Zeitschrift: Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Band: 11 (1955-1956)

Heft: 6

Artikel: Recherches cyto-histo-physiologiques sur les racines du Lens culinaris MED., traitées par l'acide ?-indolyl-acétique et l'hydrazide maléique

Autor: Margot, Louis

Kapitel: Action de l'ABIA sur les racines du Lens culinaris

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-257490

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

une propriété nouvelle de cette substance, relative à son action sur le développement radiculaire : c'est que, quel que soit le moment considéré, donc quel que soit l'état auxinique propre des tissus, l'hydrazide maléique provoque toujours une diminution de l'activité mitotique.

TROISIEME PARTIE

Action de l'ABIA sur les racines du *Lens culinaris*

Considérations générales.

Le problème des répercussions méristématiques engendrées par des traitements auxiniques a fait l'objet d'une foule de recherches, qualitatives surtout, les unes mettant en évidence l'aspect cytologique, les autres, l'aspect morphologique. En ce qui concerne l'activité mitotique, un nombre restreint d'auteurs ont abordé les divers problèmes y relatifs, et en général, l'on a cherché plutôt à définir des seuils d'activité correspondant à des concentrations déterminées.

C'est ainsi que GAUTHERET (28, 29), BOUILLENNE (8), MEITES (68) ont admis qu'à de faibles concentrations les auxines stimulent la division cellulaire, tandis qu'à de plus fortes doses, elles favorisent l'accroissement diamétral des cellules. PILET (80, 82, 85) a relevé que chaque stade de la croissance radiculaire était réglé d'une façon directe par une concentration propre en auxines des tissus, et spécialement dans les éléments méristématiques; dans ses études consacrées à l'action de certains facteurs (lumière, température, pesanteur), il a conclu que les hormones radiculaires devaient agir suivant leur concentration, suivant l'activité des enzymes réglant le métabolisme (91, 94), et suivant l'âge de la racine, à la fois sur la division, et sur l'accroissement diamétral cellulaires.

Nous basant sur les données précédentes, et utilisant le même matériel, dans des conditions et avec des techniques identiques, nous avons essayé d'établir, sur un plan cytologique, cette fois, les relations existant entre l'évolution de la fréquence mitotique et l'augmentation de la taille des cellules (chap. I). Ce point nous a conduit à rechercher de plus près l'action de l'ABIA sur la cinétique de la mitose, et en particulier, sur la durée relative des phases (chap. II). Enfin, nous avons pensé qu'un apport d'ABIA ajouté au milieu de culture, et appliqué aux racines pourrait nous permettre un complément d'interprétation relatif au rôle des hormones radiculaires. Des essais semblables ont été répétés à l'aide des radiations ultra-violettes. Car il a été démontré (cf. GORDON, 37) que ces dernières provoquent des perturbations dans le métabolisme biochimique des auxines, dans le sens d'une inactivation partielle, et nous avons eu l'idée de contrôler si de tels changements auxiniques avaient des conséquences dans l'activité mitotique (chap. III).

CHAPITRE 1

OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES

1. *Introduction.*

Des graines ont été mises en culture dans de la sciure humide, à l'obscurité, et simultanément, chaque lot a été arrosé par 200 cc d'acide β-indolyl-acétique, à une concentration de 1.10^{-3} mol., 1.10^{-5} mol., ou 1.10^{-7} mol. Les prélèvements ont été faits les 2e, 3e, 5e et 7e jours, à 10 h., selon les techniques préparatoires décrites dans la première partie.

Dans l'intention de rechercher l'action de l'acide β-indolyl-acétique sur la croissance radiculaire, et nous inspirant de la technique utilisée par DUHAMET (21), nous sommes parti de l'idée que, dans un même champ microscopique, les variations du nombre des cellules en fonction des divers traitements auxiniques, pouvaient nous indiquer précisément le sens de l'action des substances de croissance sur l'accroissement diamétral des cellules [6]. Remarquons cependant que nous devons être très prudent dans l'interprétation des résultats : en effet, une augmentation du nombre de cellules peut être due soit à l'inhibition de l'accroissement diamétral, soit à une stimulation mitotique, ces deux actions très différentes pouvant même coexister. C'est la raison pour laquelle nous sommes obligé d'étudier parallèlement l'évolution de l'index mitotique au cours de la même période. La confrontation des deux séries d'observations pourra alors nous permettre de donner un sens aux résultats obtenus.

2. *Variation du nombre de cellules.*

Pour étudier l'évolution du nombre de cellules dans un même champ microscopique au cours de la durée des essais, nous avons recensé toutes les cellules qui se trouvaient dans la même surface que celle examinée pour les dénombrements mitotiques (cf. fig. 2 C). Nous avons toujours eu soin de rester dans la zone d'accroissement de la racine, car les données changent complètement si l'on empiète sur la zone d'élongation. C'est pourquoi les racines d'un jour ne peuvent être prises en considération.

[6] Rappelons ici que dans le travail de PILET et MEYLAN (96), la question du nombre de cellules des pointes de racines a été examinée en relation avec la distribution auxinique et la polarité bio-électrique; nous renvoyons à cette étude pour l'analyse bibliographique.

La figure 7 A, représentant l'évolution du nombre de cellules en fonction du temps, et la figure 7 B indiquant le pourcentage d'augmentation (+) ou de diminution du nombre de

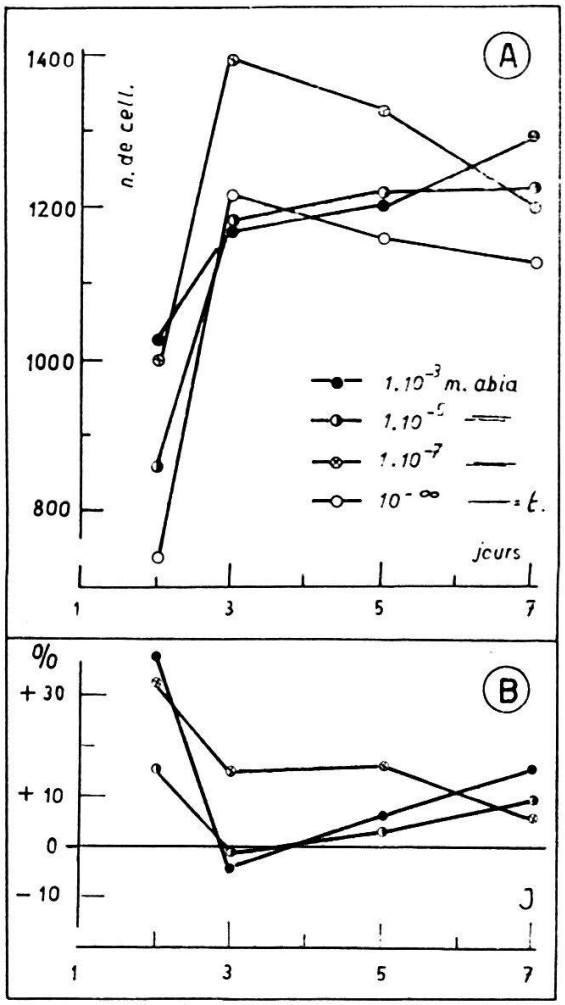

FIG. 7. — Variation du nombre de cellules dans les 2 premiers champs microscopiques, chez des racines traitées à diverses concentrations d'ABIA :

A — variation absolue ;
B — pourcentage d'activation (+) ou d'inhibition (—) de ce nombre de cellules, relativement à celui des racines témoins.

cellules (—), relativement aux racines normales nous permettent de constater que

— chez les racines normales, le nombre total de cellules dénombrées est tout d'abord très faible, s'élève rapidement entre le 2e et le 3e jour, puis reste sensiblement constant ;

— pour toutes les concentrations, on assiste également à un accroissement très rapide du nombre de cellules, jusqu'au

3e jour (cette augmentation est particulièrement marquée pour les racines traitées à la concentration de 1.10^{-7} mol.) ;

— à l'exception du 3e jour, il y a toujours davantage de cellules dans les pointes de racines traitées que dans les pointes de racines normales ;

— au bout d'une semaine de croissance, le lot 1.10^{-7} mol. a tendance à rejoindre la valeur normale, tandis que l'accroissement du nombre de cellules se poursuit encore, quoique plus faiblement, chez les pointes de racines traitées aux concentrations de 1.10^{-3} et 1.10^{-5} mol.

