

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 70 (1960)  
  
**Artikel:** Gradients de croissance et problèmes auxiniques. I, Critères de référence  
**Autor:** Pilet, Paul-Emile  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-49488>

### **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:** 11.01.2026

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

# Gradients de croissance et problèmes auxiniques

## I. Critères de référence

Par *Paul-Emile Pilet*<sup>1</sup>

Laboratoire de Physiologie végétale, Université de Lausanne

Manuscrit reçu le 9 juillet 1960

## Avant-propos

Il y a plusieurs moyens d'analyser le mode d'action, sur la croissance de tissus végétaux, des composés auxiniques (24). Personnellement, nous nous sommes toujours efforcé de chercher à préciser ce qui «se passe» à l'intérieur même des organes considérés.

A maintes reprises (9, 10, 26), nous avons défini et insisté sur l'importance de ce qu'on pourrait appeler l'*état auxinique endogène*. Trop de chercheurs se contentent aujourd'hui, d'expériences basées exclusivement sur des applications de substances de croissance, sans essayer de connaître cet état auxinique endogène de qui va dépendre, incontestablement la réaction même des tissus au traitement réalisé.

Pour saisir les relations entre croissance et activité auxinique, on peut étudier parallèlement, le long de l'axe d'un organe, la distribution des hormones et le gradient d'allongement cellulaire. Si l'on se contente d'un matériel biologique rigoureusement identique, un seul problème technique mérite de retenir notre attention: il s'agit de trouver le bon *critère de référence* pour rendre compte, avec exactitude, des résultats obtenus. Nous avons discuté ailleurs (22, 29) des avantages et des inconvénients que représentait l'emploi de critères comme le poids frais, le poids sec, la teneur en eau, la concentration relative d'azote total et protéinique, le nombre des cellules, etc...

Mais où surgissent les difficultés, c'est lorsqu'il s'agit de comparer deux séries d'organes semblables mais d'inégale longueur. Quelles vont être les zones physiologiquement équivalentes qu'on pourra comparer judicieusement? C'est à l'étude de ce problème et à quelques-unes de ses applications que nous voulons consacrer ce travail.

---

<sup>1</sup> Nous remercions notre collègue le Prof. Methée pour ses précieuses suggestions. Ce travail a pu être entrepris grâce à la collaboration de M<sup>me</sup> Cl. Grandchamp et de M<sup>lle</sup> A.-M. Roll.

## Choix du matériel d'étude

Depuis 1948, nous nous sommes attaché à l'analyse de la croissance, en relation avec le métabolisme auxinique, de racines entières ou de fragments de racines du *Lens Culinaris* Med. cultivés *in vitro*.

La racine, qui permet d'étudier avec précision, les phénomènes de stimulation et d'inhibition de croissance sous l'action des composés auxiniques (V. 1, 3, 34), est en outre un matériel de choix pour l'analyse de la croissance des tissus jeunes (méristème) et âgés (coiffe) (6, 15, 19).

Nous avons, pour ces racines du *Lens*, mis en évidence divers gradients auxiniques (9, 10, 13) et auxines-oxydasiques (14, 16) en les comparant avec un certain nombre de gradients parmi lesquels nous citerons la distribution des composés glucidiques (12, 27) et sulfhydrilés (17), de l'azote total et protéinique (29), d'une part, les variations des échanges respiratoires (26) et de la polarité bioélectrique (28), d'autre part.

Les conditions de croissance optimum, pour ce matériel, ont été en outre systématiquement précisées (30).

## Zones de référence

Imaginons que nous ayons à comparer un gradient déterminé pour deux séries de racines prises à des temps différents (par exemple au temps 0 et au temps  $t$ ). Ces racines peuvent être caractérisées par une longueur moyenne qui sera :

au temps 0 de  $L_{(0)}$  et au temps  $t$  de  $L_{(t)}$

Plusieurs modes de comparaison peuvent être employés (figure 1) :

*Mode 1* – Nous pouvons tout d'abord diviser la racine dont la longueur est  $L_{(t)}$  en zones égales à celles de la racine de longueur  $L_{(0)}$ , en partant de la pointe et nous comparerons les segments, 1, 2, etc., entre eux (figure 1 A).

*Mode 2* – Nous pouvons aussi diviser toute la racine de longueur  $L_{(t)}$  en un nombre identique de segments tous semblables. Dans ce cas-là, ces segments seront évidemment tous plus grands que ceux de la racine de longueur  $L_{(0)}$  (figure 1 B).

*Mode 3* – Enfin, en tenant compte des faits précédemment indiqués, les segments auront les dimensions réelles qui correspondent à celles que la méthode des traits (v. p. 274) aura mis en évidence. On peut voir alors que le segment 2 dans la racine  $L_{(t)}$  ne sera plus égal au segment 3 de cette même racine et sera naturellement plus grand que le segment 2 équivalent de la racine  $L_{(0)}$  (figure 1 C).

