

SUR LA TRANSFORMATION DU
COLLENCHYME EN SCLÉRENCHYME CHEZ LES
PODOSTÉMONACÉES

Par

M. F. A. F. C. WENT.

Plusieurs cas sont connus, où des cellules collenchymateuses se transforment en fibres sclérenchymateuses. Déjà Schwen-
dener (8) en parle en ces termes: „Es kommt jedoch hin
und wieder vor, dass sich später einzelne Zellen ganz nach
Art der Bast- oder Libriformzellen ausbilden, indem sie eine
derbe Membran von gleichmässiger Dicke und mit zahl-
reichen linksschiefen Porien erhalten. Solche Zellen kommen
z.B. in den älteren Internodien von *Tecoma radicans* sowohl
unmittelbar unter der Epidermis als auch etwas tiefer im
Innern regelmässig vor; sie fallen durch ihre Färbung
schon im Querschnitt auf. Eine ähnliche Umwandlung
volzieht sich im Bastteil (Phloem) der Gefässbündel von
Eryngium planum, *Astragalus falcatus* u.A. Der junge Bast—
das Wort im herkömmlichen Sinne genommen — ist bei
diesen Pflanzen geradezu collenchymatisch. Erst später
modelliren sich aus diesem Collenchym die eigentlichen
Bastzellen, die sich schon durch ihre stärkere Lichtbrechung
abheben, heraus, so zwar, dass der übrig bleibende Mem-
branstoff nun als gewöhnliche Interzellulärsubstanz erscheint.
Auch hier ist übrigens diese Umwandlung keineswegs eine
durchgreifende; einzelne Collenchymzellen bleiben unver-
ändert, werden jedoch durch den Druck der Bastzellen
unregelmässig comprimirt und verzerrt“.

Plus tard Weiss (9) dans son mémoire sur les faisceaux

fibrovasculaires des Pipéracées signale plusieurs cas chez les représentants de cette famille, où des cellules du collenchyme se transforment en sclérenchyme. Une étude plus approfondie faite par M. Haberlandt (4) l'amène à la conclusion, que les éléments libériens sclérenchymateux commencent toujours leur différenciation comme collenchyme; il l'a étudié plus spécialement chez le *Pelargonium gibbosum*. Plus tard, il a formulé son opinion de la manière suivante: (Haberlandt 5) „Für die anatomisch-physiologische Homologie des Bastes und des Collenchyms ist es jedenfalls bedeutsam, dass jede Bastzelle in einem früheren Stadium ihrer Entwicklung Collenchymzelle gewesen ist. Die Ausbildung einer Bastcambiumzelle beginnt nämlich mit einer collenchymatischen Verdickung der Zellkanten und erst später wird die provisorische Collenchymzelle zu einem jungen Bastelemente; dies geschieht derart, dass bloß die innerste, ein dünnes Häutchen bildende Wandschicht *gleichmässig* in die Dicke wächst und so zur Bastzellmembran wird, während die Collenchymzellwandungen allmählich resorbirt werden oder teilweise als Interzellular-substanz zwischen den Bastzellen erhalten bleiben". M. Ambronn (1) a constaté d'autres cas de métamorphose de collenchyme en sclérenchyme, comme chez l'*Eryngium campestre* et plusieurs Pipéracées. Il en donne une description à peu près conforme à celle de M. Haberlandt. Citons enfin M. Giltay (3), qui fournit d'autres exemples de transformation de collenchyme en sclérenchyme et qui décrit ce procès d'une manière très-précise. Je me borne à mentionner des figures de cet auteur, ayant rapport au *Phlox paniculata* (la figure 5 de sa Planche II), laquelle se rapproche beaucoup de ce que j'ai observé moi-même chez les Podostémonacées.

Pour citer un auteur récent, je nommerai M. Beckman, (2) qui a constaté la transformation du collenchyme en sclérenchyme chez le *Psilotum Bernhardi*.

On sait que les espèces de la famille des Podostémonacées

se trouvent exclusivement dans les cascades et les rapides des fleuves tropicaux. J'ai eu l'occasion de les étudier pendant un séjour à la Guyane hollandaise, où j'ai pu camper près des cataractes Raleigh de la rivière Coppename en Juillet et Août 1923. Les tiges de ces plantes, qui sont fixées aux rochers par leur base, ont à subir des tensions excessives dans l'eau des rapides.