Discussion. — Une faible concentration d'acide β-indolylacétique est donc plus favorable à l'augmentation du nombre de cellules, qu'une forte concentration, au début et à la fin des expériences du moins. Cette observation confirmerait donc celle de GAUTHERET (28,29) dont nous avons parlé dans l'introduction générale (p. 301) et où il a été démontré qu'à de faibles concentrations, l'ABIA agit sur la division cellulaire, tandis qu'à de fortes doses, il stimule l'élongation cellulaire. D'autre part, on relève que les variations sont faibles relativement aux témoins, du 3e au 5e jour (fig. 7 A) et nous en voyons deux explications essentielles : la concentration auxinique du méristème s'accroît avec le temps, et la quantité d'ABIA susceptible de pénétrer dans les racines décroît avec le temps.

Si on examine la variation du nombre de cellules chez les racines témoins, on peut observer que jusqu'au 3e jour, l'accroissement est très rapide. Dès ce moment, jusqu'au 7e jour, on assiste à une légère diminution. Or, si nous nous souvenons que la concentration des hormones de croissance méristématiques croît avec le temps, l'augmentation du nombre de cellules se trouverait justifiée par le fait que la dose hormonale des tissus excite les divisions parce qu'elle est faible. Cette concentration croissant, le nombre de divisions diminue et la dose d'auxines devient progressivement trop élevée pour stimuler les mitoses.

N'oublions pas que l'augmentation du nombre de cellules n'indique pas nécessairement que les mitoses sont accélérées : bien que cette première hypothèse soit probable, il faut mentionner ici qu'il peut y avoir aussi une inhibition de l'accroissement de taille des cellules, ainsi que nous l'avons relevé dans l'introduction de ce chapitre. C'est la raison pour laquelle la même étude a été faite dans la recherche des variations de l'activité mitotique.

3. *Variation du nombre des mitoses.*

Le recensement mitotique effectué sur les mêmes pointes de racines que précédemment nous a permis d'établir les figures 8 A et B relatives aux variations de l'index mitotique en fonction du temps, et représentant les pourcentages d'activation ou d'inhibition de l'index de racines traitées par rapport aux racines témoins :

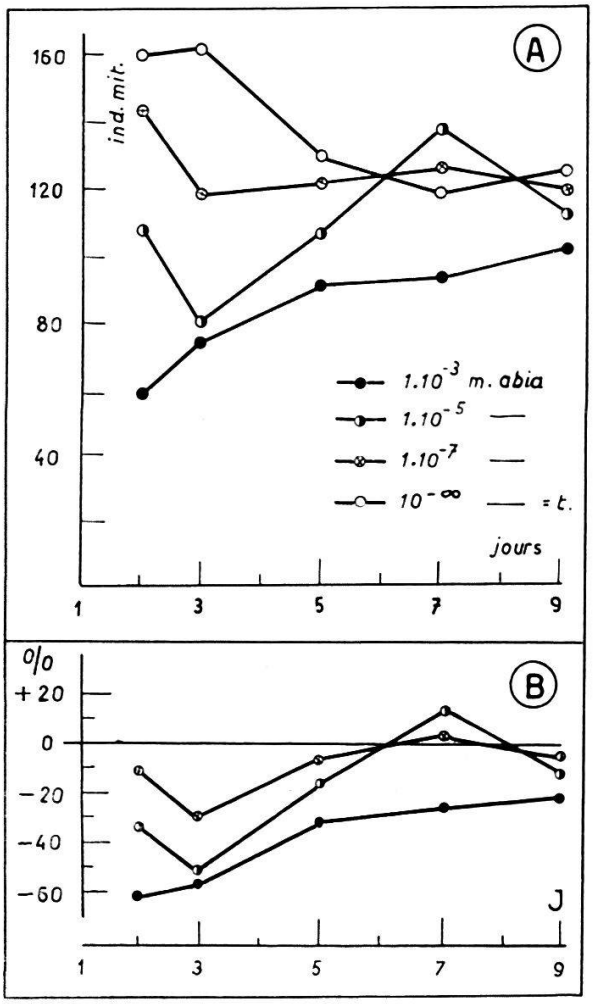

FIG. 8. — Variation de l'index mitotique des racines traitées ou non par de l'ABIA :

A — variation absolue :

B — pourcentage d'activation (+) ou d'inhibition (—) de cette activité mitotique, relativement aux racines témoins.

1. Au fur et à mesure que les racines témoins vieillissent, leur index mitotique diminue.

2. Au début de la croissance, l'inhibition mitotique est proportionnelle à la concentration d'ABIA : elle est d'autant plus forte que la concentration de cette substance est plus élevée.

3. L'action inhibitrice n'est pas persistante : sa décroissance est caractéristique pour les racines traitées à la concentration 1.10^{-3} mol.

Discussion. — Plus la concentration est forte, moins il y a de cellules en voie de division: donc il n'y a activation des mitoses que pour des doses relativement peu élevées. Du 1er au 3e jour, pour les lots traités à 1.10^{-7} et 1.10^{-5} mol., l'inhibition augmente encore, et nous pouvons interpréter ce phénomène en revenant aux observations de PILET (80, 81, 82) relatives au contenu auxinique des racines, où il a été montré que durant les trois premiers jours le taux en auxines internes augmente progressivement. Il y aurait donc trop d'auxines dans les tissus, après apport d'ABIA, pendant cette courte période. Cette explication est valable également pour les racines traitées à une concentration de 1.10^{-3} mol. Toutefois, nous remarquons dans ce cas, que l'inhibition décroît à partir du 2e jour déjà. Il est possible que ce phénomène soit dû à une diminution de la quantité d'ABIA pénétrant dans les tissus.

Reste alors la question du parallélisme entre l'accroissement diamétral des cellules et la mitose. Nous avons vu en effet au paragraphe précédent que nous ne pouvions pas expliquer les variations constatées dans le nombre de cellules, sans l'aide des variations mitotiques. Essayons donc de comparer les deux séries de résultats :

4. *Comparaison des variations du nombre de cellules et de l'index mitotique.*

a) *Racines normales :* en examinant la courbe de variation du nombre de cellules et celle de l'activité mitotique, nous constatons qu'elles ont sensiblement la même allure générale : à toute modification de l'index, correspond une modification dans le même sens du nombre de cellules. Ainsi, une augmentation de ce dernier n'est pas due à une inhibition de la croissance des membranes, mais bien à l'accroissement de la fréquence des cinèses.

b) *Racines traitées à l'ABIA :* nous devons expliquer tout d'abord l'augmentation du nombre de cellules méristématiques. Jusqu'au 3e jour, elle est certainement due au ralentissement de la croissance des membranes cellulaires (il y a beaucoup de cellules de petite taille) puisque nous avons remarqué déjà qu'il y a une inhibition mitotique pour toutes les concentrations utilisées.

Ainsi, au début des essais, le freinage de la mitose va de pair avec le ralentissement de l'accroissement diamétral cellulaire. Il n'en va pas de même pour les jours suivants, et nous devons examiner chaque type de traitement séparément.

Concentration de 1.10^{-3} mol. ABIA. Bien que l'activité mitotique s'accroisse chaque jour, elle n'arrive cependant jamais à égaler celle des témoins à la fin de la période expérimentale. Si nous considérons le nombre de cellules, nous constatons qu'il est déjà très élevé au départ de la croissance radiculaire (ce qui correspondrait à une inhibition très forte de la croissance de la membrane). Bientôt, il surpasse le nombre de cellules recensées chez les racines normales. Il y a donc régulièrement moins de cellules en division, et leur nombre est constamment plus élevé, relativement aux témoins. Nous avons ainsi l'impression que les cellules méristématiques ayant subi l'action de l'ABIA sont freinées plus longtemps dans leur division que dans leur accroissement diamétral.

