

NOTICE  
SUR LA VIE ET L'ŒUVRE  
DE  
MARIN MOLLIARD  
(1866 - 1944)

déposée en la séance du 3 juin 1946,

PAR

M. JOSEPH MAGROU

Membre de l'Académie des Sciences.

---

Je n'ai pas le privilège de figurer parmi les élèves directs de Marin Molliard. Mais amené, au cours de mes recherches, à explorer quelques-unes des voies qu'il a ouvertes, j'ai acquis assez de familiarité avec son œuvre et je m'en suis assez souvent inspiré, pour pouvoir me considérer comme un de ses disciples lointains et pour apprécier, en connaissance de cause, l'honneur que m'a fait l'Académie en m'appelant à la succession de cet éminent physiologiste.

Marin Molliard est né le 8 juin 1866, à Châtillon-sur-Loing, (au-  
Ac. des Sc. — *Notices et discours.*

aujourd'hui Châtillon-Coligny), dans le Loiret. Il était le septième et dernier enfant d'une famille champenoise dont le père était agent des contributions directes. Sa première enfance, après la guerre de 1870, s'écoula à Verneuil, village de moins de 2000 habitants, situé près de Dormans, dans la Marne. Les années qu'il y vécut laissèrent en lui une impression ineffaçable. « Je me revois tout d'abord enfant, » disait-il au cours de la cérémonie intime qui, à l'occasion de son jubilé scientifique, réunissait autour de lui ses élèves et ses amis, « dans un petit village, en compagnie de ma mère, qui a été la première à me donner le goût de la nature, dont elle savait comprendre les charmes. Puis, j'ai eu la chance d'avoir pour premier maître un remarquable maître d'école qui me donna le goût du travail ». A dix ans, il perdit son père, son oncle, Léon Molliard, préfet des études au Collège Sainte-Barbe, remplaça auprès de lui le disparu. Mais il l'arracha à la campagne pour l'emmener à Sainte-Barbe, dont il suivit toutes les classes depuis la septième jusqu'aux mathématiques spéciales. « Pour moi, le Collège, » lit-on dans le discours qu'il prononça en 1929 à la distribution des prix de Sainte-Barbe, « et je viens de vous dire de quelle tendresse j'y fus pourtant entouré, m'est toujours apparu comme l'équivalent d'une cage, surtout dans les grandes villes, et je ne me souviens pas sans une certaine terreur de ces années où, arraché aux champs et au plein air, j'ai vécu dans des cours sombres, avec, entre la confection d'un thème et une leçon à apprendre, la sinistre distraction de la promenade giratoire dont vient évidemment de s'inspirer le préfet de police, pour tenter de résoudre le problème de la circulation parisienne. »

Aussi les impressions de ses premières années restaient-elles gravées dans son esprit. Il n'oubliait pas les promenades de son enfance, et ses rêves d'avenir ne cessaient de converger vers les sciences de la Nature. Admis en 1888 à l'École Normale Supérieure, il y entra avec l'intention bien arrêtée de préparer l'agrégation des Sciences naturelles.

A l'École de la rue d'Ulm il trouva, à côté de Maîtres tels que

Giard, Gaston Bonnier, Costantin, des aînés directs, parmi lesquels Le Dantec et Matruchot, dont l'enseignement et les amicales conversations devaient influencer sur son orientation définitive.

Reçu agrégé des Sciences Naturelles en 1892, il prolongea de deux ans, en qualité d'agrégé-préparateur, son séjour à l'École Normale. Il s'attendait à effectuer ensuite un tour de France plus ou moins varié, mais sa destinée devait le fixer pour toujours à Paris et, en fait de déplacement, il n'eut qu'à se transporter de la rue d'Ulm à la rue Saint-Jacques, à la Sorbonne où, jusqu'à la fin de sa vie, il occupa, dans le Laboratoire de Botanique, la même petite salle où son maître G. Bonnier l'avait installé dès 1894 en qualité de chef des travaux. En 1902, il devint Maître de Conférences de Botanique à la Faculté des Sciences, puis, successivement, Chargé de cours et Professeur adjoint. Enfin, en 1913, fut créée une Chaire de Physiologie végétale dont il fut le premier titulaire et où il enseigna pendant 23 ans. Dans ses fonctions de professeur, « il a donné à ses leçons », écrivait en 1944 notre Confrère M. Montel, alors Doyen de la Faculté des Sciences, « la forme qui convient aux disciplines les plus élevées d'enseignement supérieur: ne laisser ignorer aucune des grandes questions de la Physiologie végétale et montrer pour quelques-unes les résultats définitivement acquis et ceux qui demeurent en discussion ». Il fut Doyen de la Faculté des Sciences de 1920 à 1926.

Le 7 mai 1923, ses recherches furent couronnées par son élection à l'Académie des Sciences, où il succédait à Gaston Bonnier. Le 22 décembre 1937, il était élu membre de l'Académie d'Agriculture.

Le 6 mars 1937, son jubilé scientifique fut célébré en une cérémonie qu'il avait voulue lui-même tout intime. Il y reçut en hommage un volume de 750 pages intitulé « *Œuvres scientifiques de Marin Molliard, rééditées ou résumées par les soins d'un groupe d'élèves et d'amis* ». En même temps, notre regretté Confrère Jean Perrin, un de ses vieux amis de la rue d'Ulm, alors Sous-Secrétaire d'État à la Recherche scientifique, lui remettait, au nom du Gouvernement, la cravate de Commandeur de la Légion d'Honneur et lui donnait l'accolade.

Il quittait cette même année son enseignement, mais sa retraite universitaire ne diminua en rien son activité scientifique. Il continua d'occuper dans le laboratoire de Botanique, auprès de son successeur, élève et ami M. le Professeur Combes, la pièce que Bonnier lui avait assignée 43 ans auparavant et où il devait travailler jusqu'à son dernier jour.