Je donnerai une description de ces plantes à un autre endroit. Il suffira de mentionner ici qu'après la saison des pluies l'eau des fleuves baisse très rapidement et qu'alors les tiges et les feuilles de ces plantes, qui ne sont plus submergées, pourrissent en quelques jours. Mais en même temps les fleurs paraissent; elles s'ouvrent au-dessus de l'eau et l'ovaire ensuite se développe jusqu'à ce que le fruit soit mûr. Les pédicelles des fleurs et des fruits, ainsi que la partie basale des tiges, d'où sortent ces pédicelles, ne pourrissent pas. Seule la partie périphérique est rejetée

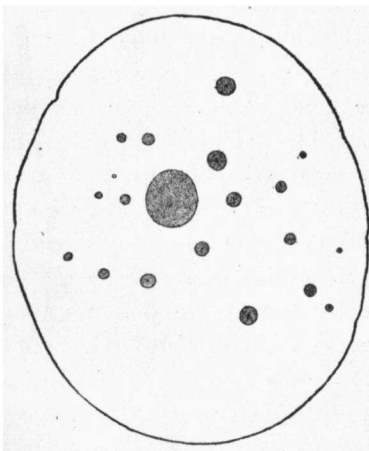


Fig. 1. Gross. 5 X.

Coupe transversale d'une tige de *Oenone Staheliana* avec les faisceaux vasculaires

d'une manière très caractéristique dont je parlerai ailleurs; la partie centrale reste, tout en prenant une couleur brune, tandis que son aspect devient assez sec. Ce tissu persistant, dont je veux parler ici, se compose d'un ou de plusieurs faisceaux libéro-ligneux, entourés de sclérenchyme, qui rapidement prend une couleur brun-foncé.

Le sclérenchyme dont il est question ici, ne se forme que très tard dans le développement de la plante. Lorsqu'on fait une coupe transversale d'une tige en-

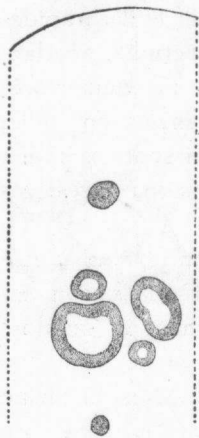


Fig. 2. Gross. 8 X.
Coupe transversale d'une tige de Oenone Staheliana dans un stade avancé de son développement. On voit qu'au centre les faisceaux libéro-ligneux sont entourés de coupes de sclérenchyme.

qu'ici c'est le collenchyme qui se transforme en sclérenchyme. Mais si l'on étudie des tiges, qui ne sont pas trop âgées (c'est à dire où ce procès est fini), on peut suivre dans une même coupe transversale tous les stades, depuis le collenchyme pur jusqu'à des cellules sclérifiées totalement.

Avant de m'étendre là-dessus, il faut dire que les cellules

core verte, on voit ce qui est représenté dans la figure 1, c'est à dire un tissu parenchymateux, entouré d'une épiderme et dans lequel sont parsemés plusieurs faisceaux libéro-ligneux, chacun entouré d'une gaine de collenchyme. La plupart de ces faisceaux sont éphémères et par conséquent ils ne subissent aucune métamorphose, mais celui du centre, ou plusieurs qui ont une position centrale se transforment assez rapidement au moment mentionné plus haut.

Une coupe dans ce stade se voit dans la figure 2, où deux grands et deux petits faisceaux sont entourés chacun d'une gaine de sclérenchyme assez épaisse.

Une série de coupes transversales fait voir,

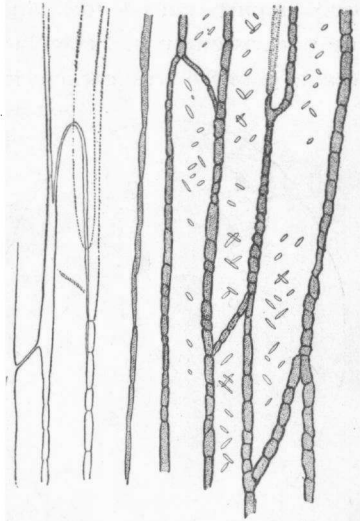


Fig. 3. Gross. 160 X.
Coupe longitudinale d'une tige de Oenone Staheliana où la transformation du collenchyme en sclérenchyme est visible.

du collenchyme ont un axe longitudinal assez long, avec des parois transverses ou obliques et que les fibres sclérenchymateuses ont la même longueur. En consultant la figure 3, qui donne une section longitudinale à l'endroit où le collenchyme s'est transformé en sclérenchyme, on voit bien, qu'il n'y a eu aucun cloisonnement pendant cette transformation.