Concentration de 1.10^{-5} mol. ABIA. A partir du 3e jour, le nombre de cellules présente des variations très faibles comparativement à l'accroissement de l'activité mitotique pendant le même temps. Donc, s'il y a de plus en plus de cellules en division, et si leur nombre total ne varie guère, c'est que leur taille augmente. Nous pouvons voir par là que la levée de l'inhibition de la croissance des membranes a déjà commencé le 3e jour, tandis que celle de la mitose n'apparaît que le 7e jour. Dans ce cas aussi, la mitose semble freinée plus longtemps que l'accroissement diamétral cellulaire.

Concentration de 1.10^{-7} mol. ABIA. Dès le 3e jour, le nombre de cellules diminue régulièrement et fortement. Or, si nous nous reportons à la courbe de l'index mitotique, nous remarquons qu'il varie peu durant le même intervalle. Donc, si la production de nouvelles cellules est peu influencée, un abaissement aussi marqué de leur nombre ne peut être expliqué que par une très forte stimulation de leur membrane. Là aussi, l'inhibition de la division se poursuivrait après la levée de l'inhibition de l'accroissement de taille.

5. *Discussion générale.*

Si l'ABIA est suceptible d'augmenter le nombre des cellules en excitant les mitoses d'une part, et d'assurer leur accroissement isodiamétrique d'autre part, c'est en fait uniquement une question de concentration d'auxines qui intervient.

Au niveau du méristème, la teneur en hormones de croissance se trouve être réglée 1°, par l'âge de l'organe, c'est-à-dire par la concentration auxinique intrinsèque, 2°, par la quantité de précurseurs activés, autrement dit, par les conditions physiques dans lesquelles se trouve la racine, et 3°, par la quantité d'ABIA diffusant du milieu de culture dans la racine.

Les constatations que nous avons dégagées plus haut nous permettent alors d'établir les points suivants :

a) L'extension cellulaire et la mitose sont freinées simultanément au début d'un traitement de racine par l'ABIA. Cette action est proportionnelle à la concentration utilisée.

b) A de faibles doses, l'inhibition de l'extension cellulaire est plus importante que l'inhibition de la division cellulaire, mais elle est de plus courte durée.

c) A des doses plus élevées de substances de croissance, le freinage de la mitose dure plus longtemps que celui de l'accroissement diamétral.

d) La stimulation de croissance due à une dose déterminée d'ABIA se manifeste donc avant tout par une accélération de la croissance des membranes cellulaires.

CHAPITRE 2

ACTION DE L'ACIDE β-INDOLYL-ACÉTIQUE SUR LA CINÉTIQUE MITOTIQUE

1. *Introduction.*

Le déroulement des phases mitotiques, comme l'orientation de la mitose, peut être affecté dans son mécanisme par une quantité de facteurs physiques et chimiques. Certains de ces derniers favorisent, à des concentrations déterminées, l'entrée en cinèse, et en stimulent le processus, tandis que pour d'autres concentrations, ils provoquent diverses inhibitions, qui vont du simple ralentissement général de la mitose jusqu'à la production d'anomalies chromosomiques et à la léthalité. D'autres n'induisent que des inhibitions, et un grand nombre de chercheurs ont étudié les effets pharmacodynamiques de ces substances qu'on a appelées mito-inhibitrices, ou mitoclasiques, ou encore C-mitotiques. A la suite des recherches variées de GAVAUDAN (34), de MANGENOT et CARPENTIER (66), DEYSSON (16) a été amené à établir une classification des anomalies mitotiques et chromosomiques engendrées. Celle-ci tenait compte surtout des troubles fusoriels et de régulation d'orientation et de cloisonnement.

Dans une analyse plus récente, d'AMATO (2) a repris la classification des poisons mitotiques, qu'il a répartis en trois catégories, les inhibiteurs de la cytodiérèse, qui empêchent le cloisonnement,

les inhibiteurs du fuseau, ou agents C-mitotiques, qui peuvent empêcher la formation du fuseau jusqu'à sa destruction, et qui sont capables de provoquer des stathmocinèses, et enfin les inhibiteurs préprophasiques, qui ont des actions variées, allant du ralentissement de la mitose (mito-dépression) jusqu'à la mort des noyaux.

En ce qui concerne l'action de l'hétéroauxine, les recherches sont moins nombreuses, elles ont développé l'idée généralement admise que les substances de croissance n'affectaient pas le déroulement de la cinèse (DUHAMET, 21), ou, le cas échéant, d'une façon minime. D'AMATO les range au niveau des inhibiteurs préprophasiques, du moins dans les limites de concentrations où elles ont un effet cytologique.

Dans l'intention de vérifier l'hypothèse de D'AMATO, nous avons voulu examiner qualitativement et quantitativement l'action de l'ABIA sur la durée des phases mitotiques, et dans deux genres d'anomalies, la tropocinèse et la stathmocinèse.

2. *Durée et fréquence des phases mitotiques.*

L'évolution de l'activité mitotique, envisagée en fonction du temps et des concentrations d'acide β-indolyl-acétique, ne nous renseigne que d'une façon globale sur la réponse du méristème. Bien qu'à priori on puisse supposer que l'hétéroauxine intervient dans le mécanisme réglant l'entrée des cellules en division, nous avons cherché de plus amples renseignements en examinant chaque phase séparément, afin de pouvoir déterminer dans quelle mesure elle peut être modifiée dans sa durée et sa fréquence.

Or, il n'est pas possible de déterminer la durée d'un stade quelconque dans un tissu fixé, et par conséquent, d'apprécier si les substances de croissance freinent telle ou telle phase. Aussi sommes-nous parti de l'idée émise par DUSTIN (22), selon laquelle « plus une phase dure longtemps, plus elle a de chances de se rencontrer fréquemment dans l'instantané réalisé par la fixation brusque », et « inversement, des chiffres peu élevés relatifs à un stade donné indiquent qu'il se déroule rapidement ». Ceci impliquerait que l'entrée des cellules en mitose se fasse d'une façon régulière, et non par saccades. Nous avons vu dans la 2e partie que le rythme quotidien des mitoses n'est pas constant. Toutefois, les variations d'heure à heure ne doivent pas intervenir de manière importante dans nos résultats.

Nous avons donc recensé dans la période allant du 2e au 9e jour le taux des diverses phases relativement à 100 mitoses, chez les racines dont nous avons vu au chapitre précédent l'évolution de l'index mitotique.

Nous devons toutefois remarquer que l'expression des phases par rapport à 100 mitoses ne nous renseignera que sur des proportions relatives des différents stades : en effet, dans cette représentation, toute variation portant sur une phase, entraîne une variation en sens inverse pour les autres. Ainsi, si nous constatons par exemple une augmentation du nombre des prophases, nous ne pouvons pas conclure directement à un allongement de la durée de ce stade, car il est possible qu'un plus grand nombre de cellules soient entrées en prophase, tout simplement. Comme le fait remarquer DEYSSON (16), les proportions que nous mettons en évidence nous renseignent plutôt sur les différences de durée relative des différentes phases. Car un traitement des racines peut avoir les répercussions suivantes : — les prophases ne sont modifiées ni dans leur durée, ni dans leur fréquence; — les prophases sont raccourcies, mais leur fréquence augmente; — les prophases sont allongées, mais leur fréquence diminue; — enfin, durée et fréquence peuvent être augmentées, ou diminuées simultanément.

L'expression du taux des phases pour 100 mitoses ne peut donc nous renseigner complètement sur l'action exacte de l'ABIA. Mais nous pouvons rechercher le nombre absolu de chaque phase, c'est-à-dire, le nombre de prophases, métaphases, etc., pour 1000 cellules, expression que nous proposons de nommer « *index prophasique* », « *index métaphasique* », etc.

La comparaison des deux modes d'expression, soit taux des phases pour 100 mitoses, et taux des phases pour 1000 cellules, faites pour chaque jour, et pour chaque concentration d'ABIA, nous permettra finalement de tirer des conclusions relatives à l'action de cette substance.

A. *Prophase.* Nous devons insister préalablement sur la difficulté qui existe à fixer avec précision le début de ce stade si bien que, dans un recensement, les erreurs systématiques risquent d'être plus grandes que pour un autre stade.