Il avait épousé en 1893 M<sup>lle</sup> Debray, fille du grand chimiste Debray, membre de notre Compagnie, qui, à l'École Normale, s'était lié d'amitié avec son oncle Léon Molliard. Toute sa vie de famille s'est écoulée dans la maison que possédait Debray, rue Vauquelin, sur le flanc de cette montagne Sainte-Geneviève où il a vécu depuis son enfance. Mais si sa carrière universitaire et scientifique lui apporta toutes les satisfactions dues à ses mérites, sa vie privée ne fut pas exempte d'événements douloureux. L'un de ses fils, qui avait combattu glorieusement pour la France au cours de la guerre de 1914-1918, succomba, quelques jours avant l'armistice, des suites de ses blessures. En 1932, la perte de M<sup>me</sup> Molliard vint assombrir ses dernières années. Ces deuils cruels l'affectèrent profondément. A ses amis réunis autour de lui pour fêter son jubilé, il déclarait: « Il semble que cette journée devrait être pour moi de pure joie, mais, et c'est fatal, elle est avant tout une journée du souvenir, et c'est l'absence d'êtres chers qui vient à cette heure hanter mon esprit et mon cœur; mais je ne veux pas assombrir cette réunion et je m'efforcerai de me redoubler; écartant les blessures reçues au cours de ma route par l'homme, je n'évoquerai ici que les souvenirs du professeur et du botaniste. »

Lui-même fut profondément atteint dans sa santé au cours de la dernière guerre. Il n'en continua pas moins de fréquenter assidûment, avec un courage admirable, son laboratoire et les séances de l'Académie. Il s'éteignait à Paris, le 24 juillet 1944 et, s'il fut privé de la joie de voir de ses yeux la libération de la capitale et la victoire de nos armes, il put du moins quitter ce monde avec la certitude de la délivrance prochaine de la patrie.

\*  
\* \*

En tête du beau volume où les élèves et les amis de Marin Molliard ont réuni, à l'occasion de son jubilé, ses œuvres scientifiques, figure cette épigraphe: «*La plante et le milieu*». On ne pouvait mieux résumer en deux mots le sens général de l'œuvre botanique de Molliard, ni évoquer avec plus d'exactitude l'idée directrice qui l'a guidé au cours de sa carrière et qui est à l'origine de toutes ses découvertes.

Molliard est venu à la Science au moment où l'attention des naturalistes se portait sur les idées de Lamarck, rendues au jour après une longue période d'oubli. Sous l'influence des théories lamarckiennes, de nombreux botanistes, français pour la plupart, étudiaient expérimentalement l'action des agents extérieurs sur la forme et la structure des plantes et découvraient l'extraordinaire plasticité de l'organisme végétal, qui le rend capable de s'adapter, par des modifications morphologiques, aux conditions du milieu ambiant. Ainsi se constituait une branche nouvelle et féconde de la Botanique, la Morphologie expérimentale ou Morphogénie.

Toutefois, les découvertes accomplies dans ce domaine ne satisfaisaient pas pleinement l'esprit de Molliard, épris de précision et de rigueur. « Il n'apparaissait jusqu'à présent, écrivait-il, qu'une corrélation un peu lointaine entre les conditions extérieures et les changements morphologiques qui en dépendent... Entre les deux termes extrêmes, action du milieu et changement de structure, il existe toute une série de chaînons qu'il s'agit de définir. C'est précisément pour mettre en évidence, autant qu'il est possible, quelques-uns de ces intermédiaires, pour pénétrer d'une manière plus intime dans l'essence même des phénomènes que j'ai entrepris la plupart de mes expériences. »

Molliard se demanda si les modifications des conditions extérieures n'entraîneraient pas d'abord des changements dans les échanges de matière et si ces déviations du métabolisme ne retentiraient pas à

leur tour sur les caractères morphologiques. Pour le vérifier, il mit à profit la propriété que possèdent les plantes supérieures d'absorber par leurs racines des substances variées. En modifiant soit un seul, soit un petit groupe des aliments mis à la disposition de la plante, on pourrait modifier sa nutrition et voir si cette transformation du métabolisme ne se traduirait pas extérieurement par des variations morphologiques et structurales.

Pour réaliser des expériences de ce type, il fallait créer une technique appropriée et, tout d'abord, se mettre à l'abri des microorganismes qui pullulent dans le milieu extérieur et qui peuvent modifier à chaque instant la nature des aliments pénétrant dans la plante. Il convenait pour cela de partir de graines désinfectées par des agents chimiques et de les semer aseptiquement sur des milieux nutritifs stérilisés, de composition chimique définie. C'était l'application aux plantes supérieures de la technique des cultures pures, créée par Pasteur pour les levures et les bactéries. S'inspirant des recherches antérieures de J. Laurent et de M. Mazé, Molliard institua une méthode qui lui permit d'obtenir facilement le développement complet d'une plante supérieure en culture aseptique; cette méthode est aujourd'hui couramment appliquée par de nombreux chercheurs.

Ainsi muni d'un instrument de travail éprouvé, Molliard se trouva en mesure d'étudier, avec beaucoup plus de précision que n'avaient fait ses devanciers, les phénomènes de la nutrition: nutrition carbonée, nutrition azotée, fermentation propre, se produisant dans les tissus végétaux aseptiques, sans intervention de ferments étrangers. Il réalisa de la sorte, dans le domaine de la Physiologie pure, d'importants progrès et, devenu titulaire de la chaire de Physiologie végétale, il consacra à la nutrition de la plante un ouvrage en quatre volumes qui devint aussitôt classique. Je n'analyserai pas dans le détail cette partie de l'œuvre de notre Confrère, et j'en arrive tout de suite à ses travaux relatifs à la forme des végétaux dans ses rapports avec la nutrition. Ils ont porté sur les principaux groupes du Règne végétal: Algues, Champignons, plantes vasculaires, mais c'est

à ces dernières que Molliard a consacré le plus grand nombre de publications.

