

W. S. ILJIN:

L'influence de la sécheresse sur la regulation des stomates et sur l'accroissement des plantes.

L'eau est l'un des principaux facteurs qui règlent le développement et la distribution des plantes. Dans les pays au climat chaud et sec la perte d'eau par les plantes peut atteindre pendant les périodes de sécheresse des proportions considérables; les feuilles perdent alors leur turgescence, s'enroulent ou se fanent.

Des observations faites dans les steppes du gouvernement d'Eka-terinoslav m'ont montré que les feuilles peuvent perdre 25 à 50⁰/₀ de la quantité d'eau qu'elles contiennent. Comme une des premières conséquences de ce phénomène, on observe la fermeture des stomates, ce qui fait diminuer à son tour l'assimilation du carbone, — l'élément le plus important pour la synthèse de toutes les combinaisons organiques. D'après les observations de SACHS, de STAHL et d'autres auteurs, la synthèse de l'amidon cesse aussitôt que les stomates se ferment. Pour cette raison l'étude des phénomènes relatifs à l'auto-regulation des stomates est propre à fournir à l'occologiste de précieuses indications concernant l'influence de différentes agents extérieurs sur la vie et le développement de telle flore.

Pour ces motifs j'ai exécuté avec le concours de mes élèves (Mlle SABININE, Mr. VOGTCHICHINE, Mlle KACHKABACHE ET Mlle BOULDOVSKAIA) dans le steppes des gouvernements de Voronège et d'Eka-terinoslav une série d'observations portant sur le phénomène de l'auto-regulation des stomates. J'ai étudié diverses espèces de plantes tant cultivées que sauvages; ces dernières avaient été semées ad hoc dans différents lieux d'habitation.

Le degré d'ouverture des stomates était déterminé à l'aide du porometre de DARWIN modifié, qui enregistre les moindres changements de l'état des stomates. Le degré d'ouverture est déterminé par la vitesse de la baisse d'une colonne d'eau dans un tuyau de verre, dont l'orifice supérieur est fermé par un morceau de feuille collé dessus; la partie inférieure de l'appareil est plongée dans l'eau. Les stomates étant ouverts l'air passe par leurs orifices à l'intérieur du tuyau et la colonne d'eau descend — d'autant plus rapidement que le degré d'ouverture est plus

grand. Les stomates étant grands ouverts, la colonne d'eau parcourt la distance de 5 cm. en 1 à 5 secondes. A mesure que les stomates se ferment le ralentissement de cette chute s'accroît de plus en plus et le temps nécessaire peut alors atteindre la durée de quelques minutes.

Le degré d'ouverture des stomates peut varier sensiblement non seulement si l'on examine diverses feuilles d'un même individu mais aussi lorsqu'il s'agit de différentes parties d'une même feuille surtout aux moments où la plante manque d'eau. Par contre, dans une atmosphère chargée d'humidité, l'apport de l'eau à la plante étant suffisant, la réaction des stomates accuse un caractère assez uniforme. Dans cet ordre d'idées j'ai exécuté nombre d'analyses qui m'ont fourni des données concordantes dont voici les résultats principaux.

Une certaine différence dans le degré d'ouverture des stomates sur différentes parties d'une feuille est remarqué alors même que l'apport de l'eau à la plante demeure parfaitement suffisant. Ainsi pour le *Senecio Doria* en remontant le long de la nervure principale, nous obtenons les chiffres suivants: 6"—4"—3,5"—2,8"—3"—3"—4"—4"; le maximum du degré d'ouverture se trouve donc au centre de la feuille; plus haut ou plus bas on constate une diminution; en allant du centre à la périphérie, nous obtenons les chiffres: 2"—2,5"—3,5". Sur les parties symétriques des feuilles le degré d'ouverture des stomates est identique.

A mesure que la feuille se dessèche on voit surgir des contrastes de plus en plus grands. Pour une même plante nous avons obtenu les chiffres suivants en direction longitudinale: 59"—17"—11"—9"—9"—7"—9"—13"—13"—14"—21"—23"—26". Des différences analogues se manifestent aussi en direction transversale; en allant de la partie centrale à la périphérie nous avons: 4"—11"—16", ou 8"—12"—15", ou 11"—65" etc.; le maximum du degré d'ouverture se trouve donc au milieu de la feuille. Dans les endroits soit du sommet soit à la base de la feuille la différence d'ouverture entre la nervure principale et les bords de la feuille est moins grande: 17"—20" ou bien 20"—29" ou 18"—24"—34" ou 13"—16"—18" etc.