L'examen de la figure 9 PR, représentant l'évolution de l'index préprophasique chez les racines normales et traitées, nous permet de constater que :

a) le nombre des prophases pour 1000 cellules diminue régulièrement au cours de la période expérimentale, chez les racines normales ;

b) chez les racines traitées, l'index préprophasique est abaissé proportionnellement à la concentration, au début de la croissance ;

c) cet abaissement décroît légèrement pour le lot traité à la concentration 10^{-3} mol. Après 5 jours, le nombre de prophases s'élève chez les racines traitées à 10^{-5} mol., tandis que la concentration 10^{-7} mol. semble n'avoir plus aucun effet.

Le nombre des prophases s'abaissant avec le temps chez les racines témoins, nous pouvons voir là l'indice d'une diminution générale du nombre des cellules entrant en division. Quant aux racines traitées, nous remarquons, au début de la période expérimentale, que plus la concentration d'ABIA est élevée, moins il y a de prophases; il y aurait donc une inhibition à l'entrée des cellules en cinèse, du moins aux doses élevées.

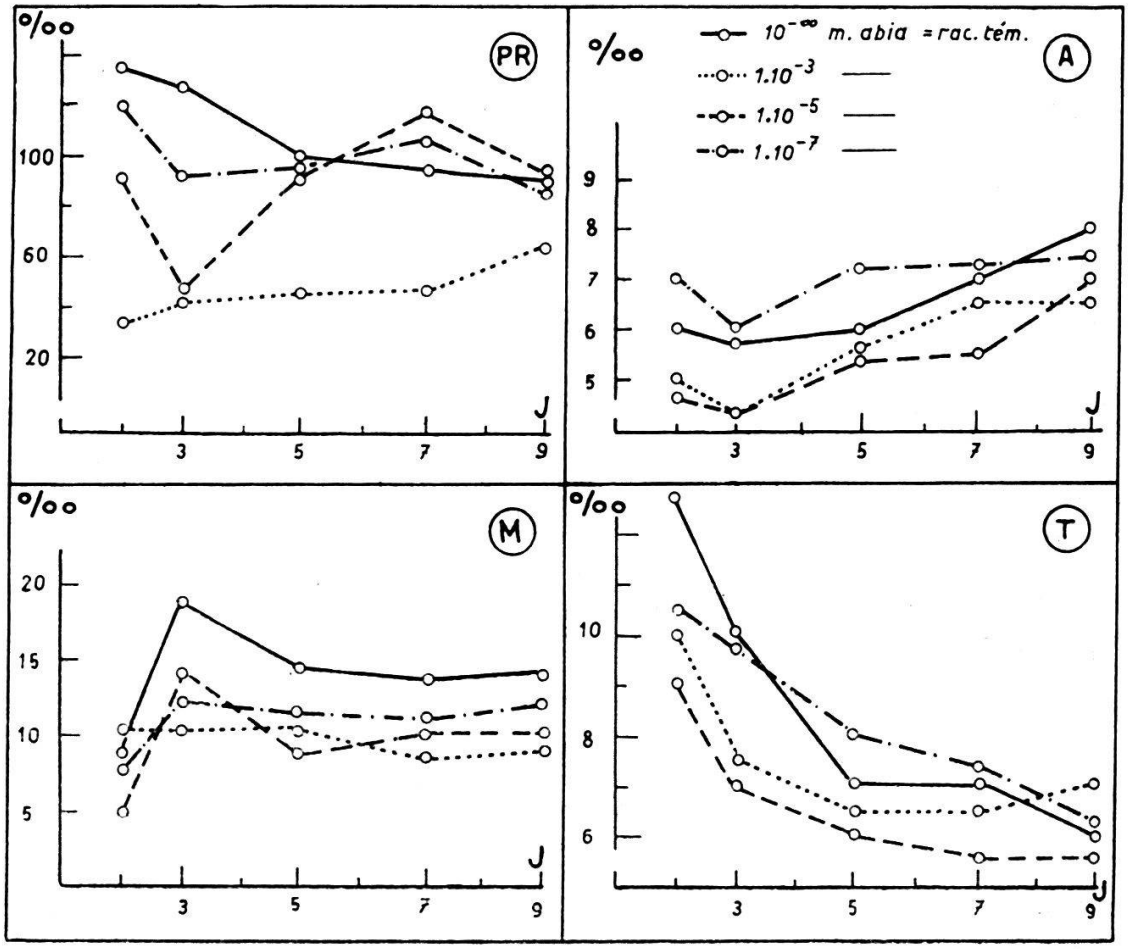

FIG. 9. — Variation en fonction du temps, du nombre des prophases PR, métaphases M, anaphases A, et télophases T pour 1000 cellules chez des racines traitées ou non par de l'ABIA.

Si maintenant, nous nous reportons à la figure 10 PR, où sont représentées les variations du taux des prophases pour 100 mitoses, nous remarquons les faits suivants :

a) les racines normales présentent des fluctuations assez faibles ;

b) d'une façon générale, les racines traitées présentent au début de leur croissance une diminution marquée de ce taux des prophases, qui est proportionnelle à la concentration ;

c) dès le 5e jour, ce taux augmente chez les racines traitées à la concentration 1.10^{-5} mol. ;

e) à la fin de la période expérimentale, les valeurs des racines traitées et témoins sont très voisines les unes des autres.

Ainsi, la concentration d'ABIA augmentant, au début des essais nous assistons à une diminution proportionnelle du nombre des prophases pour 100 mitoses, jusqu'au 5e jour.

Si nous comparons la figure 9 PR à la figure 8 A, représentant l'évolution de l'index mitotique, nous sommes frappé de constater combien les allures générales des variations se ressemblent pour chaque concentration ; cette observation nous indique déjà que la prophase est de loin le stade le plus affecté par l'ABIA.

Puisque nous remarquons une diminution du nombre des cellules entrant en division à la suite de traitements auxiniques (du fait que le nombre de prophases pour 1000 cellules est abaissé), et puisque nous assistons à une diminution de ce taux de prophases pour 100 mitoses, jusqu'au 5e jour, nous pouvons admettre que la durée de la prophase est raccourcie proportionnellement à la concentration d'ABIA. Cette substance agirait donc de deux manières : sur l'entrée des cellules en mitose, et sur la durée de cette mitose.

B. *Métaphase*. En examinant la figure 9 M, représentant les variations du nombre des métaphases pour 1000 cellules, nous constatons que durant toute la période expérimentale l'index métaphasique des racines traitées est toujours inférieur à celui des racines témoins.

Cette observation nous indiquant que le nombre des métaphases est abaissé à la suite d'un traitement auxinique, nous paraît évidente, puisque nous venons de voir que le nombre des prophases était diminué.

Si nous nous reportons maintenant à la figure 10 M où sont indiquées les variations du nombre de métaphases pour 100 mitoses, nous remarquons les points suivants :

a) relativement aux racines témoins, les racines traitées à une concentration de 1.10^{-7} mol. ABIA ne manifestent guère de changement ;

b) jusqu'au 5e jour, les concentrations de 1.10^{-3} et 1.10^{-5} mol. favorisent l'augmentation du taux des prophases. Tandis qu'à la fin des essais, toutes les valeurs sont voisines les unes des autres.

Nous avons ici l'indication d'une augmentation de la durée de la métaphase : en effet, si l'index métaphasique diminue après un traitement auxinique, le nombre des métaphases pour 100 mitoses ne saurait s'accroître. Par conséquent, c'est bien la durée de ce stade qui est atteinte. Du reste, le nombre des prophases diminuant, il est évident qu'il doit en être de même pour les étapes suivantes qui en dérivent.