Les premières plantes étudiées (Radis, Oignon, Cresson, etc...), ont été cultivées en culture pure sur une solution nutritive minérale (solution de Knop) rendue solide par adjonction de gélose et constituant le milieu témoin. De nombreuses cultures différaient des témoins par l'addition à la solution, en quantités variées, d'un composé supplémentaire, appartenant aux groupes des sucres, des alcools, des acides organiques, des substances azotées organiques ou minérales. Les cultures ont été faites à l'air libre ou en atmosphère confinée; un des premiers faits établis par Molliard est, en effet, l'antagonisme qui existe entre l'assimilation chlorophyllienne et l'absorption des sucres par les racines. En supprimant la fonction chlorophyllienne ou en la rendant minima par la fermeture des tubes de culture, on observe que non seulement le rendement n'est pas modifié, mais qu'il devient plus considérable qu'à l'air libre; l'assimilation chlorophyllienne doit être regardée comme s'opposant à l'absorption des sucres par les racines; les deux fonctions correspondent d'ailleurs à des migrations inverses des substances sucrées et on conçoit que ces deux courants se nuisent.

Le Radis, qui a servi surtout à ces expériences, présente, dans chacun des milieux utilisés une allure très spéciale, variable avec la dose du produit surajouté. Si l'on incorpore à la solution témoin des doses croissantes de sucre, on voit la taille s'accroître avec la concentration, puis décroître quand on dépasse une concentration optima qui correspond à 2 0/0 de glucose. D'autre part, le contour des feuilles se simplifie au fur et à mesure que s'accroît la concentration, ce qui permet d'expliquer l'existence d'une feuille à contour relativement simple que présentent parfois les Radis à la suite de leurs cotylédons; cette feuille, intermédiaire par ses caractères entre les cotylédons et les feuilles définitives, s'est différenciée à l'intérieur de la graine, donc dans un milieu beaucoup plus concentré en glucides

que celui qui, dans les conditions naturelles, préside à la formation des feuilles définitives. Lorsqu'on fournit aux plantes de la mannite, de l'asparagine, de la peptone, la forme des feuilles subit d'autres modifications des plus caractéristiques.

Ces changements de forme des feuilles s'accompagnent de modifications structurales; à mesure que l'on augmente la teneur en sucres des solutions où croissent les plantes, on constate que le tissu palissadique devient de plus en plus développé. Avec 15 0/0 de glucose et en atmosphère confinée, les feuilles acquièrent une structure comparable à celle des cotylédons, dont le parenchyme est entièrement formé de cellules palissadiques et ne présente pas de lacunes. On sait que le tissu palissadique se développe sous l'influence de la sécheresse, du chlorure de sodium, de la lumière, et, par suite, du climat alpin; les deux premières actions correspondent, comme dans les expériences de Molliard, à une augmentation de la concentration; il est de même de la lumière, qui agit en augmentant la teneur en sucres des cellules foliaires. Un grand développement du tissu palissadique n'est donc pas destiné, comme on l'a dit quelquefois, à favoriser l'assimilation chlorophyllienne, mais est, au contraire, la conséquence d'une assimilation intense.

Des modifications plus remarquables encore se produisent lorsque la culture a lieu en tubes fermés, c'est-à-dire en air confiné, en présence de glucose ou de saccharose. Dans ces conditions, la suppression des échanges gazeux avec l'extérieur entraîne une raréfaction progressive du gaz carbonique dans l'atmosphère du tube, et, par suite, la suppression de la fonction chlorophyllienne. Il en résulte, comme nous l'avons vu, un accroissement de l'absorption des sucres par les racines. Pour une concentration de 10 0/0 de glucose ou de saccharose, on voit l'axe épicotylé devenir trapu et prendre l'aspect et la structure d'un rhizome. Cette convergence s'explique, du fait que la tige en expérience et les rhizomes normaux sont soumis à des conditions de nutrition très comparables; dans les deux cas, en effet, on est en présence d'organes dépourvus de l'assimila-

tion chlorophyllienne et emmagasinant des substances de réserve; pour le rhizome, celles-ci proviennent des parties aériennes de la plante; pour la tige du Radis, du milieu nutritif où les sucres sont directement absorbés par les racines. Si l'on rouvre le tube de culture, les plantes développées en atmosphère confinée reprennent dans les nouvelles régions de croissance leurs caractères ordinaires. Ainsi se trouve réalisée la succession des deux structures que présente normalement un rhizome et qui correspondent, l'une à la période de sa formation, l'autre à la différenciation de sa partie terminale en une tige feuillée aérienne.

Mais la concentration en sucres du milieu nutritif retentit aussi sur la formation des tubercules, et les résultats obtenus dans cette voie d'abord sur le Radis conduisirent Molliard à étudier, chez des plantes variées, le déterminisme physico-chimique de la tubérisation, qui n'est autre chose que la mise en réserve des substances organiques dans un organe qui se renfle, de ce fait, pour constituer un tubercule ou un bulbe.

Les recherches de Noël Bernard avaient montré l'action des microorganismes dans la formation des tubercules initiaux des Orchidées; celles de E. Laurent et de Noël Bernard avaient établi d'autre part que la production des tubercules aériens de la Pomme de terre est liée à la valeur de la pression osmotique du milieu extérieur. Plus tard, Noël Bernard devait montrer que les tubercules embryonnaires des Orchidées peuvent se développer en l'absence de Champignons symbiotiques, si les semis sont faits sur un milieu suffisamment concentré en glucides.

Les expériences de Molliard montrèrent qu'il est possible d'obtenir des tubercules de Radis en l'absence de tout microorganisme étranger, à condition de fournir directement à la plante une quantité de sucre (glucose, lévulose, saccharose, maltose) correspondant à celle qu'elle élabore elle-même dans les conditions normales de culture.

