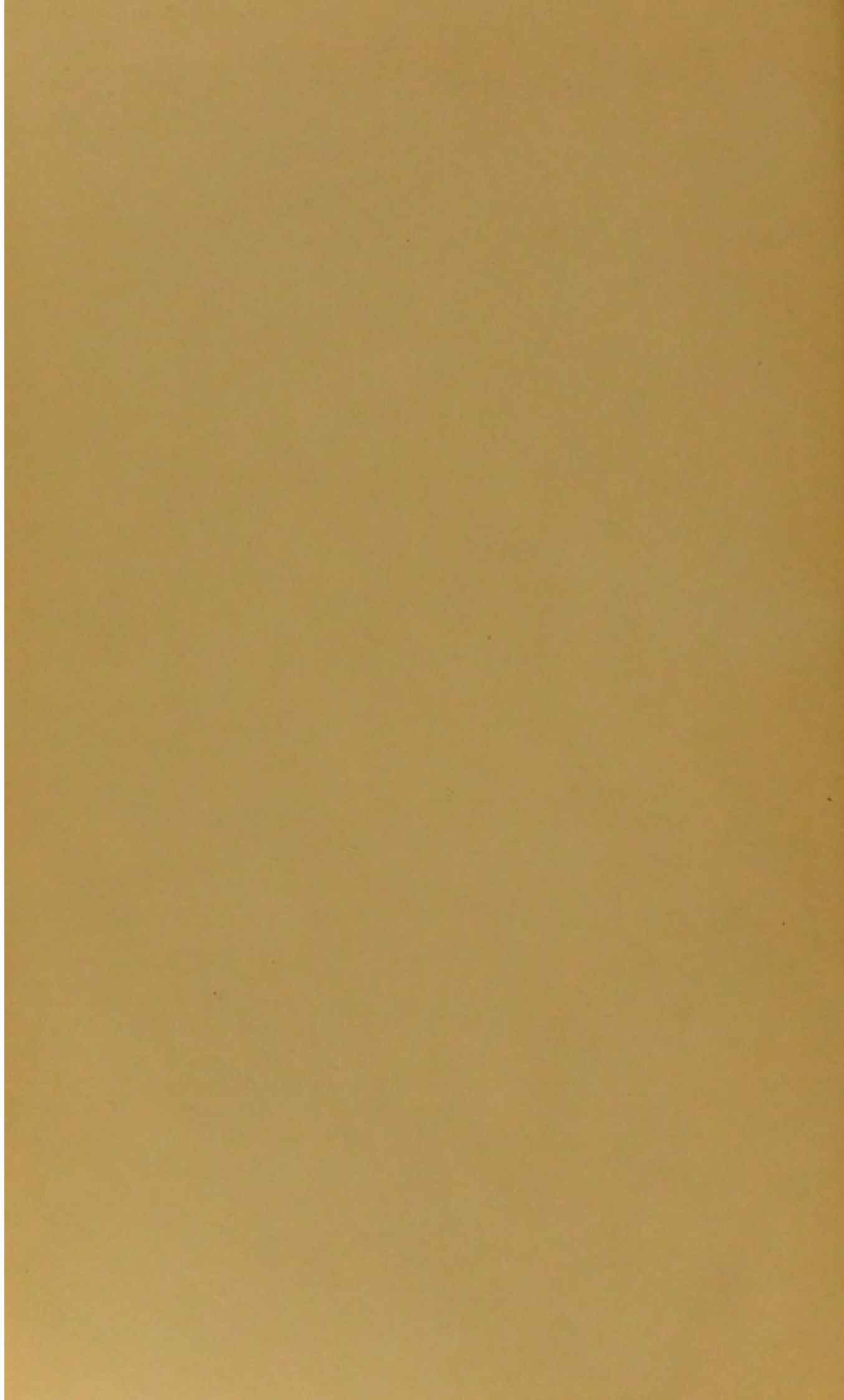
*Presented to
University College.
London.*

*by
L. E. Bayliss, Esq. B.A.*



22500558786

Med
K4772



COURS
DE
PHYSIOLOGIE MOLÉCULAIRE

FAIT AU

DOCTORAT EN SCIENCES BOTANIQUES EN 1903

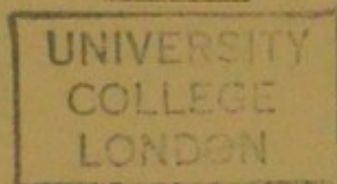
par LÉO ERRERA

LEÇONS RECUEILLIES ET RÉDIGÉES

par H. SCHOUTEDEN

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

Extrait du *Recueil de l'Institut botanique de Bruxelles*, tome VII.



BRUXELLES

HENRI LAMERTIN, ÉDITEUR-LIBRAIRE

20, RUE DU MARCHÉ AU BOIS, 20

1907

23 423 752

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
Coll.	WelMCmac
Coll.	
No.	QK

34425.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS PAR H.-J. HAMBURGER	1
INTRODUCTION	3
Définition de la physiologie moléculaire	3
Définition des forces moléculaires	3
LES UNITÉS DE MESURE	4
<i>a)</i> Unité de longueur (centimètre).	4
<i>b)</i> — masse (gramme).	4
<i>c)</i> — temps (seconde).	4
<i>d)</i> — vitesse (cèle).	5
<i>e)</i> — accélération	5
<i>f)</i> — force (dyne)	5
<i>g)</i> — travail, force vive ou énergie (erg)	5
<i>h)</i> — pression (tonie)	6
<i>i)</i> — chaleur (le joule et la calorie, leur valeur réciproque).	6
PROPRIÉTÉS PHYSIQUES DES TISSUS VÉGÉTAUX	8
§ 1. — PROPRIÉTÉS DES FLUIDES	8
1. <i>Gaz</i>	8
Caractères des gaz.	8
Lois physiques régissant les gaz	8
<i>a)</i> Loi de Boyle et Mariotte	8
<i>b)</i> Loi de Dalton.	6
<i>c)</i> Loi de la dissociation	9
<i>d)</i> Loi de Gay-Lussac et Dalton	10
Équation générale.	11
Hypothèse d'Avogadro	11
Pression de la molécule gazeuse	12
Définition de la <i>mole</i>	12
Pression de la mole	12

Équation générale des gaz (p. 11) exprimée en centimètres cubes et myriotonies; transformation de l' <i>atmosphère</i> en myriotonies.	13
[Parois semi-perméables : voir p. 91.]	
2. <i>Liquides</i> .	15
Caractères des liquides.	15
A. — Tension superficielle des liquides	15
a) Masses liquides	15
Liquide soustrait aux forces extérieures.	15
Expérience de Plateau	15
La couche superficielle des liquides et les forces qui y règnent.	16
Les surfaces minimales	16
Surface limite entre deux liquides	17
Expériences mettant en évidence la tension superficielle	18
Mesure de l'épaisseur de la couche superficielle ou du rayon d'activité des forces moléculaires	19
Procédés de mesure de la tension superficielle.	19
Variations de la tension.	19
Valeur de la tension pour divers liquides	20
b) Lames liquides minces	20
La tension dans les lames minces.	20
Expériences de Van der Mensbrugge, mettant en évidence la tension superficielle dans les lames minces	20
c) Calcul des formules de la tension :	
α) des masses liquides	22
β) des lames minces	23
Phénomènes d'équilibre et de mouvement dus à la tension superficielle	24
α . Phénomènes d'équilibre	24
a) Conditions d'équilibre des masses liquides	24
b) Conditions d'équilibre des lames liquides	24
1) Membranes homogènes	24
Surfaces minimales	25
Cas des lames closes	25
Cas des lames ouvertes (élassoïdes)	25

2) Membranes hétérogènes.	25
Expériences mettant en évidence ces principes	25
Les surfaces de révolution	27
c) Les systèmes laminaires	29
Leurs conditions d'équilibre.	29
Expériences de Plateau et de Van der Mensbrugge.	29
β. Phénomènes de mouvement dus à la tension superficielle.	31
1. Variations chimiques de tension	31
Conditions d'équilibre d'une goutte d'un liquide déposée à la surface d'un autre liquide	31
a) Cas de liquides adhérents.	31
Étalement de l'huile sur l'eau	32
Action de l'éther sur une goutte d'eau	33
b) Cas de liquides non adhérents	33
Action de l'éther sur une goutte d'eau	34
Mouvements causés par des inégalités de tension	34
Mouvement du camphre sur l'eau	34
Amibes artificielles de Gad, Bütschli, etc.	34
2. Variations thermiques	35
Expérience avec la poudre de lycopode.	35
3. Variations électriques	35
Lois de Lippmann	35
Amibe mercurielle d'Ostwald.	36
B. — Cohésion et élasticité	37
Expériences mettant en évidence ces propriétés	37
C. — Viscosité (frottement ou résistance interne)	38
Mesure de la viscosité	38
Variations de la viscosité	38
Expériences de Bottazzi et Hürtle sur le sang	38
Expériences de Plateau : viscosité superficielle et viscosité interne	39
D. — Propriétés des émulsions.	39
État physique du protoplasme vivant	39
Le protoplasme est une émulsion semi-liquide	39

La membrane <i>in statu nascendi</i> est une émulsion semi-liquide	40
Conclusion à en tirer	40
Variations de densité	40
Étude des phénomènes de tension superficielle du protoplasme	41
Application des principes de tension superficielle	41
α . Phénomènes d'équilibre	42
<i>a</i>) Membranes homogènes	42
<i>b</i>) Membranes hétérogènes	42
Exemples de cloisons répondant aux lois vues	42
<i>c</i>) Systèmes laminaires de cloisons	42
1) Tissus jeunes	42
Division des cellules; exemples	43
Cas des « trajectoires orthogonales »	46
2) Tissus adultes	48
Turgescence et « <i>gleitendes Wachstum</i> »	48
β . Phénomènes de mouvement	49
Mouvement des amibes	49
Amibes artificielles de Gad et de Beilstein	49
Caryocinèse et « <i>Reizplasmolyse</i> »	50
§ 2. — PROPRIÉTÉS DES SOLIDES	51
1. Étude physique des solides	51
Corps cristallins et corps amorphes	52
Tension superficielle des solides	52
L'état d'élasticité	52
Division des corps selon les propriétés physiques	52
Coefficient d'extensibilité	53
Limite d'élasticité (<i>Tragmodul</i>)	53
Coefficient de rupture (<i>Festigkeitsmodul</i>)	53
Distinction entre l'élasticité et l'extensibilité	53
2. Application au protoplasme vivant et aux membranes cellulaires	53
L'élasticité du protoplasme	53
Procédé d'Al Clercker pour isoler le protoplasme des cellules végétales	54
Élasticité et extensibilité des membranes végétales	54

Comparaison entre les fibres végétales et les fils d'acier	54
Exemples d'extensibilité et de brusque allongement d'organes végétaux	55
Le rôle des fibres dans l'architecture des végétaux et les études de Schwendener	55
a) Barre d'acier et cylindre métallique creux	56
b) Les constructions végétales	57
α) Stéréides ou éléments morts	57
Cas des feuilles.	57
— tiges	57
— racines	58
— rhizomes	58
— tiges volubles.	58
β) Rôle du collenchyme	58
« Tampons »	59
3. Étude des relations entre la structure physique et les propriétés optiques des solides	59
Classification des corps selon les propriétés physiques.	59
Imperfection des cristaux	60
Anisotropie des cristaux	60
Cas des cristaux dits réguliers	60
4. Application à la cellule	61
Inactivité optique du protoplasme vivant.	61
Biréfringence des membranes cellulaires.	61
Biréfringence de l'amidon	61
Biréfringence de l'inuline	61
Explications possibles de la biréfringence.	61
Études de Fischer sur l'inuline	62
— Krafft sur l'état globomorphe	62
— Ambronn et Leblanc sur les mélanges non intimes de substances différentes	62
— Schimper sur les grains d'amidon	63
— Mangin et Errera sur les membranes celluloses.	63

Indice de réfraction des produits végétaux	64
Calcul de l'indice de réfraction	64
Action des produits végétaux sur la lumière polarisée	64
a) Grains d'amidon.	64
Croix de polarisation entre nicols croisés	64
Explication de cette croix	65
b) Membranes cellulaires.	67
Le pléochroïsme	67
Définition.	67
Cristaux d'iode	68
Cristaux de saponarine.	68
Membranes cellulaires colorées par l'iode.	68
Amidon coloré par l'iode	68
§ 3. — PÉNÉTRATION MUTUELLE DES SOLIDES ET DES FLUIDES	69
a) <i>Pénétration des fluides dans des méats préexistants</i>	69
α) <i>Gaz</i>	69
1. Circulation des gaz dans des cavités étroites	69
Frottement des gaz	69
Coefficient de frottement.	69
Le frottement est indépendant de la densité du gaz	69
Coefficients pour quelques gaz	69
Transpiration gazeuse (Graham) ou écoulement capillaire (Pfeffer)	70
Formule de l'écoulement.	70
Relation entre la densité et la vitesse d'écoulement	71
Détermination de la densité des gaz	71
Adhésion gazeuse ou occlusion	71
2. Application aux tissus végétaux	72
Perméabilité des membranes cellulaires végétales	72
Siège de la circulation des gaz dans la plante	72
Orifices externes : stomates, lenticelles, etc.	72
Particularités de structure empêchant l'occlusion des stomates.	73
Expériences prouvant l'intervention des stomates dans la cir- culation des gaz	74

Méthode des « Glasblasenzählen »	74
Extension des espaces intercellulaires dans les végétaux aquatiques; diaphragmes de soutien.	74
Accumulation des stomates dans les régions à chlorophylle	75
Pression négative.	75
β) <i>Liquides</i>	76
1. Circulation des liquides dans des cavités étroites.	76
Calcul de la formule de la capillarité.	76
Cas d'un liquide sans pesanteur	77
Phénomène d'adhésion aux solides	78
2. Application aux tissus végétaux	78
Valeur de l'ascension de l'eau dans un tube capillaire.	78
Ascension capillaire dans les vaisseaux	78
γ) <i>Mélanges de gaz et de liquides</i>	79
1. Circulation des mélanges de gaz et de liquides dans des cavités étroites (chapelet capillaire ou de Jamin)	79
Définition du chapelet de Jamin	79
Poids du chapelet de Jamin	79
Difficulté de le déplacer.	79
Obstacle à la transmission des pressions.	79
Cas d'un chapelet de Jamin dans un tube à étranglements	81
Valeur énorme des actions capillaires dans les corps poreux.	82
Schéma de Jamin.	82
2. Application aux tissus végétaux	82
b) <i>Pénétration des fluides dans des espaces intermoléculaires</i>	83
α) Pénétration des liquides dans des espaces intermoléculaires avec écartement <i>limité</i> des particules du solide et conservation de la cohésion	83
1. Étude physique	83
L'imbibition	83
Ascension de l'eau entre deux lames mobiles	83
Expériences d'Askenasy	84
Phénomènes d'imbibition	84

Impossibilité d'exprimer par compression toute l'eau d'imbibition.	84
Échauffement par l'imbibition.	85
Coefficient d'imbibition.	85
Vitesse inégale de circulation du dissolvant et du corps dissous dans le corps imbibé	86
Phénomènes d'hygroscopicité	87
2. Application aux végétaux	87
Mouvements hygroscopiques	87
Rose de Jéricho, etc.	87
Projection de graines	87
Graines se vrillant dans le sol	87
Elatères des Équisétacées	88
Sporanges des Polypodiacées	88
Plantes réviscentes	88
3) Pénétration des liquides dans des espaces intermoléculaires avec écartement <i>illimité</i> des particules du solide et perte de sa cohésion.	89
Gradation entre la capillarité et la solution.	89
Importance de l'étude des solutions	89
Définition du terme « solution »	90
Dissolvant et corps dissous	90
Diffusion, pression gazeuse, pression osmotique	90
Corps perméables, imperméables; parois semi-perméables	91
Corps perméants, imperméants	91
Exemples de parois semi-perméables pour les gaz.	91
Expérience de Nernst	91
1. Complément à l'étude des gaz, en tenant compte de la paroi du récipient.	91
Cas d'un récipient inextensible	91
Cas d'un récipient à paroi extensible et élastique	92
Application au cas des parois semi-perméables aux gaz des lois fondamentales des gaz.	93
2. Étude des solutions.	95
La diffusion et l'osmose.	95

La pression osmotique	95
Expérience mettant en évidence la pression osmotique	95
Théories de Reyhler, Crismer, van 't Hoff	96
Similitude des solutions et des gaz (van 't Hoff)	96
Ascension d'un liquide par pression osmotique	98
Exemples de parois semi-perméables	99
1) Appareil de Nernst	99
2) Appareil de Raoult.	99
3) Membranes de Traube (ferrocyanure de cuivre ou tannate de gélatine)	99
Recherches de Pfeffer sur la pression osmotique	100
Expériences de Pringsheim	100
Procédés de mesure de la pression osmotique	101
1) Diminution de tension de vapeur des solutions	101
α) Méthode de l'ébullioscopie	102
β) Méthode des index (Errera et Barger)	102
2) Abaissement du point de congélation. (Méthode cryosco- pique ou de Raoult.)	103
3) Abaissement de la solubilité.	103
4) Plasmolyse des cellules végétales	104
Solutions isotoniques	104
Lois de l'osmose	105
Hypothèse de van 't Hoff sur les solutions isotoniques	106
Pression uniforme de la <i>mole</i> de tout corps dissous	107
Dissociation électrolytique ou ionisation (Arrhenius).	108
Coefficient de dissociation électrolytique	109
Calcul de ce coefficient	109
Détermination de la valeur de la dissociation	110
Expériences de de Vries et coefficient isotonique de celui-ci	110
Objections	111
Coefficient isotonique de van 't Hoff.	111
Tableau comparatif de quelques coefficients	112
Calcul en myriotonies	113
Résolution de divers problèmes osmotiques	113

4. Application au protoplasme vivant	117
Semi-perméabilité du protoplasme	118
Elle n'est pas parfaite.	118
Analyse du système osmotique de la cellule.	118
a) Suc cellulaire.	119
b) Protoplasme	119
c) Membrane.	119
d) Liquide ambiant.	119
Explication de la plasmolyse	120
Analyse de la turgescence ou de la pression osmotique cellulaire.	120
Valeur de la pression en certains cas	120
Déturgescence et plasmolyse	121
Changements de volume par suite de la turgescence	122
Changements de volume de la cellule.	122
Raccourcissement de certains organes; « contraction » des racines.	123
Relation entre la turgescence et la croissance	123
Tension des tissus	124
Tension des tissus ou turgescence au 2 ^e degré	124
Preuves expérimentales	124
Intraméabilité et extraméabilité	125
Intraméabilité; théorie d'Overton sur la semi-perméabilité du protoplasme vivant.	126
Extraméabilité; expériences la mettant en évidence	126
« Réaction osmotique » de la cellule	127
Tonopoièse	127
Anatonose et catatonose	127
Variations de la perméabilité du protoplasme vivant.	127
Reizplasmolyse	128
Action des rayons X et des rayons lumineux	128
Osmose gazeuse	128
Passage des gaz à travers les membranes végétales	128
Expérience de la bulle de savon dans le CO ₂	129

Vitesse de diffusion de différents gaz	129
Expériences d'Exner sur les lamelles savonneuses.	129
Expériences de Wiesner et Molisch et de Devaux sur les membranes végétales	130
Variation de la perméabilité des membranes végétales.	131
MOUVEMENT DE L'EAU DANS LA PLANTE ET TRANSPIRATION	132
La transpiration des plantes.	132
Son importance relative	132
Expérience la mettant en évidence.	132
Valeur de l'évaporation; exemples	133
Chiffres d'évaporation pour la Belgique centrale	134
Rôle de l'évaporation	134
Expérience montrant l'action favorable de la transpiration	135
Relation entre la quantité de matières minérales accumulées et l'eau évaporée	135
Soulèvement du liquide et pression négative	136
Siège du courant d'eau	136
Détermination expérimentale du siège de ce courant	136
Le bois de teck.	137
Développement du système vasculaire chez les Dicotylé- dones et Gymnospermes et chez les Palmiers	137
Vitesse du transport de l'eau	138
Expériences.	138
Cas des plantes languissantes	138
THÉORIES RELATIVES AU SIÈGE DU COURANT D'EAU ET AUX FORCES AMENANT L'ASCENSION	139
1) Théorie qui fait monter l'eau par l'épaisseur des mem- branes du bois, ou théorie de l'imbibition (Sachs, Jamin).	140
Arguments	141
Objections	141
Preuve que la circulation se fait par les cavités	142
2) Théories qui font circuler l'eau dans les cavités des élé- ments ligneux.	143

a) Théorie de l'osmose (Dutrochet)	143
Exposé	143
Objections	143
b) Théorie de la simple capillarité (Böhm).	144
Exposé	144
Objections	144
c) Théorie du simple chapelet de Jamin	144
Exposé	144
Objections	145
d) Théorie basée sur la capillarité et les différences de pression ou Gasdrucktheorie (Böhm <i>olim</i> , Hartig et Vesque)	145
Objections	146
e) Capillarité, pression radulaire et activité osmotique des cellules vivantes des rayons médullaires (Wester- maier, Godlewski).	146
Exposé	146
Objections	147
f) Théorie basée sur la cohésion de la colonne liquide (Dixon et Joly, Askenasy)	148
Exposé	148
Schéma de la plante par Jamin	148
Objections	152
Réponse à ces objections	152
3) Conclusion	152

COURS
DE
PHYSIOLOGIE MOLÉCULAIRE

FAIT AU
DOCTORAT EN SCIENCES BOTANIQUES EN 1903

par LÉO ERRERA

LEÇONS RECUEILLIES ET RÉDIGÉES

par H. SCHOUTEDEN
DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES.

AVANT-PROPOS

M^{me} Léo Errera m'a fait l'honneur de me prier de parcourir le manuscrit des leçons de physiologie moléculaire, faites au doctorat en sciences botaniques par feu le professeur Léo Errera, recueillies et rédigées par son élève, M. H. Schouteden. Elle désirait avoir mon avis sur l'intérêt qu'il y aurait à les publier.

Je me suis empressé d'accéder à son désir, non seulement pour donner une faible marque de respect à la mémoire du savant enlevé, hélas! trop jeune à ses travaux, mais aussi parce que j'étais certain de passer à la lecture de ce travail des heures agréables et instructives. Après avoir examiné avec grande attention ces leçons, je suis

arrivé à cette conclusion, que ce serait un crime de lèse-science de ne pas les publier. En effet, elles présentent sous une forme très attrayante et très claire une foule de recherches et de conceptions nouvelles qui, grâce au remarquable développement pris par la physico-chimie, ont jeté et jetteront encore une lumière inattendue sur un grand nombre de phénomènes biologiques.

Il est tout naturel que dans un cours de physiologie végétale, la tendance générale soit particulièrement botanique, et que les exemples destinés à montrer l'importance prépondérante des connaissances physico-chimiques pour la compréhension des phénomènes de la vie, soient surtout empruntés aux plantes. Pourtant il ne faudrait pas croire que ces leçons soient sans intérêt pour ceux qui s'occupent de physiologie animale ou de physiologie humaine. Ne sait-on pas que les mêmes lois régissent les fonctions des animaux et celles des plantes? Ajoutons que les exemples fournis par la botanique élargiront l'horizon de la physiologie générale et engageront par cela même les physiologistes zoologistes à instituer de nouvelles recherches dans leur propre domaine.

J'ai souvent regretté que les physiologistes botanistes et les physiologistes médecins aient si peu de contacts, maintenant surtout que leurs sciences se sont rencontrées sur un champ commun, où ils pourraient travailler côte à côte et s'entr'aider. C'est précisément ce champ qui a été défriché par Léo Errera avec autant de talent que d'esprit critique.

Puisse ce travail, que je souhaite voir entre les mains de *tous* les biologistes, contribuer à les rapprocher!

Groningue, février 1907.

H.-J. HAMBURGER.

INTRODUCTION (*)

Nous nous occuperons, dans cette partie du cours de Physiologie, de l'étude des propriétés physiques et chimiques générales des êtres vivants.

Vu l'extrême petitesse des appareils — cellules, vaisseaux, fibres, etc. — dans lesquels les phénomènes vitaux élémentaires se manifestent, ce sont les forces que l'on désigne souvent en physique par le nom global de *forces moléculaires*, c'est-à-dire des forces se manifestant à de très petites distances, qu'il s'agit d'étudier ici. Aussi peut-on nommer cette partie de la physiologie, la *physiologie moléculaire*. Mais il sera nécessaire, pour mieux enchaîner notre exposé, de rappeler, chemin faisant, certaines lois et certaines notions que l'on ne range pas d'habitude dans la physique moléculaire.

D'ailleurs, comme les trois états de la matière — gazeux, liquide et solide — diffèrent entre eux principalement par la cohésion et le frottement interne, c'est-à-dire par des forces moléculaires, on peut sans inconvénient rattacher à ce chapitre, comme nous le ferons, l'étude des propriétés générales des gaz, des liquides et des solides (**).

Le caractère le plus remarquable des forces dites moléculaires, c'est que leurs effets décroissent très rapidement quand la distance augmente, et qu'elles deviennent par conséquent *négligeables* à partir d'une distance très faible (dite : le « rayon d'activité des forces moléculaires »), mais qu'en revanche, aux distances imperceptibles, elles atteignent des valeurs extrêmement fortes et l'emportent alors de beaucoup sur les forces, telles que la pesanteur,

(*) Il n'a été tenu compte de la bibliographie que jusqu'en 1903.

(**) Nernst, dans la deuxième édition de sa *Theoretische Chemie*, dit aussi (p. 42) *Molekularphysik* pour la partie qui se rapporte aux propriétés générales des gaz, etc.

qui nous sont plus familières parce qu'elles agissent encore à des distances que nous sommes habitués à regarder comme considérables.

UNITÉS DE MESURE.

Sans entrer ici dans de grands détails sur les unités de mesure employées en physique moléculaire, il est cependant nécessaire de nous entendre sur les mesures à adopter.

La plupart des grandeurs de la physique peuvent s'exprimer au moyen de trois unités fondamentales. Le système le plus généralement employé consiste à choisir :

1° Une unité de *longueur* : le *centimètre*, c'est-à-dire la centième partie du mètre-étalon déposé à Paris ;

2° Une unité de *masse* : la masse de 1 *gramme* (et non son poids, qui varie d'un point à l'autre de la terre, suivant que varie l'accélération g qui intervient dans son évaluation), ce gramme étant la millième partie du kilogramme-étalon déposé à Paris ;

3° Une unité de *temps* : la *seconde* solaire moyenne, c'est-à-dire la 86,400^{me} partie d'un jour moyen, qui est égal à une année solaire moyenne divisée par 365.24225.

Ce système d'unités (centimètre-gramme-seconde) est connu sous le nom de système C. G. S.

On pourrait se demander pourquoi, comme unité de longueur, on a choisi le centimètre et non le mètre ? En voici la raison. Dans le système C. G. S., l'unité de *surface* est naturellement le centimètre carré, l'unité de *volume* le centimètre cube. La *densité* d'un corps étant le quotient de sa masse divisée par son volume ou, ce qui revient au même, la masse de l'unité de volume de ce corps, nous devons, dans notre système rationnel, prendre pour unité de densité, la densité d'un corps qui a l'unité de masse dans l'unité de volume, c'est-à-dire la masse de 1 gramme dans 1 centimètre cube. C'est ce qui a très sensiblement lieu pour l'eau à 4°, et ainsi la densité est exprimée par le même nombre que le *poids spécifique* (c'est-à-dire le rapport du poids du corps à celui d'un même

volume d'eau). Au contraire, si nous prenions pour unités le *mètre* et le *gramme*, l'unité de volume serait le mètre cube, et la densité de l'eau deviendrait égale à 1 million; si nous prenions le *mètre* et le *kilogramme*, elle deviendrait égale à 1,000, de sorte que les nombres exprimant les densités deviendraient, dans le premier cas, un million de fois, dans le second mille fois plus grands que les poids spécifiques.

Dans le système C. G. S., l'unité de *vitesse*, parfois appelée *cèle* (de « celeritas »), est la vitesse d'un mobile parcourant l'unité de longueur en l'unité de temps, soit 1 centimètre en 1 seconde.

L'unité d'*accélération* est celle d'un mobile dont la vitesse augmenterait d'une unité pendant une unité de temps, c'est-à-dire augmenterait à chaque seconde d'une quantité égale à une vitesse de 1 centimètre par seconde.

L'unité de *force* est celle qui donne à une masse égale à l'unité une accélération égale à 1, soit à une masse de 1 gramme une accélération de 1 centimètre par seconde. On l'appelle *dyne* (de δύναμις); ses multiples sont la *kilodyne*, qui vaut 1,000 dynes, la *myriodyne* (myriadyne est moins correct) valant 10,000 dynes, la *mégadyne* valant 1 million de dynes, la *microdyne* égale à un millionième de dyne, etc.

Nous pouvons nous représenter la dyne comme approximativement égale au *poids de 1 milligramme* (c'est-à-dire l'action exercée par la gravitation terrestre sur la masse de 1 milligramme, aux latitudes moyennes). En effet, le poids de 1 gramme représente une force de g dynes, c'est-à-dire à la latitude moyenne de 45°, en unités C. G. S., 980.6 dynes; donc le poids de 1 milligramme sera représenté par 0.9806 dyne, soit très approximativement 1 dyne.

Le travail étant, comme on sait, proportionnel à la force et au chemin parcouru dans sa direction, l'unité de *travail* ou de *force vive* ou d'*énergie* est, dans le système C. G. S., le travail produit par une dyne, lorsque son point d'application parcourt dans le sens de la force un chemin égal à 1 centimètre. On l'appelle *erg* (de ἔργον); les multiples habituels sont le *meguerg*, le *micrerg*, etc.

L'unité de *pression* est la pression de l'unité de force sur l'unité de surface, donc la pression de 1 dyne sur 1 centimètre carré. J'ai proposé de l'appeler *tonie* (de *τόνος*, effort, tension), avec les multiples : *décatonie*, *kilotonie*, *myriotonie*, *mégatonie*, etc.

En vertu de la théorie mécanique de la chaleur, l'unité de *chaleur* sera la quantité de chaleur qui, en se transformant intégralement en travail, donnera l'unité de travail, c'est-à-dire 1 erg. Mais cette unité serait extrêmement petite; aussi a-t-on préféré en prendre un multiple qu'on a appelé le *joule* (j) : celui-ci est l'erg multiplié par 10 millions, soit 10^7 ergs; on emploie aussi le *kilojoule* (J), égalant 1,000 joules ou 10^{10} ergs. La définition du joule est : 10 meguergs.

Le joule (*), déjà employé dans ce sens dans l'électrotechnique, a l'avantage d'être indépendant de nos connaissances sur le calorifique spécifique de l'eau. D'habitude, cependant, on se sert d'une autre unité, la *calorie* ou *petite calorie*, moins rationnelle mais plus commode, dans laquelle intervient la notion du degré de température, c'est-à-dire une unité étrangère au système C. G. S. et dont nous allons préciser la signification. Un *degré centigrade* est le centième de l'écart de température entre la glace fondante et l'eau bouillante sous la pression barométrique de 76 centimètres de mercure; et, scientifiquement, un tel degré répond à 1 centième de la dilatation en volume qu'un gaz parfait éprouve pour un tel écart (ce qui, aux températures peu élevées, correspond aussi à d'égales dilatations du Hg : à ces températures, le thermomètre normal [c'est-à-dire le thermomètre à air] et le thermomètre à mercure concordent). Cela posé, la (*petite*) *calorie* est la quantité de chaleur nécessaire pour élever de 1° (mesuré au thermomètre à air) la température de 1 gramme d'eau prise à 15°; la *grande calorie* ou *kilocalorie* est celle qui répond à 1 kilogramme d'eau; elle vaut donc mille fois plus, tandis que la *millicalorie* vaut mille fois moins et répond au milligramme d'eau.

(*) Dans la troisième édition (1899) de son *Grundriss der allgemeinen Chemie*, Ostwald donne toutes les indications de quantités de chaleur en joules.

Ces unités étant le plus généralement employées (*), il est utile de pouvoir transformer en joules un chiffre donné en calories et réciproquement. Cherchons donc quelle est la valeur en joules de la petite calorie et quelle est la valeur en calories du joule même. D'après des déterminations récentes, l'équivalent mécanique de la chaleur est approximativement 42660 grammes-centimètres, ce qui veut dire qu'une (petite) calorie intégralement transformée en travail suffirait à soulever, aux latitudes moyennes, 1 gramme à 426^m6 ou 42660 centimètres de hauteur. Réduisons cela en *ergs*. Nous avons vu que 1 erg est le travail produit par 1 dyne sur un chemin égal à 1 centimètre : 1 erg = 1 dyne × 1 centimètre, et que 1 gramme, à la latitude de 45°, vaut 980.6 dynes. La petite calorie a donc pour valeur 42660 grammes-centimètres × 980.6 dynes, soit 41830000 ergs ou 41.83 millions d'ergs ou (puisque 1 joule vaut 10 millions d'ergs) 4183 joules. D'où 1 joule = 0.2391 calorie et 1 kilojoule = 2391 calories.

Connaissant ces unités fondamentales, nous pouvons aborder l'étude des propriétés physiques et chimiques des tissus. Nous examinerons d'abord les propriétés physiques.

Dans les êtres vivants, on trouve des parties *solides* et des *fluides*, en réunissant sous ce dernier nom les *liquides* et les *gaz* qui ont en commun l'extrême mobilité de leurs particules (**). Nous nous occuperons d'abord des fluides et nous étudierons les gaz en premier lieu.

(*) La Commission internationale de contrôle des instruments enregistreurs et d'unification des méthodes en physiologie, réunie en septembre 1900, à Turin, s'est encore prononcée pour l'emploi de ces unités et non du joule.

(**) Une division plus rationnelle des corps est, nous le verrons plus loin, celle-ci :

Etat . . .	}	cristallin	}	liquide. solide.
		amorphe	}	gazeux. liquide. solide.

Voir au § II traitant des solides (p. 51).

I. — PROPRIÉTÉS PHYSIQUES.

§ 1. — PROPRIÉTÉS DES FLUIDES.

1^o Gaz.

Un gaz tend à remplir *complètement* l'espace qui lui est offert et, en l'absence de forces extérieures, il le remplit d'une façon uniforme, homogène. Donc, si un obstacle l'empêche d'augmenter de volume, il tendra à chasser devant lui cet obstacle. Cela se traduit par la pression qu'il exerce sur les parois du vase qui le renferme.

Introduit-on dans le même espace une nouvelle quantité du même gaz, ou d'un ou de plusieurs autres gaz (sans action chimique sur le premier), chaque quantité se conduit comme si elle était seule : elle tend à se répandre uniformément dans tout l'espace et elle exerce sa pression indépendamment des autres ; si l'on a introduit dans le récipient une quantité de gaz égale à celle qui s'y trouvait déjà, la pression sera, par conséquent, doublée. S'il s'agit de gaz différents, ils se pénètrent donc et se mélangent d'une façon parfaite l'un avec l'autre et, s'il n'y a pas entre eux d'action chimique, cela se fait sans perte ni gain de chaleur.

Si l'on admet l'hypothèse de la constitution moléculaire de la matière, il résulte de la faible densité des gaz que leurs molécules sont extraordinairement éloignées les unes des autres, au point de ne pas exercer d'action mutuelle notable, et qu'elles tendent à s'éloigner toujours davantage. De là, précisément, la facilité des gaz à se pénétrer mutuellement et de là aussi la simplicité des lois auxquelles ils obéissent.

Les gaz sont soumis à quatre lois physiques fondamentales, que nous allons exposer en les formulant de façon spéciale :

1. LOI DE BOYLE ET MARIOTTE. — Si l'on comprime 1 litre de gaz jusqu'à ce qu'il n'occupe que la moitié de ce volume, cela revient à introduire dans l'espace déjà occupé par une certaine masse

gazeuse une nouvelle masse égale à la première. Chacune se conduisant comme si elle était seule, leurs pressions s'ajoutent : la pression dans le demi-litre sera donc le double de ce qu'elle était dans le litre.

Par suite, nous pouvons formuler la loi : *A température constante, la pression d'une masse gazeuse est inversement proportionnelle au volume qu'elle occupe, c'est-à-dire donc proportionnelle à sa concentration.*

Soient

$$p \text{ et } v, \quad p_1 \text{ et } v_1, \quad p_2 \text{ et } v_2, \quad \text{etc.},$$

les pressions et volumes correspondants; on a

$$pv = p_1v_1 = p_2v_2 = \dots = \text{constante} \quad \dots \quad (1)$$

Donc le *produit de la pression par le volume d'un gaz est une quantité constante.*

2. LOI DE DALTON. — Pour les mêmes raisons, *la pression totale d'un mélange de deux ou plusieurs gaz est égale à la somme des pressions que chacun exercerait s'il remplissait le récipient à lui seul.*

Soit P cette pression totale et soient p, p_1, p_2, \dots les pressions individuelles des gaz pris séparément. On a la formule :

$$P = p + p_1 + p_2 + \dots \quad (2)$$

3. Pour des gaz se dissociant, il faut naturellement tenir compte de la *dissociation*. Tout gaz qui s'est totalement dissocié, en deux autres, par exemple, agit désormais comme s'il était constitué de deux gaz distincts : ainsi NH_4Cl se comporte comme $\text{NH}_3 + \text{HCl}$. Dès lors, sa masse exerce, à volume égal, une pression double — ou occupera, à pression égale, un volume double.

Tout dédoublement de la molécule gazeuse en deux molécules nouvelles, amène un doublement de la pression.

Si toutes les molécules du gaz ne se dissocient pas, mais seulement une partie d'entre elles, ce n'est évidemment que la fraction correspondante de la pression totale qui se trouve doublée.

4. LOI DE GAY-LUSSAC ET DALTON. — *A volume constant, la pression de tout gaz augmente, par degré de température, d'une quantité constante.* Nous appellerons celle-ci α . Elle se trouve être égale au $\frac{1}{273} = 0.003663$ de la pression que ce gaz exercerait dans le même volume à 0°C .

Si, au contraire, on maintient la pression constante, alors, en vertu de (1), c'est le volume qui augmentera de cette manière, c'est-à-dire que *tous les gaz se dilatent uniformément, pour chaque degré centigrade, de $\frac{1}{273}$ de leur volume à 0°C .*

Soient p_0 et v_0 la pression et le volume à 0°C , P et V la pression et le volume à t :

a) Si le volume est constant et reste égal à v_0 , on a :

$$P = p_0 + \alpha p_0 t = p_0(1 + \alpha t) = p_0 \left(1 + \frac{t}{273}\right) \dots \dots (3)$$

b) Si la pression est constante et reste égale à p_0 , on a :

$$V = v_0 + \alpha v_0 t = v_0(1 + \alpha t) = v_0 \left(1 + \frac{t}{273}\right) \dots \dots (4)$$

c) Si le changement de température s'est fait avec variation simultanée de volume et de pression, il y aura à t un volume v et une pression correspondante p . D'après (1), on a la relation :

$$pv = Pv_0 = p_0V = \text{constante.}$$

Remplaçant P ou V par leur valeur tirée de (3) ou (4), il vient :

$$pv = p_0v_0(1 + \alpha t) = p_0v_0 \left(1 + \frac{t}{273}\right).$$

Introduisons à présent une notion nouvelle : la *température absolue*. Comptons les températures, non plus à partir de 0°C , mais à partir de -273° qu'on appelle le zéro absolu. Cette température, qui semblait complètement hors de notre portée il y a peu d'années encore (*), a été singulièrement approchée dans ces derniers temps.

(*) OSTWALD, *Lehrbuch der allgemeinen Chemie*, I, p. 141.

Dans ses expériences sur la solidification de l'hydrogène, Dewar (*) a atteint approximativement la température de -258° .

Nommons T les températures absolues, ainsi comptées. T a pour valeur :

$$T = t + 273,$$

d'où

$$t = T - 273.$$

Dans l'équation posée plus haut, substituons t par cette valeur :

$$pv = p_0v_0 \left(1 + \frac{T - 273}{273} \right) = \frac{p_0v_0}{273} T. \quad \dots \quad (5)$$

Nous avons ainsi une relation tout à fait générale applicable aux gaz : le produit de p par v est égal à une constante p_0v_0 multipliée par la constante $\frac{1}{273}$ et par la température absolue.

Ces lois ne sont pas rigoureuses : elles présentent de petits écarts, d'autant plus marqués que v est plus petit et p plus grand. Elles n'en sont pas moins capitales, comme nous le verrons encore dans la suite.

On sait que cette similitude remarquable dans la conduite des gaz les plus divers, en même temps que les relations entre leurs densités et la simplicité des rapports en volume suivant lesquels ils se combinent, ont conduit le chimiste italien Avogadro à une hypothèse ingénieuse et aujourd'hui généralement acceptée. D'après elle, l'unité de volume de tous les gaz contient, dans les mêmes conditions de température et de pression, le même nombre de molécules. Par conséquent, leurs densités sont proportionnelles à leurs poids moléculaires.