Il est d'autres cas où le maximum ne se trouve point au centre de la feuille, mais bien au sommet; ce phénomène dépend de la vitesse avec laquelle se produit la dessiccation de la feuille. Chez le *Rumex acetosa* l'auto-régulation ne s'effectuant qu'assez lentement les stomates se ferment d'abord à la base de la feuille, ensuite au milieu, en dernier lieu au sommet de cette dernière. Ainsi, plusieurs expériences m'ont donné les chiffres suivantes: 11"—7"—6"—6" ou 17"—17"—13"—12"—10" ou ∞"—∞"—55"—30"—26" etc. (le cas où les stomates demeureraient fermés est représenté par le symbole ∞.)

Dans les deux expériences qui suivent les mesures ont été prises en deux termes: 1. au début, les stomates étant grands ouverts et 2. une demi-heure après la plupart des stomates se trouvant déjà fermés. Dans une de ces expériences nous obtenons respectivement les chiffres: 36"—15"—9" et ∞"—∞"—179; dans une autre respectivement: 21"—18"—15"—11" et ∞"—240"—38"—15", c'est à dire que la fermeture des stomates s'effectuait conformément au principe énoncé ci-dessus. A mesure que l'évaporation de l'eau s'intensifie en voit le maximum se déplacer pour le *Rumex* ainsi que pour le *Senecio* vers le centre de la feuille,

par exemple: 18"—16"—12"—11"—14"—16"; ∞ —38"—18"—17"—15"—20"—26"; 100"—11"—19"—27" etc.

Les expériences entreprises sur d'autres plantes ont fourni des résultats analogues. En étudiant l'auto-régulation des stomates sur diverses feuilles d'une plante on a à faire une distinction entre d'une part les pousses à la croissance terminée dont toutes les feuilles sont définitivement formées et d'autre part celles qui donnent encore naissance à de nouvelles feuilles. Les stomates des feuilles jeunes peuvent ne posséder la faculté d'auto-régulation qu'à un faible degré ou bien cette faculté peut même leur faire entièrement défaut. Il en est de même pour les vieilles feuilles qui sont en train de mourir. De ce fait, en cas même où une plante est complètement saturée d'eau le degré d'ouverture des différents stomates peut varier dans de larges limites.

Nous allons considérer en premier lieu les pousses sur le point de fleurir et qui ne portent ni de très jeunes, ni de trop vieilles feuilles. Des portions ont été prises le long de la nervure médiane à la base, au milieu et au sommet de la feuille soit au milieu seulement. Les plantes recevaient une quantité suffisante d'eau. Dans les tables qui suivent les chiffres correspondant aux différentes feuilles sont mis entre de parenthèses; la série des chiffres commence par ceux qui correspondent à la feuille inférieure. Pour l'*Aster amellus* nous avons: (6")—(6")—(5")—(5")—(6")—(6"); pour la *Centaurea orientalis*. (10")—(3")—(3")—(3")—(4")—(4"); pour le *Rumex acetosa* (5"—5"—4")—(4"—4"—5")—(6"—5"—4")—(5"—5"—4") etc.

Les pousses portant des feuilles en voie de formation offrent un tableau tout différent, par exemp. pour la *Centaurea jacea* nous trouvons: (2,5"—2,5"—2,5")—(2"—2"—2,5")—(2"—2"—2")—(2"—2"—2")—(2")—(2,5")—(3")—(3")—(5")—(7")—(∞)—(∞)—(∞) pour le *Rumex acetosa*: (8"—7"—6")—(6"—6"—5")—(7"—7"—6")—(∞ — ∞ — ∞); pour un exemplaire de *Senecio Doria* portant des feuilles tant jeunes que vieilles: (∞ — ∞ — ∞)—(∞ — ∞ — ∞)—(4"—2,5"—5")—(2"—2"—5")—(5"—1½"—2")—(3"—1½"—2")—(6"—1½"—2")—(16")—(18")—(24"). A juger par les chiffres ci-dessus la capacité régulatrice des feuilles très jeunes équivalait à zéro; elle augmente graduellement, atteint son maximum puis elle baisse de nouveau et redescend finalement à zéro.