En milieu glucosé, la tubérisation se produit quand la dose de glucose atteint 5 0/0. Les tubercules obtenus dans ces conditions à par-

Les tubercules de graines de Radis rond rose à bout blanc ont une forme tout à fait comparable à celle que l'on observe en culture normale, leur couleur, dans la partie qui est au dehors du milieu, est d'un rouge plus vif que dans la culture maraîchère. Si l'on amène les tubercules à se former entièrement dans la gélose, le pigment fait complètement défaut dans les cellules périphériques, par suite d'une aération moins abondante. On obtient aussi des tubercules entièrement blancs dans des milieux plus concentrés (5 à 10 0/0 de glucose); pour une concentration plus forte (15 0/0) les cellules superficielles se dessèchent et se subérifient, et le tubercule prend par places une coloration grise ou même complètement noire, due au dépôt contre les membranes d'une matière noire constituée aux dépens du protoplasme dégénéré. Ces tubercules sont à rapprocher de ceux qui se constituent normalement dans les races de Radis à tubercules noirs, dont les cellules superficielles présentent les mêmes caractères de subérification et de dégénérescence.

Si le glucose est remplacé par du saccharose (à la concentration de 10 0/0), les tubercules obtenus acquièrent une forme nettement différente et beaucoup plus allongée. Quelle que soit la nature du sucre, les radicules deviennent beaucoup plus nombreuses que normalement.

Les tubercules normaux du Radis ne contiennent comme réserves ternaires que des sucres solubles. Il en est de même chez les plantes développées en présence de 5 0/0 de glucose; mais si la concentration atteint 10 0/0, il apparaît de l'amidon dans tout le parenchyme secondaire des tubercules. Lorsque le glucose est fourni à la dose de 15 0/0, l'abondance de l'amidon est telle que les tubercules deviennent très durs et prennent une consistance analogue à celle de la Pomme de terre. Si bien que l'on a pu dire plaisamment que Molliard transformait les Radis en Pommes de terre.

Dans les plantes modifiées par ces conditions particulières de culture, notamment dans les rhizomes aériens obtenus en atmosphère confinée et en milieu fortement concentré en glucose, les cellules

conductrices du liber deviennent beaucoup plus nombreuses et apparaissent même en dedans du tissu ligneux, ce qui n'a jamais lieu dans la tige normale. Cela tient à une accumulation plus considérable des matériaux qui doivent être transportés par ces tissus conducteurs libériens. « Nous sommes en présence, écrit Molliard, d'une démonstration expérimentale particulièrement nette du principe Lamarckien bien connu sous sa forme concise: *la fonction crée l'organe* ».

Les remarquables résultats obtenus par Molliard chez le Radis le conduisirent à étudier les phénomènes de la tubérisation chez d'autres plantes à tubercules et à bulbes et à établir que dans tous les cas étudiés, il y a formation d'un tubercule lorsque la quantité de sucre existant à l'intérieur des tissus est suffisante, que ce sucre provienne de la photosynthèse ou qu'il soit fourni directement à la plante.

C'est ainsi que dans le cas de l'Oignon, il put obtenir un bulbe, en vérité d'un faible volume, en présence d'un milieu aseptique exclusivement minéral et présentant une concentration très faible (eau de rivière, par exemple). Dans des conditions convenables d'éclairage, l'Oignon se montre donc capable de fabriquer suffisamment de matériaux sucrés pour les mettre en réserve dans un bulbe, sans qu'il soit nécessaire de lui en donner directement. Dans certains cas, malgré les précautions prises, des microorganismes variés, bactéries ou Mucédinées, s'introduisent dans les cultures; ou bien ils tuent rapidement la plante, ce qui est généralement le cas pour les bactéries, ou bien ils n'empêchent pas son développement et permettent même la formation de bulbes plus volumineux que dans les cultures restées aseptiques. En ce cas, le champignon agit par le gaz carbonique qu'il dégage et qui est utilisé par l'appareil chlorophyllien de l'Oignon; on peut, en effet, arriver au même résultat en établissant dans la culture un courant continu d'air chargé de gaz carbonique ou en enfermant côte à côte, dans un vase fermé hermétiquement, la culture d'Oignon et une culture d'une des Mucédinées envisagées.

Les bulbes sont plus volumineux lorsque la plante se développe en présence d'un sucre tel que le saccharose; ils atteignent leur taille maxima pour un optimum de concentration correspondant à 5 0/0 de ce sucre; pour des concentrations plus fortes, ils diminuent de volume et acquièrent des caractères morphologiques nouveaux.

Mais l'adjonction de sucres au milieu de culture ou un éclaircissement intense ne sont pas les seuls moyens aptes à accroître la concentration en glucides des sucs de la plante. On peut atteindre le même résultat en augmentant la teneur en gaz carbonique des tubes de culture, ce qui intensifie l'assimilation chlorophyllienne et la synthèse des composés hydrocarbonés. C'est le résultat que Molliard avait obtenu accidentellement, comme nous venons de le voir, dans les cultures d'Oignons envahies par des Mucédinées. Il imagina d'appliquer systématiquement ce procédé à des plantes qui se montraient incapables d'absorber les sucres de la solution nutritive. C'est ainsi qu'en faisant circuler dans des cultures aseptiques de Carottes et de Dahlias de l'air chargé de gaz carbonique, il provoqua la tubérisation des racines de ces deux plantes qui, dans d'autres conditions, s'étaient refusées à produire des tubercules. Par le même procédé il obtint, avec M. A. Crépin, des racines tubérisées chez des Radis cultivés en solutions minérales peu concentrées et non sucrées.