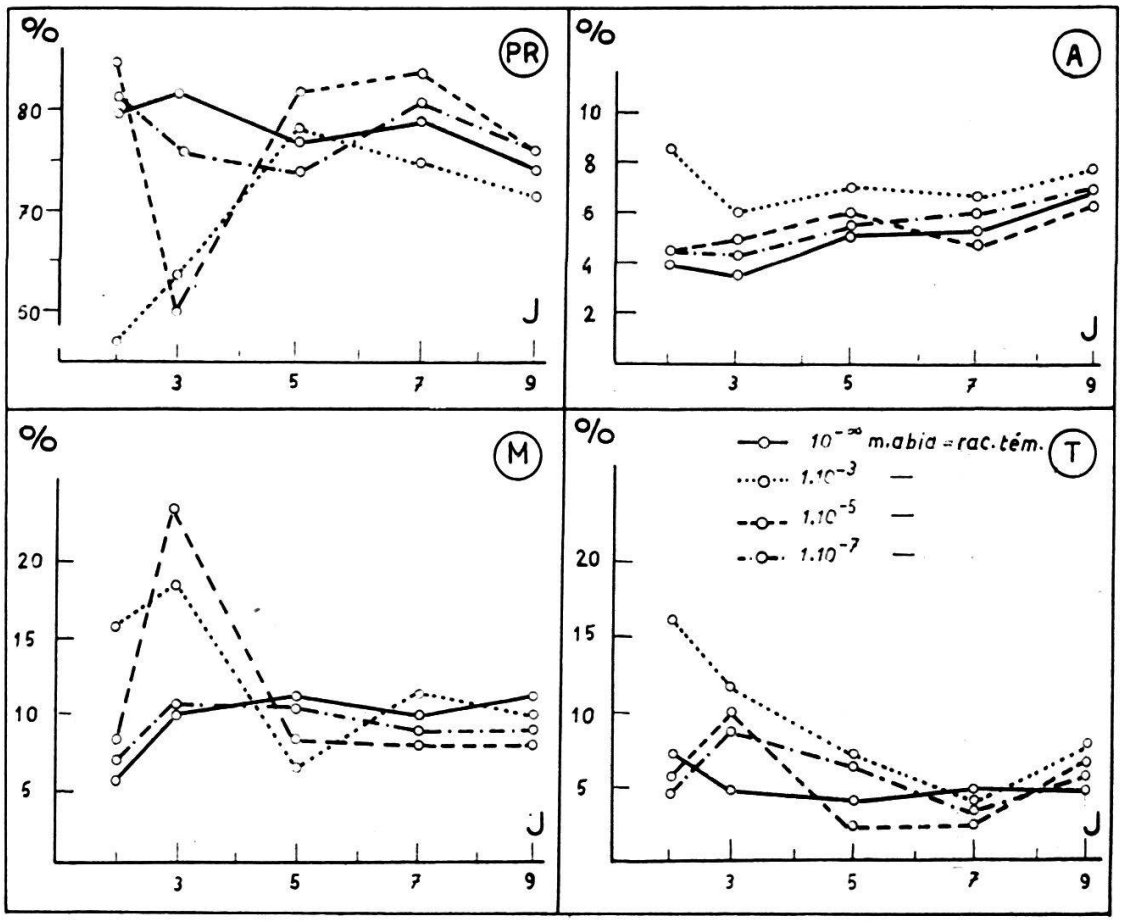

FIG. 10. — Variation en fonction du temps du nombre des prophases PR, métaphases M, anaphases A, et télophases T pour 100 mitoses, chez des racines traitées ou non par de l'ABIA.

C. *Anaphase*. A première vue, l'examen du graphique 9 A permet de conclure que l'anaphase n'est pas nettement influencée par une addition d'ABIA.

Toutefois, si l'on songe par exemple aux racines témoins, examinées au 5e jour, où il y a 6 cellules en anaphase, et 77

en prophase pour 1000 cellules, il est évident que l'action de l'ABIA sur l'anaphase, ne se traduira pas par une inhibition ou une stimulation considérable de son déroulement.

Tenant compte de cette observation, et sans faire intervenir les erreurs d'évaluation, nous pouvons cependant relever comme pour les phases précédentes que si la concentration 1.10^{-7} mol. est sans effet, ou légèrement stimulante, les concentrations 1.10^{-6} et 1.10^{-5} mol. entrainent une inhibition (fig. 9 A). Par contre, en examinant le nombre d'anaphases pour 100 mitoses, on constate que cette concentration 1.10^{-6} mol. provoque une augmentation de leur taux (fig. 10 A).

Si nous essayons de comparer les deux modes d'expression, nous nous rapprochons de la discussion faite ci-dessus à propos de la métaphase : le nombre des anaphases pour 1000 cellules est faible chez les racines traitées, donc l'ABIA empêche les cellules d'entrer en anaphase. En outre, le taux de ces anaphases pour 100 mitoses étant plus élevé, nous avons l'impression que dans ce cas aussi la durée de la phase est prolongée.

D. *Télophase*. L'examen de la figure 9 T nous indique que le nombre des télophases pour 1000 cellules, chez les racines traitées à de fortes doses, est inférieur à celui des racines témoins. Là aussi, cet abaissement est évidemment la conséquence de l'action freinatrice de l'ABIA sur les stades précédents.

Exprimé relativement à 100 mitoses (fig. 10 T), le taux des télophases de racines traitées est, jusqu'au 5e jour, supérieur à celui des racines témoins.

Dans ce cas aussi finalement, nous pensons que le nombre des télophases étant abaissé, la durée de ce stade est allongée, du fait, précisément, que le pourcentage des télophases est supérieur à celui que donnent les racines témoins.

3. *Discussion sur la durée des phases et leur fréquence.*

Ainsi que nous venons de l'établir, l'ABIA exerce une action essentielle sur l'entrée des cellules en division, lorsqu'il est appliqué à dose élevée, ce qui est en accord avec les observations de D'AMATO (2).

Or, si l'action de l'acide β-indolyl-acétique se traduit toujours par une diminution du nombre des cellules en prophase, métaphase, anaphase et télophase, empêchant ainsi les noyaux de réaliser leur division, l'action de cette substance sur la durée des phases n'est pas identique ; en effet, alors

que l'ABIA paraît diminuer la durée de la prophase, il semble nettement prolonger celle des stades suivants.

Il est aussi intéressant de relever la persistance de cette action sur la cinétique mitotique. Si nous prenons le cas des prophases, nous avons remarqué que l'entrée des cellules en cet état était constamment freinée chez les jeunes racines traitées aux doses élevées. Mais nous avons montré aussi que l'action accélératrice de l'ABIA sur ces prophases allait diminuant, et qu'elle était supprimée au bout de 5 jours déjà. Ces observations nous suggèrent deux remarques :

1° l'ABIA a une double action sur le processus mitotique, puisqu'il agit sur le nombre des cellules qui se divisent, et sur la durée de leur division. Ceci est confirmé lorsque nous examinons les métaphases, anaphases et télophases, où une même concentration d'ABIA entraîne une diminution de leur nombre et une augmentation de leur durée ;

2° si l'ABIA appliqué une fois à des racines a une action qui diminue au cours du temps, c'est parce que deux phénomènes en sont responsables : d'une part la perte d'efficacité de la substance de croissance (par activation, dispersion, ionisation, dues aux milieux de culture), et d'autre part le changement de l'état auxinique propre des racines.

4. *Variation des tropocinèses.*

Quand on examine le méristème d'une racine, on constate que les mitoses sont en général orientées parallèlement à l'axe de la racine. Or, dans certaines conditions, on peut observer des troubles de cette orientation, manifestés par une déviation de l'axe fusoriel, le plus souvent. Les premières observations relatives à ce phénomène ont été faites par Levan (60), qui, en étudiant l'action des hormones de croissance sur l'*Allium Cepa*, en a déduit que les déviations remarquées provenaient d'une modification de la polarité cellulaire. La même année, Milovidov (70) constata qu'une déshydratation pouvait provoquer le même effet.

En 1939, Gavaudan et Durand (36) ont signalé que le plan du cloisonnement cellulaire pouvait être modifié par diverses substances. Se basant sur ses recherches antérieures (Gavaudan P. et N., 35), Gavaudan (32, 33) a précisément créé le terme de tropocinèse pour nommer ces changements d'orientation de l'axe mitotique. Ayant admis que ce phénomène représentait le premier degré d'altération, Gavaudan a émis l'hypothèse qu'il devait se produire normalement une «rotation de régulation» à la prophase, ou plus tard, à la méta-

phase, mécanisme susceptible d'être inhibé par des substances mitoclasiques.