Ces trois figures ont rapport à une nouvelle espèce de *Oenone*, que je désigne sous le nom de *Oenone Staheliana*. Mais le nom a assez peu d'importance, car la même chose peut être constatée dans beaucoup d'espèces de *Podostémonacées*, plus spécialement si ces espèces ne sont pas trop petites. Ainsi les autres figures, que je mentionnerai encore, se rapportent à l'*Oenone Richardiana* (figure 5) ou à une autre espèce de *Oenone*, non encore décrite (les figures 4 et 6).

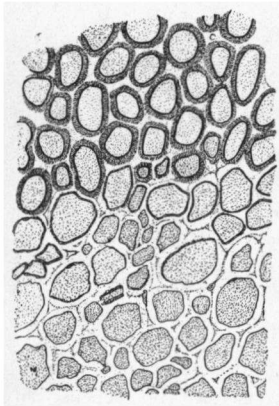


Fig. 4. Gross. 300 X.
Coupe transversale d'une tige de *Oenone spec.* où le collenchyme se transforme en sclérenchyme.

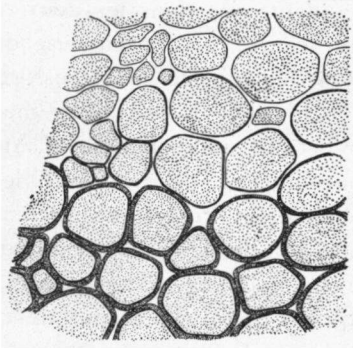


Fig. 5. Gross. 300 X.
Coupe transversale d'une tige de *Oenone Richardiana*, où l'on voit la transformation du collenchyme en sclérenchyme.

La figure 4 montre une coupe transversale d'un collenchyme, qui se transforme en sclérenchyme. Dans la fig. 5 la même chose se voit pour une autre espèce où les parois, aussi bien du collenchyme que du sclérenchyme sont plus minces. Quoiqu'il en soit, il est

évident, que dans les deux cas à mesure qu'on se transporte du centre à la périphérie des faisceaux libéro-ligneux on voit le collenchyme transformé en sclérenchyme.

On peut suivre cette métamorphose en se servant de réactions microchimiques. Ainsi en traitant les coupes par le chlorure de zinc iodé, le collenchyme se colore en bleu foncé à l'exception de la lamelle moyenne, qui reste incolore. Il est donc évident, qu'elle ne contient pas de cellulose, mais seulement de la pectose. Puis on voit une mince couche interne de la paroi qui se colore en jaune et s'épaissit de plus en plus, à mesure que l'on va du centre à la périphérie du faisceau. Mais en même temps, la substance primitive de la paroi présente une altération de sa coloration, qui change de bleu pur en gris bleuâtre, puis en gris jaunissant, enfin en jaune. Cela nous prouve donc, que non seulement une lamelle de substance ligneuse est formée à la face interne de la paroi, mais que la substance déjà existante de celle-ci à son tour est lignifiée de plus en plus, de manière à ce que plus tard la paroi entière ne donne plus la réaction de la cellulose. On peut appuyer cette manière de voir par l'emploi de réactifs spéciaux de la membrane lignifiée, par exemple du sulfate d'aniline, avec lequel on peut bien différencier les diverses parties de la membrane. Enfin, l'étude de la paroi au moyen de grossissements plus forts mène à la même conclusion. Ainsi, dans la figure 6