Molliard tenta aussi d'obtenir la tubérisation de plantules de Pomme de terre provenant de graines semées aseptiquement sur des milieux sucrés. Mais dans les conditions où il opérait, ces plantules, comme celles des Carottes et des Dahlias, refusèrent d'absorber par leurs racines, en quantité suffisante, les sucres mis à leur disposition. Que le milieu de culture fût ou non additionné de 5 à 10 0/0 de glucose, les plantes aseptiques provenant des semis développaient une tige feuillée normale, mais dont les rameaux secondaires ne produisaient pas de tubercules. Pour accroître la concentration en glucides des sucs de la plante, il eut recours à un artifice exactement inverse de celui qui devait lui réussir pour la Carotte et le Dahlia. Il rem-

placa le bouchon d'ouate des tubes par un bouchon de caoutchouc, de manière à supprimer les échanges gazeux des récipients de culture avec l'air extérieur. Dans ces conditions, après épuisement du gaz carbonique contenu dans l'atmosphère du tube, la fonction chlorophyllienne se trouve suspendue, ce qui favorise, comme nous l'avons vu, l'absorption des sucres par les racines. Les graines placées dans cette atmosphère confinée donnèrent des plantules profondément modifiées: formées d'une tige épaisse et courte, à entrenœuds raccourcis, elles présentaient les traits essentiels de la tubérisation; les cellules parenchymateuses de ces plantes anormales renfermaient d'ailleurs de nombreux grains d'amidon, qui font défaut dans les tiges ordinaires de la Pomme de terre. Aussi Molliard put-il légitimement les rapprocher des tubercules normaux.

Ayant réussi par la suite à obtenir des tubercules de forme normale chez des Pommes de terre issues de graines, cultivées aseptiquement en solutions sucrées, nous eûmes la satisfaction de voir nos résultats confirmés par Molliard, dans une des dernières notes qu'il ait publiées.

D'autres caractères morphologiques, notamment la différenciation en épines des tiges et des feuilles, apparaissent également comme étant en rapport avec la concentration des substances sucrées dans la plante. Molliard effectua des cultures pures d'Ajonc (*Ulex europæus*) dans des flacons dont l'air demeurait saturé de vapeur d'eau et sur des milieux minéraux gélosés, contenant ou non des doses croissantes de glucose. Il constate que la formation des piquants s'accroît au fur et à mesure que la quantité de glucose augmente; les feuilles, largement lancéolées dans les cultures en milieu non glucosé, sont plus étroites avec 5 0/0 de glucose et tout à fait linéaires et piquantes avec 10 0/0 de ce même sucre. « Nous sommes donc en présence, » conclut Molliard, « d'un cas de *xérophilie* réalisé expérimentalement, en atmosphère saturée de vapeur d'eau, par la concentration du milieu nutritif; lumière et sécheresse sont remplacées par une forte pression osmotique au contact de la racine. »

Partant de ces données, Molliard réalisa des expériences particulièrement suggestives sur les plantes parasites. Une plante verte autotrophe, telle que le Radis, peut être cultivée d'une manière purement saprophytique avec une solution de glucose, en l'absence de gaz carbonique. Pourquoi ne pourrait-on adapter aux mêmes conditions de vie une plante strictement parasite, telle que la Cuscuté? On sait que les Cuscutes ne peuvent poursuivre leur développement et fleurir qu'en puisant dans une plante verte les substances qui leur sont nécessaires. En cultivant ces plantes aseptiquement sur des solutions glucosées, Molliard a pu les faire vivre indépendamment de leurs hôtes, et cela, jusqu'à leur floraison. Les tiges provenant de la germination aseptique des graines sont plus vertes, plus épaisses, moins flexueuses qu'elles ne le sont chez les plantes vivant en parasites; elles sont plus riches en chlorophylle et en anthocyane; en outre, leurs feuilles-écailles sont plus apparentes; les caractères principaux liés au parasitisme se trouvent ainsi expérimentalement abolis ou atténués.

Il y a plus, et Molliard a réussi l'expérience inverse, en faisant vivre une plante normalement autotrophe, le Cresson alénois, sur une autre, le Haricot. Il y est parvenu en réalisant artificiellement la pénétration de la racine de Cresson alénois dans le corps du Haricot; l'association réalisée s'est prolongée jusqu'à 40 jours. Je ne puis mieux faire que de citer textuellement les termes dans lesquels il rapporte cette remarquable expérience: «La racine principale du Cresson alénois se développe rapidement dans la cavité qui lui a été ménagée artificiellement et garde ses caractères normaux tant que son cheminement a lieu dans les tissus blessés qui ont permis sa pénétration initiale; mais, arrivée au fond de la piqûre, elle continue son chemin dans le parenchyme intact du Haricot en digérant devant elle les tissus qui s'opposent à son passage. Il se constitue d'autre part des radicelles; mais, celles-ci, au lieu d'être longues et grêles, comme il arrive dans les conditions ordinaires, restent courtés et se renflent; on peut observer au microscope la digestion des cel-

lules du Haricot par des radicelles qui, physiologiquement et morphologiquement, se comportent comme de véritables suçoirs.»

On voit par là qu'une plante autotrophe peut, en s'adaptant au parasitisme, acquérir les caractères morphologiques si spéciaux des plantes parasites.

Il résulte des expériences précédentes que les divers organes végétatifs des plantes subissent des variations profondes, lorsque le milieu dans lequel elles se développent est modifié. Mais on a longtemps pensé que les organes reproducteurs étaient beaucoup plus stables et échappaient à l'action des facteurs externes. Par des expériences portant sur le Chanvre, Molliard montra qu'il n'en est rien, et que les organes sexuels sont capables de variations, tout comme les organes végétatifs, sous l'influence des conditions extérieures.

Il constata que des graines semées en serre donnent fréquemment naissance à des plantes dont les étamines sont transformées de façon plus ou moins complète en carpelles; tous les degrés de transition existent entre les fleurs mâles présentant 5 étamines et les fleurs femelles possédant 2 carpelles. Or, le Chanvre, cultivé dans des conditions normales, présente un rapport sensiblement constant des pieds mâles (100), aux pieds femelles (112). Dans les cultures en serre, la proportion des pieds femelles est beaucoup plus considérable. Molliard en conclut que cet excès de plantes femelles correspond à des pieds destinés à être mâles et ayant subi une transformation complète; le sexe d'un végétal dioïque n'est donc pas, comme on le pensait, définitivement fixé dans l'œuf.