Quand la plante vient à se trouver dans des conditions défavorables et que les stomates commencent à se fermer, on voit se fermer d'abord, lorsqu'il s'agit de pousses n'ayant pas encore atteint leur grandeur définitive, les stomates des feuilles supérieures et inférieures; ceux des feuilles du milieu ne se ferment que dans la suite. Nous en voyons un exemple chez le *Rumex acetosa* (51"—22"—12")—(15"—8"—6")—(28"—11"—9")—(∞ — ∞ — ∞) ou (49"—13"—8")—(32"—9"—7")—(∞ — ∞ — ∞). Un aspect fort différent est présenté par les pousses à la croissance terminée; ici l'occlusion des stomates débute par les feuilles inférieures (= vieilles), par exemple pour la *Centaurea sibirica* nous avons: (∞ — ∞ — ∞)—(∞ — ∞ — ∞)—(35"—33")—(32")—(35")—(25") ou (∞)—(∞)—(∞)—(80")—(65")—(39"); pour le *Rumex acetosa*: (24"—12")—(20"—10")—(18"—8")—(12"—7")—(6"—4") etc.

Les expériences exposées ci-dessus se rapportent à des cas où toutes les feuilles se trouvaient dans les mêmes conditions extérieures.

Or, il en est autrement lorsque différentes parties d'une pousse viennent à être placées dans des conditions différentes. Un pareil phénomène se produit souvent dans la nature: par exemple dans l'herbe épaisse une partie des feuilles demeure plongée dans la masse de la végétation tandis que l'autre dépasse le niveau général; pendant les heures sèches de la journée l'évaporation sera plus considérable chez les feuilles de cette dernière catégorie et l'on verra se manifester ici le phénomène de l'autorégulation des stomates. Comme exemple je citerai mes observations sur la *Centaurea jacea*: (12")—(12")—(14")—(13")—(16")—(17")—(20")—(22")—(26")—(25"); ou bien dans une autre expérience une feuille de *Rumex acetosa* était plongée dans l'herbe une autre dépassait un peu le niveau général, tandis que deux feuilles se dressaient très haut en l'air; j'ai observé ces feuilles en deux termes, 1. le matin à 9^h30', la rosée n'ayant pas encore disparu, et 2. dans les heures chaudes de la journée, pendant que soufflait le vent et brillait le soleil:

le matin (5,5"—5"—4,5")—(5"—3"—4")—(4"—4,5"—5")—(4,5"—5"—5")
pendant la journée (22"—16"—12)—(∞"—24"—20")—(∞"—150"—120)—(∞"—∞"—∞")

Le matin toutes les des feuilles avaient leurs stomates largement ouverts. Pendant la journée les stomates de la feuille supérieure se fermèrent, ceux de la feuille suivante étaient en train de faire de même, ceux de la 2^{ème} feuille à compter de la base accusèrent le même phénomène, mais à un degré plus faible; enfin, la feuille inférieure avait les stomates largement ouverts. Ainsi, l'ouverture des stomates d'une plante dépend de facteurs tant intérieurs qu'extérieurs, pour cette raison il est nécessaire de procéder à une analyse détaillée et d'étudier la réaction de diverses feuilles et de différentes parties d'une plante.

Passons maintenant à des observations oecologiques dans la nature libre et étudions l'influence des agents extérieurs sur la régulation des stomates.

Il ne faut pas oublier que différents exemplaires croissant dans des conditions égales peuvent présenter certaines déviations, produites par des traits particuliers de la plante. Pour cette raison on ne saurait trancher la question qui nous intéresse ne considérant que les résultats fournis par un seul exemplaire, pris au hasard. Nous avons exécuté dans ce but un grand nombre d'observations sur diverses plantes se trouvant dans des conditions extérieures différentes. Pour la plupart des cas les déviations individuelles ne sont guère considérables, mais il peut y avoir aussi des transitions brusques et inattendues. Ainsi, j'ai exécuté dans le but exclusif de contrôler la justesse de la méthode employée plus de 20 expériences sur la *Centaurea scabiosa*, je prenais chaque fois 12 feuilles de grandeur moyenne appar tenant à différents exemplaires et sur chacune des feuilles je prélevais 3 portions; dans une de ces expériences j'ai obtenu: (1"—1"—2") (2"—2"—2"), (2"—1"—2"), (1"—1"—3"), (2"—1"—1"), (1"—2"—2"), (2"—7"—1"), (2"—3"—2"), (3"—2"—3"), (2"—7"—25"), (3"—6"—5"), (7"—5"—39"), dans l'autre: (6"—5"—2"), (4"—3"—9"), (6"—5"—4"), (11"—5"—7"), (6"—3"—135"), (25"—7"—6"), (2"—3"—1"), (2"—4"—1"), (3"—7"—9"), (15"—5"—8"), (2"—15"—∞"), (42"—140"—∞") etc.