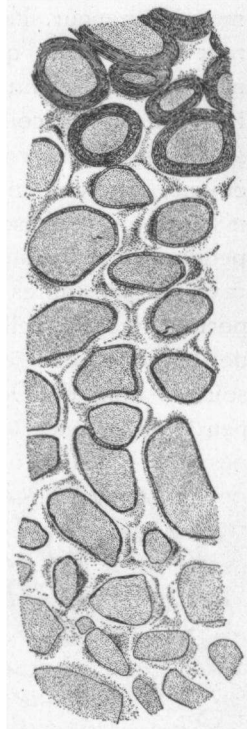


Fig. 6. Gross. 450 X.
Coupe transversale d'une tige de *Oenone spec.*; formation du sclérenchyme au dépens du collenchyme.

une coupe transversale à grossissement plus fort est figurée dans la partie où le tissu collenchymateux est dans le procès de se transformer en sclérenchyme. On voit d'abord des parois, qui ont la lueur un peu bleuâtre si caractéristique pour le collenchyme. Plus tard une couche de matière très différente se forme à la face interne de la paroi. On dirait que ce soient au début des substances granuleuses, sécrétées par le protoplasma, qui plus tard se réuniraient en une seule couche assez mince, qui peu-à-peu s'épaissit. Quoiqu'il soit évident que c'est par apposition que cette première lamelle se forme, on ne peut en dire autant de son accroissement; il est aussi possible que celui-ci se fait par apposition que par intussusception. La substance originale de la paroi collenchymateuse reste longtemps visible au dedans des couches nouvelles lignifiées. Ce n'est que plus tard qu'elle devient de moins en moins distincte, soit parcequ'elle est lignifiée, soit parceque les nouvelles couches ligneuses la résorbent. Le contenu protoplasmique des cellules du collenchyme perd son amidon; plus tard on obtient des réactions d'acide tannique et lorsque les cellules sont tout-à-fait sclérifiées tout le protoplasma a disparu.

Le phénomène curieux, décrit ici pour les Podostémocées, diffère en ceci de ce qui s'observe chez d'autres plantes, que ce sont des cellules adultes et même déjà assez âgées, qui se changent de collenchyme en sclérenchyme. Quant à leur fonction, elle reste la même, c'est à dire celle de contribuer à la stabilité de ces plantes. Au début c'est le collenchyme, qui fonctionne, pendant que les tiges restent submergées; c'est pendant ce temps, qu'elles ont à subir la force des eaux, qui souvent est considérable, de sorte qu'elles doivent pouvoir se courber librement. Plus tard, par suite de la baisse des eaux, les tiges deviennent aériennes. C'est le sclérenchyme qui reprend à ce moment la fonction de système de soutien; les tiges alors sont assez rigides.

Ça et la dans la description des Podostémonacées on trouve des remarques qui prouvent que d'autres naturalistes déjà ont observé ces changements du collenchyme primitif. On en trouve dans les travaux de Warming, de M. M. Goebel et Willis; plus spécialement M. Mildbraed (7) et M. Matthiesen (6) les mentionnent. Mais jusqu'à présent on ne s'en est occupé qu'accidentellement; il me semblait de quelque importance d'y consacrer un article spécial.

Utrecht, Août 1924.

1. Ambronn, H. Über die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. T. XII. 1879—1881. p. 486—492, XXIX fig. 7, Taf. XXX fig. 1, 12, 13, 14.
2. Beekman, W. L. Über die Torsion des Stengels von *Psilotum Berhardi*. Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais. Vol. XXI. 1924. p. 100-105.
3. Giltay, E. Het collenchym, Leiden, E. J. Brill. 1882.
4. Haberlandt, G. Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. Leipzig, W. Engelmann. 1879. p. 51, 52. Taf. VII, fig. 11, 12, 13.
5. ——— dans A. Schenk. Handbuch der Botanik. T. II. 1882. p. 633.
6. Matthiesen, F. Beiträge zur Kenntnis der Podostemonaceen, Bibliotheca botanica. Heft 68. Stuttgart. 1908. p. 43.
7. Mildbraed, J. Beiträge zur Kenntnis der Podostemonaceen. Inaug. Diss. Berlin. 1904. p. 25.
8. Schwendener, S. Das mechanische Principium anatomischen Bau der Monocotylen, Leipzig, W. Engelmann. 1871, p. 5.
9. Weiss, J. E. Wachstumsverhältnisse und Gefässbündelverlauf der Piperaceen Flora 59, 1876, p. 342.