Une analyse serrée des conditions de l'expérience a montré que les transformations observées devaient être rapportées à la faible intensité lumineuse que recevaient les plantes; le degré des transformations varie en même temps que le degré de l'ombre, et des semis effectués simultanément à une intensité lumineuse normale, toutes les autres conditions restant comparables, n'ont produit que des pieds parfaitement normaux.

\*  
\* \*

Parmi les modifications morphologiques que les plantes subissent sous l'action de facteurs externes, celles qui aboutissent à la formation des galles ou cécidies sont peut-être les plus frappantes. On sait que les plantes réagissent à certains parasites, dits cécidogènes, par l'hyperplasie et l'hypertrophie de leurs tissus; il en résulte la formation de tumeurs appelées galles ou cécidies. Les parasites cécidogènes peuvent être des animaux (Insectes, Acariens, Nématodes), ou des végétaux inférieurs (Champignons, Bactéries). On conçoit que le problème de la production des galles, qui n'est qu'un cas particulier du problème de la morphogénie, ait attiré tout particulièrement l'attention de Molliard. Il lui consacra, dès 1893, ses premières publications, puis sa thèse de doctorat (1895); mais, par la suite, il ne devait jamais cesser de s'y intéresser. A l'époque où il l'aborda, l'étude des galles en était encore au stade de la systématique et de la morphologie; leur classification et leur forme étaient connues, mais bien des détails de leur structure et de leur histogénèse restaient à préciser, et surtout, on ignorait tout de leur chimisme, de leur physiologie et du mécanisme de leur production, que le génial anatomiste italien Malpighi avait pourtant pressenti dès le 17<sup>e</sup> siècle. Il appartenait à Molliard de combler ces lacunes et de réaliser dans ce domaine de la connaissance des progrès de premier ordre.

Il s'appliqua d'abord à étudier les modifications produites chez les plantes par différents parasites; il fut ainsi amené à mettre en évidence des déviations considérables de la forme et de la structure des végétaux, se rapportant particulièrement aux organes reproducteurs et à leurs annexes. Il montra notamment que les duplicatures florales peuvent relever d'actions parasitaires: une Violette (*Viola silvestris*) peut acquérir, lorsqu'elle est attaquée par un Champignon (*Puccinia violæ*), un nombre plus ou moins grand de pétales supplémentaires. Une Composée Radiée (*Matricaria inodora*), sous l'action d'un autre Champignon (*Peronospora radii*) transforme ses fleurs en

tube en fleurs en languette. « Les modifications qui conduisent à la duplicature obtenues par les pratiques horticoles chez les Composées Radiées », écrit Molliard, « sont absolument identiques à celles que nous observons ici ; dans les deux cas, on est en présence d'une réaction à un même changement survenu dans la nutrition ; seule l'action initiale diffère. »

Une duplicature d'un type différent s'observe chez une autre Composée Radiée, la Pâquerette (*Bellis perennis*) attaquée par un Acarien (*Eriophyes*). Ici, le capitule est transformé en une masse compacte, dans laquelle les fleurons sont remplacés chacun par un petit capitule élémentaire, formé de fleurs périphériques ligulées et de fleurs centrales tubuleuses ; il s'agit, en quelque sorte, d'une inflorescence composée du second degré.

Dans d'autres cas, ce sont les organes sexuels eux-mêmes qui sont touchés, et le parasitisme aboutit au phénomène de la castration parasitaire, si bien mis en lumière par Giard. C'est ainsi que dans les étamines, les cellules qui, normalement, donnent naissance aux grains de pollen, peuvent évoluer, sous l'action de certains parasites, en cellules végétatives et même aboutir à la formation d'éléments vasculaires.

Ailleurs, l'action des parasites, au lieu de rester strictement localisée aux organes attaqués, se généralise, et la plante acquiert dans sa totalité une allure souvent très différente de celle des échantillons normaux. C'est le cas de certains pieds de Menthe poivrée dont l'aspect général rappelle celui des sommités défleuries du Basilic et que les cultivateurs désignent, pour cette raison, sous le nom de Menthe basiliquée. Molliard a montré qu'il s'agit encore ici d'une action parasitaire : « Par suite de la piqûre de *Eriophyes menthæ*, les tiges qui, par leur emplacement sur la plante seraient, dans les conditions normales, terminées par des inflorescences, sont le siège d'une ramification répétée et indéfiniment végétative : les dernières tiges qui proviennent de celles-ci portent un grand nombre de petites feuilles pressées les unes contre les autres et auxquelles corres-

pendent des bourgeons qui restent inclus à l'intérieur de ces feuilles; ce sont ces nombreuses petites masses foliacées terminales qui donnent aux rameaux modifiés leur aspect si caractéristique et si différent par sa compacité du port léger des rameaux normaux.» Molliard a signalé plusieurs autres exemples de dimorphisme d'origine également parasitaire.

La formation des galles résulte de l'hypertrophie et de l'hyperplasie des cellules situées au voisinage des parasites. Molliard s'est attaché à préciser les phénomènes dont ces cellules sont le siège. Parmi les cas qu'il a décrits, une mention spéciale revient à celui des galles produites sur les racines de diverses plantes par un Nématode, *Heterodera radiculicola*. Chez le Melon, les racines envahies par ce parasite présentent des renflements très nombreux; les uns, qui déforment les grosses racines, sont de forme irrégulière et relativement volumineux; les autres, qui représentent les stades jeunes de l'infestation, offrent l'aspect de renflements fusiformes très réguliers situés au voisinage de l'extrémité des radicelles. L'examen d'une coupe longitudinale dans l'un de ces renflements montre une hypertrophie cellulaire s'étendant à toutes les régions de la racine. Au niveau de l'extrémité céphalique du Nématode, on voit en effet se différencier des cellules géantes multinucléées, dont le nombre de noyaux peut aller jusqu'à trente environ. Ces noyaux sont hypertrophiés et de forme irrégulière; ils présentent souvent des étranglements, indices d'une division amitotique. Les cellules géantes sont d'origine vasculaire; on trouve toutes les transitions entre ces éléments et des cellules vasculaires qui restent fermées et courtes et ne sont que des vaisseaux qui n'ont pas subi d'allongement. Molliard considère les cellules géantes comme des éléments nourriciers du parasite, et il les compare aux cellules de l'assise nourricière des étamines. « Il est très probable, » écrit-il, « que le phénomène intime qui détermine la formation de ces différentes sortes de cellules nutritives est le même, qu'il s'agisse de parasites ou de cellules-mères des grains de pollen. »