Certes, il y a ici des différences, pourtant l'impression générale est des plus nettes. Dans la première série d'expériences les stomates

sont assurément ouverts bien plus largement que dans la deuxième, ces degrés d'ouverture moyens étant respectivement: 4,2 et 15,0. 20 observations à peu près ont été faites sur le *Phlomis pungens*, ici j'opérais chaque fois avec 12 feuilles (quelquefois avec 6 seulement); les résultats ont été analogues à ceux de l'expérience précédente. J'ai employé la même méthode pour les plantes suivantes: *Plantago media*, *Polygonum Fagopyrum*, *Carthamnus tinctoria*, *Dolichos sinensis*, *Plantago major*, *Cirsium canum*, *Senecio erucifolius*, *Chenopodium album*, *Vicia faba*, *Centaurea margarita*, *Helianthus annuus*, *Papaver somniferum* et *Rumex acetosa*. J'ai constaté à cette occasion, que les différences sont plus grandes au moment où en raison des conditions défavorables les stomates commencent à se fermer; par contre, l'apport de l'eau à la plante étant suffisant les écarts sont minimes. Ainsi pour le *Papaver somniferum* nous avons: (2"—1"—1"), (1"—1"—2"), (1"—2"—1"), (1"—1"—2"), (1"—2"—2"), (1"—2"—1"), (1"—2"—1"), (1"—2"—1"). (1"—1"—3"), (1"—1"—1") et pour la *Centaurea margarita*: (4"—3"—2") (3"—3"—2"), (1"—2"—3"), (1"—2"—3"), (2"—2"—3"), (4"—4"—3"), (3"—2"—4"). (3"—3"—2"), (4"—4"—5"), (3"—3"—3") etc., en d'autres termes les stomates ont partout atteint le degré d'ouverture maximum.

La régulation des stomates dépend d'agents extérieurs tels que la lumière, l'humidité et la température, mais à part tout cela il existe aussi des facteurs pour ainsi dire intérieurs. Le degré d'ouverture des stomates atteint son maximum dans les heures matinales; vers le soir les stomates sont ordinairement fermés, bien que le degré d'humidité soit encore favorable et qu'il y ait encore assez de lumière. Je citerai quelques exemples à l'appui de cette thèse, en commençant par les jours de pluie lorsque le sol ainsi que l'air sont chargés d'humidité. Dans la table N1 je donne

Table N1.

	Plantago major	Ranunculus repens	Alisma plantago	Cirsium canum
6 ^h —7 ^h	47"—22"—30"	11"—17"—7"	3"—20"—3"	20"—9"—13"
11 ^h —12 ^h	3"—4"—3"	1"—2"—2"	2"—2"—3"	7"—7"—6"
14 ^h —15 ^h	7"—12"—16"	9"—5"—2"	6"—7"—10"	10"—21"—7"
18 ^h —19 ^h	78"—120"—115"	50"—~"—110"	120"—~"—180"	~"—~"—~"

les chiffres moyens se rapportant à des plantes poussant au fond d'un ravin humide; ces observations qui ont duré 2 jours ont porté sur de nombreux exemplaires. L'ouverture maximum a eu lieu au milieu du jour, le matin elle fut moindre; vers le soir les stomates se sont fermés.

Pour la *Centaurea scabiosa* nous avons:

4 ^h 30'	6 ^h 30'	9 ^h 30'	12 ^h 30'
7"—48"—105"	3"—4"—6"	1"—1"—2"	1"—1"—1"
14 ^h 30'	17 ^h 0'	19 ^h 30'	
1"—1"—2"	5"—12"—16"	~"—~"—~"	

Des résultats tout analogues ont été obtenus avec la *Phlomis pungens*, *Plantago media*, *Helianthus annuus*, *Polygonum fagopyrum*.

Ordinairement malgré un degré d'humidité suffisant, les stomates commencent à se fermer à partir de 4—5^h et dans certains cas même à partir de 3^h de l'après-midi. Dans d'autres cas les stomates peuvent demeurer ouverts jusqu'au soir. Aux jours secs et venteux le tableau change brusquement d'aspect. Les stomates le plus largement ouverts ne se voient qu'aux heures de grand matin et le phénomène de la fermeture se manifeste chez beaucoup de plantes dès 9^h du matin. Je citerai à titre d'exemple le résultat de mes observations sur la *Centaurea scabiosa* (Table N2), exécutées pendant une période de 9 jours toujours vers 10^h

Table N2.

Ciel couvert à	Humidité relative	Ouverture des stomates
10	79	3"— 6"— 9"
10	80	3"— 4"— 5"
10	83	4"— 8"—13"
10	85	5"— 7"—10"
10	70	5"— 8"—20"
7	65	5"— 13"—30"
6	51	5"— 7"—25"
8	40	20"— 40"—∞"
6	39	65"—120"—∞"

de matin. Aux jours humides et à ciel couvert les stomates étaient largement ouverts; par contre, la sécheresse et la vent provoquaient l'occlusion des stomates.