Précisons ce que nous venons de dire. Soit, par exemple, une racine de longueur initiale  $L_{(0)}$ ; on peut la diviser en  $n$  zones identiques, et l'on peut écrire :

$$L_{(0)} = L_{(0)_1} + \dots + L_{(0)_{n-i}} + \dots + L_{(0)_n} \quad (1)$$

$$L_{(0)_1} = \dots = L_{(0)_{n-i}} = L_{(0)_n} \quad (2)$$

$$L_{(0)} = n L_{(0)_n} \quad (3)$$

Après un temps, cette racine aura une longueur  $L_{(t)}$ ; on a :

$$L_{(t)} = L_{(0)} + \Delta L \quad (4)$$

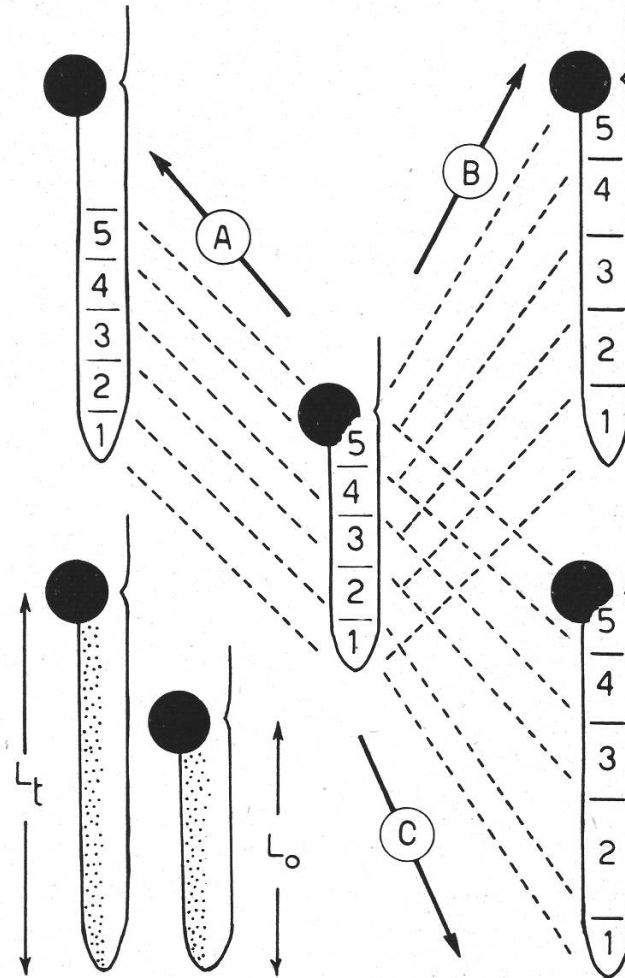


Figure 1

Les trois modes de division de racines, proposés pour comparer des gradients le long de leur axe et ceci pour deux longueurs distinctes. ( $L_0$  et  $L_t$ )

Chacune des zones considérées se sera allongée différemment :

$$L_{(t)} = (L_{(t)_1} + \Delta L_1) + \dots + (L_{(t)_{n-i}} + \Delta L_{n-i}) + \dots + (L_{(t)_n} + \Delta L_n) \quad (5)$$

Mais

$$L_{(t)} = L_{(t)_{n-i}} = L_{(t)_n} = L_{(0)_n} \quad (6)$$

Donc

$$L_{(t)_1} + \dots + L_{(t)_{n-i}} + \dots + L_{(t)_n} = L_{(0)} \quad (7)$$



Par suite :

$$\Delta L = \Delta L_1 + \dots + \Delta L_{n-i} + \dots + \Delta L_n \quad (8)$$

Soit un *gradient uniforme*  $G$ . Au temps 0, sa valeur globale sera  $G_{(0)}$  et au temps  $t$ ,  $G_{(t)}$ .

Quelle sera la nature des *gradients partiels* correspondant à une zone  $(n-i)$  ?

Nous examinerons successivement ce que donnent les trois modes de comparaison :

*Mode 1* – Au temps 0, comme au temps  $t$ , la longueur de cette zone sera de :  $\frac{L_{(0)}}{n}$