Il rapproche d'autre part ces éléments pathologiques des cellules géantes décrites dans les tumeurs cancéreuses animales. On pourrait, tout aussi légitimement, les rapprocher des cellules multinucléées caractéristiques des granulomes, réactions inflammatoires qui apparaissent chez l'Homme ou chez les animaux envahis par certains parasites, le bacille tuberculeux par exemple.

Nous en venons maintenant à l'une des conceptions les plus séduisantes que l'étude des galles ait suggérées à Molliard. Depuis Malpighi, les observateurs ont été frappés par la ressemblance morphologique qui existe entre les galles et les fruits. Cette ressemblance est très étroite et se poursuit jusque dans les caractères anatomiques. Beaucoup de galles sont charnues, et leur surface est colorée, comme celle des fruits, la pigmentation étant due le plus souvent, dans les deux cas, à des pigments anthocyaniques; certaines de ces galles charnues sont même comestibles. On pourrait établir pour les galles une classification calquée sur celle des fruits et fondée comme elle sur la structure anatomique; on distinguerait ainsi des galles-baies, des galles-drupes et des galles sèches, déhiscentes ou non; on peut encore reconnaître des galles ouvertes et des galles fermées, correspondant respectivement aux fruits des Gymnospermes et des Angiospermes.

Fait remarquable, il existe parfois une exacte convergence entre les galles d'une espèce végétale donnée et les fruits de cette même espèce. Chez plusieurs Légumineuses, les folioles sont transformées par différents insectes en véritables gousses, semblables aux fruits caractéristiques de cette famille. Les galles déterminées chez l'Épicéa par l'*Adelges abietis* simulent absolument un cône femelle; cela tient à ce que les feuilles entre lesquelles s'installent les Hémiptères deviennent coalescentes à leur base, en même temps que les entrenœuds restent courts; la comparaison peut du reste se poursuivre quand on considère l'évolution de cette production, dans laquelle les feuilles, d'abord écartées les unes des autres, s'appliquent ensuite étroitement par leur extrémité distale et s'écartent à nouveau quand

la galle a cessé son développement; tout se passe donc à cet égard comme pour les carpelles d'un cône femelle, les Pucerons jouant le rôle d'ovules.

On peut citer encore en exemple les galles foliaires du Millepertuis et d'une Véronique (*Veronica chamædrys*), qui reproduisent exactement les dispositions si particulières des fruits de ces plantes. Ailleurs, il y a substitution d'un Insecte à un ovule à l'intérieur même d'un carpelle.

Partant de ces constatations, Molliard s'est demandé si le déterminisme qui préside à la constitution des feuilles carpellaires ne serait pas le même que celui qui est à la base des productions gallaires. Mais les caractères morphologiques étant sous la dépendance des conditions physiologiques, il fallait, pour que l'hypothèse fût valable, qu'il existât dans les deux cas une convergence de nutrition.

Pour rechercher s'il en était bien ainsi, Molliard entreprit des analyses chimiques comparatives, qui lui révélèrent de grandes analogies entre la composition des galles et celle des fruits. Les deux sortes de productions renferment une proportion toujours plus élevée de composés azotés solubles par rapport à la quantité totale des substances azotées. Comparés aux feuilles, fruits et galles sont très souvent plus riches en matières tanniques; des oxydases particulièrement actives se rencontrent fréquemment dans les galles aussi bien que dans les fruits. Enfin, galles et fruits renferment beaucoup moins de silice et de chaux et beaucoup plus d'acide phosphorique et de potasse que les feuilles.

La convergence chimique des galles et des fruits, indice d'un métabolisme identique dans les deux sortes de productions, vérifie le bien-fondé de l'hypothèse hardie de Molliard, d'après laquelle les fruits doivent être considérés comme des galles dans lesquelles l'ovule, puis l'embryon, jouent le rôle du parasite cécidogène.

Ces résultats acquis, une question primordiale restait à résoudre dans ce problème si vaste et si complexe des galles, celle du déterminisme de leur formation. Par quel mécanisme les parasites cécido-

gènes provoquent-ils l'hypertrophie et l'hyperplasie des cellules dans les organes qu'ils attaquent? Pour Malpighi, la galle traduit la réaction de l'organisme vis-à-vis d'un venin que la femelle insère en déposant ses œufs, ou que la larve sécrète au cours de son développement. Tous les auteurs qui ont suivi ont adopté cette manière de voir et incriminé une sécrétion émise soit par la femelle, soit par l'œuf, soit par la larve, sécrétion capable de stimuler la croissance des tissus. Molliard lui-même attribue la production des cellules géantes qu'il a décrites dans les galles du Melon dues à l'*Heterodera radicola* à l'action des substances injectées directement, par le stylet du Nématode, à l'intérieur du protoplasme.