Les recherches plus récentes ont contesté cependant l'importance de ce phénomène. DEYSSON (16), en particulier, a signalé que l'action tropocinétisante des substances mitoclasiques, si elle est réelle, n'est pourtant jamais nette, et qu'elle est indépendante d'une altération fusorielle. Enfin, dans la revue déjà signalée de D'AMATO (2), il n'est nullement fait mention des tropocinèses, ce qui donne à penser que l'auteur les exclurait de la liste des troubles engendrés par des substances agissant sur les mitoses (!).

A. *Observations.* Dans l'examen de l'activité mitotique des pointes radiculaires traitées dès la germination par de l'ABIA, nous avons également relevé des tropocinèses aux diverses concentrations. Bien que celles-là se manifestent déjà à la métaphase, nous avons constaté que le stade «atteint» le plus caractéristique était celui de l'anaphase. Nous avons donc recherché le pourcentage d'anaphases obliques relativement au nombre de cinèses, sans faire toutefois de discrimination dans

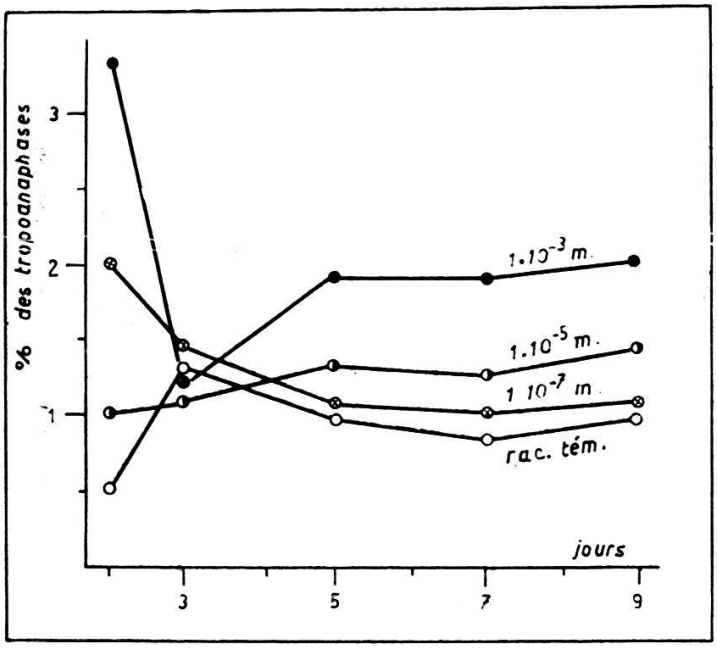

FIG. 11. — Variation du pourcentage des tropoanaphases en fonction du temps.

la valeur de l'angle de déviation par rapport à l'axe principal. Enfin, puisque notre examen portait sur des coupes de racines, nous n'avons pu relever que les tropoanaphases situées dans le même plan, proche du plan axial.

Les résultats présentés dans la figure 11, nous permettent les constatations suivantes :

a) Chez les racines témoins, le pourcentage des tropoanaphases est faible. Il subit quelques petites fluctuations au cours des premiers jours de la croissance.

b) Chez les racines traitées, la proportion des tropoanaphases est plus forte au départ de la croissance; elle reste légèrement plus élevée que chez les témoins durant les jours suivants, et ceci, dans l'ordre croissant des concentrations.

B. *Discussion.* Nous renvoyons à la discussion générale du paragraphe 6.

5. *Stathmocinèse et ABIA.*

Les premières investigations concernant les dédoublements chromosomiques dus à l'hétéroauxine remontent à 1937 : en appliquant une pâte d'acide β-indolyl-acétique sur la section des tiges décapitées de *Nicotiana,* GREENLEAF (38) a constaté que celles-ci présentaient des cellules polyploïdes. L'année suivante, en répétant ces mêmes expériences sur le *Vicia Faba,* SOLACOLU et CONSTANTINESCO (106) ont observé l'apparition de cellules binucléées au niveau des méristèmes. LEVAN (60) a pu même préciser la localisation des cellules polyploïdes dans les racines de l'*Allium Cepa :* placées dans une solution de substance de croissance, ces dernières montrèrent des régions particulièrement stimulées à la prolifération, en particulier l'écorce et le péricycle, où apparurent des dédoublements chromosomiques. DOXEY et RHODES (20) ont même insisté sur le fait que l'application de substances de croissance sur l'*Allium Cepa* était en relation directe avec des troubles mitotiques observés. DOLCHER (19) a constaté en 1950 que des bourgeons de plantes de *Lens* traitées au 2,4 D possédaient des cellules polyploïdes, tandis que les racines en étaient dépourvues. Cette observation a été infirmée plus tard par HOLZER (45), qui a précisément signalé l'existence de mitoses à caractère polyploïde dans l'écorce de la racine de *Lens,* après un traitement à l'acide β-indolyl-acétique. Dans le même sens que DOLCHER, MELETTI (69) a observé des cellules polyploïdes dans la tige de *Pisum* traitée au 2,4 D, alors que la racine en était totalement dépourvue. Si l'auteur est catégorique en ce qui concerne *Pisum,* il mentionne cependant que l'existence de telles cellules est entièrement douteuse chez l'*Allium Cepa,* quel que soit l'organe envisagé. Enfin, dans leurs cultures de tissus de *Nicotiana,* NAYLOR, SANDER et SKOOG (75) ont remarqué que 2 mgr par l. d'acide β-indolyl-acétique ont provoqué des mitoses à degré de polyploïdie varié, alors que les noyaux de certaines cellules étaient multiples, ou anormalement lobés.

Par ailleurs, certains auteurs ont démontré que les substances de croissance étaient totalement dépourvues d'activité mitoclasique. En 1938 déjà, BEAL (4) a constaté que les méristèmes des racines de *Lilium* ne contenaient que des mitoses normales. CASTAN (11)

n'a jamais remarqué d'irrégularités dans l'évolution des mitoses radiculaires du *Pisum sativum*, alors que MANGENOT (64), dans sa revue des substances mitoclasiques, a précisé que les auxines n'étaient pas de tels agents. Enfin, nous avons déjà cité les recherches de DUHAMET (21) sur des racines de *Lupinus*, dans lesquelles cet auteur n'a jamais pu mettre en évidence des altérations mitotiques.

Il faut attendre les recherches de D'AMATO (2) et de D'AMATO et AVANZI (3) pour trouver une explication qui tienne compte finalement des résultats divers dont nous venons de parler. D'AMATO, dans sa classification des poisons mitotiques, a insisté sur le fait que les substances de croissance (qui ont une action diphasique, c'est-à-dire excitatrice à faible dose, et inhibitrice à forte dose), ont un effet préprophasique. Celui-ci peut d'ailleurs se manifester jusqu'à la stathmocinèse. Toutefois, a ajouté l'auteur, si l'on constate une polyploïdie dans les tissus différenciés de la racine (écorce ou péricycle), elle n'est pas due au traitement expérimental, mais elle représente par contre une condition préexistante : l'effet mito-excitateur manifesté dans ces zones spécialement, ne serait ainsi qu'une stimulation à la division de noyaux à diplochromosomes.

Observations :

Nos investigations ont porté uniquement sur les régions non différenciées de la racine, situées à moins de 8 mm de la pointe. Dans l'échelle des concentrations d'ABIA utilisées, nous n'avons effectivement jamais constaté la présence d'une cellule polyploïde. Cette observation, qui va à l'encontre de celle faite par SOLACOLU et CONSTANTINESCO (106), est conforme à celle de la majorité des auteurs.