Au temps 0, le gradient partiel sera :

$$G_{(0)n-i} = \frac{G_{(0)}}{n} \quad (9)$$

Au temps  $t$ , le gradient se répartit sur une longueur  $L_{(t)}$ . Par unité, nous aurons la valeur  $\frac{G_{(t)}}{L_{(t)}}$ . Nous avons admis que ce gradient était uniforme,

par conséquent pour une zone  $L_{(0)}$ , le gradient global sera de  $\frac{G_{(t)}}{L_{(t)}} \cdot L_{(0)}$

et par suite :

$$G_{(t)n-i} = \frac{G_{(t)}}{L_{(t)}} \cdot \frac{L_{(0)}}{n} \quad (10)$$

En comparant ces deux gradients (temps  $t$  par rapport au temps 0), on aura :

$$\frac{G_{(t)n-i}}{G_{(0)n-i}} = \frac{G_{(t)}}{L_{(t)}} \cdot \frac{L_{(0)}}{n} \cdot \frac{n}{G_{(0)}} = \frac{G_{(t)}}{G_{(0)}} \cdot \frac{L_{(0)}}{L_{(t)}} \quad (11)$$

en posant :

$$\frac{G_{(t)}}{G_{(0)}} = k_G \quad \text{et} \quad \frac{L_{(t)}}{L_{(0)}} = k_L \quad (12)$$

on voit que :

$$\frac{G_{(t)n-i}}{G_{(0)n-i}} = \frac{k_G}{k_L} \quad (13)$$

*Mode 2* – Comme précédemment, au temps 0, on a :

$$G_{(0)n-i} = \frac{G_{(0)}}{n}$$

Au temps  $t$ , et puisque tout l'organe est maintenant divisé en zones équivalentes, on peut écrire:

$$G_{(t)n-i} = \frac{G_{(t)}}{n} \quad (14)$$

En comparant ces deux gradients, on aura:

$$\frac{G_{(t)n-i}}{G_{(0)n-i}} = \frac{G_{(t)}}{n} \cdot \frac{n}{G_{(0)}} = \frac{G_{(t)}}{G_{(0)}} \quad (15)$$

ou, selon l'expression (13):

$$\frac{G_{(t)n-i}}{G_{(0)n-i}} = k_G \quad (16)$$

*Mode 3* – Comme précédemment, au temps 0, on a:

$$G_{(0)n-i} = \frac{G_{(0)}}{n}$$

Par unité de longueur, le gradient au temps  $t$  vaudra  $\frac{G_{(t)}}{L_{(t)}}$ . La longueur initiale de la zone étant (V. 6 et 7)  $\frac{L_{(0)}}{n}$ , au temps  $t$  on aura:

$$\bar{L}_{(t)n-i} = L_{(t)n-i} + \Delta L_{n-i} = \frac{L_{(0)}}{n} + \Delta L_{n-i} \quad (17)$$

Par conséquent:

$$G_{(t)n-i} = \frac{G_{(t)}}{L_{(t)}} \cdot \left( \frac{L_{(0)}}{n} + \Delta L_{n-i} \right) = G_{(t)} \cdot \left( \frac{L_{(0)} + n \Delta L_{n-i}}{n \cdot L_{(t)}} \right) \quad (18)$$

En comparant ces deux gradients, on aura:

$$\frac{G_{(t)n-i}}{G_{(0)n-i}} = G_{(t)} \cdot \left( \frac{L_{(0)} + n \Delta L_{n-i}}{n \cdot L_{(t)}} \right) \cdot \frac{n}{G_{(0)}} = \frac{G_{(t)}}{G_{(0)}} \cdot \frac{L_{(0)}}{L_{(t)}} \cdot \left( 1 + \frac{n \Delta L_{n-i}}{L_{(0)}} \right) \quad (19)$$

Ou selon l'expression (13):

$$\frac{G_{(t)n-i}}{G_{(0)n-i}} = \frac{k_G}{k_L} \cdot \left( 1 + \frac{n \Delta L_{n-i}}{L_{(0)}} \right) \quad (20)$$

En résumé, le premier mode de comparaison n'a aucun sens biologique (et pourtant il est très souvent utilisé dans des graphiques bidimensionnels). On ne tient, dans ce cas, aucun compte de la *croissance globale* du matériel employé (la base de la racine, c'est-à-dire la longueur  $l_{(t)} - l_{(0)} = \Delta L$  est complètement laissée de côté) pas plus d'ailleurs que de la *croissance intercalaire*. Dans le second mode de comparaison, on fait intervenir

la croissance globale, mais on suppose que la répartition de cette croissance est *homogène*, ce qui est évidemment inexact. En première approximation, cette méthode peut être acceptée, mais elle est discutable pour une analyse détaillée. Le troisième mode est évidemment le seul convenable puisqu'il nous oblige à tenir compte à la fois de la croissance globale et de la croissance intercalaire. Il exige évidemment de connaître la nature du *gradient de croissance* de l'organe étudié.

## Gradients de croissance

Tant qu'on considère la croissance globale d'un organe, le problème est relativement simple, il se complique très nettement si on étudie la «distribution» de la croissance tout le long de l'axe de cet organe.

Dans le cas de la racine, les processus de *mérèsis* (c'est-à-dire de division cellulaire) sont localisés essentiellement dans la région méristématique, alors que les processus d'*auxésis* (c'est-à-dire d'accroissement de taille des cellules) caractérisent la zone d'élongation située immédiatement au-dessus du méristème (Goodwin et Stepka, 6).