Un même nombre de molécules de tout gaz exerce dans l'unité de volume, à une température déterminée, une même pression.

(*) DEWAR, *Ann. de Phys.*, octobre 1899.

Nous pouvons traduire ce phénomène de façon symbolique en attribuant à toutes les molécules une même pression moyenne :

Une molécule de tout gaz exerce, dans l'unité de volume, à une température donnée, une même pression.

Nous ne pouvons prendre 1 molécule de gaz, mais nous pouvons, en acceptant l'hypothèse d'Avogadro, en prendre des nombres égaux chez divers gaz : il suffit pour cela de prendre de chacun d'eux 1 *molécule-gramme* ou, comme on dit aussi, 1 *mole*, c'est-à-dire un poids égal au poids moléculaire du corps exprimé en grammes, soit, par exemple :

- 2 grammes H_2
- 32 grammes O_2
- 28 grammes N_2
- 18 grammes H_2O (vapeur).

Appliquons à la notion de 1 mole la loi générale que nous avons trouvée plus haut :

$$pv = p_0 v_0 \frac{T}{273} = \frac{p_0 v_0}{273} T.$$

Appelons R la fraction $\frac{p_0 v_0}{273}$ pour 1 mole d'un gaz quelconque ; pour 1 mole, on a donc la relation :

$$pv = RT.$$

Or, on peut aisément calculer, d'après les densités connues des gaz dits permanents, que 1 mole, occupant l'espace de 1 litre, exerce à 0° une pression de 22.42 atmosphères, c'est-à-dire que si on comprime un gaz à 22.42 atmosphères, dans 1 litre on peut en mettre une quantité égale au poids moléculaire exprimé en grammes. De là nous tirons quant à R :

$$R = \frac{p_0 v_0}{273} = \frac{22.42 \times 1}{273} = 0.0821.$$

Donc, à une température quelconque, si nous comptons les pres-

sions p en atmosphères et les volumes v , occupés par 1 mole, en litres, nous aurons :

$$pv = \frac{22.42}{273} T = 0.0821 T.$$

Mais si nous voulons rester dans le système C. G. S., nous devons exprimer les volumes en centimètres cubes et les atmosphères en tonies.

Tout d'abord, il nous faudra compter les v en centimètres cubes :
On sait que

$$v_{\text{cm}^3} = 1000 v_{\text{litres}}$$

d'où

$$v_{\text{litres}} = \frac{v_{\text{cm}^3}}{1000}$$

et R devient

$$R = 0.0821 \times 1000 = 82.1.$$

La formule devient donc :

$$pv_{\text{cm}^3} = 82.1 T.$$

La transformation de l'atmosphère en unités C. G. S. est plus délicate. Comme on sait, l'*atmosphère* est la pression faisant équilibre et égale à une colonne de mercure de 76 centimètres, au niveau de la mer et à la latitude 45°. C'est une unité irrationnelle, car sa valeur varie avec l'altitude. Introduisons donc notre unité rationnelle de pression dans le système C. G. S., c'est-à-dire la *dyne par centimètre carré* ou *tonie*. Mais cette unité étant fort petite, pour éviter de trop grands nombres employons plutôt un multiple : la *myriodyne par centimètre carré* ou *myriotonie*, qui sera représentée par le symbole \bar{M} .

Il faut, dans notre équation, traduire en cette unité les pressions p exprimées en atmosphères. Nous aurons :

$$\frac{P}{\bar{M}} v_{\text{cm}^3} = R_1 T.$$

Calculons 1 atmosphère en myriotonies. D'après la définition que

nous venons de donner de l'atmosphère, la valeur de celle-ci est, en myriotonies (*):

$$1 \text{ atm.} = \frac{g \times \text{densité Hg} \times 76}{10000} = \frac{980.6 \times 13.5956 \times 76}{10000} = 101.322 \bar{M}$$

$$= 1013220 \text{ tonies} = 1.01322 \text{ mégatonie (**)}.$$

Puisque 1 atmosphère = 101.322 \bar{M} , le chiffre de la pression en atmosphères doit être multiplié par 101.322 pour avoir la même pression en myriotonies :

$$p_{\frac{\tau}{M}} = p_{\text{atm}} \times 101.322$$

$$p_{\text{atm}} = \frac{p_{\frac{\tau}{M}}}{101.322}$$

Introduisons cette valeur dans la relation

$$p_{\text{atm}} v_{\text{cm}^3} = RT = 82.1 \text{ T},$$

et nous aurons

$$\frac{p_{\frac{\tau}{M}}}{101.322} v_{\text{cm}^3} = 82.1 \text{ T},$$

d'où

$$p_{\frac{\tau}{M}} v_{\text{cm}^3} = R_1 T = 8318.5 \text{ T}.$$

En transformant les centimètres cubes en litres, on obtient :

$$p_{\frac{\tau}{M}} v_{\text{litres}} = 8.3185 \text{ T} = 8.32 \text{ T approximativement},$$

formule exprimant donc que pour un gaz la relation pour 1 mole

(*) Nernst (p. 44) donne pour g à 45° : 980,6; Everett (p. 19) donne 980,635; Ostwald (I, p. 165), 980,533. Pour la densité de Hg, Nernst (p. 44) donne 13,596; Everett (p. 32), 13,5956; Ostwald (I, p. 166), 13,5953.

(**) On voit par là que l'atmosphère diffère peu d'une mégatonie ou un million de tonies; donc 1 tonie vaut environ 1 millionième d'atmosphère, et 1 myriotonie environ $\frac{1}{100}$ d'atmosphère.

entre la pression énoncée en myriotonies et le volume en litres est représentée par la constante 8.32 multipliée par la température absolue.

S'il y a n moles d'un même gaz ou de divers gaz, on a pour chacune

$$pv = RT$$

et pour leur somme donc

$$PV = nRT.$$

2° Liquides.

Les liquides ont en commun avec les gaz la grande mobilité de leurs particules et la propriété, qui en résulte, de transmettre également des pressions dans tous les sens. Mais ils présentent un frottement intérieur bien plus considérable, c'est-à-dire qu'un travail notable est nécessaire pour déplacer les particules les unes par rapport aux autres : aussi ne tendent-elles pas, comme c'est le cas chez les gaz, à fuir et occuper tout l'espace qui leur est offert.

A. — Tension superficielle.

De lui-même, le gaz ne tend à prendre aucune forme définie et, soustrait à la pesanteur et autres forces extérieures, il présente, dans toute sa masse, une parfaite homogénéité. Le liquide, au contraire, soustrait à ces mêmes forces, prend, de lui-même, une forme définie qui est la *sphère*, et cela sous l'influence de forces qui façonnent en quelque sorte sa surface. Nous verrons que ces forces figuratives ont une grande importance chez les êtres vivants.

Plateau a imaginé une belle expérience pour démontrer qu'un liquide soustrait à la pesanteur prend la forme sphérique. A l'aide d'une pipette, il introduit une certaine quantité d'huile au sein d'une solution de même densité d'eau et d'alcool : l'huile, sur

laquelle la pesanteur n'a, dans ces conditions, pas d'action, prend la forme d'une sphère flottant librement dans le liquide.

Si l'on admet — ce qui paraît l'interprétation la plus simple de la différence entre les liquides et les gaz — qu'il y a entre les particules du liquide une attraction, très forte à petite distance, mais diminuant très rapidement et devenant sensiblement nulle à la distance où se trouvent les molécules gazeuses, on reconnaît que pour une molécule dont la sphère d'activité est A, située dans la profondeur du liquide (fig. 1), toute attraction s'exerçant dans la sphère moléculaire qui l'entoure sera contrebalancée par une action inverse, que les actions moléculaires se neutralisent deux à deux : attirée également en tous sens, la molécule ne tend pas à se déplacer. Mais les molécules superficielles, dont la sphère d'activité est B, ne sont pas dans les mêmes conditions ; la sphère d'attraction qui agit sur elles étant incomplète, la résultante de toutes les attractions ne sera pas nulle : elle existera réellement et, par raison de symétrie, sera normale à la surface et dirigée vers l'intérieur ; par conséquent, les molécules superficielles B seront attirées vers l'intérieur de la masse liquide. Il en résulte que chaque fois qu'une des molécules voisines de la surface pourra se déplacer vers l'intérieur, elle le fera ; au con-

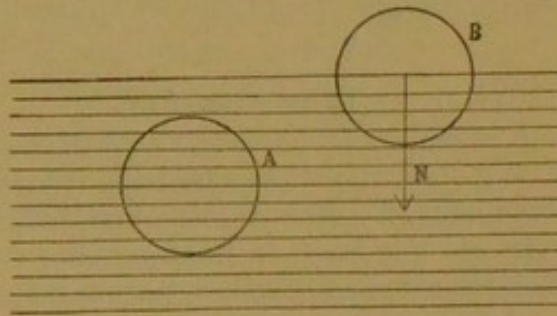


FIG. 1.

traire, il faudra un effort considérable pour amener une molécule à la surface. Le phénomène de déplacement cessera et l'équilibre sera atteint quand la surface libre sera la moins grande possible, ou, plus précisément, sera telle que toute petite déformation l'agrandisse : c'est ce qu'on nomme une *surface minimum*. Le résultat

est important : c'est que le liquide, soumis aux seules forces moléculaires, *tendra à présenter une surface minimum*.

Même sans faire d'hypothèses sur la constitution moléculaire des liquides, il est facile de s'assurer expérimentalement que le liquide tend à diminuer le plus possible sa surface, que celle-ci se conduit comme une membrane élastique tendue. Quelle que soit la vraie nature des forces moléculaires, leur résultante, comme l'a déjà clairement exprimé en 1804 le physicien anglais Thomas Young, est une *force contractile* ou *tension superficielle* qui siège dans la couche superficielle du liquide.

Les considérations qu'on vient d'indiquer relativement aux molécules situées à la surface libre d'un liquide sont aussi applicables à la surface de séparation de deux liquides ne se mélangeant pas et dans lesquels les actions moléculaires ne sont pas identiques (fig. 2). Pour une molécule placée à la limite des liquides A et B, les effets ne se neutralisent pas. Mais comme les deux surfaces

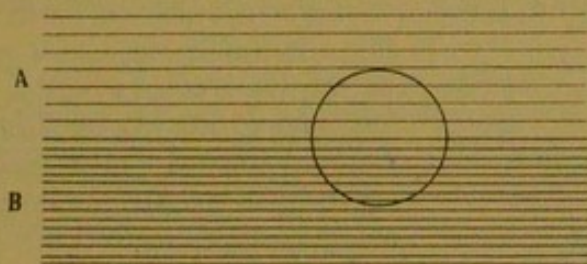


FIG. 2.

ne peuvent se séparer l'une de l'autre, il s'établira à leur limite une certaine contraction moyenne. A la limite de deux liquides non miscibles, il y a donc aussi une tension superficielle, qui sera, en général, intermédiaire entre les tensions superficielles des deux liquides considérés.

Par divers procédés, on est parvenu à trouver l'épaisseur de la couche superficielle en question, qui est évidemment fort mince par suite de la petitesse du rayon d'action des forces moléculaires. L'épaisseur de cette couche est d'environ $\frac{1}{20} \mu$, soit environ

$0^{mm}00005$ ou $0,05 \mu$: ce chiffre représente donc le *rayon d'activité sensible des forces moléculaires*.

A l'aide de certaines expériences faciles à réaliser, il est aisé de mettre en évidence la tension superficielle des liquides, grâce à laquelle ils sont comme enveloppés d'une lamelle que l'on peut, par exemple, comparer à une lame de caoutchouc tendue. Voici quelques-unes de ces preuves expérimentales :

a) Si l'on trempe dans l'eau un pinceau à poils fins, on voit les poils s'étaler dans le liquide. Retirons le pinceau de l'eau : ils se rapprochent l'un de l'autre, attirés par la force contractile.

b) Si l'on prend un anneau de cuivre, plus dense que l'eau, on peut le faire flotter sur celle-ci, à condition de l'y déposer avec précaution : le poids de l'anneau détermine à son voisinage une légère dépression de la surface du liquide, amenant une réaction inverse, dirigée de bas en haut, et qui fait équilibre au poids. Il en est de même si l'on dépose sur l'eau une toile métallique.

c) Prenons un tamis ordinaire et, après en avoir paraffiné les fils afin qu'ils ne soient pas mouillés, versons-y de l'eau. Le liquide ne s'écoulera pas, bien que le réseau criblé soit intact, comme nous le prouvons aisément en imprimant un choc au tamis : l'eau passe alors par les trous.

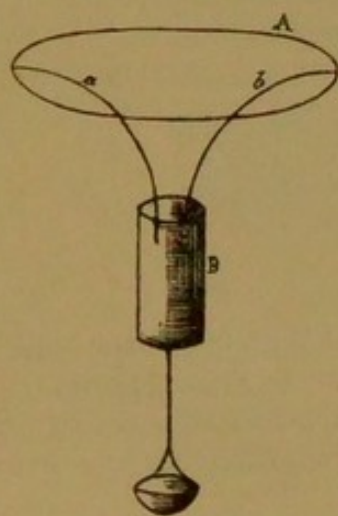


FIG. 3.

(D'après Van der Mensbrugghe.)

d) Le physicien bien connu Van der Mensbrugghe a imaginé un petit appareil fort démonstratif (voir fig. 3). Ce flotteur présente deux positions d'équilibre : la première est celle résultant du poids du système ; la deuxième s'obtient en enfonçant l'appareil sous l'eau, de façon que l'anneau en fil de fer supérieur se trouve immédiatement sous la surface de l'eau. La tension régnant dans la couche superficielle du liquide suffit à retenir le flotteur dans cette position. Nous pouvons le démontrer en diminuant la

tension superficielle du liquide ; il nous suffira pour cela d'étaler à la surface de l'eau une goutte d'éther ou de naphte, ou simplement d'en approcher une éponge imbibée de l'un de ces produits : la force retenant le flotteur dans la position d'équilibre 2 sera diminuée et l'appareil reprendra la position 1.

La tension superficielle peut se mesurer par divers procédés.

Le plus simple consiste à déposer à la surface du liquide un anneau, par exemple, et à mesurer à l'aide de contrepoids l'effort nécessaire pour l'en détacher. Cet effort est employé ici à vaincre la double tension existant sur les deux faces de la lamelle liquide soulevée. On arrive ainsi à trouver quelle est la force qu'il faut faire agir dans le plan de la lamelle et perpendiculairement à chacun de ses éléments linéaires : la moitié de cette force par unité de longueur servira de mesure à la tension superficielle.

Celle-ci varie d'un liquide à l'autre ; elle dépend aussi du milieu auquel la surface liquide confine (air, CO_2 , H, etc.), de la propriété de celle-ci, des substances dissoutes dans le liquide, de la température, etc. ; mais dans des conditions identiques elle est absolument constante.

Voici (voir tableau p. 20) pour quelques liquides les valeurs de la tension superficielle à 20° C. en dynes (*) par centimètre de longueur, à la surface limite avec l'air d'une part, l'eau de l'autre.

Les variations que nous avons indiquées plus haut sont assez grandes. La dissolution de sels dans le liquide augmente en général légèrement la tension superficielle, tandis que celle de matières organiques la diminue.

La température exerce une influence notable également. La tension superficielle d'une lame liquide diminue quand la température s'élève ; elle augmente quand celle-ci s'abaisse ou lorsque la lame se solidifie.

(*) Rappelons qu'une dyne (c'est-à-dire la force qui donne à la masse de 1 gramme une accélération de 1 centimètre par seconde) est un peu supérieure au poids de 1 milligramme, soit, à la latitude 45°, $\frac{1}{0,9806} = 1,0198$ ou environ 1,02.

	TENSION SUPERFICIELLE en dynes par centimètre à la surface limite avec :	
	Air.	Eau.
H ₂ O	81	0
Hg.	540	418
CS ₂	32.1	41.75
CHCl ₃	30.6	29.5
C ₂ H ₅ OH	25.5	—
Essence de térébenthine . .	29.7	11.55
Ether	18.4	—

En passant, disons que ces questions de tension superficielle ont une importance considérable pour les êtres vivants. Il serait très intéressant de déterminer la tension superficielle d'un protoplasme vivant, par exemple chez les Myxomycètes, ou bien celle du protoplasme isolé par le procédé d'af Klercker dont nous parlerons plus loin.

Il est clair que la tension superficielle des liquides se manifestera avec une netteté particulière dans les lamelles liquides minces, puisqu'ici elle existe sur chacune des deux surfaces et que le poids du liquide est à peu près négligeable. Aussi est-ce avec les lames liquides qu'on peut démontrer de la façon la plus frappante la tension superficielle. Van der Mensbrugghe (*) a réalisé, à l'aide de lames savonneuses (**), des expériences fort belles, bien que

(*) G. VAN DER MENSBRUGGHE, *Sur la tension des lames liquides*. (BULL. DE L'ACAD. ROY. DES SCIENCES DE BELGIQUE [2], XXII, p. 308, 1866.)

(**) Liquide glycérique de Plateau.

très simples et faciles à répéter. Formons sur un support quadrangulaire (fig. 4) une lame mince; déposons-y avec précaution un contour fermé en fil de soie fin que nous avons préalablement mouillé entièrement de liquide glycérique : la forme du contour dans ces conditions est irrégulière, indifférente, puisqu'à l'intérieur comme à l'extérieur, il y a même tension et même liquide. Mais si

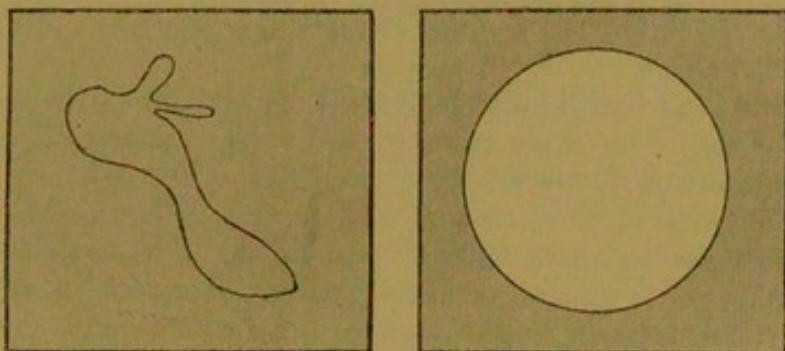
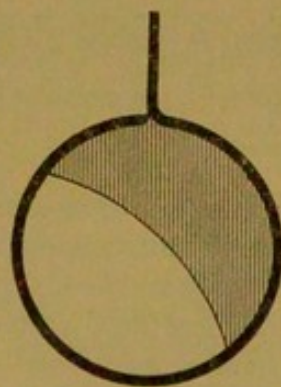


FIG. 4.

nous crevons la lame liquide à l'intérieur du contour, celui-ci affecte brusquement la forme d'une circonférence parfaite. En effet, les forces moléculaires agissant à l'extérieur de l'anneau ne sont plus contrebalancées par les forces qui agissaient dans la lame interne, et tendent à faire prendre à la lame externe la surface la plus petite possible : elles tirent donc également en tous sens le contour qui, dans ces conditions, prend nécessairement la forme circulaire. Au lieu d'un contour libre déposé sur la lame liquide, nous pouvons employer le dispositif que voici (fig. 5). En deux points quelconques du support, nous fixons les extrémités d'un fil de soie fin, puis nous plongeons ce système dans le liquide glycérique et, en le retirant, nous obtenons une lame plane où flotte le fil sans affecter de

FIG. 5.
(D'après Boys.)

forme régulière. Crevons alors la portion de la lame comprise entre le fil de soie et la partie voisine du support. Aussitôt le contour s'arrondit suivant un arc de cercle parfait. La lame restante occupe, comme dans la première expérience, la surface la plus petite possible, comme le démontre la géométrie, et cela en raison de la tension superficielle du liquide.

Tâchons d'établir les *formules* élémentaires relatives à la tension superficielle.

Dans une surface liquide homogène, la tension est partout la même. Chaque molécule est donc tirée tangentiellement en tous sens de la même manière.

Considérons un tube capillaire plongeant verticalement dans l'eau ou dans un autre liquide mouillant la paroi du tube. Nous constatons que le liquide à l'intérieur du tube capillaire s'élève à une certaine hauteur h au-dessus du niveau du liquide environnant.

La force exercée par la tension capillaire doit équilibrer le poids du liquide soulevé. Donc

$$2\pi r\gamma = \pi r^2hd$$

d étant la densité du liquide par rapport à l'eau. D'où

$$\gamma = \frac{rhd}{2} \quad \text{et} \quad h = \frac{2\gamma}{rd}$$

La hauteur d'ascension est donc inversement proportionnelle au rayon du tube capillaire.

Si au contraire le liquide ne mouille pas la paroi du tube, comme c'est le cas pour le mercure dans un tube de verre, on constate une dépression au lieu d'une ascension capillaire.

Chaque molécule se trouvant dans la couche superficielle, dont l'épaisseur égale le diamètre de la sphère d'attraction des molécules, est attirée vers l'intérieur de la masse liquide par une force qui est d'autant plus grande que la molécule se trouve plus près de la surface. De l'ensemble de ces forces attractives résulte,

comme réaction, une pression exercée par la couche superficielle sur le liquide sous-jacent; la direction de cette pression sera partout perpendiculaire à la surface du liquide.

Pour une surface plane, nous représentons par N le nombre de dynes de cette pression par centimètre carré. Pour une surface convexe, elle est plus grande que N , soit $N + Q$; pour une surface concave elle est plus petite que N , soit $N - Q$. On démontrerait mathématiquement qu'en un endroit déterminé

$$Q = \gamma \left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'} \right),$$

ρ et ρ' étant les rayons de courbure principaux (*) de la surface en cet endroit.

Dans le cas d'une sphère, ρ et ρ' étant tous les deux égaux au rayon R de la sphère, on aura :

$$Q = \frac{2\gamma}{R}.$$

Étudions à présent des lames liquides très minces et non plus des masses liquides. Nous les supposons assez minces pour pouvoir négliger leur pesanteur, et les deux courbures les limitant peuvent être regardées comme ayant sensiblement la même valeur.

(*) On entend par la courbure d'une courbe en un point déterminé la réciproque du rayon du cercle qui s'applique le mieux possible à la courbe en ce point et auquel on donne le nom de cercle osculateur. Le rayon de ce cercle s'appelle rayon de courbure; il est compté positif pour les parties concaves vers l'axe des x , négatif pour les parties convexes.

Le calcul différentiel montre qu'en un point déterminé d'une surface la moyenne des courbures de deux courbes obtenues par l'intersection de cette surface avec deux plans perpendiculaires l'un sur l'autre et passant par la normale en ce point sur la surface, est constante et égale à la moyenne de la plus grande et la plus petite courbure.

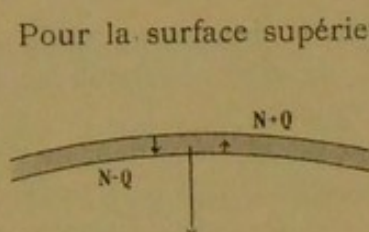


FIG. 6.

Pour la surface supérieure, convexe vers le liquide, la pression est $N + Q$, dirigée vers l'intérieur de celui-ci; pour la face inférieure, concave vers le liquide, c'est $N - Q$, dirigée vers l'intérieur également, donc en sens opposé à la précédente. La résultante totale, dirigée vers le bas, est donc égale à la pression de la surface convexe diminuée de celle de la surface concave, soit :

$$(N + Q) - (N - Q) = 2Q$$

que nous pouvons encore représenter, en introduisant la valeur de Q :

$$2Q = 2\gamma \left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'} \right).$$

Il y a donc dans les masses liquides et dans les lames liquides minces des phénomènes d'équilibre et des phénomènes de mouvement.

α. PHÉNOMÈNES D'ÉQUILIBRE.

Soit une masse liquide de forme quelconque. Pour qu'il y ait équilibre, il faut qu'en tous les points de la surface la pression vers l'intérieur soit égale, c'est-à-dire que $N + Q$ soit une constante pour tous les points. Cette pression doit être équilibrée par la pression hydrostatique partout égale du liquide.

Si nous avons affaire à une lame liquide mince, il faut de même que la pression Q soit en chaque point la même, sans quoi il y aurait des déplacements dus aux inégalités de cette pression. La formule générale de l'équilibre des lames minces est donc :

$$Q = \gamma \left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'} \right) = \text{constante.}$$

Deux cas sont à considérer, selon que la membrane est homogène ou ne l'est pas :

1° Si la membrane est *homogène*, γ est constant et la condition d'équilibre est par conséquent : $\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'} = \text{constante}$, c'est-à-dire que

la courbure de la surface doit être constante. On appelle *surface minimale* une surface répondant à cette condition (*).

Si la lame est close, comme c'est par exemple le cas pour une bulle de savon, alors la pression due à la courbure de la surface sera équilibrée par la pression qu'exerce l'air emprisonné, et pour qu'il y ait équilibre, il suffit que la pression de la surface soit, comme nous venons de le voir, constante et partout égale à celle de l'air.

Mais si la lame est ouverte ou soumise de part et d'autre à des pressions égales, rien ne fait plus équilibre à un excès de pression de la lame dirigée d'un côté. Dans ce cas, l'équilibre est soumis à des conditions encore plus étroites. Il ne suffit pas que la pression soit constante, il faut nécessairement, pour qu'il y ait équilibre, que cette pression soit nulle, c'est-à-dire que l'on ait : $\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'} = 0$. Il faut donc que la courbure moyenne soit nulle : une telle figure est ce que Ribaucour a appelé un *élassoïde*.

2° Si la membrane est *hétérogène*, alors γ est variable et la condition d'équilibre est $\gamma \left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'} \right) = \text{constante}$. Il faut donc que γ et $\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'}$ varient en sens inverse l'un de l'autre : la courbure moyenne doit être en chaque point en raison inverse de la tension superficielle, ou bien la courbure moyenne doit être partout nulle.

Faisons quelques applications des principes que nous venons d'exposer.

Dans une bulle de savon, nous réalisons le cas d'une lame close homogène que nous avons étudié plus haut. — Dans le cas d'une lame ouverte, avons-nous vu, il faut, pour qu'il y ait équilibre, que la courbure moyenne soit nulle. Si donc sur un fil de fer ondulé nous formons une lame liquide, celle-ci présentera en chaque point une courbure inverse de celle du fil, de façon que la résultante soit nulle. Cela se démontre aisément à l'aide de contours en S, en forme de selle, d'hélicoïde, etc. Dans tous ces cas, la courbure moyenne est égale à zéro.

(*) Parce que, parmi toutes les surfaces limitées par un même contour, ce sont celles qui présentent la plus petite superficie.

Si cette courbure, au contraire, n'est pas nulle, elle exercera nécessairement une pression dans un sens donné, c'est-à-dire dirigée vers la concavité de la lame, et cette pression, d'après ce que nous avons vu, est égale à $2Q$. Une lame liquide formée dans la partie conique d'un entonnoir, et qui sera donc convexe vers l'extérieur, répondra à ces conditions. La partie tubulaire de l'entonnoir étant ouverte, la pression exercée par la lame courbe ne sera pas contrebalancée par la pression de l'air, et nous verrons la lame se rapprocher peu à peu du fond de l'entonnoir : ainsi sera déterminé un courant d'air chassé devant elle par la lame et dont nous démontrerons facilement l'existence en approchant de l'ouverture du tube la flamme d'une bougie, que nous arriverons même à éteindre ainsi.

Un autre procédé permettant de mettre en évidence l'existence de pressions à l'intérieur d'espaces limités par une lame ouverte est le

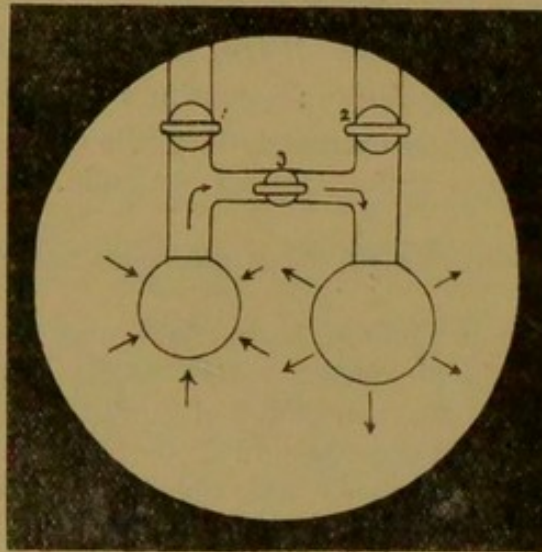


FIG. 7.
(D'après Boys.)

suivant (fig. 7) : nous prenons deux tubes de verre en T reliés par une branche commune, fermée à l'aide d'un robinet ; sur la branche inférieure de chacun d'eux nous produisons une bulle de savon, mais sur l'une la bulle est petite, sur l'autre elle est plus grosse. Les deux bulles restent en cet état. Mais si alors, en ouvrant le robinet qui ferme le tube commun, nous établissons une communication entre les deux tubes en T, donc aussi

entre les deux bulles, nous voyons la plus petite d'entre elles diminuer peu à peu de volume, tandis que l'autre gonfle. Ce fait, qui au premier abord paraît assez étrange et tendrait à faire croire à une aspiration exercée par la grosse bulle, s'explique si

l'on songe que la petite bulle ayant un rayon plus petit présente aussi une courbure plus forte (la courbure est en raison inverse du rayon, avons-nous vu), et, par conséquent, cette bulle qui, maintenant que la communication entre les deux tubes est établie, représente une lame courte ouverte, exerce une pression plus forte que la lame à courbure moins prononcée qui constitue la paroi de l'autre bulle : elle chasse donc vers celle-ci l'air qu'elle renferme.

Il y a une infinité de surfaces à courbure moyenne constante, puisqu'on peut prescrire arbitrairement en chaque point l'une des courbures principales et régler l'autre en conséquence. Le pro-

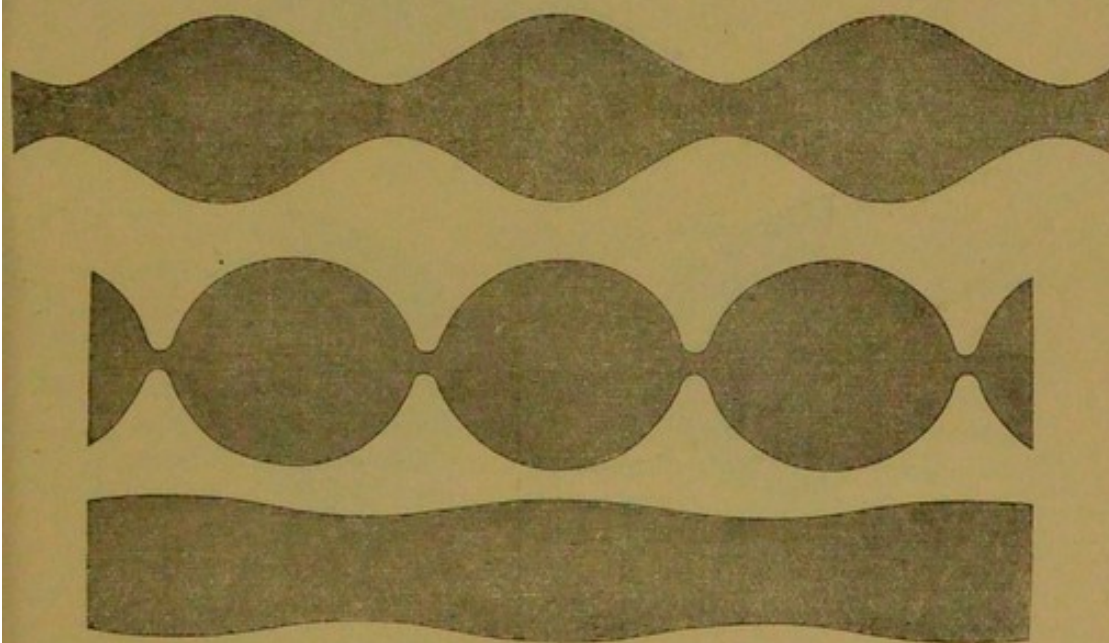


FIG. 8.
(D'après Plateau.)

blème prend un intérêt spécial au point de vue mathématique pour les surfaces dites *de révolution*. Leur nombre est limité et Plateau a démontré qu'il y en a seulement cinq : la *sphère* (avec le *plan* comme cas particulier), le *cylindre*, l'*onduloïde* (fig. 8), la

nodoïde et la *caténoïde* (fig. 9). De ces cinq types, la *nodoïde* seule n'est pas réalisable en eau de savon. L'onduloïde se présente sous une forme plus ou moins étranglée : la limite en est d'une part le cylindre, de l'autre une série de sphères. La *caténoïde* est une

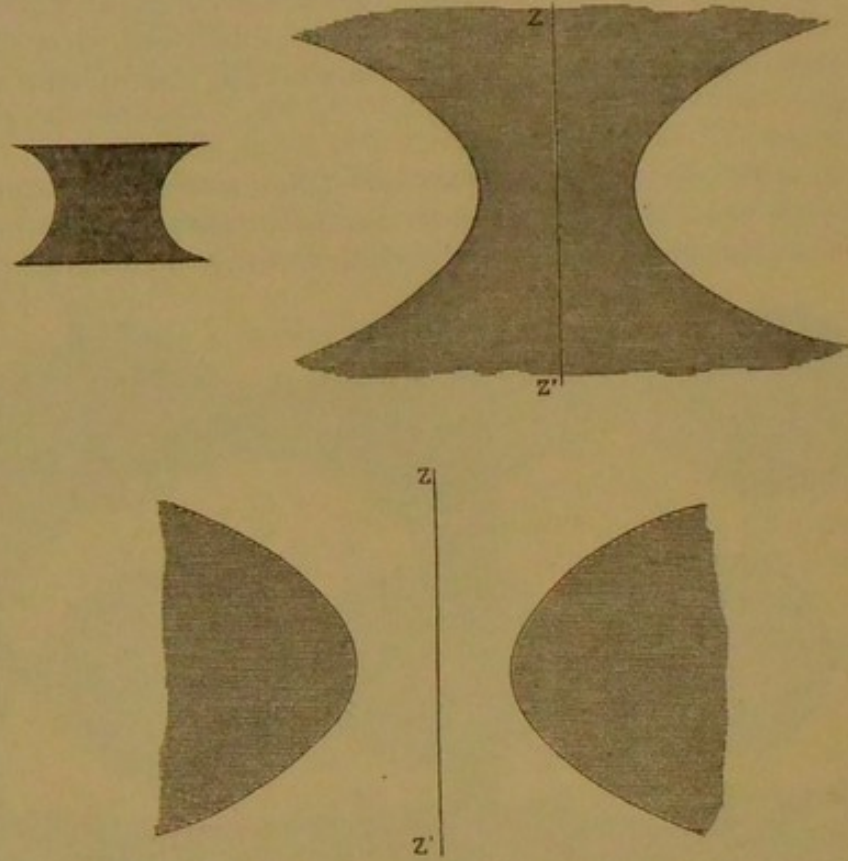


FIG. 9.
(D'après Plateau.)

surface dont la génératrice est la courbe transcendante appelée chaînette. Il est possible de transformer en un cylindre une sphère réalisée en eau de savon, et de passer de celui-ci à l'onduloïde ou à la *caténoïde*.

Quelle est la relation entre la courbure du cylindre et la courbure de calottes sphériques terminales ? D'après ce que nous avons

vu, il faut que le rayon de la sphère soit double de celui du cylindre pour qu'il y ait équilibre. En effet :

La courbure moyenne du cylindre

$$= \frac{1}{\rho_{\text{cyl.}}} + \frac{1}{\infty}.$$

La courbure de la calotte sphérique

$$= \frac{1}{\rho_{\text{sph.}}} + \frac{1}{\rho_{\text{sph.}}} \quad \text{ou} \quad \frac{2}{\rho_{\text{sph.}}}$$

Il faut que l'on ait

$$\frac{1}{\rho_{\text{cyl.}}} = \frac{2}{\rho_{\text{sph.}}}$$

pour qu'il y ait équilibre. D'où

$$\rho_{\text{sph.}} = 2\rho_{\text{cyl.}}$$

Au lieu d'envisager une seule lame liquide, voyons ce qui doit arriver quand plusieurs lames se rencontrent, formant ce que l'on appelle un *système laminaire*.

Lamarle théoriquement et Plateau expérimentalement ont établi les conditions d'équilibre de tels systèmes. Tous deux ont reconnu que, dans le cas d'un liquide homogène, il y a toujours dans les systèmes laminaires trois lames se rencontrant le long d'une même arête et faisant entre elles des angles dièdres égaux de 120°, cela aussi bien lorsqu'il s'agit de lames courbes que lorsqu'il est question de lames planes. Et de plus, en chaque point de concours des arêtes, il y en a toujours quatre qui se rencontrent dans l'espace en formant quatre angles plans égaux : ces angles plans répondent à la condition d'avoir pour cosinus la valeur $-\frac{1}{3}$, ce qui correspond à des angles de 109° 5 environ.

Ces conclusions de Lamarle et Plateau sont faciles à démontrer. Il suffit de produire au moyen d'eau de savon et d'une pipette de nombreuses bulles de savon pressées entre elles : en étudiant

l'orientation des lames liquides, on s'assure qu'elles se rencontrent bien suivant les lois énoncées ci-dessus : ainsi l'on trouve trois arêtes en plan, une en profondeur. Des figures semblables s'obtiennent en laissant sécher une goutte étalée de collodion.

Lorsqu'une lame liquide s'attache à une autre lame plus résistante — une paroi solide par exemple — et dont la tension sera plus forte, les conditions d'équilibre ne sont, naturellement, plus les mêmes. Les deux cas peuvent se représenter de la façon suivante :

Représentons les trois lames se rencontrant suivant une arête commune par trois fils partant d'un même point et tiré chacun dans un sens, avec une force égale, par un homme : dans ce cas, le système sera fixe lorsque le prolongement de chacun des fils ainsi tendus coïncidera avec la bissectrice de l'angle que forment entre eux les deux autres fils; cet angle sera donc un angle de 120° : c'est ce que nous observons lorsque les lames liquides ont toutes la même résistance.

Mais supposons que l'une des trois personnes exerçant une traction sur les fils soit plus faible que les deux autres ou, pour prendre un cas extrême, que sa force soit nulle, ou à peu près, comparée à la leur. Qu'arrivera-t-il? C'est que les deux forces principales, que nous supposons égales, tendront fortement les fils auxquels elles s'attachent et que ceux-ci se mettront sur le prolongement l'un de l'autre, sur une même ligne droite; la troisième force, nulle ou à peu près par rapport aux autres, tendra le troisième fil perpendiculairement à cette droite et le système sera ainsi en équilibre.

C'est le cas que nous rencontrons lorsqu'une lame liquide s'attache sur une lame solide par exemple. Van der Mensbrugghe a montré que par la théorie tout aussi bien que par l'expérience on arrive à la conclusion que, dans ces conditions, l'attache se fait à 90° et non à 120° , c'est-à-dire que la lame est perpendiculaire à la cloison préexistante. En répétant l'expérience citée il y a quelques instants : former de nombreuses bulles de savon accolées entre elles, nous constatons que sur les bords du récipient, là où les lames liquides s'attachent à celui-ci, — donc à une paroi solide, —

elles le font suivant un angle de 90° ou à peu près droit. Une jolie application de ce principe est celle-ci. Prenons un bouteille à goulot étiré graduellement et dont le fond est percé d'un trou dans lequel nous introduisons un tube nous permettant d'aspirer l'air contenu dans la bouteille. Formons dans le goulot une lame de savon; cette lame est plane et s'attache normalement à la paroi. Mais si à l'aide du tube nous aspirons de l'air, nous faisons en même temps entrer dans la bouteille la lame liquide, et dans la partie évasée nous lui voyons prendre une forme courbe, en « verre de montre ». L'explication de ce phénomène est bien simple; en effet, la lame doit à la fois satisfaire à deux conditions : être perpendiculaire à la paroi et présenter une courbure moyenne constante, et elle n'y peut réussir qu'en prenant la forme du « verre de montre ».

β. PHÉNOMÈNES DE MOUVEMENT.

Nous avons étudié jusqu'ici les phénomènes généraux d'équilibre se rattachant à la tension superficielle. Voyons maintenant les mouvements qu'elle peut provoquer par ses variations. Celles-ci peuvent être dues soit à des phénomènes chimiques, soit à des phénomènes thermiques, soit à des phénomènes électriques.

1° *Variations chimiques de la tension superficielle.* — Nous avons vu qu'outre la tension propre à chaque liquide (en contact avec l'air), il y a à considérer celle qui règne à la surface de contact de deux liquides différents, et que cette tension est autre que celle de chaque liquide pris séparément.

Déposons à la surface d'un liquide une petite quantité d'un autre liquide y adhérant : trois milieux sont donc en présence, les deux liquides et l'air. Les molécules internes sont en équilibre, mais sur tout le pourtour de la goutte règnent trois forces différentes :

γ , c'est-à-dire la tension existant à la limite de l'air 3 et du premier liquide 1, donc $\gamma_{1,3}$.