Dans une autre série d'expériences j'ai étudié quatre plantes: 1. pendant une journée sèche et chaude, et 2. pendant une journée fraîche et à ciel voilé. Ces expériences ont eu lieu à 10^h du matin à peu près

	<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Plantago media</i>	<i>Statice tatarica</i>
journée sèche	160"—∞"—∞"	16"—40"—80"	∞"—∞"—∞"	32"—∞"—∞"
„ humide	4"—4"—6"	3"—4"—8"	20"—40"—60"	8"—8"—12"

J'ajoute que je pourrais citer nombre d'exemples analogues.

Une très grande influence est exercée par le lieu d'habitation. Si l'on compare des exemplaires d'une même espèce pris respectivement dans une steppe et au fond d'un ravin humide, la différence des degrés d'ouverture des stomates peut être très-considérable, surtout quand il s'agit de plantes hydrophiles. Or, en cultivant ces dernières dans des endroits secs, par exemple, dans la steppe unie, nous constatons que les stomates demeurent fermés pendant toute la journée. Même les plantes relativement peu sensibles réagissent d'une façon appréciable sur le moindre

Table N3.

	Vicia faba		Polygonum fagopyrum		Helianthus annuus		Centaurea margarita	
	Journée humide	Journée sèche	Journée humide	Journée sèche	Journée humide	Journée sèche	Journée humide	Journée sèche
4 ^h 30'	5"—7"—10"	8"—12"—18"	3"—4"—5"	2"—3"—4"	4"—6"—8"	12"—16"—20"	—	4"—5"—8"
7 ^h 30'	2"—3"—5"	7"—13"—15"	3"—4"—5"	3"—6"—12"	4"—8"—9"	2"—3"—5"	3"—7"—10"	2"—2"—3"
11 ^h 30'	2"—2"—3"	20"—40"—60"	1"—2"—3"	18"—25"—30"	3"—5"—8"	2"—3"—5"	3"—4"—6"	3"—4"—6"
14 ^h 00,	2"—3"—4"	25"—40"—80"	4"—6"—8"	30"—60"—100"	9"—5"—12"	20"—30"—60"	4"—5"—9"	20"—30"—40"
16 ^h 30'	3"—4"—6"	20"—40"—60"	6"—9"—12"	40"—60"—80"	3"—5"—6"	30"—45"—∞"	6"—7"—10"	25"—50"—100"



changement du degré d'humidité. Comme exemple, je citerai mes expériences sur la *Helianthus annuus*, semé respectivement dans la steppe et au fond d'un ravin:

	7 ^h	12 ^h	15 ^h
steppe	3"—6"—9"	15"—100"—∞"	100"—∞"—∞"
ravin	1"—2"—2"	1"— 3"—6"	24"—70"—180"

Nous trouvons une proportion analogue chez *Vicia faba*, *Plantago major*, *Plantago media* et *Cichorium intybus*.

Des résultats intéressants m'ont été donnés encore par l'*Aster amellus* pris sur le flanc d'un profond ravin dans cinq lieux d'habitation ayant un degré d'humidité différent, le pré étant l'endroit le plus humide, et la côte exposée au soleil à végétation rare, le lieu d'habitation le plus sec. Au cours d'une journée chaude et sèche le degré d'ouverture des stomates a été pour le pré: 3"—4"—4"—5"; pour la steppe — pré 9"—10"—11"—12"; pour la steppe à graminées mêlées de dicotylédonées: 9"—10"—11"—13"; pour une steppe à la *Stipa pennata*: 16"—18"—22"—25"; enfin, pour la côte exposée et sèche: ∞"—∞"—∞"—∞".

Or, toutes les plantes ne sont pas également sensibles au degré d'humidité: certaines espèces le sont plus, d'autres moins. En voici quelques exemples (Table N3):

Il ressort de cette table qu'en temps humide les stomates de toutes les plantes sont largement ouverts pendant toute la journée. Pendant le période sèche les stomates commencent à se fermer ce, qui a lieu plus tôt chez *Vicia* et *Polygonum* que chez *Helianthus* et *Centaurea*.

La table N4 montre les différences qui existent sous ce rapport entre

Table N4.