Il est clair que la croissance d'un tel organe ne sera pas uniforme ni homogène; de ce fait la comparaison d'un gradient quelconque pour deux séries de racines en «état de croissance» différent, présentera quelques difficultés (Brown et Broadbent, 2).

L'étude de la croissance le long de l'axe racinaire a donné lieu à deux séries de méthodes.

*Méthode 1* — C'est Sachs (32), en 1873 déjà, qui eut l'idée de marquer, sur la racine du *Vicia faba*, des traits à l'encre de Chine, lui permettant (par une simple mesure de la distance de ces traits) d'établir la répartition de la croissance le long de l'axe racinaire. Cette méthode, qui a donné lieu à toute une série d'analyses, présente l'avantage de permettre l'emploi de racines intactes. Cette technique a été reprise récemment par Erickson et Goddard (4) qui en ont apporté quelques modifications: on applique rapidement sur une racine de 3 cm une brosse dont les poils ont été imprégnés d'une suspension aqueuse de noir de fumée. La racine se trouve ainsi recouverte d'innombrables marques noires. On la place alors dans une chambre humide aux parois de plexiglas en la maintenant latéralement dans un canal qui l'obligera à avoir un allongement parfaitement rectiligne. Une caméra est appliquée contre la chambre. Le film se déplace automatiquement, mais seule une très étroite bande (correspondant à l'axe de la racine) sera périodiquement touchée grâce à un écran percé d'une fente très mince. L'image de chaque point deviendra donc au fur et à mesure que la racine grandit, une ligne qui aura tendance, s'il s'agit d'une zone de forte croissance, à s'éloigner de celle qui correspond à un point voisin.

*Méthode 2* — Au lieu de travailler sur des racines intactes, on utilise des fragments de racines. Rappelons à ce sujet la technique proposée, entre autres, par Trezzi, Perogaro et Vaccari (35): des racines du *Pisum sativum* sont découpées en cinq fragments identiques de 2 mm de longueur, le premier correspondant à l'extrême pointe de la racine. Des séries de 50 fragments équivalents sont déposées sur papier-filtre, en boîte de Petri, dans une solution-tampon au phosphate (pH 5,5). La mesure des longueurs respectives de ces segments se fait au microscope.



Une telle méthode présente de gros inconvénients. Les fragments de racines étant sectionnés, des diffusions entre le milieu intérieur et la solution vont avoir lieu et l'allongement des divers fragments, lorsqu'il existe (ce qui n'est pas toujours le cas) n'est plus du même ordre que celui observé pour la racine intacte. L'étude comparée de l'action des composés auxiniques donnera des résultats très discutables, car la pénétration de ces produits sera évidemment fort variable pour les divers segments considérés. Il nous faut faire, par conséquent, toutes réserves quant aux conclusions apportées par Tonzig et coll. (33) qui ont employé cette méthode pour étudier l'action de l'acide  $\beta$ -indolyl-acétique sur la croissance des diverses zones de la racine du *Pisum sativum*.

## Technique

### Culture des racines

Les semences du *Lens culinaris* sont mises à imbiber 4 h dans de l'eau déionisée, puis après lavage, déposées dans des boîtes de Petri sur papier-filtre contenant de l'eau déionisée. Après 24 h (obscurité, 25°C), les plantules sont sélectionnées et on ne conserve que celles dont les racines mesurent  $2 \text{ mm} \pm 0,5$ . On place alors ces plantules dans de petites boîtes de Petri sur papier-filtre, imprégnées d'une solution-tampon  $\text{KH}_2\text{PO}_4\text{—Na}_2\text{HPO}_4$  (pH 4,8) additionnée de saccharose 1 %. Lorsque les racines mesurent 8 mm ( $L_{(0)}$ ), on les sélectionne pour l'expérience qui va suivre.