γ' , tension entre l'air 3 et la goutte 2 : $\gamma_{2,3}$.

γ'' , tension entre le liquide 1 et la goutte 2 : $\gamma_{1,2}$.

« La goutte sera en équilibre lorsque ces trois forces s'équilibre-

ront ou, en d'autres termes, lorsque l'une quelconque d'entre elles sera égale et directement opposée à la résultante des deux autres. »

Si l'une des forces est plus grande que cette résultante, il ne peut naturellement pas y avoir fixité, et il en résulte un phénomène de mouvement, dans le sens de la moindre résistance.

Les trois forces γ , γ' et γ'' sont tangentes, la première à la surface libre du liquide 1, la deuxième à la surface libre de la goutte 2, et la troisième à la surface de contact des deux liquides.

Si l'une γ est plus grande que la résultante des deux autres γ' et γ'' , la goutte s'étale sous l'influence de la traction γ .

Supposons, par exemple, qu'il s'agisse d'une goutte d'huile 2 déposée sur l'eau 1 et soit $\gamma_{1,3} = 81$, $\gamma_{2,3} = 40$, $\gamma_{1,2} = 25$, chiffres approximatifs. $\gamma_{1,3}$ est donc plus grand que la résultante de $\gamma_{2,3}$ et $\gamma_{1,2}$. La surface de l'eau tend donc à être la plus petite possible : ce qu'elle fait en étirant la goutte d'huile, et celle-ci s'étale (fig. 10) ; à proprement parler, il ne faudrait donc pas dire

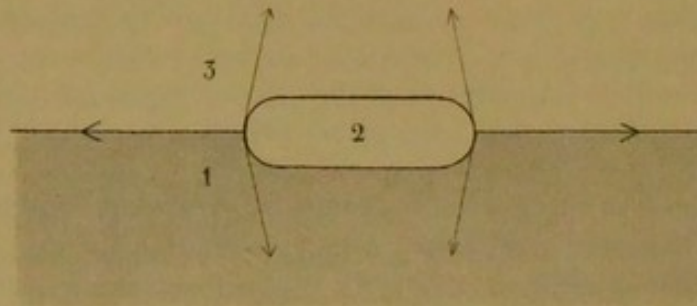


FIG. 10.

que l'huile « s'étale » sur l'eau, (mais bien qu'elle est étalée) par celle-ci. Il n'y a donc jamais moyen d'obtenir l'équilibre d'une goutte d'huile sur l'eau, à condition que celle-ci soit suffisamment propre. Ce fait a reçu une application bien connue : on utilise la propriété de l'huile de s'étaler sur l'eau pour réaliser, en cas de tempêtes sur mer, une zone tranquille autour des navires.

Il en résulte donc que lorsque deux liquides sont en contact, la surface libre est en général accaparée par celui dont la tension

superficielle est la plus faible. Comme nous venons de le dire, l'huile s'étale sur l'eau; il en est de même pour l'essence de térébenthine.

L'expérience n'est pas réalisable de la même façon avec l'alcool ou l'éther; mais si l'on approche une baguette humectée d'éther d'une masse d'eau étalée sur une lame de verre, on voit le liquide reculer devant la baguette: en effet, l'action de l'éther amène une diminution de tension superficielle. Ce facteur intervient dans l'emploi de l'alcool pour chasser les bulles d'air, comme je l'ai exposé (*).

Nous avons supposé que le liquide 2 que nous avons déposé à la surface du liquide 1 le mouillait ou plutôt y adhérerait. Qu'arrive-t-il s'il n'adhère pas du tout au substrat? Le résultat est alors pré-

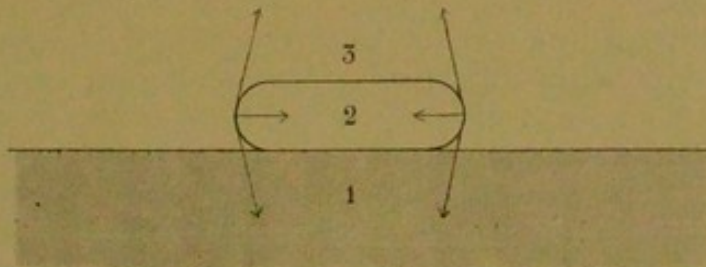


FIG. 11.

cisément opposé. Soit une goutte d'eau déposée sur le mercure ordinaire (**): la tension limite est nulle puisque les deux liquides n'adhèrent pas entre eux (fig. 11). La goutte est soumise à deux

(*) L. ERRERA, *Comment l'alcool chasse-t-il les bulles d'air?* (BULL. SOC. BELG. MICROSC., XIII, 1886, p. 69; reproduit dans le *Recueil Inst. Bot. Brux.*, II, 1906, p. 111.)

(**) Sur le mercure parfaitement pur, l'eau s'étale. « Une goutte d'huile s'étale rapidement sur de l'eau. Il en est de même d'une goutte d'eau sur du mercure propre; mais si la surface du mercure n'est pas tout à fait propre, la goutte d'eau reste en équilibre sur le mercure, sous la forme d'une lentille. » (O.-D. CHWOLSON, *Traité de physique*, trad. Davaux, t. I, fasc. 3, p. 608, 1907.) [Note ajoutée pendant l'impression.]

forces latérales qui ont une résultante dirigée vers l'intérieur et contrebalancée par la résultante des forces agissant au point opposé : dans ces conditions, la goutte est en équilibre. Mais si l'on approche de l'un des côtés une baguette humectée d'éther, on diminue ainsi la tension superficielle de ce côté : la goutte présentera alors vers la baguette un accroissement de courbure, puisque — nous l'avons vu — la condition d'équilibre est que le produit de la tension par la courbure soit une constante : si la tension diminue, la courbure doit donc nécessairement augmenter. On peut même, dans ce cas spécial, voir la goutte d'eau aller vers la baguette mouillée d'éther, et non la fuir comme nous l'avions observé lorsque l'eau adhérait au substrat.

Ceci nous donne la clef de phénomènes paraissant à première vue inexplicables.

Chaque fois qu'il y aura entre les divers points de la surface d'un liquide des inégalités chimiques de tension, il y aura des phénomènes de mouvement qui continueront aussi longtemps que ces inégalités seront suffisamment fortes. Par là s'expliquent les mouvements curieux d'un fragment de camphre que l'on met sur de l'eau très pure : le camphre se dissout dans le liquide mais la dissolution se fait de façon inégale en différents points de la surface, ce qui détermine nécessairement des différences de tension amenant les déplacements du morceau de camphre. Mais il suffit de toucher avec le doigt la surface de l'eau pour que le phénomène cesse : l'eau est en effet souillée par une minime quantité de substances grasses adhérent au doigt.

Les variations de tension permettent également d'expliquer le phénomène de l'amibe artificielle de Gad qu'on réalise comme suit : on prend une solution aqueuse de NaCO_3 ou d'un alcali quelconque et l'on dépose à sa surface une goutte d'huile que l'on peut d'abord colorer par l'éosine pour la rendre plus visible. La goutte d'huile ne tarde pas à présenter des phénomènes bizarres : elle se déforme, pousse en tous sens des « pseudopodes », prend les contours les plus irréguliers, de façon à simuler une amibe ! L'explication de ces mouvements est simple. On sait, en effet, que lorsqu'on met en présence un alcali et un éther composé de la gly-

cérine, de l'huile par exemple, l'éther se saponifie, c'est-à-dire qu'on obtient de la glycérine et un sel alcalin d'acide gras.

C'est précisément ce qui se produit en tous les points où la goutte d'huile est en contact avec la solution alcaline : l'huile se transforme peu à peu, mais comme cette transformation se fait irrégulièrement sur tout le pourtour, il en résulte des différences de tension qui sont alors cause des phénomènes de mouvement que nous avons observés.

Bütschli a pu réaliser, dans ses expériences célèbres sur les écumes, des phénomènes à variations de tension ne se produisant que très lentement, à mouvements continuels, qui ont permis de les comparer aux mouvements amiboïdes.

Citons encore les expériences de Quincke sur les variations de tension des liquides.

2° *Variations thermiques.* — La tension superficielle diminue avec l'élévation de la température, comme l'a montré Plateau. L'expérience que voici permet de s'en assurer aisément. On prend du sulfure de carbone CS_2 et l'on en saupoudre la surface de poudre de lycopode. Il suffit alors d'en approcher un corps à température plus élevée, le doigt tout simplement, pour voir se produire des courants — que permet de suivre la poudre de lycopode recouvrant la surface et entraînée par eux — s'écartant de l'endroit dont on approche la source de chaleur : cela parce que la tension du CS_2 est diminuée par cette élévation de température.

3° *Variations électriques.* — Lippmann a spécialement étudié les variations électriques de la tension superficielle, et ses recherches l'ont conduit aux deux lois suivantes :

1^{re} loi. La tension superficielle de la surface limite entre l'acide sulfurique dilué et le mercure est une fonction de la différence d'état électrique qui y règne.

2^{me} loi. Si l'on modifie par des moyens mécaniques la surface d'un liquide, une tension électrique s'y produit dans un sens tel que la tension superficielle qui en résulte s'oppose à la continuation du mouvement.

Helmholtz fait remarquer que toute modification de l'état électrique de la surface modifie les attractions et répulsions naturelles des molécules, qu'elle retentira donc sur la tension superficielle : de là découle la première loi de Lippmann. Il montre par des considérations analogues que l'on peut s'expliquer la deuxième loi également.

Ces lois trouvent leur application dans la jolie expérience de l'*amibe mercurielle*. Je désigne ainsi l'expérience suivante, indiquée par Ostwald (*), pour montrer les variations de la tension superficielle du mercure en fonction de la différence électrique qui règne à la surface de séparation de celui-ci et d'un liquide surjacent :

Mettons dans une capsule plate de porcelaine une goutte de mercure large de 5 centimètres environ, et recouvrons-la d'une couche de 1 centimètre environ de SO_4H_2 dilué (ou de NO_3H), auquel on a ajouté une minime trace de bichromate de potassium. Si du bord de la goutte de mercure, fortement aplatie, nous approchons avec précaution l'extrémité pointue d'un fil de fer, le Hg se contracte immédiatement. Par suite, il n'est plus en contact avec le fer, dont sa contraction l'éloigne. Il s'étale donc de nouveau, rencontre celui-ci, se contracte, et ainsi de suite. En fixant convenablement le fil de fer, on obtient des contractions régulières du mercure, des « pulsations », qui durent aussi longtemps qu'il y a encore dans le liquide acide de l'acide chromique (lequel se réduit peu à peu en sulfate de chrome). C'est la charge électrique que le mercure reçoit du métal attaqué par l'acide qui modifie sa tension superficielle et provoque la contraction observée.

Un cas particulier est celui-ci : si au lieu d'un fil de fer on emploie un fil de platine, on n'obtient aucune pulsation ; il en est de même si l'on touche le fil de platine au moyen de fer, aussi longtemps que celui-ci est hors du liquide acide ; mais dès qu'il arrive dans celui-ci, il transmet par contact au platine la faculté d'agir sur la goutte de mercure, et on l'obtient, en l'en approchant, des contractions très nettes. Si c'est avec un fil de zinc que l'on

(*) OSTWALD, *loc. cit.*, II^e, p. 912, note.

touche le mercure, on obtient une secousse unique, puis la goutte ne réagit plus : « elle est tuée », comme disait originalement le regretté Clautriau. Cela est probablement dû à ce qu'il s'est formé un amalgame entre Hg et une trace de Zn. Dès lors, la goutte ne réagit plus lorsqu'on la touche avec le zinc, le fer ou le platine en contact avec du fer; en revanche, ceux-ci décomposent maintenant nettement l'acide lorsqu'on les plonge dans le liquide et il se produit un dégagement gazeux.

B. — Cohésion et élasticité.

Parmi les propriétés générales des liquides nous intéressant chez l'être vivant, il faut citer la *cohésion* et l'*élasticité*, qu'on néglige très souvent (*).

L'élasticité intervient lorsqu'on soumet un liquide à une compression, la cohésion lorsqu'on exerce sur lui une traction. Voici trois expériences mettant en évidence cette propriété :

1. Lorsqu'après ébullition prolongée du mercure dans un tube barométrique on renverse celui-ci dans le liquide, la hauteur à laquelle le mercure persiste dans le tube peut être supérieure à celle qui fait simplement équilibre à la pression atmosphérique.

2. Berthelot a montré que si à la température ordinaire on remplit presque en entier de liquide une ampoule où l'on a fait le vide et qu'on la chauffe de façon que l'ampoule soit occupée complètement par le liquide; et si alors on laisse le tout se refroidir, on constate que la température peut souvent s'abaisser de 6 à 8 degrés au-dessous de la température initiale avant que se produise le détachement ramenant le liquide à l'état primitif.

3. Osborn Reynold a montré la même chose pour un liquide que l'on soumet à l'action de la force centrifuge dans un tube en U : il a pu obtenir ainsi une tension de 5 atmosphères dans l'eau.

(*) G. VAN DER MENSBRUGGHE, *Sur les nombreux effets de l'élasticité des liquides* (BULL. DE L'ACAD. ROY. DES SCIENCES DE BELGIQUE, [3], XXXII, 1896, pp. 270 et 418). Dans la première note, l'auteur donne quelques exemples d'élasticité des liquides; dans la seconde, il s'occupe des phénomènes de cohésion.

C. — Viscosité.

Sous le nom de *viscosité*, *frottement* ou *résistance interne*, on désigne la résistance plus ou moins grande que les molécules opposent à leur déplacement mutuel. Ce frottement, très petit chez les gaz, est très sensible dans les liquides. On le mesure par le travail nécessaire pour déplacer les molécules dans le liquide, soit que l'on déplace un solide — une aiguille aimantée, une palette, par exemple — dans le liquide au repos, soit que l'on fasse se déplacer le liquide le long d'une surface solide immobile.

Divers facteurs font varier la viscosité. La température a une notable influence sur celle-ci : en s'élevant, elle diminue, en général, le frottement intérieur. D'autres variations tiennent à la nature chimique du liquide. Ainsi pour les mélanges d'eau et d'alcool, d'eau et d'acide acétique, il y a, correspondant à une certaine proportion des deux corps, une *viscosité maximum* : elle coïncide approximativement avec la contraction maximum du mélange, mais se déplace un peu avec la température. En comparant diverses substances chimiques, on constate, en général, que le frottement intérieur, rapporté à une mole, diminue à mesure que le poids moléculaire s'élève.

Dans le cas des liquides coagulables, nos recherches faites sur des solutions de blanc d'œuf nous ont montré qu'aux températures élevées la viscosité diminue (*). Ewart (**) avait pourtant trouvé pour l'albumine de l'œuf un optimum de fluidité vers 60° C., puis la viscosité augmente de nouveau avec l'élévation de la température et à 65° elle est plus grande qu'à 3° C.; à 70°, la coagulation arrête tout écoulement.

Bottazzi a fait un certain nombre de déterminations de vitesse d'écoulement de liquides organiques à diverses températures. Hürthle, avec Bottazzi, a pu prouver l'existence de frottements

(*) Voir le travail de J. Starke, dans ce même volume du *Recueil*.

(**) EWART, *Protoplasmic Streaming*, p. 20, 1903.

dans le sang à l'intérieur des vaisseaux ; il est arrivé (*) à la conclusion que la loi de Poiseuille relative à l'écoulement des liquides ($Q = K \frac{d^4 h}{l}$) s'applique également au sang vivant, que la viscosité est moindre pour le sang des herbivores que pour celui des carnivores ; elle diminue régulièrement quand la température s'élève de 15° à 40°.

De plus, Plateau a montré que la viscosité de la couche superficielle est différente de celle des couches intérieures du liquide. Par divers procédés et notamment par le déplacement d'une aiguille aimantée, il est parvenu à s'assurer que le frottement dans les couches superficielles n'est pas le même que dans les couches profondes. Il est ainsi amené à conclure (**): « La couche superficielle des liquides a une viscosité propre, indépendante de la viscosité de l'intérieur de la masse ; dans certains liquides, cette viscosité superficielle est plus forte que la viscosité intérieure, et souvent de beaucoup, comme dans l'eau, la solution d'albumine (*loc. cit.*, p. 75) et surtout dans une solution de saponine ; dans d'autres liquides, elle est, au contraire, plus faible que la viscosité intérieure, et souvent aussi de beaucoup, comme dans l'essence de térébenthine, l'alcool, etc. »

D. — Propriétés des émulsions.

ÉTAT PHYSIQUE DU PROTOPLASME VIVANT.

Quelles applications pouvons-nous faire des propriétés des liquides à la matière vivante ?

Il faut, avant tout, se rendre compte que le *protoplasme vivant est une émulsion semi-liquide*, comme divers auteurs, et notamment Kühne, Haeckel, Berthold, Zimmermann, etc., l'ont fait ressortir. Cet état demi-liquide est démontré par une série de faits : l'aspect

(*) HÜRTHLE, *Viscosität des lebenden Blutes* (PFLÜGER'S ARCH. GES. PHYSIOL., LXXXII, p. 415, 1900.)

(**) PLATEAU, *Statique des liquides*, II, p. 75 (1873).

au microscope, la tendance à l'arrondissement des masses protoplasmiques isolées qu'a le premier signalée Hofmeister, les phénomènes actifs de mouvement qu'on y observe, etc.

Bien entendu, comme le fait remarquer Zimmermann (*), cette demi-liquidité a ses degrés, et des cellules très pauvres en eau, par exemple les cellules des graines, peuvent contenir du cytoplasme très consistant et presque parfaitement solide, tandis que celui de certaines plantes aquatiques est à peu près liquide. Plus le protoplasme se rapproche de la parfaite liquidité, plus il fonctionne activement.

Cela s'applique aussi aux membranes cellulaires lorsqu'elles prennent naissance : la membrane *in statu nascendi* est à l'état demi-liquide. La formation de la membrane cellulaire, qui commence toujours par être une lamelle d'une minceur extrême, a été interprétée de deux façons : ou bien elle naît par différenciation d'une couche de protoplasme, dans laquelle se déposent des hydrates de carbone, ou bien elle prend naissance par juxtaposition de granules isolés d'hydrates de carbone. Quoi qu'il en soit de ses origines, au début la membrane est toujours flexible, formée de parties non soudées, pouvant se mouvoir l'une par rapport à l'autre et se grouper diversement ; elle pourra donc affecter la position d'équilibre nécessaire pour les conditions où elle se trouve. Dans l'étude que nous avons faite des lames liquides, nous avons pu négliger leur poids ; il en est de même pour la membrane cellulaire lorsqu'elle se forme, car elle est fort mince également et de plus elle est plongée dans le cytoplasme demi-liquide, de même densité qu'elle à peu près, et — d'après le principe d'Archimède — perd en poids le volume qu'elle déplace ; aussi peut-on négliger son poids.

Toutes les conditions réalisées dans la membrane cellulaire *in statu nascendi* nous permettent donc de la comparer aux lames liquides dont nous nous sommes occupés.

Avant d'aborder l'étude des phénomènes de tension superficielle dans le cytoplasme, remarquons que le protoplasme peut présenter des variations de densité parfois assez sensibles : c'est ainsi qu'on

(*) ZIMMERMANN, *Die Pflanzenzelle*, p. 191, 1887.

constate que les plantes sont plus denses en automne qu'elles ne le sont en été (*). Ces variations de densité s'expliquent aisément : le protoplasme peut notamment produire de l'huile qui est moins dense que l'eau. De même chez certaines Schizophycées, on a constaté la présence de vacuoles à gaz, et l'on peut aussi voir des gaz s'accumuler dans des cavités, des espaces intercellulaires. Certaines observations que j'ai faites il y a quelques années sur un Champignon (probablement *Protomyces*) conduisent à se demander s'il n'y aurait pas des cavités absolument vides, le protoplasme s'opposant au passage des gaz comme des autres corps : dans le cas cité, je n'ai pu déceler aucune inclusion ni gazeuse ni liquide dans les cavités que présentait le Champignon. D'autre part, il est évident que la formation de substances plus denses que le protoplasme augmente la densité de celui-ci : c'est le cas par exemple pour l'amidon.

ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES DE TENSION SUPERFICIELLE DU PROTOPLASME.

Comme nous l'avons déjà signalé en passant, il serait très intéressant de mesurer la valeur de la tension superficielle pour divers protoplasmes vivants. Pfeffer également signale l'intérêt qu'auraient de telles déterminations.

Mais, même sans connaître cette valeur, on peut déduire des principes de la tension superficielle certaines applications aux cellules vivantes. Les effets de la tension γ sur le protoplasme et sur la membrane cellulaire *in statu nascendi* seront les mêmes que ceux que nous avons étudiés dans le cas de masses et de lames liquides. A la suite de recherches faites dans cet ordre d'idées, j'ai été amené à conclure dès 1886 (**): *la membrane cellulaire au moment de sa formation tend à prendre la forme que prendrait une*

(*) Ce n'est pas pour cette raison que les hibernacles de *Lemna*, *Utricularia*, *Myriophyllum*, *Stratiotes*, *Hydrocharis*, tombent au fond de l'eau avant l'hiver et remontent au printemps. Ces mouvements tiennent simplement à ce que les méats intercellulaires se remplissent d'eau en automne, et de gaz au printemps.

(**) ERRERA, *Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes*. (BULL. SOC. BELGE MICROSC., XIII, 1886, p. 12.)

lame liquide sans pesanteur. Cette conclusion, qu'on peut appeler *principe de l'équilibre des cellules*, s'applique également à la surface d'une masse cytoplasmique.

Comme nous l'avons fait pour les liquides, étudions successivement les phénomènes d'équilibre et de mouvement du protoplasme dus à la tension superficielle.

a. Phénomènes d'équilibre.

Lorsqu'on examine la forme des cellules jeunes, on retrouve facilement les formes d'équilibre que nous avons étudiées dans les lames liquides.

Dans le cas de *membranes homogènes*, nous savons que la condition d'équilibre est que la courbure moyenne soit constante. En consultant les figures accompagnant la Monographie des Conjugatinées de de Bary, on constate que cette condition est bien réalisée.

Si les *membranes ne sont pas homogènes*, la condition d'équilibre est celle-ci : $\gamma \left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'} \right) = \text{constante}$. En voici quelques exemples :

1. Supposons deux filaments de *Spirogyra* placés l'un en face de l'autre, au repos : chaque cellule répond aux conditions d'équilibre. Mais s'il y a conjugaison entre les deux filaments, l'équilibre primitif est rompu : les parois des deux cellules qui se font vis-à-vis se ramollissent aux points se regardant ; il faut donc, pour que l'équilibre se rétablisse, qu'il y ait accroissement de courbure en ces points. Ainsi se forme une hernie, augmentant par la pression du contenu cellulaire.

2. Il en est de même lorsqu'une membrane, d'abord lisse, présente des points se ramollissant, par exemple sous l'action d'une zymase. En chacun de ces points il y aura accroissement de courbure et il se formera une saillie.

3. Un cas intéressant est celui du point végétatif. Les parties plus âgées ont une élasticité plus forte, donc une tension plus grande que les parties plus jeunes. On constate, par suite, que la courbure va en augmentant à mesure qu'on se rapproche des cellules les plus jeunes, dans la pointe. Il faut, en effet, que la courbure varie en raison inverse de la tension.

Lorsqu'on a des cellules associées en grand nombre, des tissus,

on entre dans le cas des systèmes laminaires. Quand une cellule se divise, il peut y avoir soit bipartition, soit pluripartition. Examinons séparément ces deux cas.

Si une cellule se divise en même temps en plusieurs cellules filles, les lois que nous avons étudiées à l'aide de lames liquides trouvent leur application dans l'attache des cloisons naissant simultanément. C'est ainsi qu'en étudiant les cellules de même âge et de même volume se trouvant dans le sac embryonnaire, on constate que les membranes se rencontrent sous un angle de 120° . Il en est de même dans les sporanges, dont le contenu se divise simultanément en plusieurs cellules. De même encore dans les tétrades polliniques. Lorsque quatre cellules naissent en même temps, — comme dans le cas des tétrades, — il peut y avoir un certain nombre de dispositions différentes de ces cellules : ou bien elles sont placées bout-à-bout, en file : alors les deux cellules terminales sont convexes, les parois mitoyennes entre deux cellules successives sont planes, et les angles formés par la rencontre de trois cloisons sont de 120° ; — ou bien les quatre cellules sont dans un même plan encore, mais chacune d'elles est en contact avec deux autres : les parois forment encore des angles de 120° ; — ou bien l'une des cellules est supportée par les trois autres, c'est-à-dire que chacune est en contact avec les trois autres cellules (fig. 12). Par le calcul, on

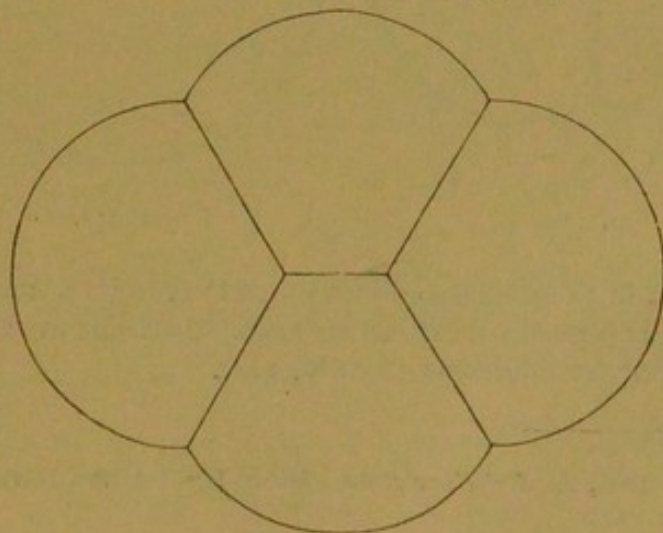


FIG. 12.

obtient exactement les mêmes figures. Un cas rentrant sans doute dans la même rubrique est celui des alvéoles des ruches d'Abeilles, dont on connaît la disposition si régulière, répondant aux figures d'équilibre. Müllenhoff croit que les Abeilles étant massées ensemble, la cire est demi-liquide, ce qui permet la réalisation de ces figures. On a objecté, Bonnier notamment (*), que s'il était vrai que la tension joue un rôle dans la formation de ces alvéoles d'Abeilles, il serait étonnant qu'il n'en fût pas de même dans le cas des autres Hyménoptères. Mais on peut répondre que la théorie n'est absolument exacte que lorsqu'il s'agit de deux quantités égales : les Abeilles ont toutes une taille fort semblable, les autres Hyménoptères pas.

Lorsqu'il se forme simultanément deux cellules, comme c'est le cas pour les cellules primaires de l'embryon, si celles-ci sont égales, la cloison mitoyenne sera plane (fig. 13 a), — si l'une est plus grande

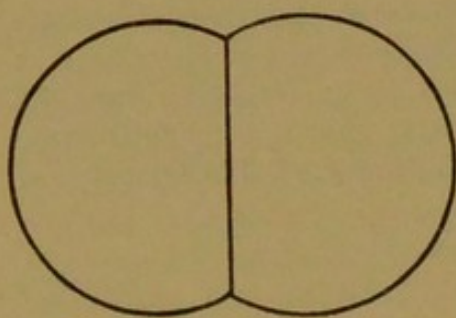


FIG. 13 a.

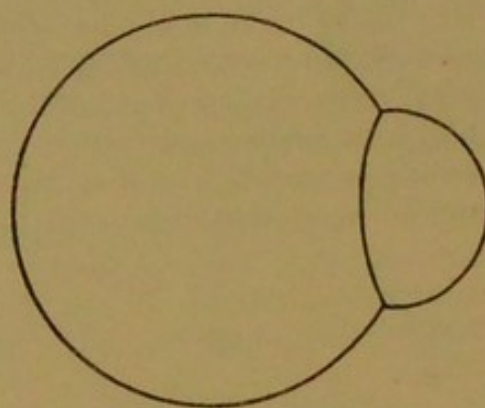


FIG. 13 b.

que l'autre, la cloison sera convexe vers la première, concave vers l'autre, mais dans les deux cas les angles d'attache avec les parois externes sont des angles de 120° (fig. 13 b).

(*) G. BONNIER, *Le Socialisme et les Abeilles*. (LA GRANDE REVUE, 1^{er} août 1900, pp. 292-293.)

Si, comme c'est le cas le plus fréquent, il s'agit de la division d'une cellule adulte, il y a à tenir compte des parois déjà rigides de la cellule. D'après ce que nous avons vu, la valeur de l'angle sous lequel la cloison nouvelle séparant les deux cellules filles s'insère sur la paroi plus âgée tendra vers 90° , et cet angle sera de 90° lorsque cette paroi sera absolument rigide : il varie donc suivant l'âge de celle-ci. Il faut de plus, pour qu'il y ait équilibre, qu'il y ait courbure moyenne constante de la membrane jeune. Un de mes anciens élèves, E. De Wildeman, a jadis fait dans mon laboratoire des recherches fort intéressantes sur le mode d'attache des cloisons cellulaires (*). Parmi les cas nombreux qu'on rencontre, citons-en quelques-uns.

Lorsque les parois sur lesquelles s'attache la membrane nouvelle sont complètement rigides, l'angle d'insertion doit être de 90° . Si donc les parois sont parallèles, la cloison sera en général transversale et plane. Dans les rhizoïdes de Mousses, on observe des cloisons obliques qui, à première vue, paraissent également planes ; mais, en y regardant de plus près, on constate qu'en réalité la lame s'est courbée aux points d'insertion de façon à s'attacher perpendiculairement à la paroi, et, de plus, elle présente une double courbure : c'est précisément ce qu'exigent les lois que nous avons étudiées plus haut (fig. 14). Les parois rigides sont-elles inclinées l'une par rapport

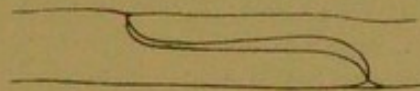


FIG. 14.

à l'autre, dans ce cas la cloison nouvelle les unissant prendra la forme d'un verre de montre, car elle doit aussi s'attacher

(*) E. DE WILDEMAN, *Études sur l'attache des cloisons cellulaires*. (MÉM. COUR. ET MÉM. DES SAV. ÉTR. PUBLIÉS PAR L'ACAD. DES SC. DE BELG., t. LIII, 1893.)

perpendiculairement sur ces parois (fig. 15) : cette forme courbe de la cloison s'observe, par exemple, dans les poils glandulaires.

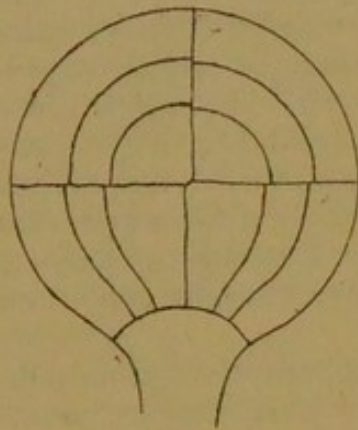


FIG. 15.

Chez une Algue, *Dictyota*, il y a une cellule terminale unique : elle présente également la forme en verre de montre ; de profil, à première vue, on distingue deux contours, mais l'un est celui marquant l'insertion sur la paroi rigide, l'autre n'est autre que le fond du verre de montre.

La chose essentielle, c'est donc que l'angle d'attache de la cloison nouvelle a une valeur déterminée par les membranes voisines. Dans la division de *Spirogyra*, *Edogonium*, l'attache rectangulaire a lieu fatalement. Elle est

facilitée par le phragmoplaste (*) qui sert de tenseur et d'appui à la membrane et qui amène nécessairement l'insertion perpendiculaire : s'il est placé obliquement, l'attache ne se fait pas.

Dans la formation des organes, il y aura donc nécessairement attache perpendiculaire des cloisons nouvelles. Dans les cellules les plus grandes, diverses circonstances tendent à modifier le trajet des membranes. Dans les cellules petites, au contraire, l'arbitraire sera réduit au minimum, et par le calcul on pourra prévoir la direction des cloisons, celles-ci devant partout se couper à angle droit : c'est le cas, par exemple, dans les points végétatifs. Ici intervient le problème bien connu « des trajectoires orthogonales ». On sait qu'on appelle trajectoire, une courbe coupant une série d'autres courbes sous un angle particulier ; elle est dite orthogonale lorsque cet angle est l'angle droit. Le problème est donc celui-ci : former deux séries de courbes telles que chacune coupe à angle droit les courbes de l'autre série. Il est aisé à résoudre par les mathématiques supérieures :

(*) L. ERRERA, *Sur une condition fondamentale...* (l. c.).

On a

$$F(x, y, a) = 0 \dots \dots \dots (1)$$

relation entre une série de courbes.

En différentiant, on obtient

$$\frac{\partial F}{\partial x} dx + \frac{\partial F}{\partial y} dy = 0.$$

D'où l'on tire

$$\frac{dy}{dx} = - \frac{\frac{\partial F}{\partial x}}{\frac{\partial F}{\partial y}},$$

direction de la tangente par un point quelconque.

S'il y a deux séries de courbes se coupant à angle droit, cela veut dire que la tangente d'une des séries est la normale de l'autre. La normale est donnée par une relation bien connue : le produit entre la normale et la tangente est toujours égal à -1 . Cette quantité -1 sera donnée par le produit

$$\left(\begin{array}{c} \frac{\partial F}{\partial x} \\ -\frac{\partial F}{\partial y} \end{array} \right) \times \left(\begin{array}{c} \frac{\partial F}{\partial y} \\ \frac{\partial F}{\partial x} \end{array} \right).$$

Donc la normale est :

$$\frac{dy}{dx} = + \frac{\frac{\partial F}{\partial y}}{\frac{\partial F}{\partial x}},$$

tangente à la deuxième série de courbes.

De là on tire

$$\frac{\partial F}{\partial x} dy - \frac{\partial F}{\partial y} dx = 0 \dots \dots \dots (2)$$

Puisque chaque point de la première série appartient à la deu-

xième, il suffit d'éliminer le paramètre a entre (1) et (2) pour avoir la solution du problème.

Voici des exemples : Si l'on a une série d'ellipses de même foyer, donc confocales, les trajectoires sont une série d'hyperboles confocales, et inversement. Si l'on considère une série de paraboles confocales, les trajectoires seront d'autres paraboles.

Comme nous l'avons dit, des structures semblables s'observent dans les points végétatifs, de façon fort nette.

Tout ce que nous avons vu s'applique aux tissus jeunes. Que se passe-t-il lorsque les tissus deviennent adultes ?

Un nouveau facteur fait son apparition : la *turgescence*, c'est-à-dire qu'il intervient une tension nouvelle considérable, due aux vacuoles et à leur contenu, qui tend à gonfler la cellule. Il en résulte que les différentes cellules, à membranes d'âges divers, vont de nouveau tendre à prendre l'attache à 120° , cela par des déplacements, des glissements : « *gleitendes Wachstum* ». Ce phénomène s'observe aisément dans les feuilles, par exemple. Nous pouvons en tirer une conséquence théorique, que l'observation confirme d'ailleurs : Si toutes les cellules avaient la même valeur, le même volume, — comme c'est le cas pour les alvéoles des ruches d'Abeilles, — les formes d'équilibre seraient des hexagones réguliers : c'est ce que l'on observe parfois. Mais en général il n'en est rien et les dimensions des cellules varient. Les petites cellules ayant une étendue de membrane moindre, l'attache à 120° ne sera possible que s'il y a courbure. Chaque fois qu'une cellule aura moins de six faces, elle aura des parois concaves vers l'intérieur ; tandis que s'il y a plus de six faces, ces parois seront convexes ; elles ne seront planes que si les faces sont au nombre de six. — De temps en temps, on constate des irrégularités dans la disposition des membranes. Mais les causes en sont multiples, et d'ailleurs on voit la même chose se produire dans les systèmes laminaires de bulles de savon et dans les lames de collodion.

Ce que nous avons dit des cellules s'applique à toute matière

organique passant par un état semi-liquide. C'est le cas notamment pour les grains d'amidon composés, les sculptures des Diatomées. Dreyer (*) a signalé les mêmes faits relativement au squelette des Spongiaires, etc.

Cela explique l'observation faite depuis longtemps par Hofmeister : il avait remarqué, en effet, que l'édifice cellulaire est construit de façon qu'il y ait minimum de dépense de matière dans la membrane. Cette économie se comprend si l'on admet que dans l'édification de cet édifice intervient la tension superficielle.

β. Phénomènes de mouvement.

Lorsque dans une masse protoplasmique il se produit des mouvements, il faut tenir compte, dans leur étude, des phénomènes de tension superficielle. Dans beaucoup de mouvements, et notamment dans le mouvement amiboïde, il y a, en effet, des phénomènes analogues aux phénomènes dus à la tension superficielle.

Supposons une masse de protoplasme semi-liquide en équilibre. Si en un point une cause quelconque, un agent chimique par exemple, modifie la tension en la diminuant, il y aura fatalement changement de forme : la courbure augmentera en ce point, et il y aura donc afflux de protoplasme. Cela s'observe chez les Amibes. Nous avons signalé plus haut les mouvements dus à des variations locales de tension dans l'amibe artificielle de Gad (goutte d'huile déposée sur une solution de carbonate de sodium). On les observe également dans l'amibe mercurielle qu'a imaginée Beilstein : dans un vase peu élevé et à fond plat, rempli d'une solution faible d'acide nitrique, on dépose une grosse goutte de mercure qui prend un contour régulier et reste en équilibre ; mais si l'on place dans le liquide, près du mercure, quelques cristaux de bichromate de

(*) DREYER, *Principien der Gerüstbildung*. (JEN. ZEITSCHR. F. NATURWISS., XXVI, 1892.)

potassium, on assiste à un phénomène curieux : à certains moments, la goutte de mercure est brusquement déformée et lance un « pseudopode » vers le bichromate. En voici l'explication : dans le liquide où se trouvent plongés les cristaux, il y a mise en liberté d'acide chromique qui diffuse tout autour du fragment de bichromate et arrive finalement en contact avec le mercure; il en résulte une diminution de la tension superficielle de la goutte en ce point et, en vertu des lois que nous avons étudiées, un « pseudopode » est émis à l'endroit où se produit la diminution de tension.

A la théorie expliquant la formation des pseudopodes par des phénomènes de tension superficielle, Loeb a objecté que les pseudopodes ont souvent une longueur supérieure à trois fois leur diamètre, ce qui ne pourrait être le cas. On peut répondre à cette objection qu'ici il s'agit d'une masse semi-liquide pouvant être étirée et qui est en mouvement, ce qui permet un allongement plus considérable.

Divers auteurs, Bütschli entre autres, ont également tenté de rapporter à des phénomènes de tension superficielle les phénomènes de la caryocinèse. D'autres, tels d'Arsonval et Imbert ou Engelmann, ont, dans ces dernières années, édifié une théorie de la contraction musculaire due à la tension superficielle.

Cela explique peut-être aussi les phénomènes de *Reizplasmolyse* indiqués par Schütt chez les Diatomées, plasmolyse se produisant sous l'influence de chocs externes et peut-être par suite de changement dans la tension.

Les groupements passifs des zoospores (et d'émulsions [Sachs]) sont peut-être dus à des inégalités thermiques de tension superficielle, comme c'est le cas dans l'expérience que nous avons indiquée (p. 35) et dans laquelle on voit des courants se former, entraînant la poudre de lycopode dont on a saupoudré la surface du CS_2 . Ce pendant Sachs (*) dit expressément que les zoospores ou les goutte-

(*) SACHS, *Gesammte Abhandlungen*, I, p. 149.

lettes d'huile d'une émulsion se groupent non seulement à la surface, mais aussi au fond et, sous forme de nuage, dans l'épaisseur de la couche liquide. Il s'agit donc principalement, comme le dit Sachs, de courants de convection.

Les *émulsions figurées* de Beijerinck (*) sont, au contraire, dues à l'inégale distribution de CO₂ et O₂ : ce sont, comme il le dit (**), des *Athmungsfiguren*.

§ II. — PROPRIÉTÉS DES SOLIDES.

Remarquons que sous le nom de *solides*, on confond deux états de la matière probablement fort distincts : l'état amorphe et l'état cristallisé. Des recherches de Tamman, faites sur les verres, il semble résulter qu'il y a une différence absolue entre ces deux états. En effet, on peut passer graduellement de l'état amorphe à l'état pâteux, puis à l'état liquide et enfin à l'état gazeux ; au contraire, il y a discontinuité entre l'état cristallisé et l'état liquide. Cependant, pour quelques matières organiques, on a constaté l'existence de cristaux qui, à l'état liquide, persistent par leurs propriétés cristallines (cristaux liquides ?) ; mais si alors on chauffe brusquement ce liquide, il passe à l'état liquide proprement dit et ne présente plus les propriétés optiques du cristal. On arrive à la conclusion, qu'il faut établir la distinction suivante :

- a) *État amorphe* : il peut être solide, liquide ou gazeux ;
- b) *État cristallisé*, qui peut être solide ou liquide.