	Papaver somniferum	Helianthus annuus	Pisum sativum
6 ^h	3"—8"—20"	22"—40"—70"	∞"—∞"— ∞"
11 ^h	1"—1"— 1"	1"— 2"— 3"	20"—35"—110"
14 ^h	1"—1"— 2"	2"— 3"— 5"	80"—50"— ∞"
18 ^h	2"—5"—12"	∞"—∞"—∞"	∞"—∞"— ∞"

le *Papaver somniferum* et *Helianthus annuus*, d'une part, et le *Pisum sativum*, d'autre part. Chez cette dernière espèce le degré d'ouverture des stomates était plus faible que chez les deux premières. Je pourrais citer beaucoup d'autres exemples illustrant les différences qui existent sous ce rapport entre différentes plantes, mais je crois pouvoir me borner à ceux exposés ci dessus.

Les stomates constituent les organes d'évaporation ainsi que d'absorption du CO_2 ; ces deux processus doivent donc être étroitement liés à la régulation des stomates, et cette dernière doit avoir une vive répercussion sur les processus physiologiques. Considérons d'abord l'évaporation. Pour résoudre ce problème, j'ai exécuté nombre d'expériences sur diverses plantes se trouvant dans des conditions différentes ; chaque fois je constatais un certain rapport entre le degré d'ouverture des stomates, d'une part, et l'intensité de l'évaporation, d'autre part. Pour ces expériences je prenais plusieurs feuilles toutes pareilles que je soumettais ensuite à des conditions d'éclairage différentes ; et par là j'obtenais des degrés divers d'ouverture des stomates. L'intensité de l'évaporation était déterminée à l'aide de la balance et le degré d'ouverture des stomates à l'aide du poromètre. Ainsi dans une expérience avec le *Rumex confertus* (table N5.) nous constatons une parfaite coïncidence entre les

Table N5.

L'ouverture des stomates	L'évaporation mgr.	Le rapport
≈"—≈"— ≈"—≈"	23	1,0
≈"—≈"— ≈"—≈"	25	1,1
≈"—≈"—480"—≈"	75	3,3
37"—16"— 30"—90"	178	7,7
17"—17"— 12"—10"	211	9,2

données du poromètre, d'une part, et l'intensité de l'évaporation, d'autre part. L'intensité de l'évaporation peut sensiblement varier chez différentes plantes suivant le degré d'ouverture des stomates. Une espèce peut évaporer tantôt plus, tantôt moins qu'une autre, tantôt autant que celle-là ! Ainsi la *Statice tatarica* évapora selon que les stomates étaient fermés ou ouverts respectivement 25 et 366 mgr. par heure et centimètre carré, le *Rumex confertus* a accusé respectivement 23 et 115 mg. Donc, si nous comparons deux plantes ayant les stomates respectivement fermés et ouverts, la première évaporerait moins que la deuxième ; dans le cas contraire c'est l'inverse qui se produirait. Pour cette raison toute tentative de déterminer laquelle des deux plantes évapore plus que l'autre est nécessairement vaine ; les chiffres respectifs peuvent être des plus variés, ce que je pourrais prouver par nombre d'exemples.

Les stomates influent également sur l'assimilation du carbone. Ici aussi on constate une très étroite corrélation. En voici quelques exemples : le degré d'ouverture des stomates étant à peu près identique, nous avons :

$$\frac{\text{degré d'ouverture}}{\text{assimilation}} = \frac{8''}{100''} \frac{9''}{98''}, \text{ ou bien } \frac{10''}{100} \frac{10''}{100} \frac{10''}{100} \text{ etc.};$$

et le degré d'ouverture différent:

$$\frac{20''}{100} \frac{30''}{86} \frac{34''}{60} \text{ ou } \frac{60''}{100} \frac{180''}{75} \frac{270''}{63} \frac{\infty''}{43} \text{ ou } \frac{32''}{100} \frac{60''}{69} \frac{95''}{54} \text{ etc.}$$

Pour cette raison le degré d'ouverture des stomates, ainsi que le degré d'assimilation du carbone seront différents dans différentes conditions d'humidité, par exemple, *l'Aster amellus* donne dans la steppe — pré $\frac{4\frac{1}{2}''}{100} \frac{5\frac{1}{2}''}{100} \frac{5}{99}$, dans la steppe à graminées: $\frac{10''}{73} \frac{11''}{72} \frac{19''}{44}$ et sur une

côte exposée $\frac{9''}{67} \frac{18''}{40} \frac{25''}{31}$; on voit que la coïncidence est parfaite. Il

est à noter que toutes les plantes transportées dans des lieux plus secs ne ferment pas leurs stomates dans un même degré et par conséquence n'accusent pas la même diminution de l'assimilation du carbone; ainsi

Aster galatella a donné pour le pré $\frac{6''}{100''} \frac{7''}{98}$ et pour la steppe $\frac{9''}{88} \frac{10''}{88}$;

la *Centaurea scabiosa* a accusé respectivement: $\frac{4''}{100} \frac{4\frac{1}{2}''}{100}$ et $\frac{18''}{65} \frac{25''}{47}$,

cette dernière plante s'est donc montrée plus sensible.