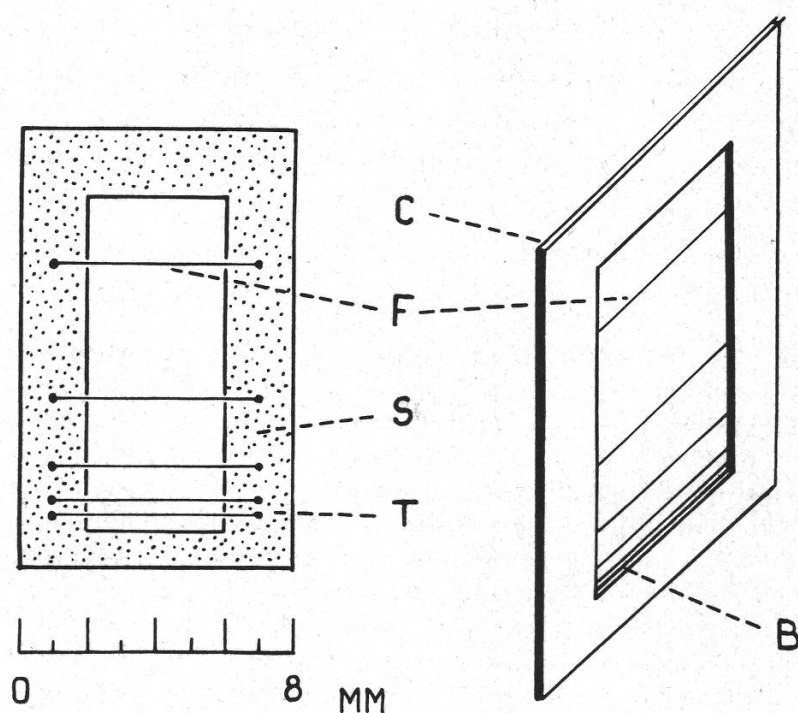


Figure 2

Instrument employé pour marquer les racines et les diviser en cinq zones topographiquement différentes.

S: support — C: cadre — T: trou — F: fil — B: base

### Préparation du matériel

A l'aide d'un instrument (figure 2) constitué de fils tendus et distants les uns des autres d'une longueur déterminée, on marque la racine en employant une solution de glycérine dans laquelle on aura dissous du noir animal. On badigeonne les fils et d'un coup sec, on



applique l'instrument sur la racine en s'arrangeant que sa pointe soit appliquée sur la base de cet appareil. On aura ainsi divisé la racine en cinq zones distinctes:

zone 1:	0,0 à 0,5 mm	longueur: 0,5 mm
zone 2:	0,5 à 1,0 mm	longueur: 0,5 mm
zone 3:	1,0 à 2,0 mm	longueur: 1,0 mm
zone 4:	2,0 à 4,0 mm	longueur: 2,0 mm
zone 5:	4,0 à 8,0 mm	longueur: 4,0 mm

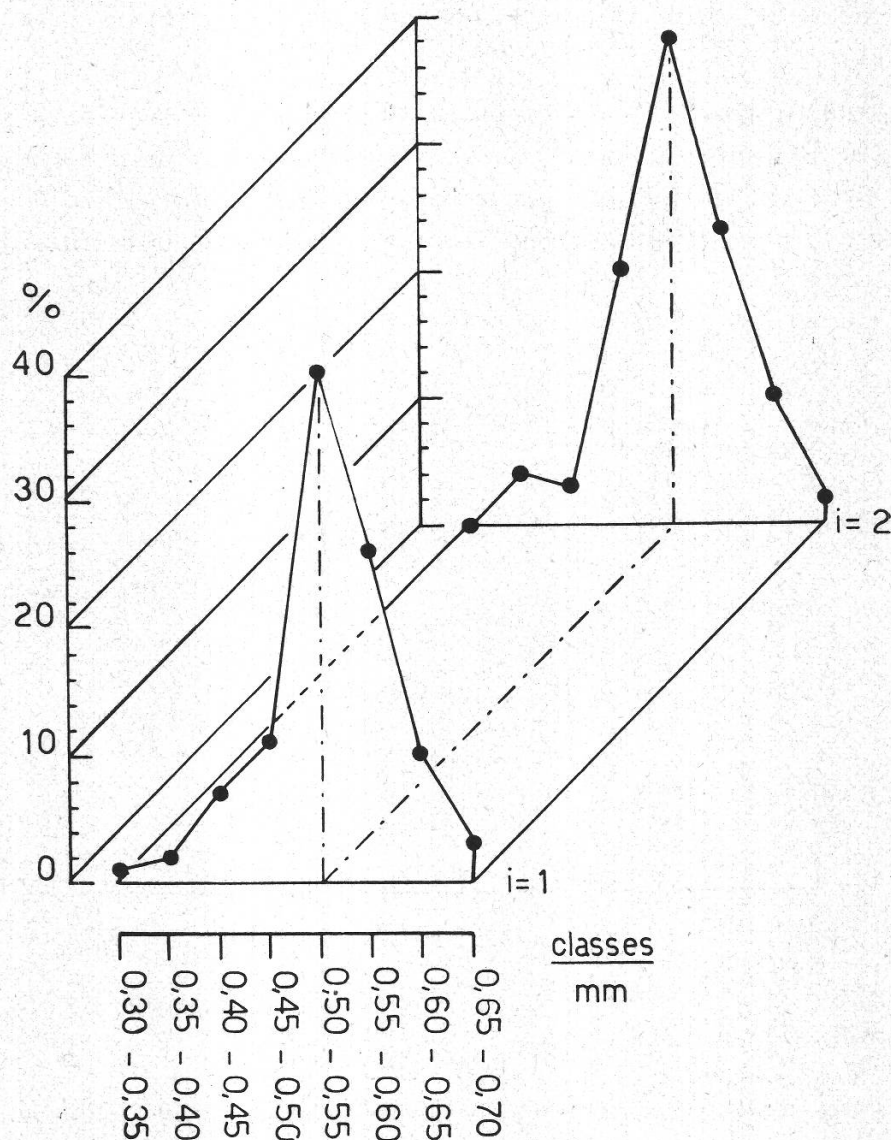


Figure 3

Distribution de la longueur ( $L_0$ ) pour deux zones ( $i = 1$  et  $i = 2$ ). La fréquence est donnée en % et 8 classes ont été arbitrairement choisies. (Longueur minimum: 0,30 mm; longueur maximum: 0,70 mm)