Donc la division habituelle des corps en solides, liquides et gaz devrait être remplacée par celle-ci. Entre l'état cristallisé et l'état amorphe, il y a discontinuité, tandis qu'il y a transition graduelle entre les solides, les liquides et les gaz.

Les solides comme les liquides présentent des phénomènes de tension superficielle, mais ils sont très difficiles à mettre

(*) BEIJERINCK, *Emulsionsfiguren*, 1897, p. 5.

(**) BEIJERINCK, *loc. cit.*, p. 5.

en évidence par suite du peu de mobilité des molécules. Cependant elle peut expliquer (*) le fait que beaucoup de précipités à l'état grenu s'agglomèrent d'eux-mêmes en grandes masses, c'est-à-dire tendent à prendre, en se réunissant, une surface moindre, comme le font deux gouttes liquides en contact. De là le fait paradoxal, que le degré de solubilité pour de petits grains n'est pas le même que pour des grains plus gros : ces derniers exigent une force plus grande pour être réduits en petits grains, et ceux-ci peuvent se dissoudre dans une solution qui est déjà saturée pour les gros. Dans le cas du sulfate de baryum, par exemple, corps fort peu soluble comme on sait, on trouve que la solubilité est de 2.29 millimoles pour des grains mesurant 19μ et plus, tandis qu'elle est de 4.15 pour des grains de 0.1μ .

La mobilité faible des molécules des solides, beaucoup moindre que celle des liquides, entraîne une résistance plus grande aux changements de forme et de volume. On constate que les particules sont les unes vis-à-vis des autres dans un état d'équilibre tel que, si on le modifie, elles tendent à revenir à l'état initial : c'est ce que l'on appelle l'état d'élasticité, variable avec les corps que l'on étudie.

On peut établir une distinction en *corps durs* et *corps mous*, différant par la dépense d'énergie nécessaire pour amener une déformation. A un autre point de vue, on peut distinguer les corps en *extensibles* et *cassants* : dans ce cas, ce que l'on envisage, c'est l'étendue de la déformation possible. Enfin, on peut également faire la distinction en *corps élastiques* et *inélastiques*, en se basant sur le maintien de la déformation : abandonnés à eux-mêmes après la déformation, les corps élastiques ont une grande tendance à revenir à l'état initial.

Ces notions peuvent conduire à des mesures précises. Voici les termes que l'on emploie (définitions établies pour un fil du corps étudié) :

(*) G.-A. HULETT, *Beziehungen zwischen Oberflächenspannung und Löslichkeit.* (ZEITSCHR. F. PHYSIK. CHEMIE, Bd. XXXVII, S. 385, 1901). [Ref. in Chem. Centralbl., 17. Juli 1901, p. 161].

a) Le *coefficient d'extensibilité* est la proportion dont le fil peut s'allonger avant de se rompre. Ainsi lorsqu'un fil long de 1 mètre peut être allongé de 17 centimètres, on dit que le coefficient d'extensibilité est 17 %;

b) La *limite d'élasticité* est donnée par le poids extrême que l'on peut faire supporter par millimètre carré de section du fil sans produire d'allongement permanent de celui-ci. C'est ce que l'on appelle *Tragmodul*;

c) Le *coefficient de rupture* est déterminé par le poids nécessaire pour amener la rupture d'un fil de 1 millimètre carré de section. On le désigne du nom de *Festigkeitmodul*.

De ces définitions, il ressort que l'extensibilité et l'élasticité sont deux choses distinctes. L'*extensibilité* est la faculté des molécules du solide de se laisser écarter des positions d'équilibre sans perdre leur cohésion. L'*élasticité* est la tendance de ces molécules à revenir à la position d'équilibre lorsqu'on les en écarte.

Comment ces notions s'appliquent-elles au protoplasme vivant et aux membranes cellulaires ?

Le *protoplasme vivant* (comme tout corps demi-liquide) est presque inélastique. A première vue, on croirait le contraire en le voyant se contracter ou se dilater sans faire de plis, suivant les changements de volume du liquide qu'il emprisonne, comme cela s'observe dans les phénomènes de plasmolyse. Mais, en réalité, cela tient uniquement à la mobilité de ses molécules, qui glissent les unes sur les autres de façon à englober toujours l'espace occupé par le suc cellulaire. On peut le prouver en blessant le protoplasme : l'utricule conserve alors la forme qu'on lui imprime, il présente des plissements, des ratatinements et non plus une surface lisse. Si l'espace que le protoplasme entoure croissait sans cesse, l'utricule finirait par se rompre lorsque la paroi deviendrait trop faible pour résister à la pression interne. C'est un cas analogue à celui d'une bulle de savon peu ou fort gonflée et dans laquelle les modifications de volume se font également par glissement des molécules dans la lame liquide et non grâce à l'élasticité de celle-ci.

Cependant af Klercker (*) a montré que l'utricule protoplasmique possède une faible élasticité. Voici le procédé qu'il a employé : On prend un tissu végétal à cellules résistantes et on le plasmolyse très fortement. A l'aide d'aiguilles, on déchire alors le tissu dans un liquide convenable et l'on obtient ainsi des masses de protoplasme plasmolysé isolées de la membrane. En transplantant dans un liquide de concentration très faible ces cytoplasmes plasmolysés, on peut s'assurer qu'ils ne gonflent que jusqu'à une certaine limite, jusqu'à ce qu'il y ait équilibre par l'élasticité; si l'élasticité n'intervenait pas, il y aurait gonflement indéfini et l'utricule finirait par se rompre, comme nous venons de le dire.

La *membrane végétale* est en général très peu extensible et fortement élastique. Il faut un effort considérable pour l'étirer, et dès qu'elle est abandonnée à elle-même, elle revient à l'état initial. Les membranes minces de cellulose sont beaucoup moins élastiques que les stéréides (éléments de solidité) : le coefficient d'élasticité de la membrane de cellulose est d'environ 1 kilogramme par millimètre carré, celui des stéréides est de dix à vingt-cinq fois plus grand. Voici quelques chiffres comparatifs entre les propriétés des fibres végétales ordinaires ou stéréides et celles de fils d'acier :

	Limite d'élasticité.	Coefficient de rupture	Allongement à la limite d'élasticité.
Fibres végétales . . .	15-25 kilogrammes par millimètre carré.	Peu supérieur à la limite d'élasticité.	10-15 ‰.
Fils d'acier	25 kilogrammes par millimètre carré.	82 kilogrammes.	1 ‰ environ.

(*) J. AF KLERCKER, *Eine Methode zur Isolierung lebender Protoplasten* (Öfv. Sv. Vet. Akad. Förh., 1892, n° 9). [Traduction par E. DE WILDEMAN, in *Bull. de la Soc. belge de Microsc.*, XIX, n° 7, p. 105, 1893.]

Les fibres végétales atteignent donc la même résistance à la traction (mesurée par la limite d'élasticité) que les meilleurs aciers et peuvent subir impunément un allongement dix à quinze fois plus grand, tout en étant beaucoup plus légères; en revanche, la surcharge que les aciers supportent avant de se rompre est notablement supérieure. A poids égaux, l'avantage serait évidemment du côté des fibres végétales.

Il existe, du reste, chez les végétaux des exemples d'extension bien plus considérable de la membrane, mais il n'est pas certain qu'ils reposent uniquement, comme ici, sur son allongement élastique et qu'il n'y a pas intervention de facteurs secondaires. Ainsi beaucoup de cellules épidermiques, fonctionnant comme réservoirs aquifères, peuvent modifier énormément leur volume (*), mais les variations ne sont pas dues seulement à l'élasticité de la membrane: elles se font également grâce à des plissements et des déplissements de celle-ci. Le même phénomène intervient aussi dans l'allongement du pédicelle d'*Ithyphallus* (**). Mais l'exemple le plus frappant d'énorme extensibilité (avant la rupture) nous est offert par les asques de certains Ascomycètes à spores projectiles, notamment *Ascomyces* (*Sordaria*) *projectilis*, qui peuvent s'étendre (***) en vingt minutes jusqu'au quintuple de leur longueur initiale — soit un coefficient d'extensibilité de 400 %! — et au triple ou au quintuple de leur largeur première!

Grâce à leur grande élasticité, les fibres ou, plus généralement, les « stéréides » jouent un rôle capital dans l'*architecture* des végétaux. Cette question a été l'objet d'études spéciales de la part de Schwendener, et cet auteur a montré (iv) qu'il y a une remar-

(*) GRAVIS, A., *Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia virginica* (MÉM. COUR. et MÉM. DES SAV. ÉTR. DE L'ACADÉMIE DE BELG., t. LVII, p. 173, 1898.)

(**) D'après Burt et mes propres observations.

(***) ZOPF, *Pilze*, pp. 101-102, et fig. 58, p. 89.

(iv) SCHWENDENER, S., *Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen*. Leipzig, 1874.

quable concordance entre les principes d'architecture végétale et les principes établis depuis vingt à trente ans dans l'architecture des maisons.

Supposons une barre d'acier encastrée à un bout dans une muraille. Si nous appliquons un effort à l'autre bout, la barre se courbe. On constate alors que la partie supérieure, convexe à présent, de la barre est plus longue qu'elle ne l'était primitivement, et que la partie inférieure, au contraire, l'est moins. Dans la première, les molécules se sont écartées et l'élasticité tend à les rapprocher, tandis qu'en dessous elles se sont rapprochées et tendent à s'écarter les unes des autres. Si l'on abandonne alors la barre à elle-même, ces forces concourent à la ramener dans sa position première. Mais il est clair qu'au milieu de la barre, il y a une rangée de molécules qui n'a pas varié, qui ne contribuera donc en rien à faire revenir la barre à la position initiale : c'est ce que l'on appelle la « fibre neutre ». Cela signifie que ce sont les parties périphériques qui contribuent à rétablir l'état primitif, quand l'effort cesse d'agir. Par conséquent, pour assurer la résistance à la flexion, il y a avantage à masser les matériaux de solidité vers la périphérie, c'est-à-dire là où leur intervention est la plus efficace.

Toutes ces remarques s'appliquent exactement à une barre végétale et trouvent leur application dans le cas des Joncs, des chaumes du Blé, etc., dans lesquels les éléments de solidité sont massés à l'extérieur, réalisant donc le maximum d'utilité pour la plante soumise à l'action des vents. Les éléments mécaniques sont à la périphérie, car c'est là qu'il y a — toutes choses égales — le plus d'avantage à les placer.

En mécanique, on sait qu'un cylindre métallique creux dont l'épaisseur de paroi est égale au sixième du rayon a une résistance six fois plus grande qu'un cylindre plein. Et plus la paroi est mince, — toujours à surface de section égale, — plus la résistance augmente. Seulement, quand l'amincissement est excessif, on a à craindre le plissement. Donc l'amincissement ne doit pas dépasser une certaine limite, un septième du diamètre environ.

Voyons comment s'appliquent ces principes dans les *constructions végétales*. Il y a à étudier le cas des feuilles et celui des tiges et des racines.

α) Feuilles. — La feuille peut aisément être comparée à la barre fixée par une extrémité, que nous avons étudiée tantôt. Nous avons vu qu'une telle barre doit surtout être solide à sa face inférieure et sa face supérieure (dans la flexion). Aussi dans la construction mécanique, est-on arrivé aujourd'hui à employer des poutrelles en \perp répondant à ces principes. Dans les feuilles également, les éléments de solidité sont à la périphérie, faisant même souvent saillie à la surface (nervures); et fréquemment on observe des structures répondant à la poutrelle en \perp de nos constructeurs modernes.

β) Tiges. — Une tige doit résister en premier lieu à l'écrasement par le poids des parties supérieures et en second lieu à la flexion, celle-ci pouvant être due au fait que le centre de gravité de la couronne de l'arbre, des parties supérieures de toute plante, ne coïncide pas exactement avec l'axe de la tige ou du tronc, — ou être une conséquence des coups de vent.

La disposition longitudinale des fibres et leur accumulation vers la périphérie, soit en files, soit en cylindres creux, assure la *résistance à la flexion*. Tel est le cas de beaucoup de Monocotylédones dont les faisceaux les plus extérieurs ont seuls des fibres sclérenchymateuses fortement développées. Chez les Dicotylédones, on peut traduire la structure de la tige jeune comme une série de cylindres résistants emboîtés l'un dans l'autre (épiderme, collenchyme, fibres libériennes, fibres ligneuses...) de façon à lui donner une résistance très forte à la flexion; mais plus tard, le bois secondaire engendré par le cambium donne au tronc une rigidité suffisante pour qu'il n'y ait plus besoin de flexibilité, et celle-ci disparaît peu à peu.

Quant à la *résistance à l'écrasement*, elle dépend uniquement de la surface de section de l'organe. Chez les Monocotylédones arborescentes (Palmiers, *Yucca*, etc.), les feuilles anciennes se détachant le

long de la tige, l'étendue de la couronne reste presque constante : aussi le tronc est-il privé ou à peu près d'accroissement secondaire. Chez les Dicotylédones, au contraire, où le poids de la couronne augmente d'année en année, le diamètre de la tige augmente annuellement; cet accroissement est, du reste, nécessaire aussi pour augmenter la canalisation d'eau vers les feuilles.

γ) *Racines*. — Les racines n'ont à résister ni à l'écrasement sous un poids terminal, ni à la flexion, mais bien à la *traction* longitudinale s'exerçant, par exemple, lorsque la cime est soumise à la flexion, lorsque le vent tend à arracher la plante. Il s'agit encore une fois de la grandeur de la section, mais il n'est plus nécessaire que les fibres soient disposées à la périphérie afin d'agir tour à tour, comme c'est le cas dans la flexion; ici elles doivent agir simultanément, se soutenir les unes les autres, ce qui s'obtiendra le mieux par le groupement en une masse axile. Cette conclusion théorique se trouve précisément réalisée dans la pratique. On constate, en effet, que, dans la racine, les éléments de solidité sont groupés au centre (la stèle de la racine présente un diamètre inférieur à celle de la tige).

On trouve une confirmation intéressante de ce fait en comparant les *rhizomes* des Monocotylédones aux tiges aériennes des mêmes plantes : dans les rhizomes, les faisceaux sont toujours portés davantage vers le centre.

Il en est de même pour les *tiges volubles* qui, étant appliquées à un support solide, doivent résister à la traction longitudinale seulement et non à la flexion. On constate qu'ici aussi les stéréides sont massés vers le centre plus que ce n'est le cas dans les tiges ordinaires.

Tout ce que nous avons dit se rapporte aux stéréides, éléments définitifs, morts. Mais si nous considérons des organes jeunes, dans ce cas la charpente doit pouvoir changer de volume pour suivre la croissance en longueur de l'organe, tout en conservant une certaine solidité. Ces propriétés, nous les trouvons dans le *colenchyme*, formé de cellules à paroi présentant des portions minces

et des portions épaissies. Ce sont, peut-on dire, des stéréides temporaires, jouant leur rôle pendant l'accroissement en longueur. Chez les Dicotylédones, c'est, comme l'exprime Schwendener (*), un « échafaudage provisoire », et, généralement, chez les Dicotylédones, la plante s'en débarrasse, dès la seconde année de végétation, par des couches de liège qui font tomber le collenchyme extérieur. Rappelons en passant que C. Müller (**) attribue aussi au collenchyme une fonction de réservoir d'eau.

Enfin, beaucoup d'organes végétaux sont protégés contre les coups extérieurs par des couches périphériques très compressibles et élastiques que l'on peut comparer aux tampons des locomotives : c'est, par exemple, le cas pour la coiffe à l'extrémité de la racine. De même, dans les arbres, le périderme et le rhytidome amortissent les chocs.

ÉTUDE DES RELATIONS ENTRE LA STRUCTURE PHYSIQUE ET LES PROPRIÉTÉS OPTIQUES.

Un corps solide peut avoir en tous ses points les mêmes propriétés : il est alors dit *homogène*; ou bien ses propriétés peuvent varier, régulièrement ou non, d'un point à un autre : on le dit alors *hétérogène*. Certaines propriétés des corps, par exemple le poids spécifique, n'impliquent aucune notion de *direction*. Mais il en est beaucoup qui éveillent l'idée d'une direction : telles la réfraction, la dilatation, l'élasticité, etc. A ce point de vue, les propriétés des corps homogènes peuvent être identiques dans toutes les directions : les corps sont alors dits *isotropes*; ou bien leurs propriétés, ou du moins certaines d'entre elles, peuvent varier suivant les directions considérées : dans ce cas, on les nomme corps

(*) SCHWENDENER, *loc. cit.*, pp. 96, 157.

(**) C. MÜLLER, *Ein Beitrag zur Kenntniss der Formen des Collenchyms*. (BER. DER DEUTSCHE BOT. GES., Bd 8, n° 5, p. 150, 1890.)

crystallins. On réunit parfois sous le nom de *corps amorphes* tous les corps non cristallins. De là le tableau suivant :

$$\text{Corps solides} \left\{ \begin{array}{l} \text{homogènes} \dots \left\{ \begin{array}{l} \text{cristallins.} \\ \text{isotropes.} \end{array} \right. \\ \text{hétérogènes} \dots \dots \dots \end{array} \right\} \text{amorphes.}$$

Toutefois, ce groupement n'est pas inattaquable, car on connaît des exemples de masses hétérogènes qui cependant sont cristallines : c'est le cas notamment lorsqu'on obtient des cristaux mixtes par cristallisation simultanée de substances isomorphes.

Il est inutile d'exposer ici les principes de la cristallographie. Mais il est bon de rappeler un point souvent négligé, à savoir que la perfection des cristaux est loin d'être aussi absolue que le veut la théorie. Ainsi, la constance des angles dièdres n'est qu'approximative : des faces correspondantes de deux cristaux obtenus dans les mêmes conditions, ou des faces symétriques d'un même cristal peuvent former des angles dièdres différant de 0°5 et davantage. Cela paraît dû à des causes diverses, entre autres à l'action de la pesanteur sur le cristal pendant et après sa formation.

On peut classer les corps cristallisés en six *systèmes cristallins*, comprenant trente-deux groupes de polyèdres.

On peut dire qu'aucun cristal n'est absolument isotrope, quant aux propriétés. En effet, même les cristaux du système régulier présentent certaines propriétés qui dépendent, comme chez tous les autres cristaux, de la direction : par exemple, la forme cristalline même, la dureté, le clivage, etc., varient suivant la direction. Pour d'autres propriétés, au contraire, les cristaux réguliers se conduisent de même dans tous les sens : ils sont isotropes, par exemple, en ce qui concerne la dilatabilité, la réfraction, etc. Par là, ils se différencient des cristaux appartenant aux cinq autres systèmes, qui sont anisotropes pour ces propriétés également. Il y a lieu toutefois de faire une restriction : on connaît aujourd'hui certains cristaux du système régulier — par exemple la boracite, l'alun ammoniacal, etc. — qui sont complètement anisotropes, même vis-à-vis des propriétés de la seconde catégorie. Ainsi ils

sont biréfringents, au lieu d'être monoréfringents, comme le sont normalement les cristaux réguliers. On a cherché à expliquer cette anomalie « par des tensions qui se produisent, pendant la croissance du cristal, dans les couches déjà solidifiées, par suite de l'apposition de couches nouvelles (*) ». Cette interprétation est appuyée par un grand nombre d'expériences ; ainsi, par des changements de tension, on peut rendre biréfringentes des substances isotropes : c'est le cas, par exemple, pour du verre soumis à la traction, à la pression ou au refroidissement. Il faut remarquer aussi qu'on a constaté que les cristaux d'alun biréfringent n'étaient pas purs, qu'il s'y trouvait de petites impuretés contribuant à rendre la masse biréfringente en déterminant des tensions dans le cristal.

Appliquons ces notions à la cellule vivante.

Le *protoplasme vivant* en sa qualité d'émulsion rentre dans la catégorie des corps amorphes, hétérogènes. Aussi ne se conduit-il nullement comme un corps cristallin. Même pendant le temps de la caryocinèse, — où il se montre strié avec régularité, — il n'agit pas sur la lumière polarisée, comme je m'en suis assuré jadis (**).

Il n'en est pas de même pour les *membranes cellulaires*. Au moment de leur formation, elles sont sensiblement homogènes ; mais elles présentent en général une élasticité et des propriétés optiques variant avec la direction. En prenant le terme *cristallin* dans le sens très large indiqué tantôt (et c'est celui qu'on lui donne ordinairement aujourd'hui), on doit donc envisager la plupart des membranes, de même que les *grains d'amidon*, qui présentent les mêmes propriétés, comme *cristallines*. Cela peut être dû au fait que les particules constituantes ont des propriétés cristallines ; mais d'après ce que nous avons dit tantôt, il se pourrait aussi que l'on eût simplement affaire à des particules non cristallines, isotropes, mais soumises pendant leur dépôt à des tensions. Et si l'on

(*) OSTWALD, *loc. cit.*, p. 911.

(**) Expériences faites à Strasbourg, chez de Bary.

accorde, comme nous le faisons, une grande importance aux phénomènes de tension superficielle, il est impossible de ne pas admettre que des phénomènes de tension existent dans les membranes et les grains d'amidon. Toute la question est donc de savoir si les propriétés optiques spéciales de ces corps sont uniquement une conséquence de ces tensions, ou si elles sont partiellement dues à la nature cristalline des particules constituantes. En ce qui concerne les sphérites biréfringents d'*inuline*, leur biréfringence serait due, d'après un récent travail de H. Fischer (*), à la contraction des sphérites primitifs, à la perte d'eau qu'ils ont subie, donc à des changements de tension. Un autre auteur, F. Krafft (**), admet que les solutions colloïdales déposent leur substance sous une forme toute spéciale, ni amorphe ni cristalline, à l'état *globomorphe*, c'est-à-dire sous forme de gouttelettes, les molécules étant disposées en courbes ou surfaces fermées jouissant de diverses propriétés qui répondent assez bien à celles qui existent en réalité.

Enfin, il se pourrait encore que la biréfringence dans les membranes végétales et autres corps organiques fût due à un autre facteur. En effet, Ambronn et Le Blanc (***) ont montré qu'un mélange non intime de substances différentes peut présenter la biréfringence, bien que séparément chacune de celles-ci ne possède pas cette propriété. Ils ont pu constater dans certains cas que les substances isomorphes cristallisant ensemble ne le font pas *moléculairement*, mais par particules assez grosses; si, à l'aide d'un dissolvant approprié, on enlève l'un des composants, on obtient un *squelette* criblé de trous, bien visibles au microscope et mesurant environ 30μ de diamètre; or souvent ces mélanges de corps isomorphes sont biréfringents, même si les constituants isolés ne le sont pas. Peut-être la biréfringence des membranes végétales est-

(*) H. FISCHER, *Ueber Inulin*. (COHN'S BEITR. BIOL. PFLANZ., VIII, 1, p. 53, 1898.)

(**) F. KRAFFT, *Ueber die Krystallisationsbedingungen colloïdaler Salzlösungen*. (BER. DER DEUTSCHE CHEM. GES., XXXII, p. 1596, 1899.)

(***) AMBRONN UND LE BLANC, *Mischkrystalle*, 1894.

elle due également à un mélange relativement grossier de substances distinctes « cristallisant » ensemble.

Dans le cas des grains d'amidon, on peut considérer que la tension n'intervient que fort peu ou même pas du tout. En effet, Schimper (*) a montré qu'en faisant gonfler fortement un grain d'amidon par un séjour dans KOH dilué, en modifiant donc les tensions qui y règnent, on ne change pas ses propriétés optiques. Il paraît en résulter qu'il s'agit réellement de groupes plus ou moins réguliers de particules cristallines, ou d'un mélange de substances diverses : amylose et amyloextrine.

Dans les membranes végétales, les tensions interviennent de façon plus notable sans doute, car on peut modifier leurs propriétés optiques par la traction ou la pression (**). Cependant, l'existence de tensions entre les couches ne suffit pas à expliquer le phénomène : il faut encore qu'il y ait des tensions à l'intérieur des couches mêmes.

En faveur de l'idée que la biréfringence des membranes végétales est due à un mélange de substances diverses, on peut invoquer les recherches de Mangin (***), qui a montré par la microchimie que même les membranes « cellulosiques » contiennent des matières pectiques associées à la cellulose. J'ai cependant observé que les membranes « cellulosiques » de Navet, débarrassées de leur cellulose par le procédé de Gilson (liquide de Schweitzer, NH_3 , eau), sont encore très nettement biréfringentes entre nicols croisés. Leur structure paraît être restée la même, malgré l'enlèvement presque complet de la cellulose : il resterait, d'après Mangin, un squelette de matière pectique. Il faudrait dans ce cas admettre que le mélange a amené une tension qui s'est conservée dans le squelette.

(*) SCHIMPER, *Untersuchungen über das Wachstum der Stärkekörner*. (BOTAN. ZEIT., 1881, p. 185.)

(**) ZIMMERMANN, *Die Pflanzenzelle*, p. 184. 1887.

(***) MANGIN, *Sur la présence des composés pectiques dans les végétaux*. (COMPTES RENDUS DE L'ACAD. SC. [Paris], CIX, 1889, p. 579.)

INDICE DE RÉFRACTION.

Au sujet de l'*indice de réfraction* des produits végétaux, on ne possède que des données assez incomplètes : les membranes cellulaires n'ont guère été étudiées; les grains d'amidon ont seuls fait l'objet de recherches plus précises (*). Ce serait cependant un point intéressant à étudier.

Dans les membranes, la réfringence varie beaucoup d'un cas à l'autre. Pour les membranes très riches en eau, l'indice doit être voisin de celui de l'eau, soit 1.33; pour les membranes très sèches, il doit se rapprocher de l'indice du baume de Canada, environ 1.54, puisqu'elles disparaissent à la vue dans le baume de Canada. Ce sont là les limites extrêmes.

L'indice de réfraction se calcule en plongeant le corps étudié successivement dans différentes substances dont l'indice est connu : l'indice cherché sera le même que celui de la substance dans laquelle le corps n'est plus visible.

ACTION SUR LA LUMIÈRE POLARISÉE.

Ici nous possédons des données plus complètes.

1. *Amidon*. — La structure des grains d'amidon est bien connue et il est inutile d'en faire la description. Rappelons simplement l'existence de grains à hile central et structure concentrique et de grains à structure excentrique.

Si entre deux nicols croisés on intercale un grain d'amidon, on observe à sa place une croix noire sur fond blanc, et les bras de la croix sont droits lorsque le grain est concentrique, courbes lorsque sa structure est excentrique. Sur le fond noir donné par les nicols, le grain apparaît donc en blanc avec une croix noire. Quelle est l'explication de ce phénomène ?

(*) EMMA OTT, *Einige Beobachtungen über die Brechungsexponente verschiedener Stärkesorten*. (OESTERR. BOTAN. ZEITSCHR., Bd 49, pp. 313-317, 1899.)

Rappelons-nous que deux nicols croisés interceptent la lumière, sauf si entre eux il y a une substance biréfringente : celle-ci fait en effet tourner le plan de polarisation, ce qui revient à déplacer les nicols de leur situation perpendiculaire l'un à l'autre, et, par conséquent, la lumière n'est plus interceptée.

Les grains d'amidon ont une biréfringence très nette, et ils se comportent comme s'ils étaient formés de files rayonnantes d'éléments cristallins (uniaxiaux ou rhombiques). Par une dessiccation rapide ou un gonflement excessif, on voit que le grain se fissure perpendiculairement aux couches dont il est composé, ce qui indique que les particules sont plus intimement associées dans le sens du rayon : les fissures — étant perpendiculaires aux couches — sont rectilignes dans les grains circulaires, courbes dans les autres. Ces données nous permettent d'expliquer la croix noire que nous avons observée entre nicols croisés.

Soient AB et CD (fig. 16) les plans de polarisation des deux nicols croisés, et soient entre ces nicols des particules cristallines biréfringentes uniaxiales 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8. — de petits cristaux de spath d'Islande, par exemple, — disposées en rayonnant autour d'un point central représentant le hile. On sait qu'il existe pour de telles particules deux directions, perpendiculaires entre elles, où elles ne rétablissent pas la lumière polarisée : ce sont celles où les plans de vibration de leurs deux rayons coïncident respectivement avec ceux du nicol polariseur et de l'analyseur ; dans le cas actuel, ce sont les positions 1, 3, 5, 7, où l'axe optique des cristaux coïncide avec les plans de polarisation des nicols. Donc aux points 1, 3, 5, 7, les particules biréfringentes ne modifieront pas le rayon polarisé et ne rétabliront pas la lumière.

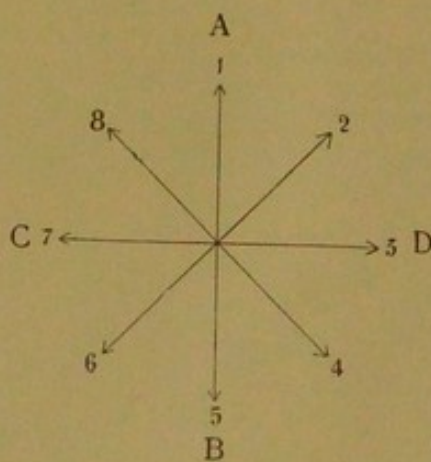


FIG. 16.

Au contraire, les particules 2, 4, 6, 8, situées à 45° de ces directions, se conduiront tout autrement et rétabliront la lumière. Nous aurons donc une croix noire (1, 3, 5, 7) sur fond blanc (2, 4, 6, 8).

Appliquons cela aux grains d'amidon (fig. 17). Nous avons vu qu'ils sont formés de particules cristallines disposées en files toujours perpendiculaires aux couches constituant le grain et, d'autre part, qu'il faut, pour qu'une particule biréfringente ne rétablisse pas la lumière, que son axe coïncide avec celui d'un des nicols. La position des particules inactives sera donc obtenue en recherchant les points où la direction des couches du grain est parallèle à celle de l'un des nicols (ou perpendiculaire à l'autre).

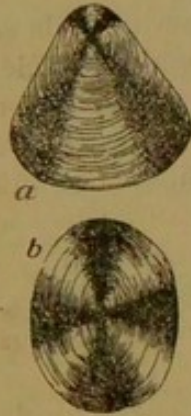


FIG. 17.
(Copié
d'après Belzung.)

Dans des grains d'amidon concentriques et réguliers, à hile central, nous aurons donc une croix noire régulière dont le point d'intersection est au hile et dont les bras sont rectilignes et respectivement parallèles aux deux plans de polarisation des nicols. En effet, comme le montre la figure 17 *b*, les points où les couches du grain sont parallèles à la direction des nicols sont sur une ligne droite, le grain étant régulier et concentrique.

Dans les grains excentriques, le point d'intersection des bras de la croix coïncidera encore avec le hile, mais les bras sont généralement curvilignes (fig. 17 *a*). On obtiendra leur trajet en traçant partout des files cristallines perpendiculaires aux couches et en marquant dans chacune la portion qui est parallèle au plan de polarisation de l'un des nicols; ou, ce qui revient au même, puisque les deux nicols sont perpendiculaires et que les couches sont perpendiculaires aux files cristallines, en marquant les portions des différentes couches qui sont parallèles à l'un des plans de polarisation. Il en est de même pour les grains plus compliqués encore; si, par exemple, les couches présentent une sinuosité, on observe une bifurcation de la branche correspondante de la croix.

En somme, quelle que soit l'interprétation des phénomènes, ils se résument dans la règle générale suivante : toute portion des couches qui est parallèle au plan de polarisation de l'un des nicols croisés laisse le champ obscur ; toute portion non parallèle à ce plan rétablit la lumière.

2. *Membranes cellulaires.* — Les membranes cellulaires présentent une assez grande diversité dans leurs propriétés optiques. Jeunes, elles sont à peu près isotropes ; de même si elles sont très riches en eau. Adultes, elles offrent une biréfringence des plus nettes. On peut pour elles, comme pour un cristal, déterminer par l'étude des propriétés optiques la valeur de l'indice. Des trois axes de l'ellipsoïde d'élasticité, l'un est toujours placé radialement dans la membrane cellulaire, les deux autres sont dans un plan tangentiel, mais leur direction est variable. Ordinairement l'axe radial est le plus petit, sauf dans les membranes subérifiées où il est le plus grand, comme dans les grains d'amidon. Quant aux deux axes du plan tangentiel, lorsque la membrane est striée, l'un d'eux est toujours parallèle à la striation ; si elle est épaissie en bandes, ou si elle est ponctuée obliquement, l'un des axes d'élasticité — ici le plus grand — est toujours parallèle aux épaississements ou au grand axe des punctuations.

Remarquons que lorsque des membranes gonflent fortement par absorption d'eau, ce gonflement ne se fait pas uniformément. Les phénomènes optiques sont, dans ces membranes, souvent plus compliqués, et il y a une relation entre les axes de l'ellipsoïde et le gonflement hygroscopique : l'axe le plus petit coïncide, en général, avec la direction dans laquelle le gonflement est le plus fort.

PLÉOCHROÏSME.

Il nous reste à dire un mot du *pléochroïsme*, phénomène consistant en ce que des substances biréfringentes et colorées absorbent différemment un rayon polarisé suivant la direction qu'il suit,

et prennent une teinte variable suivant cette direction; il y a, à angle droit, une direction de maximum et une direction de minimum d'intensité, entre lesquelles on passe par toutes les transitions.

D'observations que j'ai faites, il résulte que des cristaux d'iode très minces, transparents, obtenus en précipitant par l'acide sulfurique de l'iode dissous dans une solution aqueuse d'iodure de potassium, outre qu'ils sont biréfringents entre nicols croisés, sont nettement pléochroïques : placés au-dessus d'un nicol (le polariseur), ils laissent passer plus ou moins de lumière et paraissent, par conséquent, plus ou moins foncés (la couleur varie du brun pâle au noir) suivant la position qu'ils occupent par rapport au plan du nicol. Cela s'observe facilement en faisant tourner sous la préparation le polariseur; on emploie l'oculaire ordinaire.

Si l'on observe des cristaux biréfringents se colorant en bleu ou en violet par l'iode, des cristaux de saponarine, par exemple, on constate que si on les met sur le trajet de la lumière polarisée après coloration par l'iode, ils présentent très nettement le pléochroïsme, tandis que non colorés ils sont simplement biréfringents.

Comme l'avait antérieurement montré Ambronn (*), il en est de même pour les membranes cellulaires colorées en bleu ou en violet par l'iode et l'acide sulfurique ou par le chlorure de zinc iodé, tandis que les membranes qui se colorent en brun (membranes subérifiées, lignifiées) ne présentent pas de pléochroïsme. Les choses se passent donc comme si, dans les premières, l'iode se trouvait sous forme de particules cristallines, régulièrement orientées, tandis qu'il serait à l'état de dissolution, amorphe, dans les membranes brunies. Il paraît donc exister une relation entre les propriétés optiques des membranes cellulaires et leur manière de se comporter à l'égard des réactifs iodés.

Dans les grains d'amidon rendus violets ou bleus par l'iode, je n'ai pas constaté de pléochroïsme; cela est probablement dû à ce

(*) AMBRONN, H., *Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops bei histologischen Untersuchungen*. Leipzig, 1892.

que les cristaux éventuels d'iode y sont orientés dans toutes les positions possibles, conformément à la structure optique des grains d'amidon eux-mêmes, au lieu d'être régulièrement orientés, comme dans les membranes végétales.

§ III. — PÉNÉTRATION MUTUELLE DES SOLIDES ET DES FLUIDES.

a) Pénétration des fluides dans des méats préexistants.

I. CIRCULATION DES GAZ DANS DES CAVITÉS ÉTROITES.

Nous avons vu que le frottement intérieur des gaz, bien que faible, n'est pas nul. Aussi le mouvement d'un gaz est-il ralenti par le frottement de ses molécules contre une paroi immobile, et cet effet se fera naturellement sentir d'autant plus — *cæteris paribus* — que la surface de friction est plus considérable en comparaison de la masse gazeuse totale. On le remarquera donc surtout lorsqu'un gaz doit s'écouler par un tube très étroit.

Si l'on accepte la théorie cinétique des gaz, on a une expression très simple pour le coefficient de frottement :

$$\eta = \frac{1}{3} d. L. c,$$

expression dans laquelle η est le frottement, d la densité du gaz, L la longueur moyenne du chemin parcouru par une molécule, et c la vitesse mise à parcourir cet espace.

Comme, d'autre part, L est inversement proportionnel à la densité, il en résulte cette conséquence remarquable, prévue et vérifiée par le physicien anglais Clerk Maxwell, que le frottement d'un même gaz est indépendant de sa densité. En effet, en introduisant dans l'expression donnée plus haut la valeur $L = \frac{K}{d}$, on obtient :

$$\eta = \frac{1}{3} d. \frac{K}{d} \cdot c = \frac{1}{3} K. c.$$

Voici pour quelques gaz les coefficients de frottement η et les longueurs moyennes des chemins moléculaires L :

Gaz.	η	L (en μ)
Hydrogène (H ²)	0.000093	0 ^m 01855
Azote (N ₂)	0.000184	0.00986
Oxygène (O ₂)	0.000212	0.01059
Anhydride carbonique (CO ₂)	0.000160	0.00680
Vapeur d'eau (H ₂ O)	0.000098	0.00694

Il résulte des expériences faites, que l'air et les autres gaz s'écoulent avec une extrême lenteur par des tubes étroits. Ce phénomène d'écoulement est celui que Graham désignait sous le nom de *transpiration* ; nous l'appellerons plutôt, avec Pfeffer, *écoulement capillaire*.

L'écoulement a lieu suivant une formule tout à fait semblable à celle que Poiseuille a indiquée pour l'écoulement des liquides dans les tubes capillaires,

$$Q = K \cdot \frac{t \cdot p \cdot r^4}{l},$$

c'est-à-dire que la quantité de fluide qui s'écoule en un temps donné est proportionnelle au temps t , à la quatrième puissance r^4 du rayon du tube, et en raison inverse de la longueur de celui-ci ; il faut tenir compte d'une constante K dépendant de la nature du liquide (*).

De même qu'ils s'écoulent lentement par des tubes étroits, les gaz s'écoulent avec lenteur également par un très petit orifice percé dans une plaque mince 0,1 par un tube de verre large étiré en pointe à une extrémité.

(*) SCHAIBLE (FÜNFSTÜCK'S BEITR., IV, 1, p. 100. 1900) a montré que cette formule donne des résultats exacts pour l'écoulement de l'air par un tube capillaire.

Que l'on s'appuie ou non sur la théorie cinétique des gaz, on trouve — en vertu de considérations mécaniques générales (*) — que la vitesse d'écoulement des divers gaz par un semblable orifice (= filtration gazeuse, in PFEFFER, 2^e éd., t. I, p. 169; = effusion, [Graham], in O.-E. MEYER, p. 135) doit être inversement proportionnelle à la racine carrée de leur densité, ou, ce qui revient au même, que les temps nécessaires à l'écoulement d'un même volume de divers gaz, dans ces conditions, doivent être proportionnels à la racine carrée de leur densité. C'est une relation déjà étudiée par Graham et utilisée par Bunsen pour la détermination approximative et rapide de la densité des gaz. Voici quelques-uns des chiffres obtenus par Bunsen et, en regard de ses résultats, les densités déduites des poids moléculaires :

GAZ.	Densité déduite du carré des temps d'écoulement.	Densité déduite des poids moléculaires.
Air	1.000	1.000
CO ₂	1.535	1.520
1 vol. CO + 1 vol. CO ₂	1.203	1.244
O ₂	1.118	1.105
Gaz tonnant, obtenu par électro- lyse	0.414	0.415
H ₂	0.079	0.069

On voit qu'il y a approximation assez grande.

A côté des phénomènes de circulation des gaz, il faut aussi tenir compte de l'*adhésion gazeuse*, appelée encore *occlusion* (Graham), d'après laquelle des quantités plus ou moins grandes de gaz adhèrent avec une grande ténacité à la surface des corps et même dans leur intérieur. Pour le verre, les métaux, cette propriété est bien connue; elle se manifeste surtout énergiquement pour le palladium.

(*) OSTWALD, *loc. cit.*, t. I, p. 176.

2. APPLICATION AUX TISSUS VÉGÉTAUX.

D'après les recherches de Wiesner et Molisch (*), — confirmant les indications données par Böhm, — les membranes cellulaires végétales, s'il ne s'y trouve pas la moindre fissure, ne laissent presque pas passer les gaz lorsqu'elles sont soumises à une pression gazeuse (**). La pression n'exerce aucune influence sur le passage, c'est-à-dire qu'il n'y a pas filtration gazeuse; la faible quantité de gaz qui traverse la membrane le fait uniquement par diffusion gazeuse, s'opérant lentement : si l'une des faces de la membrane est en contact avec un gaz, l'autre pas, le gaz se dissout dans l'eau que contient la membrane, est émis sur l'autre face, et traverse ainsi, très lentement, la paroi cellulaire.