La sécheresse influe finalement sur l'énergie avec laquelle a lieu la respiration des plantes. A mesure qu'un organe végétal se dessèche l'intensité de la dissimilation peut baisser, demeurer stationnaire ou bien augmenter. La respiration des organes contenant peu d'eau, par exemple, des graines s'affaiblit à mesure que la dessiccation de l'organe fait du chemin; par contre, les feuilles réagissent tout autrement. Chez les plantes xerophytes l'intensité de la respiration demeure stationnaire pendant la déshydratation; chez les mésophytes elle peut augmenter très considérablement. La table N6 indique les quantités respectives de ma-

Table N6.

	A l'état turge- scent	A l'état fané
Ranunculus repens . .	5,3	9,3
Bidens tripartitus . . .	8,4	12,8
Rumex confertus . . .	12,2	20,1
Trifolium pratense . .	4,0	5,2
Cirsium canum	3,7	5,5
Centaurea jacea	8,6	12,1

tière organique dépensée par les feuilles de différentes plantes tant fraîches que fanées.

La perte d'eau temporaire que la plante subit pendant la période de sécheresse a une repercussion sur ses fonctions. Bien que la plante reçoive une quantité suffisante d'eau, que ses organes possèdent une turgescence normale, et qu'extérieurement elle ne diffère point d'une plante qui se porte bien, ses organes fonctionnent d'une manière anormale: les stomates ne peuvent s'ouvrir largement, voire même ils dégénèrent en partie, l'assimilation du carbone est très réduite, par contre la dissimilation a augmenté. Tout cela exerce une influence très défavorable sur la croissance de la plante. Il est nécessaire d'attribuer une grande importance aux processus de dissimilation. J'ai exécuté 300 expériences pour déterminer la quantité de matière organique brûlée par la plante au cours de la respiration; la plupart de ces expériences ont eu lieu à une température d'environ 15° C. La perte de matière organique équivalait en moyenne à 5,7% par jour; dans 27 cas les plantes avaient perdu plus de 10%, dans 20 cas plus de 15% de leur poids; quelquefois quand la température était élevée la perte atteignait 20%, voire même 23,2%; il en ressort que la plante est capable de perdre rien que pendant un délai de 24 h. $\frac{1}{20}$, $\frac{1}{10}$, $\frac{1}{5}$ et $\frac{1}{4}$ de son poids sec. Pour un hectare de blé cette diminution peut se chiffrer non seulement par dixièmes mais même par centaines de kilo par jour; surtout lors des nuits chaudes, quand les plantes se trouvent dans un état d'accablement. A part cela, en basant notre calcul sur le poids sec total, nous faisons entrer en ligne de compte les parties mortes, telles que fibres, membranes, vaisseaux etc.; si l'on ne considère que la matière plastique et vivante-la perte subie par la plante pendant les journées de sécheresse et les nuits chaudes pourra atteindre plusieurs dizaines de %. Dans ces cas-là la dissimilation augmente énormément tandis que la synthèse de la matière organique est nulle, ou presque nulle. Résultat-non seulement la plante n'augmentera pas de poids, mais ce dernier subira une diminution très nette. Cette thèse qui semble absurde est corroborée par l'observation. Pendant deux ans j'ai exécuté au gouvernement d'Ekaterinoslav une triple série d'observations sur l'accroissement du froment. Dans la première série de ces expériences je prenais chaque jour 500 et dans les deux autres respectivement 1000 exemplaires. Les plantes étaient séchées, après quoi je déterminais leurs poids sec.

Dans la première série d'expériences l'erreur commise ne dépassait pas le 10%, n'étant en moyenne que de 6%; dans les deux autres elle était encore moindre. Il est à noter que j'expérimentais avec des lignées pures, qui donnaient au contrôle un matériel des plus homogènes.