## Mesure d'allongement

On recherche tout d'abord la longueur moyenne de chacune des zones précédentes; les mesures se font à la loupe (10  $\times$ ) avec un micromètre ocu-

laire. Pour les deux premières zones (1 et 2), nous déterminerons la courbe de distribution (fréquence en %) en répartissant les résultats en huit classes distinctes (la première groupant les racines dont la première et la seconde zone mesurent de 0,30 à 0,35 mm, la dernière correspond aux valeurs comprises entre 0,65 à 0,70 mm).

L'étude de cette distribution (figure 3), nous montre que cette méthode donne de bons résultats; la valeur moyenne ( $L_{(0)}$ ) de cette première et de cette seconde zone pouvant être considérée comme étant égale à 0,5 mm<sup>1</sup>.

Une fois marquée, les racines de 8 mm sont placées (10 par boîte) dans des conditions semblables à celles que nous venons d'exposer. Après 6 h, 12 h et 24 h, on mesure (sans toucher aux racines) les longueurs de chacune des zones précédemment définies. Ces essais portent sur l'emploi

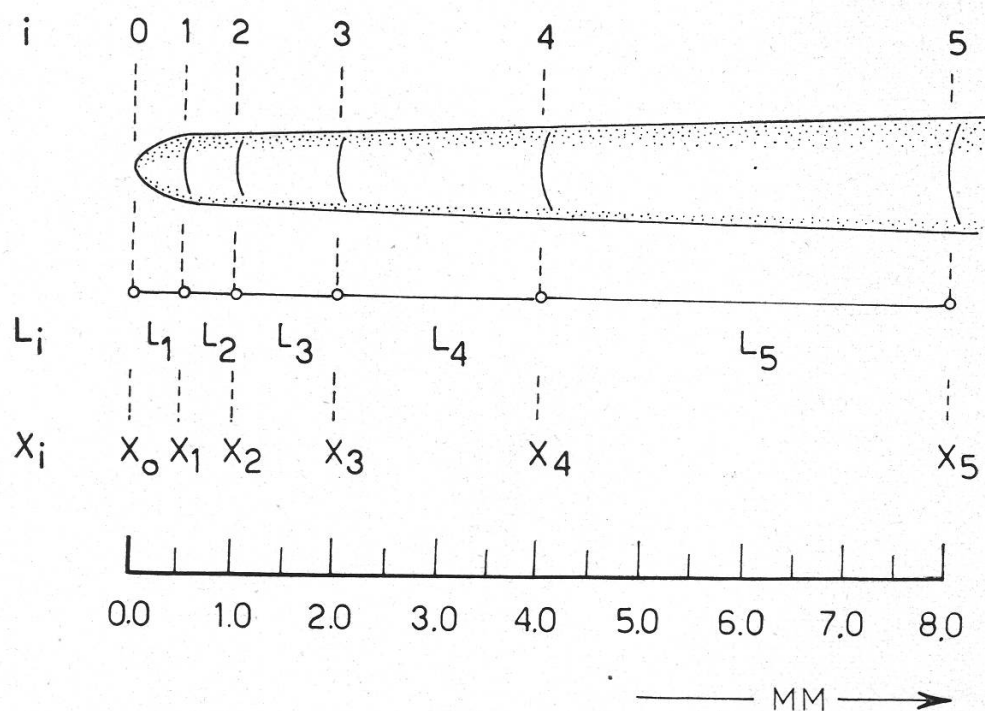


Figure 4

Notations employées pour caractériser chacune des cinq zones radiculaires.

$i$  = numéro des zones  $L_i$  = longueur de chacune de ces zones

$x_i$  = abscisse des traits limitant les zones

<sup>1</sup> Sur 320 racines utilisées, on trouve en fait pour la première zone une somme égale à 161,18 mm et pour la seconde zone 161,41. Ce qui donne respectivement:

$$\frac{161,18}{320} = 0,5036 \text{ mm}$$

$$\frac{161,41}{320} = 0,5044 \text{ mm}$$



de 80 racines initialement équivalentes et on a répété quatre fois l'expérience (soit donc au total 320 racines mesurées).