Un mouvement rapide de gaz, sous l'influence de variations de pression, ne peut donc se faire dans les plantes qu'à la condition que le gaz circule dans des espaces vides : ces espaces sont les méats intercellulaires qui sont, d'ailleurs, abondants dans la plupart des cas. Voici quelques chiffres extrêmes, donnant une idée de l'importance de ces vides dans la plante : Unger a trouvé, par exemple, que les espaces intercellulaires forment 71.3 % du volume de la feuille flottante de *Pistia texensis*, et seulement 3.5 % de la feuille charnue de *Begonia hydrocotylifolia*. Dans les feuilles de la plupart des plantes terrestres, ces espaces occupent, en moyenne, environ un quart ou un cinquième du volume total.

Pour l'aération, il faut, en outre, que les vides occupés par les gaz communiquent avec l'extérieur. Dans les parties aériennes des végétaux, les conduits et espaces intercellulaires aboutissent

(*) WIESNER UND MOLISCH, *Untersuchungen über Gasbewegung in den Pflanzen* (SITZ.-BER. K. AKAD. WISSENSCH. WIEN, MATH. NAT. CLASSE. Bd XCVIII, pp. 670-713, 1889. — Résumé dans le *Biolog. Centralbl.*, Bd XLI, 1890, S. 19.)

(**) Signalons cependant que Steinbrinck (*Luftdurchlässigkeit der Zellmembran*, in BER. D. DEUTSCHE BOTAN. GES., Bd XVIII, 1900, p. 275) trouve, contrairement à Wiesner et Molisch, que les membranes sèches, lignifiées ou non, sont fort perméables à l'air.

à des orifices externes : stomates, — qui peuvent s'ouvrir et se fermer, — lenticelles du liège, dont la « porosité » varie également (*); ou, dans certains cas, à des parties poreuses du liège non différenciées en lenticelles (on a alors le *Porenkork*, liège poreux, de Klebahn); — ou bien encore il y a des racines aériennes « respiratoires », par lesquelles se font les échanges gazeux. Tous ces orifices peuvent être réunis sous le nom de *pneumathodes*, comme le propose Jost.

Pour la facilité de ces mouvements gazeux, il importe que les stomates ne soient pas obstrués par des lamelles liquides (**), puisqu'alors la diffusion, beaucoup plus lente, se substitue à la filtration. Cela nous explique toute une série de particularités qui s'observent chez les végétaux : localisation prépondérante des stomates à la face inférieure des feuilles, écoulement facile de l'eau, pointes d'égouttement de nombreuses feuilles, de même que le fait que diverses feuilles ne se mouillent pas par l'eau, etc.

Dans la mesure où la vérification a pu être faite, on a trouvé que les lois que nous avons étudiées dans le cas d'orifices inorganiques se vérifient dans les tissus végétaux : Wiesner a trouvé (***), notamment, que la vitesse d'écoulement d'un gaz par les stomates est en raison inverse de la racine carrée de sa densité.

Cependant il y a une exception intéressante. L'écoulement par les espaces intercellulaires ne répond pas à la formule de Poiseuille applicable à un tube rigide :

$$Q = K \frac{t. p. r^4}{l}$$

Cela tient sans doute à des modifications du diamètre et de la courbure des espaces intercellulaires sous l'influence de la pression gazeuse régnante. Ces modifications peuvent être trop faibles pour

(*) H. DEVAUX, *Sur le rôle des lenticelles*, p. 220, 1900.

(**) NAEGELI et SCHWENDENER (cit. in PFEFFER, p. 179, note 2) ont montré que l'obstruction des petits orifices par l'eau est très efficace.

(***) Cité dans WIESNER UND MOLISCH, *loc. cit.*, pp. 684 et 707.

s'observer au microscope, et cependant, comme l'écoulement est proportionnel à la *quatrième puissance* du rayon, — avoir déjà un effet très sensible sur le résultat.

Il est facile de démontrer que c'est bien par les stomates que se fait essentiellement l'échappement et l'entrée des gaz dans les végétaux. Les deux expériences que voici le prouvent clairement. Dans l'une, on exerce une aspiration sur l'air que renferme le récipient dans lequel se trouve l'extrémité libre d'un pétiole, immergée sous une couche d'eau : on voit de nombreuses bulles de gaz se détacher successivement de la section, et si le gaz dans lequel est plongé le limbe de la feuille est, par exemple, CO_2 , on s'assure aisément que c'est bien ce gaz qui se dégage dans l'eau. Dans l'autre expérience, on exerce, au contraire, une pression sur le gaz dans lequel se trouve l'extrémité du pétiole, et on constate qu'il se dégage à la surface de la feuille, dans l'eau, des bulles de gaz : ces bulles s'échappent par les stomates, tandis que dans le premier cas c'était par ceux-ci que pénétrait le gaz ; les stomates et les espaces intercellulaires sont, en effet, les seuls espaces par lesquels puisse circuler aussi rapidement un gaz en quantités aussi notables.

Là où il y a un système intercellulaire bien développé, de faibles variations de pression suffisent déjà à amener la circulation des gaz ; et, d'autre part, l'inégale diffusion des différents gaz amène déjà de continuelles modifications dans les pressions des gaz circulants. De là, la méthode des *Gasblasenzählen*, basée sur l'expérience que voici : dans un récipient contenant de l'eau chargée de CO_2 , on immerge une plante aquatique, puis on l'expose à la lumière : le CO_2 est décomposé dans la plante, et bientôt il y a un excès d'O qui s'échappe par les intercellulaires ; si l'on interpose un écran entre le récipient et la source lumineuse, l'émission de bulles d'O cesse aussitôt. Il est facile de compter le nombre de bulles émises : il est proportionnel à la quantité d'oxygène dégagée par la plante. Cela nous explique le grand développement des espaces intercellulaires dans les plantes aquatiques et marécageuses, en vue d'assurer l'apport d'O atmosphérique aux parties submergées. Mais l'existence de ces vides nombreux doit cependant se con-

cilier avec la rigidité du végétal : aussi forme-t-il généralement des diaphragmes solides au niveau des nœuds. Ces diaphragmes servent à donner de la rigidité aux organes et, de plus, ils « empêchent la pénétration de vase, etc., en cas de mort de parties âgées ou de déchirures du rhizome » (*) : la chambre lésée est seule atteinte. Ces diaphragmes ralentissent le passage des courants gazeux, mais ne l'empêchent pas, car entre leurs cellules ils présentent des espaces intercellulaires permettant la circulation du gaz.

Enfin, il ne faut pas perdre de vue que le développement des espaces intercellulaires présente encore d'autres avantages pour la plante que celui de faciliter la circulation de O, de CO₂ et de la vapeur d'eau. Ils peuvent faciliter la flottaison, être utilisés pour le dépôt de sécrétions, rendre les tiges aériennes plus légères (Graminacées, Ombellacées, etc.).

Dans les plantes terrestres qui plongent dans l'air, l'oxygène pénètre presque toujours en quantité suffisante dans les tissus par la simple diffusion, sans qu'il y ait besoin de stomates; il n'en serait plus de même si la cuticule était très développée. Mais ce n'est qu'en faible quantité que le CO₂ se trouve dans l'atmosphère, et c'est surtout pour l'introduction de ce gaz que la circulation facile (par les méats intercellulaires et les stomates) de grandes quantités d'air est nécessaire. On s'explique ainsi que les stomates soient peu nombreux ou absents dans les organes pauvres en chlorophylle ou tout à fait privés de celle-ci, — à moins que la cuticule ne soit par trop épaisse, auquel cas les stomates seront utiles pour la circulation des gaz autres que CO₂; — par contre, là où la chlorophylle est abondante, les stomates s'accumulent en grand nombre.

Si une cavité interne de la plante ne communique avec l'extérieur par aucun orifice, les gaz n'y pénétreront que très lentement, uniquement par diffusion à travers les membranes. Aussi le vide (= pression négative) qui se produit dans le système vasculaire par l'effet de la transpiration, lorsque l'afflux d'eau n'est pas égal

(*) PFEFFER, *Pflanzenphysiologie*, 2^e éd., I, p. 162, 1897.

à l'émission, se maintient-il assez longtemps. La respiration tend à produire également une pression négative : en effet, l'oxygène est assimilé dans la cellule, il est remplacé par une quantité sensiblement égale de CO_2 , mais celui-ci est beaucoup plus soluble et diffuse plus rapidement que l'oxygène à travers les membranes cellulaires, et il en résulte bientôt un vide partiel, l'oxygène pénétrant moins vite que ne sort CO_2 .

3. CIRCULATION DES LIQUIDES DANS DES CAVITÉS ÉTROITES (CAPILLARITÉ).

On possède une méthode simple pour déduire la formule de la capillarité.

Soit une surface quelconque plongée dans un liquide qui la mouille sur une longueur l , et soit γ la tension superficielle de ce liquide. En vertu des forces de tension superficielle, la surface liquide tend à se rapetisser et une certaine quantité de liquide est soulevée le long de la paroi; le phénomène s'arrêtera lorsque le poids P du liquide soulevé fera équilibre à la tension superficielle existant le long du solide, c'est-à-dire lorsqu'on aura

$$P = \gamma l.$$

Cette relation permet le calcul de la formule de la capillarité.

Plongeons un tube cylindrique capillaire dans un liquide qui le mouille : nous constatons que le liquide s'élève à une certaine hauteur dans le tube. Appelons r le rayon de celui-ci, h la hauteur d'ascension du liquide, d sa densité. Dans le cas actuel, l (longueur sur laquelle la surface est mouillée) est égal à $2\pi r$, et, d'autre part, $P = \pi r^2 h d$. En introduisant ces valeurs dans la formule $P = \gamma l$, nous obtenons :

$$\pi r^2 h d = \gamma 2\pi r,$$

d'où

$$r h d = 2\gamma$$

et

$$h = \frac{2\gamma}{rd},$$

c'est-à-dire que la hauteur d'ascension d'un liquide dans un tube capillaire est proportionnelle à la tension superficielle et en raison inverse du rayon du tube et de la densité du liquide. Il y a là un moyen simple de trouver la valeur de la tension superficielle d'un liquide. En effet, on peut tirer de la valeur de h celle de γ , soit

$$\gamma = \frac{1}{2} h r d;$$

γ est donc calculé à l'aide de la hauteur d'ascension dans le tube capillaire.

Cependant il y a une légère cause d'erreur dont il faut tenir compte : le frottement du liquide contre la paroi. On peut éliminer ce facteur comme suit. On détermine une première hauteur d'ascension h' en plongeant simplement le tube dans le liquide, puis une deuxième h'' en aspirant d'abord le liquide dans le tube et en laissant ensuite le niveau se rétablir normalement : dans les deux cas intervient le frottement, mais dans l'un il agit de façon à diminuer la hauteur d'ascension, tandis que dans l'autre il retient le liquide à un niveau supérieur au premier. La moyenne entre h' et h'' sera la valeur cherchée, h .

Ces faits s'appliquent même à des tubes extrêmement étroits, dont le diamètre peut n'être que de 3μ ; mais si le diamètre devient plus faible encore, on constate des irrégularités dans les résultats. Lehmann a obtenu dans des tubes à diamètre minime des ascensions de 100 pieds.

Les frottements et les mélanges exerçant une influence parfois fort notable, il faut que les tubes que l'on emploie soient extrêmement propres; j'ai eu l'idée de recourir, à cet effet, à des tubes fermés à la verrerie même, pendant qu'ils étaient encore chauds.

On vient de voir que l'ascension s'arrête dans un tube capillaire lorsque le poids de la colonne soulevée (augmenté des frottements) fait équilibre à la traction ascendante par suite de la tension superficielle. Il en résulte que pour un liquide *sans pesanteur* dans un tube *idéalement propre*, l'ascension doit continuer indéfiniment, même si le tube est large. C'est ce que Plateau a réalisé expéri-

mentalement, en plongeant un tube très bien nettoyé dans une masse d'huile flottant dans le mélange hydro-alcoolique de même densité.

A propos des gaz, nous avons parlé de l'adhésion gazeuse. De même, pour les liquides il faut envisager les phénomènes d'*adhésion aux solides*. De petites quantités de liquides adhèrent avec une incroyable ténacité aux surfaces solides, mais différemment suivant le solide considéré : il y a là des « hygroscopticités superficielles » très inégales ; l'adhésion est faible pour le quartz, plus grande pour l'agate ; le camphre est fort hygroscopique, le thymol l'est faiblement ; le palladium — pour lequel l'adhésion gazeuse est considérable, comme nous l'avons dit — se fait de nouveau remarquer par son grand pouvoir d'absorption (Graham).

Mais il est extrêmement difficile de dire sous quel état se présente cette mince couche adhérente ou « adsorbée ». Doit-elle être regardée comme à l'état solide (« feste Lösung »), ou liquide, ou gazeux ? Il semble qu'un état gazeux très condensé est le plus probable, de sorte que nous rentrerions ici dans le cas de l'adhésion gazeuse.

4. APPLICATION AUX TISSUS VÉGÉTAUX.

L'expérience montre que l'eau monte approximativement à 30 millimètres dans un tube capillaire en verre de 1 millimètre de diamètre. On en déduit, en vertu de la formule $h = \frac{1}{r} \frac{2\gamma}{d}$ que pour un tube dix fois plus étroit, soit 0^{mm}1 de diamètre, l'ascension sera de 300 millimètres, et pour un tube de 1 μ , l'eau s'élèvera à 30 mètres. Mais nous avons vu que ce n'est que pour les tubes mesurant au moins 3 μ de diamètre — ce qui correspond à une ascension de 10 mètres — que la chose se vérifie de façon satisfaisante ; au-dessous de 3 μ des perturbations se produisent.

On obtient sensiblement les mêmes valeurs pour les tissus végétaux que pour les tubes de verre, plutôt un peu moindres (*).

(*) NOLL, in STRASBURGER, NOLL, SCHENCK, SCHIMPER. *Lehrbuch der Botanik*, p. 154.

Cela ferait pour des vaisseaux ordinaires de 10 à 100 μ de diamètre une ascension capillaire d'environ 3 mètres à 30 centimètres.

Au point de vue de l'ascension capillaire, il est important de noter que le système des vaisseaux des plantes étant fermé par des parois cellulaires à ses deux extrémités, représente une canalisation *idéalement propre*; le facteur « frottements » dus à des corps étrangers, poussières, etc., est donc sans importance. Toutefois la mouillure pourrait y être imparfaite par suite de la diffusion de gaz, de bulles restées adhérentes aux ponctuations, par suite de sécrétions de la plante passant dans les vaisseaux, etc.

Le fait que les vaisseaux sont susceptibles d'imbibition par l'eau contribue à assurer une bonne mouillure, mais il ne modifie pas autrement la hauteur d'ascension capillaire. Du moins dans des expériences faites jadis avec Massart au moyen de tubes de verre tapissés intérieurement d'une couche de gélatine, n'ai-je pu constater que l'ascension en fût accrue. Schwendener (*) est arrivé à la même conclusion en 1892.

5. CIRCULATION DES MÉLANGES DE GAZ ET DE LIQUIDES DANS DES CAVITÉS ÉTROITES (CHAPELETS CAPILLAIRES OU CHAPELETS DE JAMIN).

Sous le nom de *chapelets de Jamin* (fig. 18), on désigne une colonne capillaire formée d'un plus ou moins grand nombre d'index liquides alternant avec des espaces occupés par un gaz. La circulation d'un tel chapelet présente des phénomènes s'écartant de ceux que nous avons étudiés jusqu'ici.

D'abord, le poids d'une telle colonne est naturellement moindre que celui d'une colonne liquide continue de même longueur et de même diamètre, et plus forte sera la proportion de bulles gazeuses, moins grand sera ce poids. Toutes choses égales d'ailleurs, la tension superficielle pourra donc soulever un chapelet capillaire plus haut que



FIG. 18.

(*) SCHWENDENER, *Gesamm. Botan. Mittheil.*, 1898, I, pp. 257 et suivantes.

ce n'est le cas dans l'ascension capillaire d'une colonne liquide continue.

En outre, on constate qu'il est extrêmement difficile de déplacer un tel chapelet et qu'il constitue un obstacle considérable à la transmission des pressions. Nous avons vu, en effet, que la composante normale de la pression, dirigée vers l'intérieur du liquide, pour toute surface liquide courbe est

$$P = N \pm Q = N \pm \gamma \left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'} \right).$$

Dans le cas actuel la formule se simplifie, les courbures terminales des index liquides, contenus dans un tube cylindrique, étant les mêmes pour chaque index, ρ' étant donc égal à ρ , et comme ces surfaces courbes sont concaves, ρ est négatif. Donc, en prenant ρ avec sa valeur absolue, on a

$$Q = \gamma \left(\frac{1}{-\rho} + \frac{1}{-\rho'} \right) = -\frac{2\gamma}{\rho}$$

et par conséquent

$$P = N - \frac{2\gamma}{\rho}.$$

Si le tube est bien cylindrique, les deux ménisques concaves de chaque index sont égaux, les pressions normales correspondantes P le sont aussi et se neutralisent. Mais il n'en sera plus de même si une pression extérieure vient à être exercée. Soit, par exemple, une pression H agissant sur le chapelet capillaire. Son premier effet sera vraisemblablement de creuser davantage le premier ménisque, ce qui en augmentera la courbure et diminuera (en valeur absolue) le rayon ρ qui devient ρ_1 . On a donc alors comme valeur de la résultante P_1 :

$$P_1 = N - \frac{2\gamma}{\rho_1}$$

où ρ_1 est plus petit que ρ . Donc P_1 est plus petit que P .

A l'autre extrémité de l'index, l'effet de la pression sera d'aplatir

le ménisque, d'en diminuer donc la courbure (en valeur absolue), c'est-à-dire d'augmenter la valeur de ρ qui devient ρ_2 . Donc

$$P_2 = N - \frac{\gamma}{\rho_2}$$

où ρ_2 est plus grand que ρ . Par conséquent P_2 est plus grand que P .

La pression transmise à la bulle gazeuse suivant le premier index est donc égale à $H + \overrightarrow{P_1} - \overleftarrow{P_2}$, et comme P_2 est plus grand que P , donc aussi plus grand que P_1 , cette pression est moindre que la pression H , c'est-à-dire qu'une partie de la valeur de celle-ci s'amortit.

Il en est de même pour tous les index successifs. La pression transmise va donc en diminuant régulièrement à chacun d'eux, et avec un nombre suffisant d'index, on peut annuler ainsi une pression quelconque. Jamin est arrivé de cette façon à conserver dans un tube pendant quinze jours des pressions de trois atmosphères, sans qu'il y eût diminution aucune; de même, au moyen d'un tube ouvert occupé par un chapelet à grains assez nombreux, il a pu fermer hermétiquement un baromètre.

Ces effets sont encore plus marqués quand les index liquides sont fortement fixés à l'endroit où ils se trouvent : on y arrive en employant, au lieu d'un tube cylindrique, un tube présentant des étranglements et des dilatations. Une fois mouillé, il conserve du liquide aux étranglements, tandis que les dilatations renferment autant de bulles gazeuses. Avec huit étranglements, on maintient dans le tube une pression de deux atmosphères.

« Si un pareil tube est plein d'eau et qu'on y chasse un courant du même liquide par l'une de ses extrémités, elle filtre très facilement; mais si, au contraire, on y comprime de l'air, l'eau sera chassée, des indices resteront dans les étranglements et bientôt ils détruiront la pression (et l'air ne passe pas) Si, au contraire, le tube contient de l'air et si l'on y envoie de l'eau, elle détruira les index, remplira le tube et finira par filtrer (*). »

(*) JAMIN, *Cours de physique*, 3^e édit., I, p. 232.

Dans les corps poreux, nous avons précisément les conditions réalisées dans les tubes à étranglements. De là les actions capillaires énormes exercées par ces corps, ainsi que Jamin (*) l'a théoriquement établi. Il a montré qu'il s'y produit des pressions de

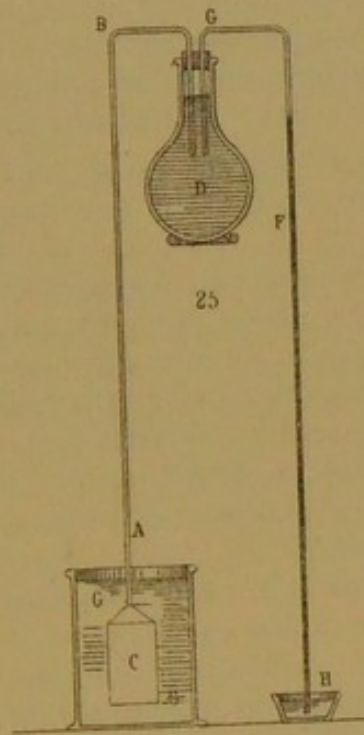


FIG. 19.

(D'après Jamin.)

plusieurs atmosphères (trois à quatre atmosphères) que l'on peut mesurer en scellant un petit manomètre à mercure dans le corps poreux et en plongeant alors celui-ci dans l'eau : le liquide y pénètre et exerce sur le mercure une pression facilement déterminable. On peut aussi faire le vide dans un réservoir rempli d'eau en le mettant en communication avec un bloc poreux. De là également l'ascension de l'eau à plus de 10 mètres dans un cylindre poreux vertical et indéfini.

Jamin s'en est servi pour construire un schéma assez intéressant (fig. 19). On plonge dans l'eau un corps poreux C qui est mis en communication par l'intermédiaire d'un tube avec un vase D à parois permettant l'évaporation du liquide qu'il renferme (alcaraza). Le corps poreux absorbe de l'eau, la transmet à l'alcaraza et celui-ci la perd par

évaporation. On réalise donc ainsi un dispositif semblable au végétal : le corps poreux représente les racines ; le tube, les vaisseaux ; l'alcaraza, les feuilles.

6. APPLICATION AUX VÉGÉTAUX.

Dans les vaisseaux des plantes existent, au moment de la pleine transpiration, des chapelets de Jamin : car les petits vides qui

(*) JAMIN, *Leçons sur les lois de l'équilibre dans les corps poreux.*

tendent à se produire dans la colonne liquide se remplissent bientôt de vapeur d'eau ainsi que des gaz qui étaient dissous dans l'eau et qui s'en échappent.

Nous reviendrons sur ce sujet en parlant de l'ascension de la sève dans les plantes.

b) Pénétration dans des espaces intermoléculaires.

Dans l'étude de la pénétration des liquides dans des espaces non visibles au microscope, ou intermoléculaires, deux cas sont à considérer, selon que l'écartement des particules du solide est limité et que celui-ci conserve sa cohésion, ou qu'il y a écartement illimité et perte de la cohésion du solide.

α. Pénétration des liquides dans des espaces intermoléculaires avec écartement limité des particules du solide et conservation de sa cohésion.

Il s'agit dans ce premier cas des phénomènes d'*imbibition*. Entre celle-ci et la capillarité ordinaire, il n'y a, somme toute, aucune différence tranchée, la distinction entre ces deux phénomènes reposant simplement sur une question de diamètre de l'ouverture où passe le liquide, et l'on va graduellement, par des méats de plus en plus étroits, de la capillarité à l'imbibition.

Si dans l'espace capillaire séparant deux plaques mobiles on fait pénétrer de l'eau, le ménisque capillaire — par suite de la tension superficielle — tend à rapprocher les surfaces solides, jusqu'au moment où la distance les séparant est égale à deux fois le rayon d'action de la paroi sur le liquide, c'est-à-dire au double du rayon d'action des forces moléculaires; alors cette couche est retenue avec une grande énergie et tend à se reconstituer lorsqu'on diminue son épaisseur. Aussi lorsqu'on arrive à obtenir une couche liquide ayant moins du double du rayon d'action des forces moléculaires, on constate qu'une plus grande quantité d'eau tend à pénétrer entre les deux plaques et que celles-ci s'écartent l'une de l'autre. Suivant les cas, on observera donc un rapprochement ou un écartement des surfaces solides.

C'est ce que les expériences d'Askenasy (*) confirment. Prenons deux piles de lamelles pour préparations (Deck-Glass), de même hauteur, et plaçons-les l'une à côté de l'autre; puis imbibons d'eau l'une d'elles : nous constatons aussitôt que la hauteur du paquet imbibé diminue. Voici quelques chiffres empruntés à Askenasy : Dans une expérience, vingt lamelles sèches forment une pile haute de $3,560 \mu$ (A); on ajoute alors l'eau et la hauteur n'est plus que de $3,517 \mu$ (B); on laisse évaporer l'eau d'imbibition et l'on a $3,417 \mu$ (C); mais en ajoutant de nouveau de l'eau le système augmente de volume et l'on obtient approximativement la valeur B. Donc, suivant les cas, l'addition d'eau amène une contraction ou une dilatation. Il est vrai que le rayon d'action étant d'environ 0.05μ pour l'eau, cela indique que dans l'imbibition les méats (invisibles) auraient en tout cas moins de 0.1μ .

Les liquides et les gaz adhérents, en couche très mince, à la surface des corps (voir plus haut), sont, du reste, retenus par les mêmes forces que celles qui interviennent dans l'imbibition.

Dans le phénomène d'imbibition proprement dit, il y a donc écartement des particules ou *micelles* (tandis que dans la capillarité il y a rapprochement); l'eau se fraye des espaces intermicellaires et le corps gonfle. C'est le cas pour la gélatine, le mucilage, le papier buvard, etc. L'eau y pénètre pour réaliser les couches d'adhésion dont nous venons de parler, et cette pénétration se fait avec une force considérable. Ainsi l'on peut faire éclater des blocs de granit en y introduisant des coins de bois que l'on imbibe ensuite d'eau. Des pois secs gonflent fortement dans l'eau, et l'on arrive à leur faire soulever en se gonflant des poids d'une centaine de kilogrammes; cette propriété est souvent utilisée pour désarticuler les os du crâne des squelettes : on remplit la cavité crânienne de pois secs qu'on imbibe ensuite et qui par leur gonflement font éclater le « récipient » qui les renferme.

On constate aussi que lorsqu'il y a eu imbibition, il est impossible par simple compression d'exprimer toute l'eau qui s'est intro-

(*) ASKENASY, *Kapillaritätsversuche an einem System dünner Platten*, 1900.

duite dans le corps. De même, par l'imbibition il se produit un échauffement dû probablement, en partie, à des hydratations chimiques, mais surtout à la diminution du volume total de la masse : en effet, le volume du corps imbibé d'eau est moindre que celui du corps non imbibé additionné de celui de l'eau d'imbibition, c'est-à-dire qu'il y a compression énorme. L'amidon sec peut s'échauffer ainsi par imbibition de 11°6 (Nägeli); or, suivant Joule, il faut comprimer l'eau de 100 atmosphères environ pour l'échauffer seulement de 0°1.

On désigne quelquefois sous le nom de *coefficient d'imbibition*, le rapport entre le poids du corps solide après et avant l'imbibition. Le coton hydrophile doit, pour être employé en chirurgie, avoir comme coefficient 18, c'est-à-dire peser dix-huit fois plus après l'imbibition que lorsqu'il est sec. La nature du liquide a une grande influence sur le coefficient d'imbibition. Voici quelques chiffres qui le prouvent, et que j'emprunte à Bordier.

Pour du papier parchemin *végétal*, on a trouvé les coefficients que voici :

Eau	1.59
Solution carbon. de soude $\frac{1}{10}$	1.53
— — — $\frac{1}{5}$	1.49
— acide sulfurique $\frac{1}{10}$	1.56
— chlorure de sodium $\frac{1}{10}$	1.45
Alcool à 85°	1.03

De ces divers liquides, l'eau a donc le coefficient le plus élevé. Dans le cas du parchemin *animal*, on constate au contraire qu'il y a des substances plus absorbées que l'eau, comme le montrent les chiffres ci-dessous :

Eau	2.61
Solution carbon. de soude $\frac{1}{10}$	2.19
— acide sulfurique $\frac{1}{10}$	2.72
— acide citrique $\frac{1}{10}$	6.60
Alcool à 85°	1.18

Ainsi, dans l'acide citrique $\frac{1}{10}$ le parchemin animal augmente quatre à cinq fois de volume.

En revanche, si nous plongeons une telle membrane, imbibée préalablement d'eau, dans une solution saline de coefficient moindre que l'eau, ou si nous la saupoudrons de sel, après un certain temps la membrane renfermera également de ce sel, et comme le coefficient d'imbibition pour la solution saline est ici moindre que pour l'eau pure, elle devra perdre une certaine quantité d'eau; on voit une partie du liquide absorbé d'abord suinter et s'écouler.

Nous ne possédons pas encore de bonne théorie de l'imbibition (*) et ces diversités dans les coefficients d'imbibition demeurent jusqu'ici inexplicables.

Il en est de même pour les expériences de Hofmeister (**) et de Pascheles (***), d'après lesquelles le gonflement de la gélatine par imbibition est plus fort dans les solutions moyennement concentrées de chlorures alcalins que dans l'eau, et plus fort encore dans les bromures et les nitrates, tandis que le gonflement est moindre que dans l'eau dans les solutions de sulfates, citrates et tartrates.

Il arrive rarement que le véhicule (l'eau par exemple) et les matières qu'il tient en dissolution circulent avec une égale vitesse dans le corps qui s'imbibe; lorsqu'un solide est donc plongé dans une solution qui l'imbibe, l'eau pénétrant facilement alors que le sel dissous ne pénètre que lentement, il en résulte que la solution interne est moins concentrée que la solution externe.

Dans le protoplasme vivant, l'eau pénètre aisément; de même, avec plus ou moins de facilité, l'urée, l'ammoniaque, l'alcool, l'éther, le chloroforme, tandis que la plupart des substances solubles ne pénètrent que très peu ou point, à cause de la « semi-perméabilité » du protoplasme vivant, dont nous parlerons plus loin. Dans les tissus morts, au contraire, beaucoup de ces corps solubles pénètrent et s'accumulent même avec une extrême facilité.

(*) Cf. R. HÖBER, *Ueber die Bedeutung der Theorie der Lösungen für Physiologie und Medizin.* (BIOLOG. CENTRALBL., 1899, p. 277) et *Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe*, 1902, p. 165.

(**) HOFMEISTER, *Zur Lehre von der Wirkung der Salze.* (ARCH. F. EXPER. PATHOL., XXVIII, p. 210.)

(***) PASCHELES, cité dans HÖBER, *Physik. Chemie*, p. 165.

C'est ce qui permet la coloration des tissus, en histologie, à l'aide des solutions de substances colorantes.

En se basant sur les différences dans la vitesse de pénétration des matières solubles, Duclaux et surtout Goppelsroeder (*) sont parvenus à séparer des corps que l'on avait en vain tenté d'isoler jusqu'alors.

Disons quelques mots des changements de volume amenés par l'imbibition ou la dessiccation, c'est-à-dire des phénomènes d'hygroscopicité. Ce sont des phénomènes purement physiques, pouvant exister dans des éléments morts et dus à un inégal pouvoir d'imbibition des membranes cellulaires des deux faces d'un organe ainsi qu'à une inégale disposition des éléments sur ces deux faces. Si l'une de celles-ci s'imbibe plus fortement que l'autre, elle s'allongera davantage et il se produira une courbure hygroscopique.

APPLICATION AUX VÉGÉTAUX.

Les mouvements hygroscopiques sont bien connus chez certains végétaux. L'un des exemples les plus connus est celui de la « Rose de Jéricho » (*Anastatica hierochuntica*), Crucifère du Sahara, qui, lorsqu'on la plonge dans l'eau après dessiccation, s'étale et abandonne ses graines; c'est là sans doute un phénomène dont l'effet biologique est de ne permettre la dissémination que quand la saison des pluies est arrivée. Le même phénomène s'observe pour les capitules de quelques Composées : *Asteriscus pygmaeus* ou « vraie rose de Jéricho », *Carlina*, *Centaurea Scabiosa*, etc.

Il en est de même en ce qui concerne la mise en liberté des graines mûres. Une Euphorbiacée, *Hura crepitans*, projette ainsi ses graines à 50-100 mètres de distance! Un *Geranium* de notre pays, *G. phaeum*, les lance à 13 mètres...

Un autre cas intéressant est celui des graines pénétrantes, « se vrillant » dans le sol ensuite de phénomènes d'imbibition. Chez *Erodium*, par exemple, on constate que les carpelles se tordent

(*) GOPPELSROEDER, *Capillar Analyse*.

lorsque le temps est sec, se détordent quand il fait humide: lorsque la graine est donc tombée sur le sol, les alternatives de dessiccation et d'humidité provoquent des torsions et des détorsions la faisant pénétrer peu à peu dans le sol. Chez *Stipa*, on observe également que les graines s'enfoncent spontanément dans le sol, grâce aux torsions en tire-bouchon de leurs arêtes.

Le raccourcissement et l'allongement sont toujours dus dans ces cas à des éléments morts, à *parois épaissies*, disposés de façon que leurs différentes couches se gonflent inégalement par absorption d'eau ou se raccourcissent inégalement par perte d'eau. Ce sont des éléments à ponctuations transversales, et le mouvement se fait perpendiculairement à celles-ci. Ce sont donc des éléments « dynamiques », distincts des autres stéréides, qui sont « statiques ».

Un bel exemple d'imbibition est donné par les spores d'*Equisetum* dont une partie de la membrane est différenciée en quatre lanières ou *élatères* qui par la dessiccation s'étalent, tandis qu'elles s'enroulent par l'humidité; cela permet la rencontre des spores, qui s'accrochent ensemble, union utile à cause de la diécie des prothalles.

Un autre cas est celui des sporanges des Polypodiacées. Ils présentent un anneau à épaissement intéro-latéral qui, par suite de la dessiccation, tend à se redresser; ce mouvement déchire la paroi du sporange en un endroit placé en avant de l'anneau et ne présentant pas d'épaississement. De même, le péristome des Mousses aide à ouvrir l'urne lorsqu'il fait sec, et la ferme — protégeant ainsi les spores — lorsqu'il fait humide.

Fréquents dans les tissus morts, les phénomènes d'hygroscopicité ne sont naturellement pas exclus des tissus vivants des végétaux. Certaines Mousses, Hépatiques, Algues et Fougères peuvent se dessécher complètement tout en restant vivantes; il suffit de les humecter d'eau pour les voir s'étaler à nouveau. Bureau a donné (*)

(*) ÉD. BUREAU, *Sur une nouvelle plante reviviscente*. (COMPT. REND. ACAD. SC. [Paris], CX, 1890, p. 318.)

une liste de ces plantes « reviviscentes ». Ce sont surtout des Fougères et le *Selaginella lepidophylla* qui présentent le phénomène de façon frappante.

β. Pénétration des liquides dans des espaces intermoléculaires avec écartement illimité des particules du solide et perte de la cohésion.

Nous avons vu que l'on peut passer graduellement des phénomènes de *capillarité* à ceux d'*imbibition*. Dans ces derniers, il y a écartement des particules du solide par les molécules liquides et gonflement du solide. Mais le gonflement s'arrête assez tôt pour que le solide conserve encore sa cohésion.

Supposons que le phénomène aille plus loin : la cohésion disparaît, le solide se résout en petits agrégats distincts les uns des autres et distribués au sein du liquide. Nous pouvons avoir ainsi des particules solides plus ou moins grosses en *suspension* dans le liquide qui en est troublé. Si le phénomène va plus loin et que les particules sont tellement fines qu'elles traversent aisément les filtres, nous aurons une *pseudo-solution* opalescente ou même claire, dans laquelle cependant, par des procédés délicats, par la lumière polarisée notamment, nous pourrions reconnaître encore l'existence d'agrégats moléculaires en suspension. Enfin, si ces agrégats se résolvent à leur tour en leurs molécules constitutives et si l'ensemble est absolument homogène, on dit que l'on a une *solution véritable* ; celle-ci sera plus ou moins *concentrée* suivant les proportions des corps en présence.

La pénétration mutuelle du solide et du liquide est donc de plus en plus complète et intime dans les termes successifs de la gradation suivante : capillarité, imbibition, suspension, pseudo-solution, solution concentrée, solution diluée, auxquels s'ajoute encore éventuellement, comme dernier terme, l'ionisation, dont nous parlerons plus tard.

L'étude des solutions a pour la physiologie, comme pour la physico-chimie, une importance très grande, et nous allons nous y arrêter.

Nous n'avons fait allusion tantôt qu'à la dissolution d'un solide dans un liquide; mais les phénomènes sont de même nature s'il s'agit de la dissolution d'un liquide dans un autre liquide, ou d'un gaz dans un liquide. Au lieu de traiter ces derniers cas quand nous nous sommes occupés des propriétés des fluides, nous en avons donc réservé l'étude pour cette partie du cours. Dès lors, nous donnerons dorénavant au mot *solution* un sens tout à fait général.

Dans une solution parfaitement homogène, — par exemple une solution d'alcool dans l'eau ou d'un sel dans l'eau, — les deux corps se conduisent exactement de même et chacun peut être regardé comme dissous dans l'autre. C'est donc arbitrairement qu'on appelle l'un *dissolvant*, l'autre *corps dissous*. Il est cependant d'usage, lorsqu'on a affaire à une dissolution assez étendue, dans laquelle l'un des corps prédomine beaucoup comme quantité, de désigner celui-ci comme le *dissolvant* et l'autre comme le *corps dissous*.

Comme nous le verrons, il y a entre les propriétés des solutions et celles des gaz de très remarquables similitudes. Aussi allons-nous être obligés de revenir encore sur quelques propriétés des gaz, en tenant compte cette fois du récipient dans lequel se trouve la masse gazeuse. Les propriétés de la paroi du récipient — ordinairement solide, quelquefois liquide — entrent ici grandement en jeu; c'était donc une raison de plus pour reporter l'étude des dissolutions à un moment où nous aurions déjà étudié les propriétés générales des fluides et celles des solides.

La tendance que possèdent les gaz à occuper tout l'espace qui leur est offert se traduit par un mouvement d'expansion de leurs molécules que nous retrouverons pour les solutions dans le phénomène de *diffusion*, tendance du corps diffusant à occuper tout le volume liquide. Un obstacle empêche-t-il les molécules d'un gaz de se déplacer ainsi, il y a « bombardement » de la paroi par les molécules et il en résulte la *pression gazeuse*; de même dans les solutions, si la substance se dissolvant est arrêtée dans sa diffusion par une paroi semi-perméable, on observe un phénomène analogue, la *pression osmotique*.

Un corps (solide ou liquide) est dit *perméable* lorsqu'il se laisse traverser par un fluide donné, lorsque celui-ci peut circuler facilement entre ses molécules; il est *imperméable* dans le cas contraire. Si l'on envisage plusieurs fluides en contact simultanément avec une même paroi, celle-ci peut être perméable pour les uns, imperméable pour les autres; on la dit alors *semi-perméable*.

Il est utile aussi de pouvoir désigner d'un mot la propriété des fluides pour lesquels une paroi est perméable: nous les appellerons *perméants*. Lorsque la paroi est imperméable pour un fluide, nous dirons que celui-ci est *imperméant*.

Nous aurons à reparler des parois semi-perméables. Disons tout de suite qu'il en existe pour les gaz mêmes, comme le montrent les quelques exemples que voici: un linge mouillé est très perméable à l'eau et presque pas à l'air, qui est peu soluble dans l'eau; si à l'aide d'un linge on ferme un tube rempli d'eau, l'air n'y pénètre pas (expérience de Sir W. Thomson); à proprement parler, le linge n'est pas ici une paroi semi-perméable, car l'air imperméant n'est pas dissous dans l'eau perméante. Un cas plus frappant est celui d'une vessie de porc imbibée d'eau, qui est très perméable au gaz ammoniac et très peu à l'air. Nernst, se basant sur ce fait, a imaginé la remarquable expérience que voici: Au moyen d'une vessie de porc humide on ferme l'une des branches d'un manomètre à mercure ouvert; puis on fait arriver du gaz ammoniac dans une cloche dont on a recouvert la branche ainsi fermée du tube: il diffuse à travers la vessie, tandis que l'air se trouvant au-dessus du mercure ne peut diffuser aussi rapidement en sens inverse; il en résulte donc un excès de pression de quelques dixièmes d'atmosphère, qui se traduit par le déplacement du mercure, s'élevant dans la branche ouverte. Enfin, on sait qu'une plaque de palladium, surtout à chaud, est très perméable pour l'hydrogène et non pour les autres gaz.

Qu'arrive-t-il si une telle paroi semi-perméable est mise sur le trajet d'un mélange gazeux?

Imaginons d'abord un vase *inextensible* renfermant un gaz quelconque, imperméant pour la paroi donnée. Le gaz exerce sur

celle-ci une pression due, d'après la théorie cinétique des gaz, au bombardement moléculaire ; si nous diminuons le volume, la pression augmentera en raison inverse. Supposons, de plus, que la paroi du vase soit poreuse, imperméable à l'azote gazeux, perméable à l'hydrogène gazeux, c'est-à-dire qu'elle soit semi-perméable au mélange de ces deux gaz $N + H$ (c'est, par exemple, le cas pour une paroi de Pd). Remplissons le vase d'azote gazeux à la pression p et plongeons-le dans une atmosphère indéfinie d'hydrogène à la pression d . L'hydrogène, étant perméant pour la paroi et tendant à occuper le plus grand volume possible, pénétrera dans le vase jusqu'au moment où sa pression à l'intérieur de celui-ci sera la même que celle qu'il exerce à l'extérieur, soit d . Le vase poreux, imperméable pour l'azote, renferme donc à présent un mélange de N et de H , et la pression totale intérieure est devenue $p + d$. Il y a donc dans le récipient un excès de pression par rapport à l'atmosphère ambiante, et cet excès d est dû uniquement au gaz imperméant N .