6. *Discussion générale sur la cinétique mitotique.*

Si, dans les paragraphes précédents, nous avons pu constater que l'acide β-indolyl-acétique provoquait une mito-dépression à certaines doses (c'est-à-dire une diminution de la fréquence des mitoses) et une action tropocinétisante faible il est vrai, à aucun moment nous ne nous sommes trouvé en face d'une altération fusorielle. En réalité, ce sont deux catégories d'effets qu'il convient de séparer nettement, au vu des recherches modernes. Nous devons donc faire obligatoirement une distinction entre les termes d'agents mito-inhibiteurs, mitoclasiques et C-mitotiques, qui, on s'en souvient, avaient la même signification pour GAVAUDAN et DEYSSON. Nous sommes conduit ainsi à la classification proposée par D'AMATO : il y a des agents mito-inhibiteurs, qui agissent sur la préprophase, et qui peuvent avoir des répercussions sur tous les au-

tres stades; et d'autre part, il y a des agents mitoclasiques, ou encore C-mitotiques, c'est-à-dire des inhibiteurs du fuseau exclusivement. Du fait que les véritables substances mitoclasiques n'ont pas d'action mito-dépressive, ainsi qu'il l'a été montré, les substances de croissance de nature auxinique qui, elles, ont cette dernière propriété, sont donc bien à classer au rang des inhibiteurs préprophasiques.

En ce qui concerne la tropocinèse, cette altération n'a pas été mentionnée par D'AMATO; mais l'hypothèse de GAVAUDAN conserve son actualité, qui la considère comme due à l'inhibition de la régulation chromosomique à la prophase. Il convient aussi de relever que les idées présentées, entre autres par LEVAN (60), ne sont pas sans intérêt. L'étude de la polarité bioélectrique de jeunes racines, faite par PILET et MEYLAN (96), ainsi que celle de fragments de Carotte (97), ont montré des relations très nettes entre le sens de la polarité électrique et un transport auxinique naturel. Il est normal de supposer qu'une modification des hormones de croissance entraînant des changements dans la distribution des potentiels radiculaires, et qui peut être produite par un apport externe d'auxines, serait la cause indirecte des tropocinèses observées. Il est fort possible que la régulation intervienne déjà au cours de la préprophase, ce stade si important où se prépare toute l'énergétique de la mitose. Le problème à résoudre serait alors celui du conditionnement de cette orientation : par quoi est-elle déterminée, et dans quel sens est-elle véritablement susceptible d'être troublée par une substance mito-inhibitrice, alors que les racines non traitées présentent aussi des tropocinèses ? Or, la connaissance de toute la période qui précède la prophase visible est encore peu avancée, et ces questions ne sauraient être élucidées au moyen des résultats acquis à ce jour.

CHAPITRE 3

AUXINES RADICULAIRES ET ACTIVITÉ MITOTIQUE

A. *Action d'un apport extérieur d'ABIA.*

I. *Introduction.*

Nous avons établi jusqu'à maintenant que l'ABIA, appliqué à l'extérieur sur les racines, avait une action sur les mitoses méristématiques, tant sur leur fréquence que sur leur durée. Nous avons pensé qu'il serait aussi intéressant de relier

nos observations à des données précises concernant l'évolution physiologique et chimique des hormones de croissance qui se trouvent dans les tissus radiculaires.

Comme nous nous sommes attaché plus spécialement à l'étude de la région méristématique, nous nous bornerons à rappeler certains travaux de PILET exécutés sur le *Lens* également et qui sont susceptibles de nous servir pour l'interprétation de nos résultats. Il a été montré que le méristème est le centre d'une grande partie des auxines radiculaires, provenant de précurseurs élaborés dans les graines ou les parties aériennes de la plante (88). Cette zone est aussi le siège d'une triple circulation auxinique, soit longitudinale, dans les deux sens, et transversale (81, 82), et qui est capable de se modifier : 1° latéralement, par une irradiation ultra-violette; 2° longitudinalement, avec le temps.

A propos de cette variation de la circulation auxinique, nous avons relevé déjà dans l'introduction générale de ce travail que la concentration en auxines radiculaires change également au cours du temps : dans la première phase de la croissance, qui est faible, la racine contient peu d'auxines; mais leur concentration augmente, et, parallèlement, la croissance (2e phase), jusqu'au moment où la dose d'auxines étant trop élevée, la croissance radiculaire diminue (3e phase). C'est à ce moment que les radicelles apparaissent (80). La durée de ces étapes dépend des divers facteurs physiques (98), mais aussi en grande partie du matériel étudié.

Or, en général, les recherches ont été orientées le plus souvent sur la phase d'accélération, ou celle de ralentissement de la croissance radiculaire, tandis que le premier stade semble encore mal connu. C'est la raison pour laquelle nous avons entrepris d'examiner, à l'aide des variations d'activité méristématique, si nous pouvions apporter une contribution à la confirmation des observations signalées ci-dessus.

2. *Observations.*

A cet effet, nous avons recherché comment variait l'inhibition mitotique lorsque l'application d'ABIA avait lieu, non pas comme précédemment au moment de la mise en germination, mais quelques jours plus tard. Une cuve à culture, contenant des graines de *Lens*, a été arrosée par une solution d'ABIA à la concentration de 1.10^{-3} mol. au bout de 2 jours, et une autre au bout de 4 jours de germination.

La fig. 12 représente les variations enregistrées pour ces deux traitements, dont voici les effets :

a) Dans le cas des racines traitées, soit le 2e (A), soit le 4e jour (B), il se produit dès le lendemain une chute rapide de l'activité mitotique, suivie d'une forte stimulation. A la fin de la période expérimentale, l'index mitotique est supérieur à celui des racines normales.

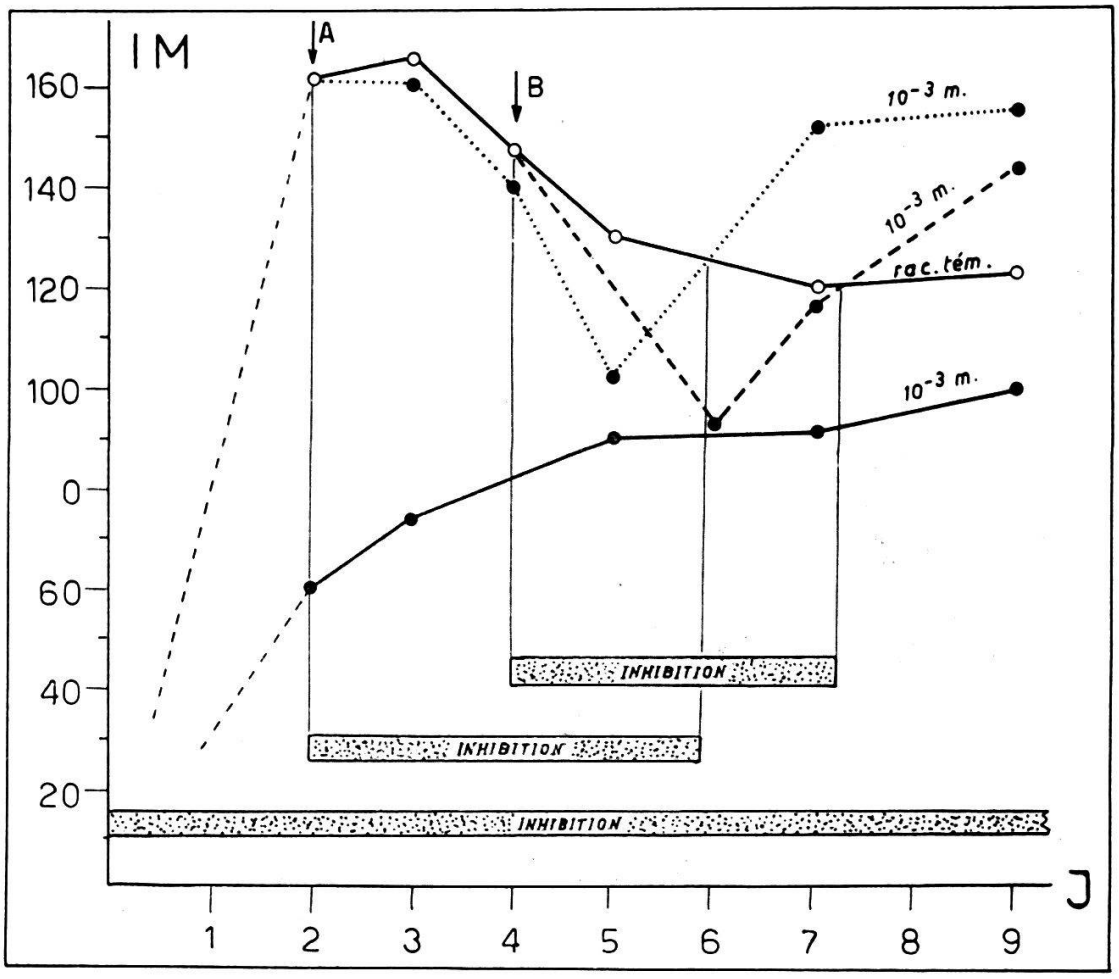

FIG 12. — Activité mitotique de racines traitées par une concentration de 1.10^{-3} mol. ABIA, à différents moments :

A — après 2 jours de croissance ;
B — après 4 jours de croissance.

b) La diminution de cette activité mitotique est fonction de l'âge de la racine au moment du traitement auxinique. Plus l'application est faite tardivement, plus faible est l'inhibition, et surtout, plus forte est la stimulation.

c) Pour comparaison, nous avons repris la courbe de la variation de l'activité mitotique des racines traitées par 1.10^{-3}

mol. dès la mise en germination. Nous rappelons que la levée d'inhibition se fait très tard.