Toutefois, les substances cécidogènes étaient demeurées hypothétiques, jusqu'au jour où Molliard réussit à en démontrer la réalité. Ses premières expériences portèrent sur le *Rhizobium radicola*, bactérie qui produit, chez les Légumineuses, des nodosités radicales que l'on doit considérer comme de véritables bactériocécidies. En semant aseptiquement des graines de Pois sur des filtrats de culture de *Rhizobium*, il obtint non des tumeurs localisées, mais une hypertrophie et une hyperplasie généralisées des racines comparables à celles qui caractérisent les nodosités produites dans la nature par la bactérie elle-même. L'hyperplasie porte sur les cellules du péricycle, l'hypertrophie sur celles de l'écorce. Ces modifications anatomiques se traduisent par une déformation des racines qui sont courtes et fortement épaissies; il y a là une substitution de la croissance par épaississement à la croissance par élongation qui est à rapprocher de la tubérisation.

Plus démonstratifs encore sont les résultats obtenus par Molliard avec la galle qu'un Hyménoptère, l'*Aulax papaveris*, provoque fréquemment sur le pistil de certains Pavots, du Coquelicot notamment (*Papaver rhœas*). La femelle du parasite dépose ses œufs sur les lamelles placentaires des Pavots. Ces lamelles s'hypertrophient, se soudent et forment une masse compacte, creusée de logettes. Les larves qui habitent ces logettes sont prélevées et broyées en présence

d'une petite quantité d'eau; le liquide obtenu est rendu limpide par compression à l'intérieur d'une petite seringue garnie dans le fond d'un filtre d'amiante. Ce liquide est injecté, au centre du plateau stigmatique d'un Pavot, suivant l'axe du pistil; une très petite ouverture, permettant l'expulsion de l'air, a été pratiquée au préalable sur le côté de celui-ci. « Au bout de quelques jours », écrit Molliard, « j'observais à l'intérieur de tous les pistils ainsi traités un nombre variable de placentas fortement hypertrophiés, arrivant à se toucher et présentant une similitude d'aspect et de structure tout à fait remarquable avec ceux qui sont transformés par les larves ».

Cette belle expérience démontre de façon décisive que la galle est bien due, comme l'avait pressenti Malpighi, à une sécrétion émanée de la larve.

\*  
\* \*

Tels sont quelques-uns des aspects les plus caractéristiques de l'œuvre biologique de Marin Molliard. On a vu avec quel souci de rigueur sont conduites les expériences par lesquelles il a démontré la prodigieuse plasticité de l'organisme végétal. Je voudrais, pour conclure, tenter de dégager la portée générale de ses découvertes.

L'œuvre de Molliard est manifestement d'inspiration lamarckienne. « La notion la plus générale qui se dégage de mes travaux », écrivait-il en 1916, « c'est que les végétaux, même les plus différenciés, sont extrêmement plastiques, beaucoup plus qu'on ne l'admettait jusqu'ici, que leur structure est sous la dépendance étroite de leur chimisme, celui-ci étant lui-même influencé par les conditions extérieures: c'est donc une confirmation expérimentale que mes recherches apportent à la théorie Lamarckienne, dans ce qu'elle présente d'essentiel ».

Molliard n'hésitait pas à s'exprimer ainsi, en un temps où la valeur explicative des conceptions de Lamarck était l'objet d'âpres critiques. Personne, certes, ne pouvait songer à nier la réalité des

transformations que les plantes subissent sous l'action des facteurs externes. Mais si le facteur qui a provoqué une modification cesse d'agir, la plante retourne à son état primitif; les caractères qu'elle acquiert sous les influences extérieures n'ont donc pas la stabilité des caractères spécifiques. Partant de là, on a voulu contester la valeur des théories qui tentent d'expliquer la genèse des espèces nouvelles par une adaptation des plantes à leurs modes de vie.

D'où le succès de la théorie des mutations, qui attribue la variation à des altérations irréversibles des gènes, supports matériels du patrimoine héréditaire. Mais les variations acquises par mutation, si elles sont bien héréditaires, sont en revanche de faible amplitude et ont le plus souvent un caractère régressif. Elles peuvent tout au plus expliquer, au sein d'une même famille, la genèse d'espèces ou, peut-être, de genres nouveaux, mais elles ne sauraient rendre compte de l'apparition des grands groupes du règne végétal.

Devant cette impasse, on voit les naturalistes se tourner à nouveau vers le Lamarckisme, pour tenter de comprendre l'évolution que le monde vivant a subie dans le passé. « De ce que la nature vivante n'est plus lamarckienne », écrit M. Caullery, « il ne faut pas s'empresse de prétendre qu'elle ne l'a jamais été ».

Molliard, lui, n'a jamais cessé de croire que le problème de l'évolution pourrait être un jour résolu par des expériences inspirées de Lamarck. « Les résultats que j'ai obtenus », écrivait-il en 1923, « ne font que me confirmer dans l'idée que c'est par la voie expérimentale qu'on arrivera à élucider peu à peu les nombreuses et importantes questions qui se posent au sujet de la variation des végétaux; aucune des techniques qui se trouvent actuellement à notre disposition n'est suffisante isolément pour apporter une solution à ces problèmes, il faut faire appel à toutes et il n'est pas douteux, en particulier, que les données fournies par la Physiologie ont à cet égard une importance primordiale. Certaines théories récentes ont relégué le Lamarckisme à l'arrière-plan, mais je reste convaincu par mes recherches que c'est à l'analyse de l'interaction du milieu et des

êtres vivants, dont le grand naturaliste français avait senti toute l'importance, qu'il convient de s'appliquer ».

Et, commentant la remarquable expérience par laquelle il a réussi à adapter une plante autotrophe à la vie parasitaire, il déclare: « On n'a peut-être pas suffisamment mis en évidence jusqu'ici combien simplement le problème de l'origine des espèces recevrait une solution définitive, si on arrivait à faire accomplir à une plante actuellement autotrophe son cycle entier de développement dans les conditions que j'ai pu réaliser pendant une période de 40 jours pour le *Cresson alénois* ».

Il est encourageant de voir un esprit aussi pondéré et aussi critique que Marin Molliard faire confiance aux méthodes de la Morphologie expérimentale pour résoudre l'un des problèmes majeurs des Sciences naturelles.

---