Ces conditions sont à peu près réalisées dans l'expérience que voici : On prend un flacon à deux tubulures que l'on remplit d'eau. A travers les deux tubulures passent deux tubes en verre. L'un de ceux-ci plonge par l'une de ses extrémités dans le liquide, tandis que son autre extrémité, que l'on peut étirer, est libre. L'autre tube se termine d'une part dans le flacon, de l'autre à l'intérieur d'un vase poreux de pile, fermé complètement et renfermant de l'air. Un tel vase est très perméable à l'hydrogène gazeux, très peu à l'air. Si donc nous le plongeons dans une atmosphère d'hydrogène, — ce qui est aisément réalisé en coiffant le vase poreux d'une cloche dans laquelle nous faisons arriver un courant d'hydrogène ; — ce gaz pénétrera beaucoup plus vite que ne pourra en sortir l'air qu'il renferme. Il en résulte bientôt dans le système un excès de pression qui agit sur l'eau que contient le flacon et la chasse par le tube effilé occupant la deuxième tubulure. On obtient donc un jet d'eau.

Au lieu d'une paroi inextensible, admettons à présent que la paroi soit *extensible* et *élastique*. Supposons le même dispositif que

tantôt : un vase renfermant de l'azote gazeux, plongé dans une atmosphère d'hydrogène gazeux pour lequel sa paroi est perméable tandis qu'elle ne l'est pas pour l'azote. H pénètre donc dans le vase et la pression interne tend à devenir $p + d$. Mais par l'excès de pression p ainsi produit le récipient commence à gonfler, — sa paroi étant extensible, — ce qui permet à de nouvelles quantités d'hydrogène d'y pénétrer, et ainsi de suite. L'hydrogène ainsi englobé en quantité de plus en plus grande reste toujours à la pression d ; au contraire, l'azote, n'augmentant pas en quantité, mais occupant un volume de plus en plus considérable (par suite du gonflement du récipient), exerce une pression de moins en moins grande. L'excès de pression p diminue donc graduellement, et d'autre part, l'élasticité de la paroi, mise en jeu, devient de plus en plus grande à mesure qu'elle est plus distendue. Il y aura nécessairement un moment où cette élasticité fera équilibre à la force de pouvoir décroissant δ , c'est-à-dire à l'excès de pression interne. A ce moment, le phénomène s'arrête ; il y a encore par rapport à la pression du milieu ambiant un excès de pression interne dû uniquement à l'azote, mais cet excès est égal à δ , par conséquent moindre que dans le premier cas étudié.

Nous n'avons pas besoin, à la rigueur, de considérer dans cette expérience l'hydrogène, et nous pouvons supposer que notre vase plein d'azote est plongé dans le *vide*, l'éther des physiciens. Alors encore, il y a augmentation de volume par suite de l'excès de pression dû à l'azote, et le gonflement ne s'arrêtera que lorsque l'élasticité de la paroi fera équilibre à l'excès de pression δ de plus en plus faible.

La seule chose importante donc, c'est qu'il y ait à l'intérieur du récipient un gaz imperméant et à l'extérieur de l'espace libre ou occupé par un gaz perméant.

Tirons de là quelques conclusions et appliquons notamment au cas des parois semi-perméables les quatre lois fondamentales des gaz que nous avons étudiées antérieurement : loi de Boyle et Mariotte, loi de Dalton, loi de la dissociation gazeuse, loi de Gay-Lussac et Dalton.

1° *L'excès de pression dans un tel système formé par un gaz en vase clos semi-perméable résulte exclusivement du gaz imperméant.*

2° Chaque molécule gazeuse exerce sa pression comme si elle était seule. Donc, à température constante, l'excès de pression est proportionnel au nombre de molécules du gaz renfermées dans l'unité de volume, c'est-à-dire à la densité de ce gaz. C'est la loi de Boyle et Mariotte. Autrement dit : *A température constante, l'excès de pression interne est proportionnel à la concentration du gaz imperméant.*

3° Si plusieurs gaz imperméants sont mélangés dans le récipient, chaque molécule gazeuse presse encore comme si elle était seule. *L'excès total de pression est donc égal à la somme des pressions qu'exerceraient les divers gaz imperméants s'ils remplissaient, chacun à lui seul, tout le récipient.* (Loi de Dalton.)

4° Pour des gaz se dissociant, il faudra tenir compte de la dissociation. Ainsi une molécule de NH_4Cl dissocié en NH_3 et HCl occupe un volume double — ou, à volume égal, exerce une pression double — d'une molécule d'oxygène ou de protoxyde d'azote N_2O . *Tout dédoublement d'une molécule gazeuse imperméante en deux molécules amène un doublement de sa pression.* Au contraire, si le dédoublement concerne le gaz perméant, cela ne modifie pas la pression dans le récipient.

5° *A volume constant, la pression augmente d'une fraction sensiblement constante pour une même élévation de température.* (Loi de Gay-Lussac et Dalton.) Cette fraction est $0.003665 = \frac{1}{273}$ de la pression à 0°C .

6° Enfin, en tenant compte de l'hypothèse d'Avogadro, nous avons vu que l'on peut synthétiser ces diverses lois en disant : *Une mole de tout gaz imperméant exerce, dans l'unité de volume, à une température donnée, une même pression.* On a, avons-nous vu,

$$p_{\text{atm.}} v_{\text{litres}} = RT \quad R = \frac{p_0 v_0}{273} = 0.0821 \text{ atm.}$$

ou, en système C. G. S.,

$$\frac{p_T}{M} v_{\text{cm}^3} = R_1 T \quad R_1 = 8318.5 \frac{\text{cm}^3}{\text{M}}$$

et pour n moles gazeuses quelconques,

$$P_{\text{atm}} V_{\text{litres}} = nRT$$

ou

$$P_{\frac{\tau}{M}} V_{\text{cm}^3} = nR_1 T.$$

Passons à l'étude des *solutions*, et en particulier à celle des solutions diluées.

Si nous mettons deux solutions, du même corps dans le même dissolvant, mais de concentration inégale, en contact l'une avec l'autre, il y a, comme on sait, mouvement du corps dissous des endroits de concentration forte vers les endroits de concentration faible, jusqu'à ce que le corps soit uniformément réparti dans tout le milieu; c'est ce qu'on appelle la *diffusion*. Ce phénomène peut éventuellement s'accomplir au travers d'une paroi perméable; on le désigne alors du nom d'*osmose*. Si sur le trajet du corps se trouve, non une paroi perméable, mais bien une paroi semi-perméable par rapport à la solution, perméable pour le dissolvant et non pour le corps dissous, alors celui-ci exerce sur la paroi une pression, comme le font les gaz; c'est ce qu'on appelle la *pression osmotique*, et nous allons d'abord nous en occuper.

Il est facile de mettre cette pression osmotique en évidence. Soit un récipient à paroi extensible, élastique, semi-perméable, renfermant une solution aqueuse de sucre, par exemple, et supposons le sucre imperméant, l'eau perméante (*). Plongeons-le dans l'eau pure. De l'eau diffuse à travers la paroi vers l'intérieur du récipient, celui-ci augmente de volume, et ce phénomène tend à continuer jusqu'à ce que la concentration interne et externe soit la même, c'est-à-dire indéfiniment, le sucre ne pouvant traverser la paroi. Mais il s'arrêtera et l'augmentation de volume cessera lorsque l'élasticité de la membrane fera équilibre à l'excès de pres-

(*) Dans les phénomènes osmotiques, *semi-perméable* veut ordinairement dire : perméable pour l'eau, imperméable pour les substances solubles.

sion interne. C'est cet excès de pression qui porte le nom de *pression osmotique*.

Il y a deux façons d'interpréter cela. Ou bien on peut dire que le corps soluble imperméant attire l'eau; c'est l'ancienne notion, que Reychler a cherché récemment à remettre en honneur. Ou bien, le corps imperméant presse comme un gaz, déplace la paroi, et celle-ci englobe ainsi de plus en plus d'eau (l'eau tendant à diffuser de dehors en dedans, puisqu'elle est à une concentration plus forte à l'extérieur qu'à l'intérieur).

Pour Crismer, les phénomènes osmotiques sont une manifestation de la loi générale réglant la tendance universelle à l'égalisation des facteurs « intensifs » des différentes formes de l'énergie. Les gaz et les vapeurs, dissous dans l'éther qui remplit l'espace, et les solutions liquides, peuvent être considérés comme doués « d'énergie de volume » ou « d'énergie élastique » dont le facteur « intensité » est la pression, qui est proportionnelle à la concentration. Ce facteur tend à prendre la même valeur dans les différents systèmes de solutions. Lorsque celles-ci sont séparées par des parois semi-perméables, cette tendance ne peut se manifester que par le passage du dissolvant perméant à travers la paroi, vers la solution la plus concentrée.

Pour les solutions gazeuses (les gaz), les parois des récipients sont toujours semi-perméables, car elles se laissent traverser par l'éther de l'espace. Pour les solutions liquides, on doit réaliser ces parois semi-perméables à l'aide de substances spéciales.

L'air ou un gaz quelconque intercalé entre deux solutions aqueuses laisse diffuser l'eau à l'état de vapeur, de la solution la plus diluée vers la plus concentrée, et fonctionne comme une paroi semi-perméable.

D'après van 't Hoff, il faut dire, dans l'exemple que nous avons pris, que la pression interne est due uniquement au sucre, donc au corps imperméant, car l'eau peut librement traverser la paroi. Cela confirme ce que nous avons vu pour les gaz, où c'est également le gaz imperméant qui exerce seul la pression à l'intérieur du récipient.

L'état dissous et l'état gazeux présentent d'ailleurs de grandes

analogies. C'est surtout à van 't Hoff que revient le mérite d'avoir démontré la similitude des solutions et des gaz :

1° Il a insisté sur la mobilité des molécules du corps dissous, qui ont pour se disperser un grand espace et n'exercent par suite pas d'attraction sensible entre elles, comme c'est le cas pour les gaz.

2° L'état gazeux n'a ni forme ni volume propres : tout dépend de l'espace mis à sa disposition et qu'il tend à occuper en entier. Il en est de même pour les corps dissous ; l'espace libre est ici le dissolvant, et le corps soluble tend à s'y répandre uniformément, comme le font les gaz. Plus le volume du dissolvant augmente, plus les molécules s'écartent entre elles.

3° Les phénomènes de diffusion sont semblables.

4° Les phénomènes de pression gazeuse sont identiques aux phénomènes de pression osmotique.

5° La compression des molécules d'un corps dissous dans un espace limité demande du travail, leur extension en produit. Il en est de même pour les gaz : « Wie beim Zusammenpressen der Gase auf einen kleineren Raum äussere Arbeit geleistet werden muss, so verlangt auch das Zusammendrängen der Moleküle in einer Lösung auf einen geringeren Raum durch Wasserentziehung äussere Arbeit, und umgekehrt wird beim Vergrössen des Raumes durch Wasserzugaben zur Lösung Arbeit gewonnen (*) ». Cette compression d'un corps soluble sous un plus petit espace pourrait se réaliser comme suit : La solution est placée dans un récipient cylindrique dans lequel glisse un piston formé d'une matière semi-perméable, perméable à l'eau et non au corps dissous. Pour réduire l'espace occupé par celui-ci, il suffit d'abaisser le piston, en exerçant donc une pression sur la solution ; l'eau étant perméante traversera le piston, ce que ne pourra faire la substance dissoute, et par conséquent la solution, sous le piston, se concentrera de plus en plus, c'est-à-dire que l'espace occupé par le corps deviendra de plus en plus petit. Si alors on abandonne le piston à lui-même,

(*) H. KOEPPE, *Physikalische Chemie in der Medicin*, 1900, p. 3.

il est graduellement soulevé; en effet, l'eau qui se trouve à présent au-dessus de lui le traverse de nouveau, mais en sens inverse, pour se mêler à la solution.

Remarquons donc que tous ces faits montrent que l'assimilation des gaz et des liquides est bien légitime, qu'il y a parfaite analogie.

Voici encore un cas intéressant. Dans un vase rempli d'eau je plonge verticalement un tube de verre dont l'extrémité immergée est fermée à l'aide d'une membrane semi-perméable, tandis que l'autre extrémité est ouverte. L'eau s'élève dans le tube au même niveau que dans le vase. J'introduis alors dans le tube un cristal d'une substance soluble dans l'eau et qui se répand dans le liquide contenu dans le tube; comme elle ne peut traverser la membrane semi-perméable, elle exerce une pression osmotique. Cette pression agit en tous sens: le tube rigide ne manifeste aucune modification; la paroi inférieure, si elle est extensible, se bombera plus ou moins fortement par suite de la pression; mais celle-ci aura surtout pour effet de soulever la couche superficielle du liquide et l'air adjacent, qui est comme un piston mobile. Dès lors, il y aura appel d'eau du côté opposé et entrée d'eau à travers la membrane; la colonne liquide s'élèvera dans le tube. De l'extérieur vers l'intérieur du tube, c'est la libre diffusion de l'eau, la présence du corps soluble imperméant, qui la fait pénétrer; l'eau tend donc indéfiniment à entrer dans le tube, en traversant la paroi semi-perméable, et le niveau s'élèverait indéfiniment aussi. Mais de l'intérieur vers l'extérieur s'exerce la pression hydrostatique, qui tend à faire sortir l'eau du tube. Le phénomène d'ascension du liquide s'arrêtera et le niveau sera constant lorsqu'il y aura équilibre entre ces deux forces, lorsque la pression osmotique sera équilibrée par la pression hydrostatique due au poids de la colonne liquide soulevée. La différence de niveau entre le liquide extérieur et le liquide intérieur est la mesure de la valeur de la pression osmotique.

Citons quelques exemples de parois semi-perméables faciles à réaliser et permettant de mesurer les pressions osmotiques.

1° *Appareil de Nernst.* — Une méthode assez élégante, due à Nernst, est la suivante. On prend un tube court et large que l'on ferme en bas par un morceau de vessie de porc imbibée d'eau, en haut par un bouchon que traverse un tube étroit, — et on le remplit d'une solution de benzine dans l'éther éthylique saturé d'eau; la vessie imbibée d'eau est perméable à l'éther, — soluble dans l'eau, — imperméable à la benzine. On plonge ce système dans un flacon renfermant de l'éther saturé d'eau, et l'on observe le même phénomène que tantôt : la benzine, ne pouvant sortir du tube, exerce une pression sur la paroi semi-perméable — qui se bombe — et, d'autre part, repousse la couche superficielle du liquide, et l'air, en même temps que de l'éther, pénètre dans le tube. Aussi le liquide s'élève-t-il bientôt dans le tube étroit à plusieurs décimètres au-dessus du niveau externe.

2° *Expérience de Raoult.* — Raoult réalise la même expérience en employant une paroi semi-perméable de caoutchouc, séparant de l'éther (perméant) dissous dans l'alcool méthylique (impermeant) d'avec de l'éther pur. Comme dans l'expérience de Nernst, l'éther traverse la paroi et la solution s'élève dans un tube étroit.

3° *Membranes de ferrocyanure de cuivre ou de tannate de gélatine.* — On peut produire des membranes semi-perméables vis-à-vis des solutions aqueuses, à l'aide de précipités amorphes. Traube (*) les a réalisées comme suit (cellules artificielles de Traube) : si l'on fait bouillir pendant longtemps de la gélatine, on obtient de la β -gélatine liquide à la température ordinaire; par addition de tannin, on obtient alors un précipité de tannate de gélatine, formant une membrane semi-perméable. Ou bien on produit par précipitation une membrane de ferrocyanure de cuivre : si l'on place dans une solution modérément concentrée de ferrocyanure de potassium un cristal de chlorure ou de sulfate de

(*) TRAUBE, *Experimente zur Theorie der Zellenbildung.* (ARCH. F. ANAT. UND PHYS., 1867, et GESAMMELTE ABHANDLUNGEN, Berlin, 1899).

cuivre, il se forme autour de lui un précipité de ferrocyanure de cuivre, perméable à l'eau, imperméable au ferrocyanure de potassium et au sulfate de cuivre. L'eau, en pénétrant dans la cellule formée par précipitation autour du cristal qui s'y dissout et donne une solution concentrée, distend la membrane et la fait bientôt crever, laissant échapper la solution de sulfate ou chlorure de cuivre, laquelle, au contact du liquide externe, donne un nouveau précipité réparant la déchirure, et ainsi de suite, l'eau passant sans cesse à travers la paroi semi-perméable ainsi produite, jusqu'à ce que la pression osmotique de la solution interne et celle de la solution de ferrocyanure de potassium soient équivalentes.

Ces membranes de Traube ont été le point de départ des mesures de pression osmotique. Pfeffer (*), le premier, a fait des expériences à l'aide d'un appareil dont le principe est simple. C'est un récipient formé par une membrane de ferrocyanure de cuivre et dans lequel on met la solution étudiée; il est fermé par un bouchon percé par le prolongement d'un tube manométrique servant à évaluer les pressions; on plonge le récipient dans l'eau pure et l'on observe le phénomène que nous avons étudié tantôt: l'ascension de l'eau dans le tube. Pratiquement on emploie un vase poreux sur la surface interne duquel on a formé par précipitation une couche continue de ferrocyanure de cuivre.

Comme nous l'avons dit, Pfeffer fit avec cet appareil diverses expériences osmotiques, mais ce fut van 't Hoff le premier qui montra tout l'intérêt de ces recherches.

En 1895, un travail posthume de Pringsheim a fait connaître les résultats d'expériences intéressantes. L'auteur prend un tube en U au fond duquel il coule de la gélatine pure remplissant la partie inférieure des deux branches. Dans l'une de celles-ci il verse alors une solution de ferrocyanure de potassium, dans l'autre une solution de chlorure ou de nitrate de cuivre. Les deux corps diffusent à travers la gélatine et vont l'un vers l'autre; lorsqu'ils se rencontrent, il se forme un précipité de ferrocyanure de cuivre,

(*) PFEFFER, *Osmotische Untersuchungen*. Leipzig, 1877.

paroi semi-perméable, régulière, très continue, bien appuyée. De ses expériences il résulte que la perméabilité de la membrane précipitée ne dépend pas de sa nature chimique, mais des conditions de sa formation. Si l'on compare diverses substances au point de vue de leur perméance ou de leur imperméance pour une même paroi, on remarque que ce n'est pas simplement la grosseur des molécules qui décide de leur passage : c'est aussi le plus ou moins d'affinité de la substance dissoute pour la paroi.

Par ces procédés, on peut donc comparer directement le pouvoir osmotique de solutions de diverses substances. Mais on peut aussi déterminer la valeur de la pression osmotique par des procédés indirects que nous allons indiquer :

1° Une première méthode est basée sur la *diminution de tension de vapeur des solutions*.

La tension de vapeur des solutions est moindre que celle du dissolvant pur. Voici la démonstration de ce fait : dans un entonnoir à tube long, et dont l'ouverture large est fermée par une membrane semi-perméable, tandis que l'extrémité du tube reste libre, on introduit une solution d'un corps imperméant ; on place alors cet appareil dans un espace clos, à température constante, où l'on a fait le vide, la partie élargie de l'entonnoir dirigée vers le bas et plongée dans de l'eau pure. De l'eau pénètre à travers la paroi semi-perméable par suite de la pression osmotique, et le niveau de la solution s'élève dans le tube. Le système sera en équilibre quand le niveau interne dépassera de h le niveau extérieur. Soit p la tension de vapeur du dissolvant pur, p' celle de la solution étudiée ; il faut prouver que p' est plus petit que p . Supposons qu'une colonne de vapeur de hauteur h exerce une pression égale à H ; pour qu'il y ait équilibre, il faut donc que l'on ait $p' + H = p$, et comme H est positif, il faut donc que l'on ait aussi $p' < p$. De là on tire : $p - p' = H$, c'est-à-dire que la hauteur de la colonne h est mesure de l'abaissement de la tension.

Donc, la différence entre la tension de vapeur du dissolvant pur et celle de la solution est proportionnelle à la hauteur d'ascension dans le tube, ou — d'après ce que nous avons vu — à la pression

osmotique du corps dissous. Par conséquent, on peut déterminer la valeur de la pression osmotique d'une solution en mesurant la diminution de tension de vapeur.

a) Il y a un moyen indirect d'arriver à ce résultat. On sait que la température d'ébullition d'un liquide est celle à laquelle sa tension de vapeur atteint la valeur de la pression atmosphérique. On détermine ces températures pour le dissolvant pur et pour la solution. Si l'on appelle t la température d'ébullition du premier (moment où p correspond à la pression atmosphérique^{*)}, et t' celle de la solution, on trouve que t' est plus grand que t . L'élévation du point d'ébullition (soit $t' - t$) est fonction de la pression osmotique; elle est proportionnelle à la quantité de substance dissoute dans le dissolvant.

Des solutions isotoniques (c'est-à-dire exerçant même pression osmotique) amèneront le même abaissement de tension de vapeur et la même élévation du point d'ébullition; et pour de petits écarts la pression osmotique est proportionnelle à l'abaissement de tension de vapeur. C'est sur ce principe que repose la méthode de l'ébullioscopie.

b) On peut employer un procédé plus simple et plus pratique : Si l'on met en présence deux solutions de tension différente, il y aura distillation de vapeurs du dissolvant des endroits à forte tension de vapeur vers ceux à tension moindre, c'est-à-dire de la solution à pouvoir osmotique plus faible vers la solution plus concentrée, qui se dilue ainsi peu à peu. En somme, la solution la plus concentrée agit à la façon d'une « paroi froide ». Nous basant sur ce fait, nous avons imaginé une nouvelle méthode, fort simple, de comparaison des pouvoirs osmotiques et, par conséquent, des concentrations moléculaires des solutions (*). On prend un petit tube capillaire dans lequel on introduit, de façon régulière, de petits index alternatifs d'une solution dont le pouvoir osmotique est connu et de la solution que l'on veut étudier, le dissolvant étant le même pour les deux, et l'on mesure au microscope la lon-

(*) Voyez BARGER, *A microscopical Method of determining molecular Weights*. (TRANS. CHEM. SOC., vol. XXCV, 1904, p. 286.)

gueur de chacun de ces index. Dans les espaces intermédiaires les séparant, les index donnent une certaine quantité de vapeurs, se dissolvant peu à peu dans l'index liquide voisin. Si les deux liquides sont isotoniques, les pressions de vapeur seront les mêmes et les volumes des index ne varieront pas. Mais si, par exemple, le liquide x dont on cherche le pouvoir osmotique a une tension de vapeur supérieure à celle du liquide connu a , dans chaque espace il y aura bientôt une plus grande quantité de vapeurs de x que de vapeurs de a et les volumes des espaces x diminueront davantage, les pertes dues à l'évaporation n'étant pas compensées par l'apport de vapeurs de a . Le phénomène s'arrêtera quand la concentration moléculaire des deux liquides sera la même. On prépare donc une série de solutions à pouvoir osmotique connu et l'on fait l'essai avec chacune d'elles jusqu'à ce que l'on trouve la solution isotonique à celle que l'on étudie (le volume des index ne varie plus dans ce cas, avons-nous dit). Suivant que ce sont les index a ou les index x qui diminuent de volume lorsque les solutions sont anisotoniques, on sait laquelle des deux est la plus concentrée et l'on sait aussi dans quel sens doivent se faire les essais subséquents.

2° Une autre méthode est basée sur l'*abaissement du point de congélation* (Raoult). Dans la congélation, il y a séparation de l'eau pure d'avec le corps dissous, et c'est cette eau qui se congèle. Le corps dissous est donc refoulé dans un espace séparé d'avec l'eau : celle-ci se congèlera quand le travail moléculaire de congélation fera équilibre à la pression osmotique du corps dissous. L'abaissement du point de congélation sera proportionnel à la quantité de celui-ci, et la tendance d'une solution à se congeler sera donc d'autant moindre que le nombre de molécules de ce corps sera plus grand dans le liquide. On constate que des solutions isotoniques amènent le même abaissement du point de congélation du dissolvant. Et, pour de petits abaisséments (jusque 10° [NERNST, p. 189]), la pression osmotique est proportionnelle à l'abaissement du point de congélation. Cette méthode, dite *méthode cryoscopique*, est due au physicien Raoult.

3° On peut aussi se baser sur l'*abaissement de solubilité*. Soit un liquide A partiellement soluble dans un liquide B. La « tension de dissolution » du liquide A dans le liquide B, est l'analogie de la

tension d'évaporation. Elle sera abaissée par la dissolution dans A d'une substance C qui ne serait pas soluble dans B. Cette diminution de la tension de dissolution ou du coefficient de solubilité est proportionnelle à la concentration en moles du corps dissous dans le dissolvant. De l'éther tenant en dissolution une autre substance dissout moins d'eau que de l'éther pur.

4° Un autre procédé de détermination des pressions osmotiques repose sur la *plasmolyse des cellules végétales*.

On sait que le protoplasme vivant est semi-perméable, et qu'il emprisonne des vacuoles liquides. On ne peut enlever à la cellule vivante les substances en dissolution dans le suc cellulaire, mais l'eau dans laquelle elles sont dissoutes peut traverser le protoplasme et passer au dehors. Plaçons donc la cellule dans une solution aqueuse saline quelconque : si le pouvoir osmotique de cette solution est moindre que celui du suc cellulaire (ou si la cellule est placée dans l'eau pure), de l'eau passera vers l'intérieur et viendra augmenter la pression exercée par les vacuoles. Si, au contraire, la solution externe est plus concentrée que le suc cellulaire, celui-ci abandonnera de l'eau qui passera vers l'extérieur, et le volume de la cellule diminuera. Mais si les concentrations interne et externe sont identiques, la cellule reste indifférente. Par tâtonnements et essais successifs, on arrive à déterminer des solutions extérieures ayant toutes le même effet sur la cellule ; ces solutions sont *osmotiquement égales* : on les appelle *solutions isosmotiques* ou *isotoniques*. Lorsqu'il s'agit de cellules végétales, l'action des diverses solutions s'évalue aisément par la plasmolyse plus ou moins grande que celles-ci provoquent : une solution isotonique avec le suc cellulaire laissera la cellule intacte. En employant des cellules à suc coloré (cellules rouges de *Tradescantia*, par exemple), on arrive facilement — en les plaçant dans des milieux de concentration décroissante — à trouver la solution qui n'amène plus la plasmolyse, et qui est donc isotonique au suc cellulaire.

Dans ces expériences, il importe que le corps soluble extérieur soit réellement imperméant et n'ait pas d'action nuisible sur le protoplasme.

Ces divers procédés nous permettant de mesurer les pressions osmotiques, nous pouvons découvrir les lois qui régissent celles-ci. Nous pouvons formuler comme suit les *lois de l'osmose* :

1° *La pression osmotique dépend seulement du corps imperméant et non du dissolvant ni de la nature de la paroi semi-perméable (van 't Hoff).*

2° *A température constante, la pression osmotique est proportionnelle à la concentration de la solution. On a*

$$P = c \times \text{const.},$$

où c est la concentration, c'est-à-dire le nombre de moles contenues dans l'unité de volume.

Si l'on appelle V le volume occupé dans la solution par chaque mole du corps dissous, il est clair que ce volume V est inversement proportionnel au nombre des moles contenues dans l'unité de volume, c'est-à-dire à la concentration moléculaire.

On a donc $V = \frac{1}{c}$, d'où l'on tire $c = \frac{1}{V}$.

Introduisant cette valeur dans $P = c \times \text{const.}$, on obtient

$$P = \frac{1}{V} \times \text{const.}$$

et de là,

$$PV = \text{const.},$$

c'est-à-dire que — tout comme pour les gaz — le produit de la pression par le volume est une quantité constante.

3° *S'il y a dans la solution plusieurs corps dissous imperméants, la pression osmotique est égale à la somme des pressions osmotiques de chacun d'eux.*

4° Il faut tenir compte de la *dissociation* : tout *dédoublement de la molécule imperméante en deux molécules également imperméantes amène un doublement de sa pression osmotique.*

5° La pression osmotique augmente, par degré de température centigrade, de $\frac{1}{273}$ de la pression à 0°.

On a

$$P = p_0 \left(1 + \frac{t}{273} \right) = p_0 \left(1 + \frac{T - 273}{273} \right) = \frac{p_0 T}{273},$$

comme nous l'avons vu pour les gaz.

De même que les propriétés des gaz se ramènent à l'hypothèse d'Avogadro, toutes les propriétés des solutions osmotiques se ramènent à une hypothèse unique que l'on doit à van 't Hoff et que voici :

Des solutions isotoniques contiennent à même température, dans un même volume, le même nombre de molécules de corps dissous, et ce nombre est égal à celui d'un gaz idéal de même température et de même pression.

C'est là une hypothèse, puisque la notion des molécules y intervient. Mais l'égalité entre la pression osmotique et la pression gazeuse de la même quantité du même corps gazéifiée dans le même volume est un fait d'observation et se démontre aisément. Pfeffer a trouvé, par exemple, par l'expérience que la pression osmotique d'une solution de sucre de canne $C_{12}H_{22}O_{11}$ (1 mole = 342) à 1 % à 0° est égale à 0.649 atmosphères. Dans l'hypothèse de van 't Hoff, quel chiffre devions-nous trouver? En d'autres termes, quelle est la pression qu'exercerait à l'état gazeux la même quantité de sucre vaporisée dans le même espace?

Rappelons-nous la formule des gaz

$$p_{\text{atm.}} v_{\text{litres}} = RT = 0.0821 T.$$

100 grammes de la solution sucrée à 1 % occupent à 0° : 99^{cc}7 ; il s'y trouve 1 gramme de sucre, occupant donc 99^{cc}7. Par conséquent, 1 mole de sucre, soit 342 grammes, occuperait 99^{cc}7 × 342 ou 34.1 litres. Introduisons ce chiffre dans la formule et remplaçons T par sa valeur à 0° :

$$p_{\text{atm.}} \times 34.1 = 0.0821 \times 273.$$

D'où l'on tire

$$p_{\text{atm.}} = \frac{0,0821 \times 273}{34,1} = 0,657 \text{ atm.}$$

Par la théorie, nous trouvons donc pour la pression osmotique de la solution de sucre à 1 % une valeur, 0,657 atmosphère, fort proche de celle qu'avait trouvée expérimentalement Pfeffer : 0,649 atmosphère.

Donc la pression osmotique exercée par le sucre dans la solution est égale à la pression qu'exercerait la même quantité de sucre transformée en gaz dans l'espace occupé par la solution et à la même température. La formule trouvée pour les gaz s'applique donc aussi aux solutions :

$$p_{\text{atm.}} v_{\text{litres}} = 0,0821 T,$$

ou, dans le système C. G. S., en myriotonies :

$$p_{\text{T}} v_{\text{cm}^3} = 8318,5 T,$$

ou bien :

$$\frac{p_{\text{T}} v_{\text{litres}}}{M} = 8,3185 T (= 8,32 T),$$

suivant que le volume est exprimé en centimètres cubes ou en litres.

Par l'hypothèse de van 't Hoff, nous arrivons donc à une conclusion pareille, pour la pression osmotique, à celle que l'hypothèse d'Avogadro nous fournissait pour les gaz :

Une mole de tout corps dissous imperméant (en tenant compte de la dissociation) exerce dans l'unité de volume, à une température donnée, une même pression osmotique, et cette pression est égale à celle du même corps transformé en gaz dans les mêmes conditions de volume et de température.

Mais il est bien entendu que nous désignons par *mole* un poids, en grammes, égal au poids moléculaire de chaque sorte de molécules, *telles qu'elles se trouvent dans la solution* : si les molécules se combinent ou se dissocient dans la solution, c'est le poids moléculaire de ces nouveaux agrégats ou de ces nouveaux fragments qu'il

faut considérer. On pourra aussi — ce qui revient au même — conserver le poids moléculaire usuel, mais tenir compte alors, par une correction appropriée, de la dissociation ou de l'association moléculaires.

La question de la *dissociation des corps dissous* réclame quelques éclaircissements.

On trouve, en effet, pour beaucoup de corps (bases, acides, sels) *en solution aqueuse*, des pressions osmotiques plus fortes que celles qui semblent répondre à la valeur gazeuse (molécules non dissociées) ou à la valeur osmotique des mêmes corps dissous dans d'autres véhicules; l'abaissement du point de congélation et l'élévation du point d'ébullition présentent des anomalies parallèles. Or, tous ces corps ont également, en solution aqueuse, la même propriété de conduire le courant électrique, c'est-à-dire que ce sont des électrolytes (Faraday), tandis que les autres corps ne sont pas conducteurs du courant électrique. On attribue cette conductibilité à ce que dans une telle solution l'électrolyte est partiellement dissocié en ses *ions* (Faraday); le nombre des ions positifs et négatifs étant le même, il ne se produit pas de manifestation électrique, et lorsque le courant passe à travers la solution il y a transport matériel d'un des constituants vers l'électrode positive et de l'autre vers l'électrode négative; plus la proportion de molécules dissociées est grande, plus la conductibilité électrique sera forte. Telle est la notion du courant électrolytique de Faraday.

Pour prendre un exemple, citons le cas du chlorure de sodium NaCl qui est un électrolyte : les ions constituants sont Na^+ et Cl^- , Na est l'ion positif ou cation, Cl est l'ion négatif ou anion. Lorsqu'un courant électrique traverse une solution de ce sel, il y a donc transport de Na^+ vers la cathode et de Cl vers l'anode : c'est la présence d'ions libres dans la solution qui permet la conduction du courant.

Il y a donc un rapport entre les corps dont on trouve la pression trop grande en solution aqueuse, et les corps présentant la dissociation électrolytique (c'est-à-dire dont les molécules sont dissociées

en proportion plus ou moins grande en ions). Arrhénius (*) a fait remarquer cette concordance entre les deux propriétés chez les mêmes corps : une solution dans laquelle il y a eu dissociation en ions, ou ionisation, exercera une pression plus forte que si les molécules n'étaient pas dissociées. Beaucoup de phénomènes s'expliquent par cette hypothèse de la *dissociation électrolytique*. Cependant, dans ces dernières années, on a élevé contre la théorie d'Arrhénius des objections qui n'ont pas encore été écartées (**).

S'il y a un certain nombre de molécules qui se sont dissociées, la formule $pV = RT$ devient $pV = i RT$, c'est-à-dire qu'on multiplie RT par le facteur i , coefficient de dissociation électrolytique. Celui-ci est le nombre par lequel il convient de multiplier RT dans la formule de van 't Hoff ($pV = RT$) pour que celle-ci puisse aussi s'appliquer aux solutions des électrolytes.

Pour connaître la valeur de i , il suffit de déterminer le degré de dissociation α dans la solution, c'est-à-dire le rapport entre le nombre de molécules dissociées et le nombre total initial de molécules : cette détermination se fait par la mesure de la conductibilité électrique (méthode de Kohlrausch). On introduit alors le chiffre trouvé dans la formule

$$i = 1 + (n - 1)\alpha,$$

dans laquelle i est le coefficient de dissociation, α le degré de dissociation, n le nombre d'ions en lequel chaque molécule se décompose.

Si l'on représente par γ la concentration moléculaire d'une solution (1 mole, par exemple) et si la $\alpha^{\text{ième}}$ partie du nombre des

(*) ARRHÉNIUS, *Ueber die Dissociation der in Wasser gelösten Stoffe*. (ZEITSCHR. F. PHYSIK. CHEM., I, p. 631, 1887.)

(**) J. TRAUBE, dans son *Jahresbericht über die Fortschritte der physikalischen Chemie und Physik im Jahre 1901* (CHEMIKER ZEITUNG, 13 Aug. 1902, S. 747-752), dit (p. 749) : « Es scheint dem Berichterstatter dass sich die Stimmen derer mehren, welche diese Theorie für unzulänglich halten... » — Suivant Arrhénius lui-même, la distinction des électrolytes et des anélectrolytes n'est pas absolue.

molécules s'est dissociée, chaque molécule fournissant n ions, la concentration des molécules intactes restantes sera représentée par $1 - \alpha$, celle des ions formés par $n\alpha$, et la concentration totale des molécules et ions sera

$$1 - \alpha + n\alpha = 1 + (n - 1)\alpha.$$

Si, par exemple, un tiers des molécules se sont dissociées en deux chacune, α égale $\frac{1}{3}$ et l'on a

$$i = 1 + (2 - 1) \frac{1}{3} = 1 \frac{1}{3} = 1,33.$$

Les premières déterminations — approximatives — de la valeur de la dissociation sont dues à un botaniste, HUGO DE VRIES. Elles sont antérieures à l'établissement des formules que nous venons de développer. Cet auteur s'est servi de la méthode plasmolytique et de la méthode de la tension des tissus. Comparant les solutions produisant le même effet sur la cellule vivante (c'est-à-dire isotoniques), il a recherché la valeur à donner à chaque molécule des substances dissoutes, et il a déterminé ainsi des *coefficients isotoniques*, nombres par lesquels il faut multiplier la concentration d'une solution pour connaître son pouvoir osmotique. Les sels chimiquement analogues exercent une même pression osmotique par molécule dissoute, c'est-à-dire qu'ils ont le même pouvoir osmotique moléculaire. C'est ce pouvoir osmotique, par mole dans un litre, qui est le *coefficient isotonique* de de Vries, que nous indiquerons par K . Comme unité, de Vries a choisi arbitrairement la pression exercée par 1 mole de NO_3K qu'il a posée égale à 3.

Alors, toute matière organique non électrolyte (qui ne se dissocie pas) a pour coefficient 2, de même que les acides libres; tout atome de métal alcalin a pour valeur 1, et tout atome de métal alcalino-terreux est égal à 0 (c'est-à-dire n'augmente pas le coefficient).

De Vries a indiqué aussi que le coefficient d'un corps composé dissociable est égal à la somme des coefficients isotoniques des corps

constituants. D'après cela, calculons la valeur de K pour quelques composés :

- $\text{NO}_3\text{K} = 3$, car on a $\text{NO}_3\text{H} = 2$, $\text{K} = 1$.
 KCl ou $\text{NaCl} = 3$, car $\text{HCl} = 2$, K ou $\text{Na} = 1$.
 $\text{SO}_4\text{K}_2 = 4$, car $\text{SO}_4\text{H}_2 = 2$, $\text{K}_2 = 2$.
 $\text{CaCl}_2 = 4$, car $2\text{HCl} = 4$, $\text{Ca} = 0$.
 $\text{SO}_4\text{Mg} = 2$, car $\text{SO}_4\text{H}_2 = 2$, $\text{Mg} = 0$.
 $\text{C}_6\text{O}_7\text{H}_5\text{K}_3$ (citrate de K) = 5, car $\text{C}_6\text{O}_7\text{H}_8 = 2$, $\text{K}_3 = 3$.
 Sucre = 2 (substance organique).

Cela veut dire que 1 mole ou 101 grammes de NO_3K et 1 mole ou 58^{gr}5 de NaCl exercent la même pression osmotique.

Les déterminations de pression osmotique conduisent à des résultats concordant avec ceux que l'on calcule ainsi.

Cependant les déterminations de de Vries ne sont qu'approximatives. En effet, le botaniste hollandais considérait que pour chaque substance le coefficient isotonique est un nombre entier, ce qui — de Vries lui-même l'avait reconnu dans certains cas — est souvent inexact. Et de plus la pression osmotique n'est pas rigoureusement proportionnelle à la concentration, comme il l'avait admis : en réalité, le coefficient isotonique varie, augmentant à mesure que la concentration de la solution diminue. Dans les calculs de de Vries il y a donc des inexactitudes.

Pour interpréter les nombreuses données expérimentales de de Vries à la lumière des théories physico-chimiques, van't Hoff a proposé d'abandonner l'étalon de pression $\text{KNO}_3 = 3$ et de choisir comme substance étalon, une substance non électrolyte, le sucre, par exemple, qui, lui, obéit à la loi $PV = RT$. Pour le sucre, le facteur $i = 1$.

Une solution renfermant 0,29 mole de sucre par litre, et une solution renfermant 0,18 mole de KNO_3 provoquent toutes deux le même commencement de plasmolyse dans la cellule-réactif. Cela signifie que 1 mole de KNO_3 exerce dans un litre de solution la même pression osmotique que $\frac{0,29}{0,18} = 1,6$ mole de sucre. Et 1,6 représente la valeur $i = 1 + (n - 1)\alpha$ que prend la pression de la mole de KNO_3 sous l'influence de la dissociation électrolytique.

On obtient des chiffres plus exacts en déterminant au moyen de la cryoscopie, de l'ébullioscopie ou de la conductibilité électrique la valeur de la dissociation de l'électrolyte dissous, qu'en recourant aux procédés limités de la plasmolyse. Pour les molécules ne se dissociant pas, le coefficient — que nous désignerons par la lettre i — est égal à 1, tandis que de Vries posait pour ces molécules $K = 2$: par conséquent, nous avons $i = \frac{K}{2}$. Pour ces coefficients i , l'unité est donc 1, coefficient des matières organiques non dissociables, et non plus 3, coefficient de NO_3K .