3. *Discussion.*

Lorsqu'on traite les racines au 2e ou au 4e jour par de l'ABIA, on peut constater que l'inhibition de l'activité mitotique est moins rapide dans le premier cas que dans le second, mais dure plus longtemps. Or, les concentrations sont les mêmes, et nous pouvons expliquer ce phénomène par une différence de l'état auxinique radiculaire. Puisque la concentration auxinique interne croît avec l'âge des racines, celles de 2 jours en ont moins que celles de 4 jours. Cette remarque permet de comprendre pourquoi la levée d'inhibition est plus rapide chez celles qui sont traitées plus tardivement. Sans pouvoir toutefois donner une interprétation définitive concernant l'activité mitotique à la fin de la période expérimentale, relativement aux racines non traitées, nous pouvons supposer que l'ABIA se comporte comme un facteur limitant, puisque au fur et à mesure que la concentration auxinique intrinsèque s'accroît, l'inhibition mitotique diminue, puis devient, au contraire, une stimulation.

B. *Lumière ultra-violette, ABIA, et activité mitotique.*

1. *Introduction.*

A propos de l'action des radiations lumineuses sur la croissance, de nombreux travaux ont mis en évidence le rôle inhibiteur joué par la lumière ultra-violette. Diverses solutions ont été proposées, dont GORDON (37) a donné une excellente étude critique, qui mettent l'accent sur l'inactivation des auxines par ces radiations. En ce qui concerne plus particulièrement les racines du *Lens culinaris,* PILET (80, 84) a montré qu'un traitement à l'ultra-violet modifiait considérablement la vitesse de croissance des racines; ce pnénomène proviendrait d'une diminution de la teneur en auxine active, par inactivation et destruction. Les mêmes recherches ont aussi montré que la circulation latérale des hormones de croissance était accélérée, lorsque les rayons ultra-violets étaient appliqués asymétriquement.

Cependant, peu de travaux ont porté sur le comportement méristématique après un tel traitement. C'est pourquoi nous basant sur les données précédentes, nous avons examiné dans quelle mesure une irradiation ultra-violette était susceptible d'agir sur l'activité mitotique des racines. Nous avons considéré le cas particulier

où ces racines ont été traitées préalablement par diverses concentration d'ABIA, cherchant ainsi à établir des remarques complémentaires sur les relations existant entre le contenu auxinique des racines, et l'action de la lumière ultra-violette.

2. *Observations.*

Des graines du *Lens culinaris* germant en sciure humide ont été arrosées dès la mise en culture par des solutions d'ABIA aux concentrations de 1.10^{-3} mol., 1.10^{-5} mol. et 1.10^{-7} mol. Le 7e jour, les plantules ont été soumises à une irradiation ultra-violette provenant d'une lampe de Wood HPW, de 3600 A° ± 50. Le 9e jour, enfin, les racines ont été fixées, et la détermination de leur index mitotique a permis d'établir la figure 13.

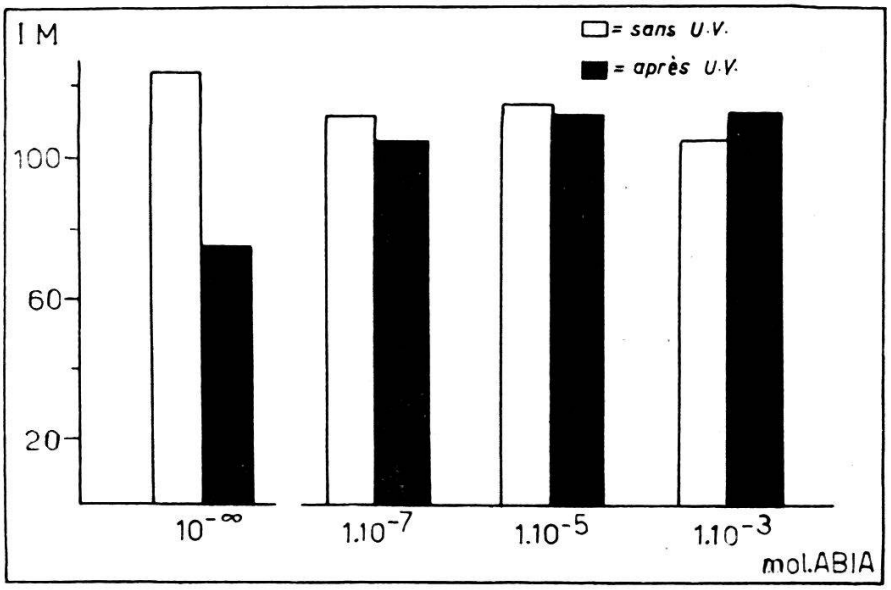

FIG. 13. — Action de la lumière ultra-violette (UV) sur des racines de plantules âgées de 9 jours, traitées ou non dès la mise en germination par de l'ABIA, et irradiées le 7e jour.

IM = index mitotique.

Nous y constatons les faits suivants :

a) représentés en fonction de la concentration croissante en ABIA, les index mitotiques de racines de plantules non irradiées présentent, au 9e jour, une diminution peu sensible, mais appréciable tout de même ;

b) les racines qui n'ont pas subi le traitement à l'ABIA ont une activité mitotique assez réduite par irradiation ultra-violette ;

c) les racines traitées à l'ABIA et à l'ultra-violet présentent une inhibition de la fréquence des mitoses, d'autant plus faible que la concentration en ABIA s'élève ;

d) ainsi, pour une concentration relativement élevée, on assiste à une levée de l'inhibition due à l'ABIA, après traitement à l'ultra-violet.

3. *Discussion.*

Les rayons ultra-violets appliqués aux plantules de *Lens* ont ainsi une influence sur l'activité mitotique de leurs racines. Comme l'irradiation n'a porté que sur les parties supérieures de la plante, l'action directe des UV sur les cellules radiculaires est à rejeter. Nous avons vu que ces radiations jouent un rôle dans le métabolisme biochimique des auxines; aussi pouvons-nous supposer qu'elles abaissent la concentration d'auxines actives, soit en freinant la formation de ces auxines diffusant vers la pointe des racines, soit en bloquant les précurseurs. Cette hypothèse nous paraît être justifiée par les observations relevées plus haut : si, avant d'irradier les plantules, on donne à leurs racines une certaine quantité d'ABIA, l'inhibition produite par la lumière ultra-violette est d'autant plus faible que la concentration d'ABIA est plus forte. Ceci semble bien indiquer que les rayons ultra-violets provoquent une diminution de la teneur en auxines actives (traduite par un abaissement de l'index mitotique) et compensée par un apport extérieur de substances de croissance, ce dernier ayant pour effet de stimuler l'activité mitotique. Si la concentration des auxines est trop forte, le traitement aux rayons ultra-violets provoque une activation mitotique relativement aux racines normales et irradiées, ce qui semble bien prouver, dans ce genre d'expériences, qu'une concentration croissante d'auxines se traduit par une diminution de l'activité mitotique. L'application des rayons ultra-violets à des racines ayant trop d'auxines, lève cette inhibition, de même qu'une application d'ABIA à une concentration plus faible, lève l'inhibition due au rayonnement ultra-violet.