## Expression des résultats

Pour caractériser la position relative des diverses zones considérées, que nous numérotions de 1 à 5 ( $i$ ), nous introduirons la notion d'*abscisse du trait  $i$*  compté à partir de la pointe ( $X_i$ ); la longueur de chaque zone sera par conséquent donnée par la formule (v. fig. 4):

$$L_i = X_i - X_{i-1} \quad (21)$$

## Variations de $L_i$ en fonction du temps

Après avoir déterminé la longueur de chaque zone au début de l'expérience (temps 0) pour des racines de 8 mm, nous répétons ces mesures pour les mêmes organes, mais après 6, 12 et 24 heures. Nous reporterons dans le tableau 1 les valeurs moyennes (pour 10 racines) et calculées à partir de 320 racines, de  $L_i$ , ainsi que la longueur moyenne totale des racines:

$$\Sigma L_i = (X_1 - X_0) + (X_2 - X_1) \dots = \Sigma (X_i - X_{i-1}) \quad (22)$$

Tableau 1

Variations de  $L_i$  (mm) en fonction du temps  $t$  (heures).  
Valeurs moyennes (320 racines) pour 10 racines

	$t$			
	0	6	12	24
1	5,0	6,2	6,8	7,2
2	5,0	18,6	20,1	30,2
3	10,0	20,7	48,4	130,4
4	20,0	23,4	25,9	27,3
5	40,0	42,2	44,6	45,1
$\Sigma L_i$	80,0	111,1	145,8	240,2

Ces résultats peuvent être donnés graphiquement et nous exprimons cette fois les valeurs de  $X_i$  pour un temps  $t$  donné (figure 5):

$$X_i = L_i + L_i - 1 \quad (23)$$

Ainsi qu'on peut le voir, les zones 1, 4 et 5 ne se sont pratiquement pas allongées, alors que les zones 2 et 3 ont une croissance très appréciable. A