Les déterminations les plus précises et les plus récentes sont celles de Kohlrausch et Holborn (*). Voici quelques chiffres comparatifs des valeurs $\frac{K}{2}$ et i déterminées par divers procédés, pour des solutions à la concentration de 0.1 mole environ.

	Coefficient de de Vries $\frac{K}{2}$ déterminé par		Cryoscopie.	Dissociation élec- trolytique.
	théorie.	plasmolyse.		
Saccharose.	1	1	1.08	1
Ac. acétique	1	—	1.04	1.01
KCl.	1.5	1.81	1.93	1.86
Li Cl	1.5	1.93	1.94	1.84
SO_4Mg	1	1.25	1.20	1.35
$(\text{NO}_3)_2\text{Cu}$	2	2.48	2.47	2.46
Cl_2Sr	2	2.69	2.52	2.51
$\text{F}_2\text{Cy}_6\text{K}_4$	3	3.09	—	3.07

(N. B. Les écarts entre les deux premières colonnes proviennent de ce que de Vries a trouvé pour la saccharose 1.88 et non pas 2 ;

(*) KOHLRAUSCH UND HOLBORN, *Leitvermögen der Elektrolyte*, 1898.

de sorte qu'en prenant pour valeur 2 (ou 1), tous les autres nombres deviennent plus grands.)

L'unité choisie par de Vries pour ses coefficients isotoniques est purement empirique : c'est, nous l'avons vu, le tiers de la pression osmotique d'une molécule de nitrate de potassium. L'unité rationnelle doit être la même que pour les gaz, c'est-à-dire l'*atmosphère* ou mieux la *myriotonie* : celle-ci, on s'en souvient, est grossièrement équivalente à $\frac{1}{100}$ d'atmosphère, donc d'un ordre de grandeur très convenable pour les mesures osmotiques.

L'équation $p\nu = i RT$ devient alors

$$\frac{p}{M} \nu_{\text{litres}} = 8.32 i T,$$

où p est la pression osmotique en myriotonies de la solution, ν le volume en litres occupé par une mole du corps dissous, i le coefficient de dissociation électrolytique de ce corps dans les conditions considérées, et T la température comptée à partir de -273°C .

Faisons quelques applications de cette formule à la résolution des problèmes osmotiques les plus habituels :

1) *Quelle est la concentration à donner à une solution de $\text{NO}_3 \text{K}$ pur à 18° pour avoir une pression de 1 myriotonie?*

Dans la formule $p \frac{\nu}{M} = 8.32 i T$, nous pouvons donc poser $p = 1$ et $T = 273 + 18 = 291$.

Une mole de $\text{NO}_3 \text{K} = 101$ grammes et ν est donc le volume dans lequel il faut dissoudre ces 101 grammes pour avoir une pression de 1 myriotonie.

Enfin, d'après les données de Kohlrausch et Holborn, i est ici égal à 1,98.

D'où l'on a :

$$\nu_{\text{litres}} = 8.32 \times 291 \times 1.98 = 4,810 \text{ litres,}$$

c'est-à-dire qu'une mole (101 gr.) de $\text{NO}_3 \text{K}$ doit être dissoute dans 4,810 litres d'eau pour exercer, à 18° , la pression osmotique de 1 myriotonie.

Si c est la concentration moléculaire (nombre de moles par litre), on a $c = \frac{1}{v}$ et la solution considérée a une concentration

$$c = \frac{1}{4810} = 0.0002079,$$

c'est-à-dire à peine plus de $\frac{2}{10000}$ de mole par litre.

Voici, à titre de renseignement, quelques valeurs pour les calculs relatifs à KCl (1 mole = 74^{gr}5; c = nombre de moles par litre; v (litres) = nombre de litres pour une mole) :

c	v (litres)	$i = 1 + \alpha$
—	—	—
1	1	1.75
0.5	2	1.78
0.1	10	1.86
0.03	33.3	1.90
0.01	100	1.94
0.006	166.7	1.95
0.001	1000	1.98
0.0006	1666.7	1.98
0.0001	10000	1.99
$\frac{1}{\infty}$	∞	2

2 *Connaissant la composition et la concentration en moles d'une solution à une température donnée, en indiquer la pression osmotique en myriotonies.*

De

$$pv = iRT \quad \text{et} \quad v = \frac{1}{c},$$

on tire

$$\frac{p}{c} = iRT,$$

d'où

$$p = iRTc. \quad \text{ou} \quad p_{\frac{7}{M}} = 8.32 \text{ Tic.}$$

Exemple: Quelle est la pression exercée, à 18°, par une solution de 0,1 mole NO_3K , soit 10,119 grammes par litre?

On a :

$$p_M = 8,32 \times 291 \times 1,86 \times 0,1 = 450,25_M$$

ou environ 4,5 atmosphères.

3) Réciproquement, calculer la concentration qu'il faut donner à la solution aqueuse d'une substance donnée à température donnée, pour qu'elle exerce telle pression osmotique.

De

$$pv = 8,32 Ti \quad \text{on tire} \quad v = \frac{8,32 Ti}{p},$$

d'où, puisque on a $c = \frac{i}{v}$,

$$c = \frac{p}{8,32 Ti}.$$

La concentration c et le coefficient i correspondant sont inconnus. On trouve la valeur de i , soit par tâtonnements successifs, soit par interpolation, dans les tableaux tels que celui donné plus haut, soit en ayant recours au coefficient de de Vries $\frac{K}{2}$. Dans ce cas, on a

$$c = \frac{p}{\frac{K}{2} RT} = \frac{2p}{KRT}.$$

On peut aussi prendre pour inconnue le produit ic ,

$$ic = \frac{i}{v} = \frac{p}{8,32 T}$$

et recourir alors à un tableau donnant parallèlement les valeurs de ic et de i . En introduisant la valeur de i , on obtient par une simple division celle de c :

$$c = \frac{ic}{i}.$$

Exemple : Quelle est la solution de KCl qui exerce, à 18°, la pression de 100 myriotonies?

On a

$$ic = \frac{p}{8,32 T} = \frac{100}{8,32 \times 291} = \frac{100}{2421,12} = 0,0413.$$

Dans les tableaux, on trouve que cette valeur est comprise entre 0,019 et 0,057, ce qui répond pour i à

$$i = 1,92.$$

D'où

$$c = \frac{ic}{i} = \frac{0,0413}{1,92} = 0,02151 \text{ mole.}$$

4) Une solution étant donnée, déterminer la concentration d'une solution d'un corps qui soit isotonique avec la première, à même température.

En employant — comme nous l'avons fait ci-dessus — le coefficient de de Vries, on a pour les deux solutions respectivement

$$c_1 = \frac{2p}{K_1 R.T} \quad \text{et} \quad c_2 = \frac{2p}{K_2 R.T}.$$

Puisque p , R , T sont égaux, il faut, si les deux solutions sont isotoniques, qu'on ait

$$c_1 K_1 = c_2 K_2,$$

d'où

$$c_2 = \frac{c_1 K_1}{K_2}.$$

Si l'on emploie i , on doit avoir de même $ic = i'c'$, et l'on résout le problème soit à l'aide d'un tableau donnant la valeur de ic , soit en procédant par approximations.

Au lieu d'indiquer les concentrations en moles par litre, on peut les indiquer en grammes %_o. Soient deux solutions titrant respectivement a_1 et a_2 grammes %_o — c'est-à-dire $10a_1$ et $10a_2$ grammes par litre — la première renfermant un corps dont le poids molé-

culaire est M_1 et le coefficient de de Vries K_1 , les quantités correspondantes étant M_2 et K_2 pour le deuxième corps. Les concentrations en moles par litre sont alors :

$$c_1 = \frac{10 a_1}{M_1} \quad \text{et} \quad c_2 = \frac{10 a_2}{M_2},$$

valeurs que nous introduisons dans la formule indiquée plus haut : $C_1 K_1 = C_2 K_2$

$$\frac{10 a_1}{M_1} K_1 = \frac{10 a_2}{M_2} K_2,$$

d'où

$$a_1 K_1 M_2 = a_2 K_2 M_1.$$

Exemple : Quelle est la solution de $\text{SO}_4 \text{K}_2$ isotonique avec une solution de $\text{NO}_3 \text{K}$ à 1.01 % ?

On a

$$a_1 = 1.01.$$

$$K_1 = 3 \text{ (coefficient de de Vries pour } \text{NO}_3 \text{K).}$$

$$M_2 = 174 \text{ (poids moléculaire de } \text{SO}_4 \text{K}_2 \text{).}$$

$$K_2 = 4 \text{ (coefficient de } \text{SO}_4 \text{K}_2 \text{).}$$

$$M_1 = 101 \text{ (poids moléculaire de } \text{NO}_3 \text{K).}$$

$$a_2 = \text{inconnue.}$$

La formule $a_1 K_1 M_2 = a_2 K_2 M_1$ devient donc

$$1.01 \times 3 \times 174 = a_2 \times 4 \times 101,$$

d'où l'on tire

$$a_2 = \frac{1.01 \times 3 \times 174}{101 \times 4} = 1.305$$

c'est-à-dire qu'une solution de $\text{SO}_4 \text{K}_2$ à 1.305 % sera isotonique à une solution de $\text{NO}_3 \text{K}$ à 1 %.

APPLICATION DES THÉORIES OSMOTIQUES AU PROTOPLASME VIVANT.

Nous voici en état de comprendre le système osmotique de la cellule. Appliquons donc les notions que nous venons d'acquérir à ce problème physiologique fondamental.

Le protoplasme vivant est à peu près parfaitement semi-perméable, c'est-à-dire qu'il ne se laisse pas (ou guère) pénétrer par les substances dissoutes dans le milieu ambiant, pas plus que celles renfermées dans le suc cellulaire ne peuvent passer au dehors. Mettons une cellule dans une solution dont la concentration est plus forte que celle du suc cellulaire, et nous constatons qu'il y a plasmolyse : la masse cytoplasmique se contracte par perte d'eau. Cette plasmolyse provoquée par une solution neutre et inoffensive pour la cellule persiste cependant indéfiniment, ce qui indique que la substance dissoute dans le liquide ambiant ne pénètre pas dans le protoplasme ; sinon l'équilibre s'établirait graduellement entre le suc cellulaire et ce milieu, et le protoplasme gonflerait et reprendrait son volume.

Cette semi-perméabilité, remarquons-le dès maintenant, n'est pas absolue : certaines substances dissoutes dans le milieu externe peuvent pénétrer dans la cellule, c'est-à-dire qu'il y a *intraméabilité* pour ces substances ; par contre, il est extrêmement rare qu'il y ait *extraméabilité*, que des corps dissous puissent passer au dehors ; de sorte que le suc cellulaire reste emprisonné. Nous reviendrons plus loin sur ce point.

Dans le système osmotique de la cellule interviennent différents facteurs que nous allons envisager successivement.

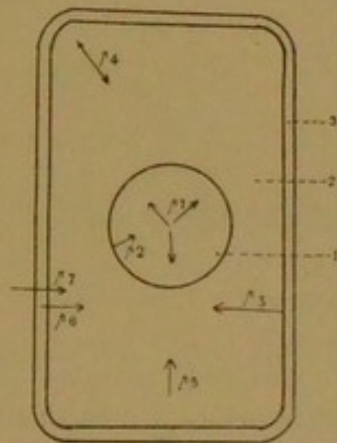


FIG. 20.

Pour mieux nous représenter les forces exerçant une pression dans la cellule vivante, prenons le schéma reproduit ci-contre de la cellule normale et turgescente (fig. 20). C'est une masse de protoplasme (2) qui renferme une vacuole (1) contenant le suc cellulaire, et qui est entourée par la membrane (3); le noyau est inactif dans le phénomène qui nous occupe. Quelles sont les pressions s'exerçant dans cette cellule et dans quel sens agissent-elles? C'est ce que nous allons indiquer.

a) Le *suc cellulaire* exerce une pression osmotique dirigée de dedans en dehors : nous la représentons par p_1 . La pression du suc cellulaire est égale à la somme des pressions exercées par les substances qui y sont dissoutes ; elle varie de $\frac{1}{273}$ par degré centigrade. Cette pression varie suivant toutes les modifications chimiques, combinaisons ou dédoublements, s'accomplissant dans le suc cellulaire, et elle est proportionnelle au nombre de molécules ou d'ions qu'il contient.

b) Le *protoplasme* qui entoure la vacuole est, admet-on, en trois couches : une couche interne ou endoplasme ou tonoplasme (de Vries), une couche moyenne granuleuse ou mésoplasme ou polio-plasme, et enfin une couche externe ou ectoplasme, ou *Hautschicht*. Les couches limitantes interne et externe exercent chacune une pression dirigée vers l'intérieur p_2, p_3 . De plus, le protoplasme est légèrement élastique (AF KLERCKER) et tend à revenir sur lui-même (distendu par le suc cellulaire), ce qui donne une pression p_5 vers l'intérieur. Par suite de sa nature semi-liquide, il est le siège de phénomènes d'imbibition et, en outre, renferme une certaine quantité de substances dissoutes exerçant leur pouvoir osmotique : cela produit une pression p_4 agissant en tous sens, vers l'extérieur comme vers l'intérieur.

c) La *membrane* externe est élastique et tend à revenir sur elle-même, d'où la pression p_6 dirigée vers l'intérieur.

Enfin, il faut tenir compte de la pression p_7 exercée de dehors en dedans par le liquide ambiant. La pression atmosphérique ne doit probablement pas être comptée.

Nous pouvons donc poser une égalité dans laquelle nous opposerons les pressions s'exerçant de dedans en dehors à celles dirigées de dehors en dedans,

$$p_1 + p_4 = p_2 + p_3 + p_4 + p_5 + p_6 + p_7,$$

c'est-à-dire

$$p_1 = p_2 + p_3 + p_5 + p_6 + p_7.$$

Il y a donc une relation entre la pression du suc cellulaire p_1 et les autres pressions s'exerçant vers l'intérieur. De celles-ci, p_7 et p_5

sont souvent trop petites, de même p_2 et p_3 ; de sorte que dans une cellule plongée dans un milieu dont la tension n'est pas trop forte, c'est p_6 qui agit à *peu près* uniquement pour contre-balancer p_1 . L'élasticité de la membrane fait donc équilibre à la turgescence : de là la tension qui règne dans la cellule vivante.

De là aussi l'explication de la *plasmolyse*. Si le milieu extérieur a une tension forte, la valeur de p_7 devient considérable et la pression vers l'intérieur est accrue d'autant. L'eau que renferme la cellule pouvant traverser la membrane, celle-ci revient sur elle-même en vertu de son élasticité. Quand la membrane a repris son état primitif, p_6 devient nul et l'on a

$$p_1 = p_2 + p_3 + p_5 + p_7.$$

Si la pression externe est encore supérieure à la pression interne, de l'eau continue à s'échapper de la cellule : le protoplasme commence alors à se plasmolyser et la plasmolyse ne s'arrêtera que lorsque p_1 fera équilibre à p_7 (p_2 , p_3 et p_5 pouvant — avons-nous vu — être négligés). C'est là-dessus qu'est basé l'emploi des cellules végétales pour la mesure de la pression osmotique des solutions, où l'on ne tient pas compte de p_2 , p_3 et p_5 .

D'après les données précédentes, on peut, connaissant la composition centésimale d'un suc cellulaire et la pression qu'il exerce, calculer la part qui revient à chacun de ses constituants dans la turgescence. C'est ce que de Vries a appelé l'*analyse de la turgescence*; mais il serait également exact de dire : l'*analyse de la pression osmotique intracellulaire*. On trouve ainsi que la plus grande action osmotique revient — dans les cellules végétales — aux *acides organiques* et aux *sels*; plus rarement le rôle principal appartient aux *hydrates de carbone solubles*.

La pression osmotique de beaucoup de cellules adultes d'Algues ou de plantes supérieures peut atteindre 600 à 700 myriotonies ou 6 à 7 atmosphères environ; la même valeur se retrouve, par exemple, pour les globules rouges des animaux. Dans les tissus en voie d'allongement, la pression s'élève à 3 à 12 atmosphères; dans

le cambium elle atteint 13 à 21 atmosphères. Chez les Bactéries, il existe probablement de fortes pressions : 15 à 16 atmosphères. D'ailleurs, par la culture en certains milieux on peut accroître le pouvoir osmotique des organismes. Ainsi Laurent a pu cultiver des cellules de Levure dans une solution de glycose à 55 %, et il a calculé que leur pression s'élevait à 60 atmosphères au moins. Un élève de Pfeffer, Eschenhagen (*), a même pu, en cultivant certaines cellules (*Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*) dans des solutions nutritives concentrées, atteindre des valeurs de près de 160 atmosphères!

Nous avons vu que la valeur de p_1 avant le plasmolyse et à son début n'est pas la même. Il est clair que lorsque la cellule subit une forte diminution de volume (sous l'influence d'un milieu plasmolysant) avant de commencer à se plasmolyser, la solution plasmolysante indiquera pour le suc cellulaire une concentration plus forte que ne l'est en réalité celle du suc dans la cellule normale et turgescente. Aussi est-ce avec raison que Gravis (**) distingue la *déturgescence*, c'est-à-dire le début de la diminution de volume de la cellule turgescente, et la *plasmolyse* proprement dite, débutant lorsque la membrane est complètement revenue sur elle-même. C'est la solution *déturgescence* et non la solution *plasmolysante* qui mesure la valeur de la pression osmotique du suc cellulaire. On ne peut déterminer directement la valeur de cette solution; mais si l'on connaît la solution qui amène la plasmolyse et si l'on a mesuré la diminution de volume de la cellule avant la plasmolyse, il suffit de *diluer* par le calcul la valeur osmotique qu'on a trouvée (solution provoquant la plasmolyse) et ramener ainsi le suc cellulaire à ce qu'il était au début de la *déturgescence*.

Ainsi, chez *Spirogyra*, dont la membrane est peu extensible, on

(*) ESCHENHAGEN, in PFEFFER, 2^e éd., I, p. 122.

(**) GRAVIS, *Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia virginica*, p. 179. (MÉM. COUR. ET DES SAV. ÉTRANGERS ACAD. SC. BELG., t. LVII, 1898).

constate que la plasmolyse commence dans une solution de concentration de 0,19 NO_3K ; mais en réalité le suc cellulaire ne vaut que 0,16 environ, si l'on tient compte de la déturgescence. Pour les cellules de *Tradescantia*, dont la membrane est très extensible, la correction à faire est encore plus notable.

Ces valeurs sont déduites notamment de la force osmotique du suc cellulaire. Mais on peut aussi déterminer directement la force nécessaire (*) pour rendre à un tissu végétal plasmolysé sa longueur, son volume primitif, — ou pour amener un commencement d'écrasement dans le tissu turgescents : ces forces mesureront sa turgescence. Les résultats ainsi obtenus concordent d'une manière satisfaisante avec les calculs basés sur le pouvoir osmotique du suc cellulaire. Et la conclusion générale, c'est que dans la plupart des cellules végétales adultes règne une pression de 4 à 6 atmosphères environ, qui peut s'élever, dans certains organes parenchymateux capables de croissance ou de mouvements, à 10 et à 12 atmosphères, et dans le cambium et ses produits immédiats jusqu'à 13 à 21 atmosphères.

CHANGEMENTS DE VOLUME PAR SUITE DE LA TURGESCECE.

Par suite de la turgescence, le contenu cellulaire presse sur la membrane et cherche à occuper un plus grand espace, en absorbant de l'eau.

Le changement de volume d'un espace clos tel que la cellule peut se réaliser soit par un *changement de forme* de celle-ci, soit par une *distension passive* de la membrane. De tous les contours isopérimètres, on sait que le cercle a la surface maximum; et pour une surface donnée, la sphère a le volume maximum. Donc quand le contenu cellulaire tend à augmenter de volume, chaque section de la cellule tendra vers la forme sphérique. Cela est bien net dans le

(*) ZIMMERMANN, *Pflanzenzelle*, p. 202.

cas des stomates, comme le fait voir un modèle que j'ai jadis fait construire (*.)

Une conséquence des changements de volume des cellules est le raccourcissement de certains organes. Dans les racines, le raccourcissement des parties adultes assure une meilleure fixation de la tige - et un enterrement protecteur du bourgeon aérien. Cette « contraction » des racines est fort répandue (mais non générale) : elle peut atteindre 70 % dans certaines zones de quelques racines, notamment d'Amaryllidées et d'*Arum* (**); elle ne s'observe pas chez les Cryptogames vasculaires et les plantes ligneuses. Pour les tiges, le phénomène existe chez des tiges rampantes d'Aracées (Van Tieghem), la base des tiges âgées de *Gentiana lutea*, et notamment l'*hypocotyle* d'un assez grand nombre de plantes.

Cette contraction s'explique par des changements de forme des cellules sous l'influence de la turgescence. Dans les racines, par exemple, les cellules sont assez allongées; si la pression interne augmente, le grand axe se raccourcit, le petit axe au contraire devient plus long, et la cellule devient donc plus large et plus courte. Si ce phénomène se produit chez de nombreuses cellules simultanément, il y a raccourcissement de l'organe lui-même; certaines zones peuvent être plus fortement raccourcies que d'autres, et c'est ce qui provoque notamment les rides que l'on observe à la surface des carottes. La partie active dans le phénomène est surtout le parenchyme cortical.

Indépendamment du changement de forme, il y a généralement aussi *distension* de la membrane, d'autant plus grande que celle-ci est plus extensible.

De là, les relations entre la turgescence et la croissance : Toutes choses égales, *la croissance d'une cellule sera d'autant plus grande que la turgescence y sera plus forte et l'extensibilité de la membrane*

(*) ERRERA, *Sur des appareils destinés à démontrer le mécanisme de la turgescence et le mouvement des stomates.* (BULL. ACAD. SC. BELG., (3), XVI, p. 458, 1888.)

(**) RIMBACH, *Die kontraktile Wurzeln und ihre Thätigkeit.* (FÜNFSTÜCK'S BEITR., II, 1, 1897.)

plus grande. Aussi constate-t-on que la région d'un organe en voie d'allongement qui se raccourcit le plus par plasmolyse est précisément sa région de croissance maximum (de Vries). Toutefois il faut bien noter que la croissance n'est pas un phénomène aussi simple que cela, et nous aurons encore à tenir compte d'autres facteurs.

TENSION DES TISSUS.

Un autre phénomène dans lequel intervient la turgescence est la *tension des tissus*, ou *turgescence au second degré*.

Les diverses cellules d'un tissu étant intimement unies et solidaires l'une de l'autre, aucune ne peut changer de volume sans que ce changement affecte aussi les autres. Mais la turgescence et l'extensibilité sont presque toujours inégales dans les différentes couches d'un tissu, et par conséquent celles qui sont plus susceptibles de s'allonger grâce à ces facteurs tendront à le faire, tandis que les autres couches tendront à les retenir. Il y aura donc une tension entre les différentes couches, et c'est cette tension qu'on peut appeler *turgescence au second degré*. Supposons par exemple — et c'est ce qui se réalise d'ordinaire — que les cellules de la moelle, à parois minces, tendent à s'allonger plus que celles de l'écorce et de l'épiderme, dont les parois sont épaissies : la moelle exerce alors une traction sur les tissus périphériques et sera contenue dans son allongement par l'élasticité de ceux-ci. Il en résulte donc une tension nouvelle qui s'ajoute à la turgescence individuelle et augmente encore considérablement la solidité des organes dont la rigidité est ainsi accrue. Cette tension nouvelle, très efficace, est due, comme la première, à une tendance du *contenu* à augmenter de volume plus que ne le permet le *contenant*. La tension des tissus représente donc une turgescence au *second degré* : l'organe entier peut être comparé à une vaste cellule. En séparant les couches de tissus l'une de l'autre, on rend l'organe flasque, comme on rend flasque chacune de ses cellules lorsqu'on en détruit la turgescence.

Nous pouvons aisément mettre le fait en évidence. Prenons un pétiole de feuille de Rhubarbe et séparons sur une certaine lon-

gueur (à partir d'une des extrémités) la moelle de l'écorce, puis plaçons le pétiole dans l'eau : en mesurant la longueur de la moelle et celle de l'écorce avant l'expérience et après quelque temps de séjour dans l'eau, on constate que l'écorce s'est bien moins allongée que la moelle, qui la dépasse nettement à présent. De même, si nous fendons une des extrémités de l'organe en quatre, par deux sections radiales perpendiculaires l'une à l'autre, et si nous le mettons également dans l'eau, nous voyons bientôt les quatre parties se courber en dehors : la moelle s'accroît plus rapidement que l'écorce à laquelle elle est unie.

Inversement, si nous plaçons le pétiole dans une solution hypertonique, c'est-à-dire dont le pouvoir osmotique est supérieur à celui du suc cellulaire, nous constatons qu'il n'y a plus allongement, et même que la moelle se raccourcit. Il en est de même si nous tuons le protoplasme.

Jusqu'ici, nous avons regardé le protoplasme comme semi-perméable. Il est cependant clair qu'il ne l'est pas idéalement : il se laisse traverser, plus ou moins difficilement, par des substances solubles, sans quoi toute nutrition et toute excrétion seraient impossibles.

On peut distinguer la faculté de se laisser traverser de dehors en dedans par ces substances ou *intraméabilité*, et celle de se laisser traverser de dedans en dehors ou *extraméabilité*.

a) L'*intraméabilité* a été mise en évidence, depuis longtemps, pour un assez grand nombre de corps, par divers auteurs : de Vries, Janse, Pfeffer, Van Rijsselberghe, etc. La principale étude en est due à un naturaliste allemand, Overton, qui a montré que la glycérine, l'urée, divers alcaloïdes et, à un moindre degré, divers sels : nitrates, etc., sans parler de l'oxygène, sont *intraméants* à l'égard de la plupart des protoplasmes vivants.

De façon générale, pour qu'une substance soit *perméante* à l'égard d'une autre, la première condition est qu'elle puisse s'y

dissoudre. C'est ce que Spring (*) a montré aussi pour la pénétration mutuelle des corps sous l'influence de la pression : ils ne se pénètrent que s'ils sont réciproquement solubles. Les longues études d'Overton l'ont mené au même résultat (**): la solubilité d'une substance dans la couche limitante du protoplasme vivant est ce qui décide de son entrée éventuelle dans celui-ci. Reprenant une idée de Quincke, Overton attribue la semi-perméabilité plus ou moins parfaite du protoplasme vivant à son imprégnation par des *corps gras*, et notamment par un *mélange de lécithine et de cholestérine* :

« Toutes les substances solubles dans ce mélange — et c'est le cas de la majorité des composés organiques — peuvent pénétrer dans la cellule vivante. La rapidité du passage de différents composés dans la cellule dépend de leur solubilité relative dans l'eau et dans un mélange de cholestérine et de lécithine. » L'accumulation d'une matière colorante dans le protoplasme n'est autre chose que « son partage entre un dissolvant liquide (la solution colorante) et un dissolvant solide (le protoplasme), lorsque la solubilité dans ce dernier est de beaucoup la plus forte ». C'est ainsi qu'on peut, par exemple, expliquer la coloration des cellules par les couleurs d'aniline, qui sont très solubles dans la lécithine.

b) Il est beaucoup plus difficile de mettre en évidence l'*extraméabilité* chez une cellule vivante et normale. Elle se manifeste toutefois par quelques faits. Citons la corrosion de plaques de marbre par les racines (qui n'est pas due uniquement à un dégagement de CO_2), la sécrétion de nectar, d'enzymes (par les Bactéries, les Levures), de sucs digestifs (par les plantes carnivores), ainsi que les expériences de Pfeffer, qui montrent que des grains de bleu de méthylène introduits dans la cellule peuvent en sortir.

(*) SPRING, *Plasticité des corps solides*. (BULL. AC. SC. BELG., 1899, n° 12, pp. 796, 804.)

(**) OVERTON, *Ueber die osmotische Eigenschaften der Zelle*. (ZEITSCHR. F. PHYSIK. CHEM., XXII, p. 189, 1897). — *Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle*. (JAHRB. F. WISSENSCH. BOTAN., XXXI, 1900, p. 669. — BRIT. ASSOC. REP., 1900, pp. 940-941.)

Tout phénomène d'intraméabilité ou d'extraméabilité augmente ou diminue naturellement le pouvoir osmotique de la cellule. Grâce à eux, elle peut régler sa turgescence d'après le milieu ambiant : c'est là une *réaction osmotique* de sa part, que Van Rijsselberghe et d'autres ont étudiée. Placée dans un nouveau milieu dont la pression est supérieure à celle du milieu précédent, la cellule se trouve dans un état d'infériorité : pour élever la valeur de son pouvoir osmotique, elle peut laisser entrer une certaine quantité de la substance externe.

Mais très souvent aussi la réaction osmotique consiste en une modification active de la concentration moléculaire du suc cellulaire de la part de la cellule. Elle peut, par exemple, dédoubler par un enzyme l'amidon insoluble en glycose et dextrine solubles qui augmenteront donc son pouvoir osmotique, ou former de la dextrine et de l'acide oxalique : celui-ci agit aussi indirectement, en rendant le milieu acide et en provoquant ainsi la dissolution de l'oxalate de calcium, insoluble en milieu non acide. On appelle ce phénomène *tonopoièse*.

L'ensemble des phénomènes qui conduisent à une augmentation du pouvoir osmotique peut être désigné sous le nom d'*anatonose*. Nous appellerons, en revanche, *catatonose*, les phénomènes inverses amenant un affaiblissement de ce pouvoir. Celui-ci s'obtient par exemple par diminution de l'acidité cellulaire et précipitation corrélative d'oxalate de calcium.

Ce n'est pas seulement la composition du suc cellulaire (et par conséquent son pouvoir osmotique) qui peut varier, la perméabilité même du protoplasme vivant est soumise à des variations. Ainsi par une élévation de température la vitesse de l'osmose augmente très rapidement.

Dans certains cas, on constate une diminution brusque du pouvoir osmotique de la cellule qui laisse alors échapper une partie de l'eau de son suc cellulaire : c'est à cela qu'est dû, par exemple, le raccourcissement des étamines de *Centaurea*, les mouvements des

feuilles de *Mimosa*, etc. La diminution de volume du suc cellulaire peut même aller trop loin et se traduire par la plasmolyse de la cellule. C'est ce que Schütt — qui a étudié le phénomène chez certains Péridiniens et Diatomées marins — a appelé « Reizplasmolyse ». S'agit-il d'un changement soudain dans la perméabilité du protoplasme, ou d'une modification du suc cellulaire, amenant une baisse brusque de son pouvoir osmotique? Il semble que cette deuxième hypothèse est plus vraisemblable et qu'il s'agit d'une brusque catatonose du suc cellulaire. Mais ce phénomène mériterait d'être étudié plus en détail, par la méthode microchimique.

On a aussi constaté (*) dans certains cas que les rayons X amènent une plasmolyse, due à une modification analogue probablement. On l'a observée dans les poils de *Tradescantia*, les bourrelets moteurs de *Mimosa*, etc.

En revanche, les rayons lumineux ordinaires amènent souvent une anatonose : c'est le cas, par exemple, dans les cellules stomatiques.

OSMOSE GAZEUSE.

Comme nous l'avons déjà indiqué, les membranes végétales ne se laissent point traverser par les gaz sous l'action d'une pression, c'est-à-dire qu'il n'y a pas filtration gazeuse. Le passage du gaz à travers la membrane ne se fait que lentement, par diffusion du gaz dans l'eau : sur la face avec laquelle il est en contact il se dissout dans l'eau que renferme la membrane, et sur l'autre face il se dégage. Il en résulte donc qu'une membrane végétale pourra maintenir très longtemps des différences notables de pression gazeuse sur ses deux faces (**). Supposons, par exemple, que d'un

(*) SECKT, *Ueber den Einfluss der X-Strahlen auf den pflanzliche Organismus*. (BER. DEUTSCH. BOT. GES., XX, 1902, p. 87.)

(**) WIESNER und MOLISCH, *Untersuchungen über die Gasbewegung in der Pflanze*. (S.-BER. AKAD. WIEN, p. 670, 1899.)

côté de la membrane il y ait de l'oxygène et de l'autre un gaz quelconque, mais ne renfermant pas d'oxygène; nous aurons beau exercer une pression sur l'oxygène, il ne traversera pas la membrane par filtration, et le passage ne s'effectuera que très lentement, par diffusion dans le liquide de la membrane.

Rappelons ici une expérience curieuse, connue depuis longtemps et très instructive. Dans une éprouvette à moitié remplie de CO_2 , faisons tomber une bulle de savon, c'est-à-dire une lame liquide entourant de l'air: cette bulle s'arrête à la limite entre CO_2 et l'air, gonfle fortement et éclate. Cela tient à ce que CO_2 est très soluble dans l'eau, tandis que l'oxygène et l'azote le sont fort peu; donc lorsque la bulle pleine d'air est plongée dans le CO_2 , ce gaz pénètre dans la bulle — par dissolution dans la lame liquide et émission à l'intérieur de la sphère — beaucoup plus rapidement que ne peut en sortir l'air qu'elle renferme, et la bulle grossit jusqu'au moment où l'excès de pression la fait éclater. Réciproquement, une bulle gonflée avec CO_2 se dégonfle peu à peu dans l'air.

C'est précisément en expérimentant avec des lamelles d'eau de savon qu'on a fait la détermination de la vitesse de diffusion des différents gaz. F. Exner a trouvé ainsi que la vitesse de diffusion α d'un gaz à travers la lame liquide est proportionnelle au volume de gaz que l'unité de volume du liquide dissout, c'est-à-dire au coefficient d'absorption C de ce gaz, et en raison inverse de la racine carrée de sa densité; on tient aussi compte d'une constante K . De là la formule

$$\alpha = K \frac{C}{\sqrt{d}}$$

que nous avons déjà trouvée pour l'écoulement des gaz par de très petits orifices. On admet ici que l'absorption du gaz par la solution diluée de savon est sensiblement la même que pour l'eau.

L'expérience a confirmé cette règle théorique.

Voici un tableau extrait du mémoire de Exner et donnant quelques-uns des chiffres qu'il a trouvés :

Gaz.	Coefficient d'absorption C	Densité d .	$\frac{C}{\sqrt{d}}$.	α observé (pour air = 1).	α calculé par $\alpha = K \frac{C}{\sqrt{d}}$.
N	0.015	0.97	0.0153	0.86	0.85
Air	0.017	1.	0.017	—	1.
O	0.030	1.106	0.0285	1.95	1.60
H	0.019	0.070	0.072	3.77	3.89
CO ₂	1.002	1.52	0.812	47.1	45.1
H ₂ S	3.165	1.17	2.94	165.	163.3
NH ₃	700.	0.59	903.	46000.	54450.

Toutes ces déterminations ont été faites par rapport à l'air $\alpha = 1$. Par expérience, on sait que le coefficient d'absorption c de l'air est égal à 0.017; de plus, $d = 1$ et $\alpha = 1$. La formule

$$\alpha = \frac{c}{\sqrt{d}} K \quad \text{devient donc} \quad 1 = 0.017 K,$$

d'où l'on tire la valeur de K :

$$K = \frac{1}{0.017} = 58.82 \text{ environ.}$$

Les observations de Wiesner et Molisch et de Devaux sur le passage des gaz à travers les membranes végétales concordent très bien avec ces données obtenues à l'aide des lamelles d'eau de savon : le CO₂ passe beaucoup plus vite que les autres gaz, puis viennent, avec des vitesses décroissantes, H, O, N.

Les vitesses mesurées par Devaux chez des plantes aquatiques

sont même identiques à celles qu'on aurait pour le passage à travers des lamelles d'eau.

On doit donc admettre comme établi que les gaz se dissolvent dans l'eau (ou la matière grasse) qui imbibe les membranes végétales et se dégagent du côté où leur tension est la moindre (ou nulle). Ce passage à travers la membrane se fait suivant la rela-

tion $\frac{C}{\sqrt{d}}$.

Tout ce qui augmentera la dissolution du gaz dans la lamelle accélérera donc son passage à travers la membrane. Les facteurs agissant dans ce sens sont par exemple l'augmentation de la proportion du gaz dans l'atmosphère (d'un des côtés), l'augmentation de pression de celle-ci, etc. Il en sera de même pour tout ce qui facilitera l'émission sur l'autre face, notamment l'enlèvement du gaz au fur et à mesure qu'il se dégage, le vide plus ou moins complet (Devaux).

Si le gaz est insoluble dans la membrane, elle sera absolument imperméable pour lui. Si on la met en présence d'un mélange de plusieurs gaz, elle ne se laisse traverser que par ceux qui sont solubles, c'est-à-dire qu'elle est semi-perméable vis-à-vis de ce mélange.

En fait, la membrane cuticularisée, quoique peu perméable à l'état vivant, laisse cependant passer, ordinairement, assez d'oxygène pour permettre la respiration, parce que la proportion de ce gaz dans l'air est forte; mais elle ne laisse pas passer suffisamment de CO_2 pour l'assimilation, à moins qu'on ne porte dans le milieu ambiant la teneur en CO_2 à 20-40 % : dans l'air, la proportion est trop faible pour que le passage soit de quelque importance.

Le passage du gaz se faisant par dissolution dans le liquide qui imbibe la membrane, il en résulte naturellement que la perméabilité des membranes pour les gaz diminue beaucoup au fur et à mesure qu'elles se dessèchent, à condition, bien entendu, qu'il ne s'y produise pas de déchirures. En ce qui concerne les membranes de cellulose, la dessiccation paraît les rendre complètement imperméables; pour les membranes subérifiées, cuticularisées, lignifiées, l'imperméabilité est presque complète.

MOUVEMENT DE L'EAU DANS LA PLANTE ET TRANSPIRATION.

Connaissant les phénomènes d'osmose et d'imbibition, nous pouvons aborder l'étude si importante de la *transpiration des plantes*.

L'élimination d'eau s'opère dans toutes les plantes, même dans celles qui vivent submergées. Il est clair que pour celles-ci elle n'est pas considérable : mais même dans ces cas les modifications de la pression osmotique et les phénomènes de croissance cellulaire amènent une absorption d'eau par la plante (*). Elle est très minime aussi pour les plantes qui, comme beaucoup de Champignons et de Mousses, se dessèchent rapidement lorsque le soleil darde ses rayons sur elles, mais qui conservent la propriété de se revivifier par l'apport d'eau.

Au contraire, le phénomène est très marqué pour les plantes terrestres ordinaires; une grande plante herbacée, un arbre, dégagent dans l'air, surtout au soleil, des quantités d'eau prodigieuses au moyen de leurs feuilles. L'absorption d'eau par ces végétaux se démontre aisément par les deux expériences que voici.

Nous plaçons sur l'un des plateaux d'une balance un récipient plein d'eau dans laquelle plonge, à travers le bouchon, la base d'un rameau de *Plectranthus* par exemple; à l'aide de poids déposés sur l'autre plateau, nous équilibrons le système. Après un certain temps, — moins long si l'expérience est faite au soleil, — nous constatons que le plateau portant le récipient s'est relevé, c'est-à-dire que celui-ci a diminué de poids, et l'on peut aussi constater que la quantité d'eau qu'il contient est moindre qu'au début de l'expérience. Et comme il est soigneusement bouché, la perte d'eau n'a pu se produire que par l'intermédiaire du rameau qui y plonge.

Une autre expérience consiste à prendre un tube en U plein d'eau

(*) PFEFFER, *loc. cit.*, I, p. 119.

et dont les deux branches sont fermées chacune par un bouchon percé d'un trou. Par l'un des bouchons passe la base d'un rameau; par l'autre, un tube de faible ouverture courbé à angle droit et gradué dans sa partie horizontale (la plus longue) : on s'arrange de façon que l'eau remplisse ce tube jusque près de son extrémité libre et l'on note le point où s'arrête la colonne liquide. L'appareil étant alors exposé à la lumière, dans une atmosphère sèche, on constate bientôt que l'extrémité de cette colonne liquide capillaire se déplace peu à peu, allant vers le tube en U. Cela indique évidemment que le volume du liquide diminue dans celui-ci. Et, encore une fois, cette diminution ne peut s'expliquer que par une succion exercée par la tige du rameau, qui évapore de l'eau dans l'air ambiant.

On peut également peser l'appareil avant le début de l'expérience, et après un certain temps, et l'on constatera, comme dans le premier cas, une diminution de poids, due à la perte d'eau évaporée par la plante.

On a calculé qu'un pied de *Helianthus* perd par transpiration environ 1 kilogramme d'eau en douze heures, dans un air sec. Un hectare de bois de Hêtres a donné par transpiration en une saison (1^{er} juin-1^{er} décembre) 2,400,000 à 3,500,000 kilogrammes d'eau, ce qui représente un lac ou une couche d'eau uniforme de 30 centimètres d'épaisseur sur une surface égale à 1 hectare (*).