L'accroissement ne suit pas une ligne invariablement ascendante, mais accuse des oscillations continuelles. Ainsi, en 1918 j'ai observé depuis le 3 juin et jusqu'au 31 juillet une lignée pure du *froment* (de la forme *lutescens*), semée en avril. Sur 56 expériences dans 28 cas le *froment* n'accusait aucun accroissement voire même on constatait une diminution du poids. Dans 3 cas cette diminution était par jour de 5—10%, 1 fois de 10—15%, 6 fois de 15—20%, 5 fois de 20—30% et 2 fois de plus de 30%. Le poids sec moyen avait varié dans de larges limites. Le 4 juillet il atteignait une grandeur considérable — 1,65 gr.; puis par suite de la sécheresse il commença à diminuer; au 8 juillet il atteignit 0,93 gr.; dans la suite il se releva, le 19 juillet il avait atteint son maximum

— 2,14 gr. ; suivi d'une nouvelle diminution accompagnée de constantes oscillations; enfin au moment de la récolte, le poids moyen baissa jusqu'à 0,83 gr. On voit qu'à ce point de vue on aurait dû procéder à la récolte dès le 19 juillet, jour où le poids sec avait atteint son maximum.

L'accroissement des grains avait accusé des fluctuations beaucoup moins considérables ; ici aussi j'observais tantôt une augmentation, tantôt une diminution du poids sec. La méthode la plus exacte consiste à compter et à peser 1000 grains, l'erreur ne dépassant point 1 à 3%. Or, le poids maximum d'un grain peut ne pas coïncider avec l'accroissement maximum de la plante entière, étant donné que la graine peut utiliser le matériel plastique accumulé dans les feuilles et les tiges. Sur 34 analyses dans 9 cas le poids sec de 1000 grains avait diminué ; 2 fois cette diminution avait dépassé les 3%, 2 fois les 5% et 1 fois les 15%. Le maximum avait en lieu deux jours avant la récolte.

Il est à noter que l'année en question était marquée par une grande sécheresse et que la récolte dans cette localité fut des plus médiocres. J'ai fait aussi semer aux fins d'expérience le même *froment* au mois de juin. Depuis le 2 juin jusqu'au 26 août j'ai mesuré 58 fois l'accroissement ayant eu lieu pendant les dernières 24 h. ; dans 24 cas la plante n'avait pas augmenté de poids, voire même ce dernier avait diminué, dans 5 cas moins de 5%, dans 6 cas de 5 à 10%, dans 6 cas de 10 à 15%, dans 3 cas de 15 à 20% et dans 4 cas de 20 à 30%. Le maximum du poids d'une plante entière avait été observé le 1 août — 0,43 gr. ; le 4 août il tombait à 0,28 gr. pour se relever au 8 août, lorsqu'il atteignit 0,37 gr. ; puis suivirent des fluctuations dans l'un et l'autre sens ; au 21 août il était tombé jusqu'à 0,22 gr. ; enfin le 26 août il avait atteint 0,29 gr. Le poids maximum de 1000 grains fut observé le 7 août soit 11,04 gr., le 10 août il était de 9,24 gr., après quelques fluctuations il atteignit le 20 août 10,60 gr. ; le 21 août il baissa à 9,2 gr. et à la fin de ces expériences le 26 août il était de 10,35 gr. Sur 31 cas l'accroissement quotidien d'un grain de *froment* a été dans 9 cas négatif : dans 4 cas cette diminution avait été inférieure aux 3%, dans 2 cas elle était de 3 à 5%, dans 1 cas de 5 à 10% et dans 2 cas de plus de 10%. Il en résulte qu'au point de vue du poids sec total il aurait mieux valu procéder à la récolte le 1 août soit le 7 août si l'on ne considère que le poids sec des grains que de laisser le blé sur pied jusqu'au 24 août.

En 1917 j'ai entrepris des expériences analogues sur la même espèce de froment semée comme d'ordinaire au commencement du printemps. Depuis le 17 mai et jusqu'au 15 juillet j'ai mesuré 39 fois le degré d'accroissement. Dans 11 cas je constatais une diminution, laquelle était 6 fois inférieure aux 5%, trois fois elle atteignit 5 à 10% et deux fois 10 à 15%. Cette année-là la sécheresse d'ailleurs pas très grande — n'avait duré que la seconde moitié de l'été. Le poids moyen maximum (1,55 gr.) avait été constaté le 10 juillet, 4 jours avant la récolte ; lors de cette dernière il était descendu à 1,28 gr. Le poids maximum de mille grains (30,77 gr.) avait été constaté deux jours avant la récolte ; à la fin de mes expériences il n'avait baissé que de 1%.

Des observations exposées ci-dessus il ressort d'une façon très nette que les plantes n'accusent point un accroissement continu, mais qu'elles peuvent perdre une partie considérable de leur poids ; ce phénomène dépend d'une dissimilation trop énergique lors des périodes de sécheresse ainsi que d'une forte diminution de l'assimilation, résultant de l'affaiblissement de la capacité régulatrice des stomates ainsi que la diminution de l'activité photosynthétique de la parenchyme à chlorophylle.