Ces chiffres énormes tiennent surtout à ce que les feuilles représentent une surface d'évaporation considérable. Ce qui le prouve, c'est que des branches privées de leurs feuilles transpirent beaucoup moins que des branches feuillées. D'autre part, on comprend *a priori* qu'une nappe d'eau de surface donnée doit évaporer plus d'eau qu'une surface égale de feuilles, puisque la plante retient l'eau par toutes ses forces d'osmose et d'imbibition. C'est ce que l'expérience confirme : on a trouvé qu'une nappe liquide évapore de une et demie à sept fois plus qu'une surface égale de feuilles,

(*) Expérience de von Höhnelt en Autriche. (Voyez WOLLNY, *Forsch. a. d. Geb. d. Agr. Phys.*, VIII, p. 285, 1885.)

et l'évaporation dans une forêt d'étendue égale à celle de la nappe d'eau n'est que les trois cinquièmes de l'évaporation par cette dernière. Toutefois, dans un arbre, la surface est si grande que la quantité d'eau évaporée n'en reste pas moins extrêmement considérable.

Nous pouvons arriver, en combinant les diverses données connues, aux chiffres suivants d'évaporation pour la Belgique centrale, chiffres approximatifs bien entendu. Par an, le sol y reçoit en moyenne 73 centimètres d'eau (pluie, neige, etc.), dont 41 centimètres du 1^{er} juin au 1^{er} décembre. En un an, également, une nappe d'eau évaporerait 83 centimètres, dont 52 centimètres de juin à décembre. Durant la même période, l'évaporation serait de 30 centimètres environ pour un bois de Hêtres, de 10 centimètres pour le sol dénudé, et pendant sa période de végétation un champ de céréales donnerait à peu près 15 centimètres. L'excès d'eau reçue par le sol y pénètre, formant les nappes aquifères et les sources; elle aboutit finalement à la mer.

Il est facile de se rendre compte que l'évaporation n'est pas ici simplement un phénomène physique, comparable, par exemple, à la dessiccation d'un morceau de papier buvard mouillé, et qu'elle n'est pas identique non plus à l'évaporation d'une nappe liquide : elle a d'ailleurs un rôle physiologique, c'est-à-dire qu'elle intervient dans l'accomplissement des phénomènes vitaux de la plante.

La présence et la circulation de l'eau dans les plantes leur sont indispensables pour différents motifs. Elles en ont besoin pour maintenir leur turgescence, pour assurer l'imbibition. Elles l'emploient dans leurs synthèses organiques, car elle leur fournit l'hydrogène de leurs tissus, et chaque gramme d'hydrogène contenu dans les substances organiques a nécessité l'absorption de 9 grammes d'eau au moins. Mais tout cela ne suffirait pas encore à nous faire comprendre pourquoi la plante absorbe des quantités d'eau si considérables. Nous nous l'expliquons facilement, au contraire, si nous envisageons qu'il est de toute nécessité pour la plante d'accumuler en elle les aliments minéraux contenus dans le sol. Or, l'eau qui a traversé le sol tient en dissolution une très

minime proportion de ces sels et les abandonne dans la plante qu'elle quitte par évaporation. Dès lors, nous comprenons aisément l'utilité que présente pour celle-ci l'absorption par les racines de grandes quantités d'eau et son dégagement dans l'atmosphère : l'eau n'est que le moyen, les aliments sont le but (*).

On peut prouver le fait expérimentalement. Il suffit pour cela de cultiver deux mêmes plantes dans des conditions identiques, sauf que l'une est placée dans une atmosphère saturée d'humidité et l'autre dans une atmosphère sèche. Si, après un certain temps, on fait l'analyse des deux sujets, on constate que celui qui était placé dans l'atmosphère sèche donne un résidu solide notablement supérieur à celui que fournit l'autre spécimen : on trouve, par exemple (**), que celui-ci ne donne que 13 % de cendres à peu près, tandis que l'autre en donne 22 %.

Il y a donc une relation entre la quantité de matières minérales accumulées et celle de l'eau évaporée; et, d'autre part, la formation de matière organique est en rapport avec la quantité de matières minérales disponibles. Ainsi se fait-il que, d'une manière générale, les plantes transpirent le plus à l'époque où leur substance sèche s'accroît le plus : cela a déjà été mis en évidence par Lawer (cit. in BURGENSTEIN, *Materialen*, p. 720). Dans le cas de l'Orge, Fittbogen a trouvé qu'il se forme environ 1 gramme de substance organique pour chaque 300 grammes d'eau évaporés par la plante. Et Hellriegel trouve que pour produire 1 kilogramme de graines d'Orge, il doit y avoir une évaporation d'environ 700 kilogrammes d'eau.

Le transport de cette eau, son ascension dans la plante, représente un travail considérable : le transport de 50 à 100 litres par

(*) D'après HABERLANDT (*Grösse der Transpiration*, 1897), la transpiration n'est que l'un des moyens de transport des matériaux nutritifs de la plante, et pas toujours le principal. Surtout dans les forêts humides des tropiques, le courant vers les hydathodes ou stomates aquifères est plus important que le courant de transpiration.

(**) Expérience de SCHLÆSING (*Comptes rendus*, LXIX, p. 353) sur des feuilles du Tabac.

jour à 50 mètres de hauteur correspond à un travail de 2,500 à 5,000 kilogrammètres. Le soulèvement du liquide est accompagné d'une certaine succion, comme le montre l'expérience décrite plus haut (tube en U). Cette succion se traduit aussi par des vides à l'intérieur des tissus de la plante, à l'époque de la plus grande transpiration. C'est ce qui constitue ce que l'on appelle la « pression négative », qui est due à ce que la plante dégage plus d'eau qu'elle n'en absorbe. Son existence a été démontrée par von Höhnel : on coupe sous le mercure un rameau d'une plante et la base de ce rameau est maintenue sous le liquide; la pression négative agissant, le mercure est attiré dans la tige et peut s'y élever jusqu'à 40 à 50 centimètres de hauteur, ce qui représente une dépression fort notable.

Quel est le siège du courant d'eau nécessaire à la transpiration?

Il est clair que dans les plantes cellulaires le transport se fait de cellule à cellule, mais dans celles où il atteint l'importance extrême dont nous venons de parler, il doit exister un appareil spécialement adapté au transport de l'eau.

Considérons un arbre dicotylédone ou gymnosperme. C'est par son tronc que doit passer toute l'eau que rassemblent les racines et qui doit être distribuée aux feuilles; c'est donc dans le tronc que nous allons devoir chercher l'organe de transport.

Au moyen d'une double incision annulaire, enlevons, sur une certaine longueur, l'épiderme et l'écorce jusqu'au cambium (c'est-à-dire le parenchyme et le liber). Couvrons le bois avec une feuille de papier d'étain pour qu'il ne se dessèche pas. La couronne foliaire reste parfaitement fraîche, l'eau y arrive donc en quantité normale et suffisante. Cela nous prouve que nous n'avons pas enlevé l'organe servant au transport de l'eau. Il doit donc siéger dans le bois ou dans la moelle que notre incision a respectés. La moelle ne peut entrer en ligne de compte, car dans les gros arbres elle est desséchée, désorganisée, et du reste il n'est pas rare de rencontrer des arbres creux et qui sont néanmoins en excellente

santé; de plus, on peut sans inconvénient la détruire dans une branche coupée, celle-ci n'en continue pas moins à livrer passage à l'eau. Il ne reste donc que le *bois*, et c'est bien par celui-ci que se fait le transport. L'expérience montre, de plus, que l'ascension de l'eau ne se fait pas par le cœur, mais bien par l'aubier. En effet, si nous faisons pénétrer plus avant l'incision annulaire, jusqu'au cœur, nous constatons que l'arbre se dessèche. C'est donc essentiellement à l'aubier, ou bois jeune, qu'est dévolue la fonction du transport de l'eau. — Aux Indes anglaises, on fait une application intéressante de cette notion : pour obtenir le bois de Teck, si précieux pour la construction des navires, bien sec, condition nécessaire pour qu'il flotte, on incise le tronc en place jusqu'à l'aubier y compris, et l'apport d'eau est donc arrêté dans la partie supérieure à l'incision; l'arbre ainsi traité est laissé *in situ* pendant deux ans et le bois sèche parfaitement (*).

Ce premier résultat est très important et nous fait d'emblée pénétrer la raison d'être d'une foule de structures végétales. Il est évident qu'il est nécessaire pour la plante d'avoir un système vasculaire très développé, sauf chez les plantes aquatiques, et c'est ce que l'on constate en effet. Il est compréhensible aussi que les arbres dicotylédones et gymnospermes, qui se ramifient et dont la surface foliaire augmente ainsi d'année en année, présentent un accroissement en épaisseur marqué; tandis qu'il n'en est pas de même chez les Palmiers, non ramifiés, et qui perdent chaque année à peu près autant de feuilles vieilles qu'ils en acquièrent de nouvelles, de telle sorte que leur surface foliaire est sensiblement constante (**).

Dans la plante, le problème à résoudre est de distribuer, là où elle est nécessaire, l'eau amenée par les racines. Celle-ci doit donc, naturellement, traverser d'autres tissus encore que le bois, au commencement et à la fin de sa course. Mais ces trajets à travers

(*) J. BRIQUET, *Verbenaceae*. (ENGLER UND PRANTL, *Die natürl. Pflanzfam.*, IV, 3a, p. 168.)

(**) H. DE VRIES, *Voeding der Planten*, Bl. 127-129.

l'épiderme et le parenchyme, sont réduits à un minimum, tandis que la canalisation d'eau par le bois s'étend dans tous les coins et recoins du végétal. Cela explique la riche nervation des feuilles. Le transport ultime se fait par osmose entre les cellules.

Ce qui caractérise le bois, ce n'est donc pas que seul il puisse être traversé par l'eau, mais que seul il peut être le siège d'un mouvement rapide du liquide.

Avec quelle vitesse s'effectue dans la plante le transport de l'eau ?

Pour répondre à cette question, on a recours à différentes méthodes. On plonge, par exemple, le pied d'un arbre que l'on vient d'abattre dans une solution colorée qui pénètre dans l'arbre, comme le ferait l'eau non colorée; grâce à la coloration du liquide, on peut suivre facilement son ascension dans la plante et déterminer, par conséquent, la vitesse avec laquelle se fait le transport. Mais il faut noter que les tissus peuvent capter en chemin la matière colorante, ce qui aura comme conséquence naturellement que l'ascension de celle-ci sera en retard sur le mouvement de l'eau. On a cherché également à faire des déterminations de vitesse d'ascension en employant des solutions incolores de substances dont on peut aisément démontrer la présence par l'un ou l'autre procédé : une de ces substances est le lithium, que l'on peut déceler facilement, grâce à la coloration rouge caractéristique qu'il donne à la flamme. On arrose donc une plante en pot, ou en culture aqueuse, avec une solution de nitrate ou de chlorure de lithium, et après un certain temps, on fait, à l'aide de coupes, l'essai à la flamme : on détermine de cette façon à quelle hauteur s'est faite l'ascension du liquide.

On s'est assuré ainsi que l'eau peut parcourir dans les plantes ordinaires jusqu'à 3^m43 par minute, soit plus de 2 mètres par heure. Ce n'est guère que pour des plantes à vaisseaux larges, certaines lianes, *Bryonia*, etc., qu'on a trouvé davantage : le maximum est 6 mètres par heure. Quelques faits semblent au premier abord en contradiction avec ces données et paraissent indiquer que la vitesse d'ascension est bien plus considérable. Ainsi, en été, si l'on

arrose des plantes d'aspect languissant, on voit reparaitre presque aussitôt la turgescence, ce qui semblerait impliquer une ascension fort rapide de l'eau. Mais, en réalité, il n'en est rien, et le fait que la plante reprend si promptement sa turgescence s'explique fort simplement. Il restait, en effet, dans la plante une certaine quantité d'eau, insuffisante, seule, pour maintenir la turgescence; dès que, grâce à l'arrosage, il y a eu à la base un afflux d'eau, cet apport léger a suffi — s'ajoutant à la quantité encore présente — pour ramener la rigidité de la plante. Un exemple en fera aisément saisir le mécanisme : il nous suffit de nous représenter, d'une part une chaîne d'ouvriers se passant de main en main un même seau d'eau, et de l'autre une chaîne de même longueur mais dans laquelle chacun, sauf le dernier, est muni d'un seau qu'il passe à son voisin: il est clair que dans ce dernier cas, l'ouvrier terminant la chaîne sera plus vite en possession d'un seau que si celui-ci doit d'abord suivre toute la chaîne avant de lui arriver; le premier cas, où un seul seau est passé de proche en proche correspond à la vitesse du courant, tandis que le second, où chacun est muni d'un seau et peut immédiatement le passer à son voisin, représente l'effet utile de l'arrosage : le dernier ouvrier est-il dépourvu de seau, il suffit de faire passer les seaux de main en main pour que presque aussitôt il en soit muni, le recevant de l'ouvrier le précédant dans la chaîne; de même dans la plante languissante, un faible afflux d'eau suffit à compléter la chaîne.

Il nous reste deux questions à envisager : Où circule l'eau dans le bois et quelle est la force qui la fait monter dans la plante? Le problème est celui-ci : Comment peut-on expliquer l'ascension de l'eau dans les arbres à des hauteurs de 100 mètres et plus?

Ce problème est loin d'être résolu, bien que diverses théories aient déjà été proposées pour donner une explication du phénomène. On peut grouper sous deux rubriques les théories émises :

1) Théorie faisant circuler l'eau dans l'épaisseur des membranes. Elle suppose que dans chaque vaisseau le siège véritable du courant

n'est pas la cavité du vaisseau, mais bien la membrane : c'est donc par imbibition que se ferait l'ascension de l'eau dans la plante. Cette *théorie de l'imbibition* a eu pour défenseurs Sachs et, pendant longtemps, Pfeffer.

II) Théories faisant circuler l'eau dans la *cavité des vaisseaux*. Il y en a plusieurs :

1. Théorie fondée sur l'osmose : elle est due à Dutrochet.
2. Théorie basée sur la simple capillarité : elle a pour auteur Böhm.
3. Théorie invoquant l'existence dans le vaisseau d'un chapelet de Jamin.
4. Théorie se basant sur la capillarité et certaines différences de pression. Elle eut jadis pour défenseur Böhm; Hartig et Vesque la défendent également.
5. Théorie s'appuyant sur la capillarité, la pression radulaire et l'activité des rayons médullaires. Elle compte parmi ses partisans Westermaier et Godlewski.
6. Enfin, la théorie qui fait jouer le rôle principal à la cohésion de la colonne liquide, à laquelle s'ajoutent l'imbibition et la succion foliaire. Elle a pour défenseurs Dixon et Joly, Askenasy, etc.

Nous allons exposer plus en détail ces diverses théories en faisant ressortir les principales objections qu'on a formulées contre chacune d'elles.

I. — THÉORIE QUI FAIT MONTER L'EAU PAR L'ÉPAISSEUR DES MEMBRANES DU BOIS.

Théorie de l'imbibition ou de Sachs (et de Jamin [*corps poreux*, p. 42]).

Cette théorie ingénieuse a longtemps régné en Allemagne d'une manière presque générale, et elle compte encore aujourd'hui des partisans.

Se fondant sur cette observation, que même à l'époque de la transpiration la plus active les vaisseaux ne sont que partiellement

remplis d'eau, Sachs conclut que *l'eau de transpiration s'élève par l'imbibition dans l'épaisseur des membranes.*

Ce qu'il y a de séduisant dans la théorie de l'imbibition, c'est qu'elle est la seule qui se joue absolument des hauteurs énormes auxquelles l'eau doit être élevée : pour elle, *l'eau ne pèse pas.* De même qu'un sel peut monter lentement par diffusion dans l'eau, jusqu'à une hauteur quelconque, ainsi l'eau de transpiration pourrait être élevée par l'imbibition aussi haut qu'on le veut.

Sachs invoquait encore trois arguments principaux :

1) En premier lieu, l'épaisseur des membranes est suffisante pour permettre une ascension abondante de l'eau : dans le bois, la place occupée par les membranes est ordinairement égale à 35 % du volume total, et dans le bois dense, elles représentent jusque 75 et 95 %.

2) En second lieu, si l'on plie une tige, par exemple, à angle aigu, il est fort probable qu'ainsi l'on obstrue la lumière des vaisseaux ; et cependant, on constate que les feuilles portées par cette tige ne se flétrissent pas, c'est-à-dire qu'il y a apport d'eau par la tige, malgré le plissement : les cavités étant obstruées, l'ascension ne peut donc se faire que par imbibition.

3) Enfin, s'il est vrai que l'eau pénètre et circule dans la plante par la cavité des vaisseaux et non par les membranes, il faudrait, lorsqu'on plonge dans l'eau un morceau de bois sec, voir s'échapper de celui-ci des bulles d'air chassées des vaisseaux par l'eau qui y pénètre : or on n'observe pas ce dégagement et, par conséquent, il faut admettre que l'ascension de l'eau ne se fait pas par les cavités du bois.

Ces arguments de Sachs ne sont nullement irréfutables. Nous allons brièvement passer en revue les objections qu'on peut leur opposer.

1) Le développement considérable des membranes dans le bois peut s'expliquer autrement que par le rôle qu'elles jouent dans l'imbibition. Le bois sert, en effet, à donner à la plante de la solidité, grâce précisément à l'épaississement des membranes.

2) Les expériences de plissement ne prouvent rien, car on peut s'assurer au microscope que la lumière des vaisseaux n'est pas

obstruée, grâce aux épaisissements de la membrane (Scheit, Botan, Zeit, 1884; Russow).

3) Lorsqu'on plonge dans l'eau du bois sec, il ne se dégage pas de bulles d'air : le fait est exact, mais il était à prévoir ! On sait, en effet, par les expériences de W. Thomson, que les membranes humides sont perméables à l'eau et non à l'air : on peut le démontrer aisément pour un tissu quelconque.

D'autre part, certains faits montrent que la circulation de l'eau se fait réellement par les cavités des vaisseaux et non par l'intermédiaire des membranes :

1) Dans certaines plantes, on peut, par transparence, observer directement le mouvement de l'eau. C'est le cas, par exemple, pour *Impatiens*, qu'a étudiée Vesque.

2) Dans la structure anatomique du bois, on rencontre beaucoup de structures dont la signification s'explique facilement si l'on admet la circulation de l'eau dans les cavités des vaisseaux : les punctuations aréolées notamment. Au contraire, si l'on n'admet pas la filtration d'un élément à l'autre, elles sont difficilement explicables.

3) Nous venons de voir qu'en pliant une tige, on n'obstrue pas les vaisseaux, et qu'il est donc fort explicable que l'eau continue à monter dans la plante. Pour démontrer que cette ascension se fait bien par les cavités des vaisseaux, il faut donc trouver un autre moyen d'obstruer ceux-ci. On peut y arriver de deux façons : ou bien à l'aide d'une pince à vis on comprime fortement la tige, en exerçant une pression suffisante pour oblitérer les cavités : on constate alors que les feuilles se flétrissent, qu'il n'y a donc plus apport d'eau. Ou bien on peut utiliser le phénomène de la pression négative dont nous avons parlé : on prépare de la gélatine à 15-20 %, maintenue liquide par une légère chaleur, et *sous* le liquide on coupe la tige que l'on étudie : par suite de la pression négative, la gélatine s'engouffre dans les vaisseaux. Il suffit alors de placer la tige dans l'eau fraîche, ce qui amène la coagulation de la gélatine, solide à cette température, — et bientôt on voit les feuilles se flétrir : l'ascension de l'eau est donc arrêtée. Si l'on a employé de la gélatine colorée, éosinée ou noircie, par exemple, on

s'assure aisément, à l'aide de coupes, que la gélatine n'a pas pénétré dans les membranes (c'est d'ailleurs un colloïde) et qu'elle remplit la lumière des vaisseaux. — Dans ces deux expériences, rien n'empêchait l'ascension d'eau par imbibition des membranes, et cependant la plante s'est flétrie. Il semble donc hors de doute que la théorie de Sachs doit être rejetée.

4) On a également fait remarquer (Hartig) que les vaisseaux renferment toujours une certaine quantité d'eau, et qu'on ne voit pas comment leurs membranes se dessécheraient suffisamment pour provoquer des déplacements de l'eau d'imbibition.

Disons encore que, dans ces dernières années, Bokorny (*) a admis, comme Sachs, l'ascension d'eau par les membranes. Mais ses expériences ne sont rien moins que concluantes.

II. — THÉORIES QUI FONT CIRCULER L'EAU DANS LES CAVITÉS DES ÉLÉMENTS LIGNEUX.

On est assez généralement d'accord pour admettre que c'est par les cavités du bois que se fait le transport de l'eau. Mais quant au mécanisme de l'ascension, c'est à peine si l'on trouverait deux physiologistes absolument de même avis. Le débat est donc loin d'être clos.

Étudions successivement les principales théories qui ont été émises.

1° *Osmose*. — Dutrochet a cherché à édifier une théorie basée sur les phénomènes d'osmose se passant dans les racines et les feuilles. Mais il ne donnait pas d'explication du charriage de l'eau dans les parties intermédiaires. Or ce charriage se fait par le bois, et les éléments ligneux sont morts et ne peuvent donc agir par osmose.

(*) BOKORNY, *Die Wege des Transpirationstromes in der Pflanze*, et *Weitere Mittheilung über die wasserleitenden Gewebe*. (JAHRB. WISS. BOT., XXI, pp. 464-503 et 505, 1890.) — Critique par KIENITZ-GERLOFF dans le *Bot. Zeit.*, p. 410, 1890.

2° *Simple capillarité.* — Cette théorie, due à Böhm, admet que l'ascension de l'eau dans la plante se fait par capillarité simplement. Mais elle ne donne pas de solution satisfaisante, et l'on peut y faire diverses objections :

1) La simple capillarité ne suffirait que pour une ascension de quelques mètres. Les lois de la capillarité montrent, en effet, que dans un tube en verre de 10μ de diamètre, l'eau ne monte qu'à 3 mètres de hauteur. Mais Böhm dit (*) que l'attraction capillaire est bien plus forte dans les vaisseaux des plantes que dans des tubes de verre. — Les expériences de Strasburger (**), au contraire, montrent que dans les vaisseaux d'*Aristolochia* l'ascension capillaire de l'eau est sensiblement moindre que dans des tubes en verre, parfois moins de la moitié. Cela tient probablement à la forme différente du ménisque (***) ;

2) L'ascension capillaire n'a de signification que si la colonne liquide est terminée par un ménisque concave, nous l'avons vu. Or, on comprend qu'il y ait un ménisque dans un tube ouvert, mais on ne se présente pas la possibilité d'existence d'un ménisque, par exemple, dans les trachéides fermées aux deux extrémités du bois des Conifères ;

3) On sait par les expériences de Vesque que la colonne liquide dans les vaisseaux n'est pas continue, comme le voudrait cette théorie, mais qu'il y a, en réalité, un chapelet de Jamin, la colonne liquide étant coupée par des index gazeux (air ou vapeur d'eau).

3° *Simple chapelet de Jamin.* — Les propriétés du chapelet de Jamin suffisent-elles à expliquer l'ascension de l'eau dans la plante ? Comme nous l'avons vu, un tel chapelet permet une ascension à

(*) BÖHM, *Ueber Ursache der Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen.* (VERH. ZOOL.-BOT. GES. WIEN, 1890, et BOTAN. CENTRALBL., vol. XLII, p. 234, 1890.)

(**) STRASBURGER, *Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen*, p. 807, 1891.

(***) Cf. COPELAND, *The Rise of the Transpiration stream : An historical and critical Discussion*, p. 183. (BOTAN. GAZ., XXXIV, p. 161, 1902.)

une plus grande hauteur qu'une colonne liquide continue, les index gazeux lui donnant un poids moyen plus faible. Mais nous savons aussi que le déplacement total d'un chapelet de Jamin est fort difficile, par suite de la grande résistance qu'il oppose à l'ascension comme à la descente. Il ne suffit donc évidemment pas à expliquer la circulation de l'eau dans les vaisseaux.

— La capillarité seule ne suffisant pas, on a cherché à faire intervenir dans le phénomène une ou plusieurs autres forces coopérantes. D'où les théories qui suivent.

4° *Capillarité et différences de pression.* — Cette théorie est celle que défendit jadis Böhm, qui plus récemment a modifié ses idées et admet — nous l'avons vu tantôt — la capillarité seule comme cause primaire de l'ascension. Elle a été depuis perfectionnée par Hartig et Vesque et est connue sous le nom de « Gasdrucktheorie ».

La Gasdrucktheorie reconnaît l'existence du chapelet de Jamin. Dans les vaisseaux et les trachéides, il y a à la fois de l'air et de l'eau : de l'air (ou de la vapeur d'eau) au centre, à une faible pression; de l'eau tout autour. Comment se fait l'ascension de l'eau? Voici l'interprétation de Hartig :

La transpiration des feuilles aspire l'eau du bois dans toutes les régions supérieures de la plante; cet enlèvement d'eau a pour conséquence d'augmenter dans les trachéides de cette région le volume disponible pour l'air ou la vapeur d'eau qu'elles renferment, et de diminuer la pression du gaz. Il en résulte que dans ces trachéides la pression est plus faible que dans celles qui sont situées plus bas : la pression plus forte de celles-ci va donc faire filtrer de l'eau vers les trachéides supérieures, et ainsi de suite, de proche en proche, jusqu'à la base du système. Ce sont donc les différences de pression des gaz inclus dans les trachéides qui chassent l'eau des régions inférieures vers les régions plus élevées, tandis que la capillarité retient l'eau et la fait monter à l'intérieur de chaque trachéide individuellement; et c'est l'osmose des tissus vivants de la racine qui fournit à la plante l'eau nécessaire.

Dans la théorie de Hartig, chaque trachéide est donc regardée comme une petite pompe, — aspirante par en bas, foulante par en

haut, — et ces pompes s'associent pour produire l'effet total, l'ascension de l'eau.

Mais on peut faire à la Gasdrucktheorie diverses objections :

1) On peut expliquer ainsi l'ascension jusqu'à une vingtaine de mètres, mais il n'en est plus de même pour des hauteurs de 50 à 100 mètres : l'espace occupé par la bulle gazeuse dans les trachéides n'est pas assez considérable pour donner une explication satisfaisante.

2) Vesque dit bien que l'eau contenue dans chaque trachéide ne pèse pas, parce qu'elle est supportée par le petit coussinet d'air ou de vapeur d'eau. Mais il est difficile de concevoir que si ces coussinets empêchent la chute de l'eau, ils n'en entravent pas aussi l'ascension.

3) De plus, on peut se demander s'il est légitime de faire intervenir la capillarité dans chaque trachéide, puisqu'il n'y a pas là un ménisque concave terminal, nécessaire, d'après ce que nous avons vu.

4) Enfin, on doit à Strasburger une expérience inconciliable avec la Gasdrucktheorie. Il enferme la base d'une plante (*Taxus*) dans un récipient dans lequel règne le vide, ce qui fait donc que la racine est soustraite à l'action de la pression atmosphérique. La transpiration continue, la circulation n'est donc pas arrêtée, comme on devrait l'observer si la théorie de Hartig était exacte.

— Récemment (1902), Copeland a repris cette théorie, mais il en reconnaît lui-même la faiblesse.

5° *Capillarité, pression radiculaire et activité osmotique des cellules vivantes des rayons médullaires.* — Cette théorie a pour défenseurs Westermaier et surtout Godlewski ; Schwendener s'y rallie en partie. Janse l'a également appuyée (*).

Les forces régnant dans le bois, formé d'éléments morts, ne suffisant pas, on a admis qu'il y avait intervention des cellules

(*) J. M. JANSE, *De medewerking der mergstralen aan de waterbeweging in het hout*, 1885.

vivantes, qui sont des réservoirs de force : elles interviendraient dans le phénomène tout le long de la colonne que représente la plante.

Voici comment Godlewski se représente l'ascension de l'eau : la pression radicaire — dont nous aurons à parler ailleurs — fait monter l'eau jusqu'à une certaine hauteur, puis interviennent les cellules vivantes : de place en place, les cellules parenchymateuses, et notamment les rayons médullaires, pompent par osmose l'eau des vaisseaux. Puis, par le même mécanisme que nous apprendrons à connaître pour la pression radicaire, elles expulsent cette eau et la lancent dans les vaisseaux situés plus haut ; elle est pompée à un niveau supérieur par d'autres cellules parenchymateuses, chassée plus loin, et ainsi de suite. C'est ce que Godlewski nomme avec raison un système de pompes aspirantes et foulantes.

A l'appui de cette théorie, on a invoqué les ponctuations généralement très marquées par lesquelles les cellules des rayons médullaires sont en rapport avec les vaisseaux ou les trachéides, non seulement chez les Conifères, mais encore chez les Dicotylédones (*).

On a objecté qu'en tuant par la chaleur tous les parenchymes d'une branche de quelques décimètres de longueur, on n'empêche pas l'ascension de l'eau. Mais cela ne prouve encore rien, car il est possible que les cellules vivantes ne soient nécessaires que pour des hauteurs plus considérables.

L'expérience décisive, comme le dit Vesque (**), serait de tuer tous les éléments vivants du bois sur plus de 10 [ou mieux 13] mètres de longueur, et de voir si par là l'ascension de l'eau est ou non arrêtée.

Strasburger est parvenu à réaliser cette expérience importante. Il prend des tiges d'une vingtaine de mètres de longueur et tue toutes leurs cellules vivantes, soit en plongeant une liane, par exemple, dans un bain d'eau bouillante, sauf l'extrémité, soit en faisant monter dans un arbre des liquides vénéneux (solution de

(*) WESTERMAIER, *Arb. Bot. Inst. Berlin*, p. 25, 1888.

(**) VESQUE, *Ann. Agron.*, XI, p. 497.

sulfate de cuivre, acide picrique, etc.). Après la mort de tous les éléments vivants de la plante, il constate que l'ascension *continue* : Strasburger a vu monter les liquides vénéneux en question à 19 mètres chez l'Érable, 20 chez le Hêtre, 22 chez le Chêne (*). Dans un cas, il a vu monter jusqu'à 22 mètres de la fuchsine picrique dans un Chêne tué, trois jours auparavant, par l'acide picrique (**).

D'un autre côté, le courant de transpiration continue de même après que les racines ont été tuées par l'eau bouillante (Hansen, Böhm, 1890).

Enfin, cette théorie attribue aux cellules des rayons médullaires un rôle spécifique dans leur rôle de pompe, ce qui implique que l'on ne pourrait renverser le sens du courant. Or, l'expérience prouve qu'il n'en est rien et que le courant peut parfaitement être dirigé en sens inverse (**), et cela de façon durable.

Strasburger conclut de ses recherches (iv) que l'ascension de l'eau dans la plante est un phénomène purement physique, mais qu'aucune des explications physiques proposées jusqu'ici n'est suffisante : ni la capillarité, ni la pression atmosphérique, ni la pression radicaire.

6° *Cohésion de la colonne liquide.* — Simultanément et indépendamment, Dixon et Joly, en Angleterre (fin 1894), et Askenasy, en Allemagne (commencement 1895), ont fait intervenir dans le problème un nouveau facteur : la cohésion des colonnes liquides.

Le travail de ces auteurs est en grande partie analogue à des recherches de Jamin (v), sur lesquelles j'insiste depuis longtemps dans ce cours de doctorat et qui datent d'avant 1861. Jamin sché-

(*) STRASBURGER, *Ueber das Saftsteigen*, p. 15. Iena, 1893.

(**) ID., *loc. cit.*, p. 12.

(***) ID., *loc. cit.*, p. 21; *Leitungsbahnen*, p. 939.

(iv) Notons cependant que Pfeffer (*Energetik*, p. 262) est d'avis que les expériences de Strasburger ne prouvent pas que les éléments vivants de la plante n'interviennent point dans l'ascension de l'eau.

(v) JAMIN, *Corps poreux*, 1861.

matise la plante par deux vases poreux et reliés entre eux par un cylindre en plâtre renfermé dans un tube de laiton. Le vase poreux inférieur plonge dans l'eau ou est entouré de terre humide : il représente la surface absorbante des racines ; le vase supérieur est librement exposé à l'air : c'est la surface évaporante des feuilles ; le cylindre intermédiaire représente la tige de la plante. Dans un tel système, l'ascension de l'eau se fait fort bien, le vase poreux supérieur perdant par évaporation de l'eau que lui rend alors le vase inférieur.

Seulement Jamin admet (*), à tort d'après ce que nous avons vu, que l'eau monte dans les arbres non par les cavités des vaisseaux, mais dans l'épaisseur des membranes ou — comme il dit — « par les fibres ». Dixon, Joly et Askenasy (**) admettent au contraire l'ascension par les cavités, en faisant, de plus, intervenir la cohésion de l'eau, tandis que Jamin invoquait l'imbibition uniquement.

Askenasy interprète comme suit le phénomène : « La *chaleur solaire* provoque l'évaporation à la surface extérieure des cellules du mésophylle ; à cause du pouvoir d'imbibition de leur membrane, ces cellules enlèvent de l'eau au suc cellulaire contenu dans leur vacuole, ce qui augmente le *pouvoir osmotique* du suc cellulaire. Celui-ci exerce donc une *traction* qui, grâce à la *cohésion* de l'eau, se transmet jusqu'aux cellules vivantes de la racine. Ici cette traction se transforme de nouveau en *pouvoir osmotique* qui aboutira à l'entrée d'eau dans la plante, si les racines sont en contact avec de l'eau ».

Si l'on admet la cohésion, cette théorie est donc parfaite. A première vue, cette traction transmise par un fil d'eau semble bizarre, et, ainsi que le disait F. Darwin au Congrès de la British Association tenu à Liverpool en 1896, c'est comme si l'on parlait de tirer quelque chose à l'aide d'une « corde de sable » !

Mais en réalité, cette cohésion, c'est-à-dire la résistance à la sépa-

(*) JAMIN, *loc. cit.*, p. 42.

(**) ASKENASY, *Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens*, XCVI, p. 11. (VERHAND. NATURH. VER. HEIDELB., 1895.)

ration des particules liquides dans la direction des forces qui agissent sur elles, existe; nous avons déjà eu l'occasion de le dire. Dans le beau travail qu'il a publié dans les *Mémoires des savants étrangers de l'Académie de Belgique* (t. XVII, 1845), le meilleur qui ait paru sur ce sujet, le physicien belge Donny a montré par exemple qu'une colonne liquide peut rester suspendue dans un tube, malgré son poids et les secousses qu'on lui imprime. De même, Berthelot a fait voir que si l'on remplit complètement à 28°, par exemple, un tube au moyen d'un liquide dilatable, et si l'on ferme à cette température le tube, le liquide continue à le remplir entièrement quand il se refroidit à 18°, pourvu qu'on ne le secoue pas : le liquide est donc *étiré* par son adhérence au verre, malgré la contraction qui tend à se produire en lui par le refroidissement. On a établi également que cette propriété existe dans les liquides, même s'il s'y trouve des bulles gazeuses, ce qui est précisément le cas dans les végétaux. Par conséquent, on peut admettre, semble-t-il, qu'une colonne liquide se conduit à cet égard comme le ferait une tige solide tirée à son bout supérieur et transmettant la traction jusqu'au bout inférieur : en un mot, qu'elle forme *corde*.

La traction exercée par l'évaporation est-elle suffisante pour amener l'ascension de la colonne liquide?

Böhm a pu s'assurer que dans différents cas la force d'évaporation suffit pour soulever une colonne de mercure supérieure à celle faisant équilibre à la pression atmosphérique. Il a vu, notamment, une branche en pleine évaporation soulever une colonne de 90 centimètres, soit 16 de plus que la pression atmosphérique. De même, Askenasy a réalisé une expérience imitant l'évaporation par la plante, et il a mesuré la colonne de mercure qu'on peut soulever : il prend un tube long de 1 mètre à 1^m50, élargi supérieurement en un entonnoir dont l'ouverture est fermée par un diaphragme en plâtre; il remplit ce tube d'eau et introduit alors la base dans un récipient plein de mercure; puis le système est exposé à l'air. Le diaphragme en plâtre qui ferme le tube laisse évaporer l'eau qui l'imbibé, et celle-ci est graduellement remplacée par de l'eau venant du tube. Par conséquent, la quantité d'eau que renferme celui-ci diminue peu à peu et le mercure est attiré dans le tube : la

traction ainsi exercée a permis à Askenasy de soulever le mercure à une hauteur de 89 centimètres, soit à 14 centimètres au delà de la pression atmosphérique.

Dixon et Joly (*) ont fait des déterminations de la valeur de la traction en forçant les branches à évaporer dans un milieu aérien à pression élevée et en recherchant quelle est la pression maxima sous laquelle les feuilles continuent à évaporer. Ils ont trouvé que l'évaporation continue pour la plupart des plantes jusqu'à des pressions extérieures de 15 à 20 atmosphères : les feuilles de *Tilia* et de *Cytisus* ne se fanent même que sous des pressions de 26 à 30 atmosphères. Or les fortes pressions compriment mécaniquement les cellules et en font sortir de l'eau, comme le ferait une solution hypertonique; si donc les cellules continuent sous ces pressions à absorber de l'eau, c'est qu'elles développent une succion d'une force énorme.

Quelle force doit exercer la succion foliaire pour rendre compte de l'ascension dans les arbres les plus élevés?

Pour satisfaire à la théorie, il ne suffit pas d'une dizaine d'atmosphères, car il ne faut pas seulement que la succion soulève l'eau; il faut encore qu'elle lui fasse vaincre les résistances qu'elle rencontre dans le bois. Il semble, d'après Janse, que ces résistances agissent comme si le poids de la colonne était quintuplé : pour un arbre haut de 100 mètres, la traction doit donc avoir une valeur de 50 atmosphères. Or, les forces osmotiques s'exerçant dans les cellules atteignent au plus 20 atmosphères (**).

Mais il ne faut pas oublier que dans cette théorie la traction est exercée à la fois par le pouvoir osmotique des cellules et surtout,

(*) DIXON, *On the Physics of the transpiration current*, Londres, 1897. — DIXON et JOLY, 1894. (PROC. ROYAL SOC. LOND., and PHILOS. TRANS. ROYAL SOC., vol. CXXVI, p. 568.)

(**) Il est vrai que Laurent (*Recherches physiologiques sur les Levures* [ANN. SOC. BELGE DE MICROSC., XIV., 1890, p. 31; reproduit dans REC. INST. BOT. BRUX., I, p. 135]) indique des valeurs de 60-70 atmosphères.

selon Askenasy, par le pouvoir d'imbibition des membranes. Et l'on sait que celui-ci est *énorme* et atteint des valeurs dépassant 50 atmosphères.

Au récent Congrès de Liverpool (septembre 1896), F. Darwin a résumé (*) les objections faites contre la théorie qui venait d'être proposée, en deux principales :

1. Nous ne savons pas s'il y a des forces osmotiques assez puissantes dans les feuilles pour soulever l'eau à plus de 40 mètres de hauteur.

2. Il n'est pas suffisamment prouvé que certains des vaisseaux, au moins, renferment des colonnes liquides continues. — Kienitz-Gerloff (**) insiste également sur cette difficulté.

A la première de ces objections, on peut répondre, je viens de le dire, qu'il ne faut pas seulement tenir compte de la pression osmotique des feuilles, mais aussi — et largement — du pouvoir d'imbibition des membranes.

Quant à la seconde, Askenasy y avait déjà répondu en disant que la présence de petites bulles d'air dans les vaisseaux n'empêche pas la traction de se transmettre; cela ressort des expériences de Donny lui-même. J'ajouterai que Jamin (***) montre aussi que le chapelet eau-air reste mobile si le nombre des index d'air n'est pas trop élevé. De plus, il faut, je pense, tenir compte de la parfaite mouillure dans les vaisseaux, nécessitant un effort bien moindre pour amener le déplacement de la colonne que ce n'est le cas dans un tube en verre, par exemple (iv).

En somme, si la théorie de la cohésion de la colonne liquide n'est pas encore parfaite, c'est du moins elle qui rend le mieux compte du phénomène de l'ascension de l'eau dans la plante, et elle se perfectionnera sans doute dans la suite.

(*) Voyez *Report of a discussion on the ascent of water in trees.* (REPORT BRIT. ASSOC. ADV. SC., 1896, p. 636, et ANN. OF BOTANY, vol. X, p. 636, 1896).

(**) *Botan. Zeit.*, n° 15, p. 230, 1896.)

(***) *Corps poreux*, p. 49.

(iv) Cette idée se trouve aussi dans STRASBURGER et ASKENASY.

Mais finalement il faut encore conclure cette étude à peu près comme le faisait, en 1888, Westermaier (*), en disant : « On peut dire qu'il y a dans les arbres élevés, entre la couronne et le système des racines, un morceau de tige que n'atteint ni la succion d'en haut ni la pression d'en bas. Dans cette région, l'eau ne peut monter que par des forces qui ont leur siège dans la tige même et qu'il s'agit encore d'étudier plus complètement ».

(*) WESTERMAIER, *Die Wiss. Arb. d. Bot. Inst. Berlin*, p. 26, 1888.