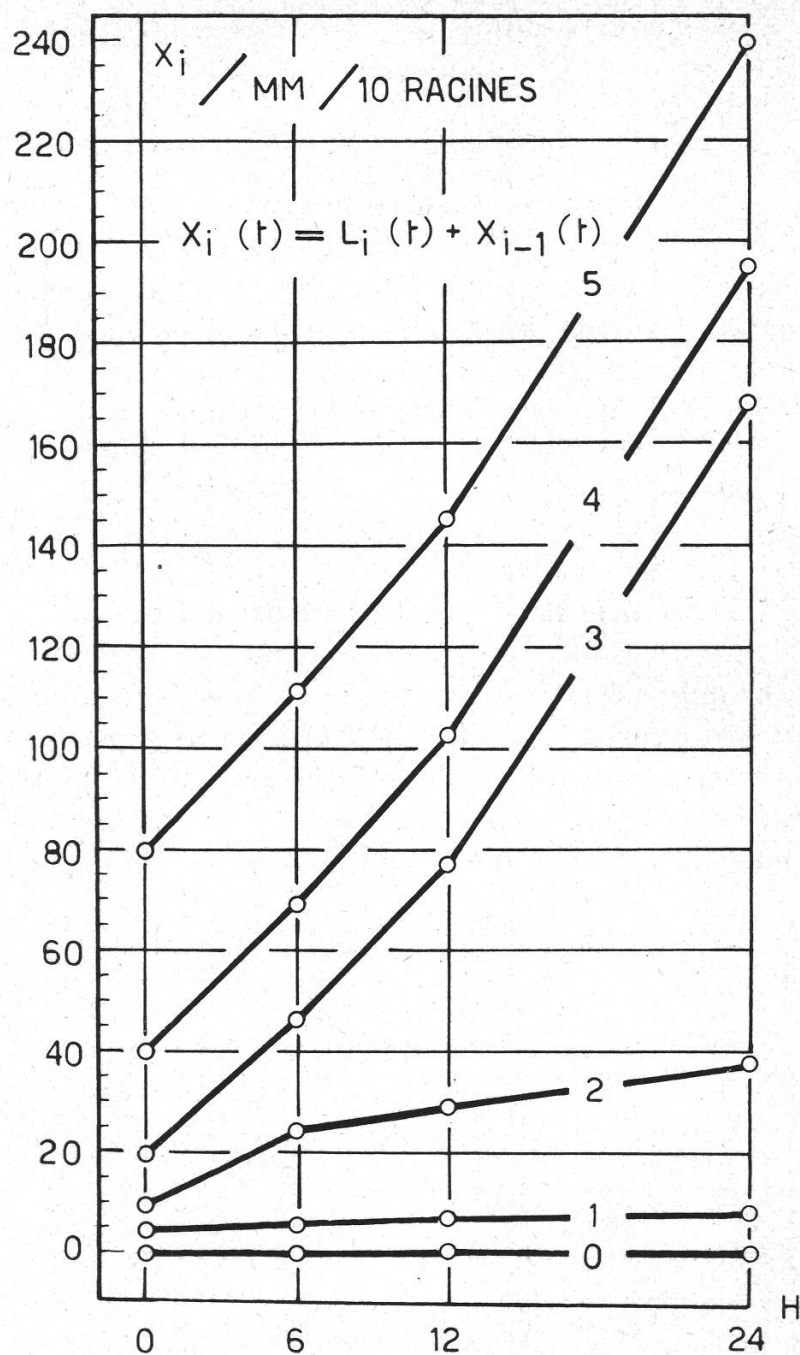


Figure 5

Valeurs moyennes (320 racines) des abscisses  $x_i$  en fonction du temps (0, 6, 12 et 24 h). Les résultats sont reportés chaque fois pour 10 zones

première vue, on peut déjà noter que l'allongement de la zone 2 a surtout lieu les 6 premières heures, alors que celui de la zone 3 est particulièrement prononcé à partir de la douzième heure.

Mais ces chiffres ne donnent que des *valeurs absolues*, il est nécessaire de les rapporter aux grandeurs initiales.



Nous définirons alors :

l'accroissement total ( $\bar{L}_i(t)$ ) de la longueur, à l'instant  $t$ , du segment  $i$  :

$$\bar{L}_i(t) = L_i(t) - L_i(0) \quad (24)$$

et l'accroissement total ( $\Delta_i(t)$ ) relatif de longueur (par unité de longueur initiale, à l'instant  $t$ , du segment  $i$ ) :

$$\Delta_i(t) = \frac{L_i(t)}{L_i(0)} = \frac{L_i(t) - L_i(0)}{L_i(0)} = \frac{\bar{L}_i(t)}{L_i(0)} \quad (25)$$

Ces valeurs reportées dans le tableau 2, montrent nettement que :

1. La croissance a lieu essentiellement dans les zones 2 et 3 ( $i = 2, i = 3$ );
2. c'est après 12 h que  $\bar{L}_2(t)$  est optimum alors que  $\bar{L}_3(t)$  ne fait qu'augmenter avec le temps.
3. après 6 h,  $\bar{L}_2(t)$  et  $\Delta_2(t)$  sont supérieurs à  $\bar{L}_3(t)$  et  $\Delta_3(t)$ , ce qui signifie que le maximum de l'allongement radiculaire est situé dans la zone 2. Cependant après 12 h, c'est la zone 3 qui croît relativement davantage puisque  $\bar{L}_3(t)$  et  $\Delta_3(t)$  sont plus grands que  $\bar{L}_2(t)$  et  $\Delta_2(t)$ .

Tableau 2

I Accroissement (mm) total ( $\bar{L}_i(t)$ ) de longueur, à l'instant  $t$ , du segment  $i$ .

II Accroissement (mm) total ( $\Delta_i(t)$ ) de longueur (par unité de longueur initiale à l'instant  $t$ , du segment  $i$ ).

$$\text{I } \bar{L}_i(t) = L_i(t) - L_i(0). \quad \text{II } \Delta_i(t) = \frac{\bar{L}_i(t)}{L_i(0)}.$$

$i$	$t = 6 \text{ h}$		$t = 12 \text{ h}$		$t = 24 \text{ h}$	
	I	II	I	II	I	II
1	1,2	0,24	1,8	0,36	2,2	0,44
2	13,6	2,72	15,1	3,02	25,2	5,04
3	10,7	1,07	38,4	3,84	120,4	12,04
4	3,4	0,17	5,9	0,30	7,3	0,37
5	2,2	0,06	4,6	0,12	5,1	0,13
$\Sigma \bar{L}_i$	31,1	—	65,8	—	160,2	—

### Vitesses partielles de croissance

On peut introduire maintenant la notion de vitesse de croissance en rappelant que si, durant un bref espace de temps  $\Delta t$ , l'allongement a été de  $\Delta L$ , la vitesse ( $V$ ) sera :

$$V = \frac{\Delta L}{\Delta t} \quad (26)$$

ou si la variation de temps est infiniment petite ( $\Delta t = dt$ ), on trouvera la *vitesse instantanée* ( $v$ ):

$$v = \frac{dL}{dt} \quad (27)$$

et l'on pourra définir l'accélération de croissance  $a$ :

$$a = \frac{v}{dt} = \frac{dL}{dt}^2 \quad (28)$$

Introduisons tout d'abord la vitesse moyenne  $V_i(t)$  du segment  $i$  entre les instants 0 et  $t$

$$V_i(t) = \frac{\bar{L}_i(t)}{t} = \frac{L_i(t) - L_i(0)}{t} \quad (29)$$

et par analogie, on peut définir le coefficient de croissance  $C_i(t)$  du segment  $i$  par rapport aux autres fragments:

$$C_i(t) = \frac{A_i(t)}{A(t)} \cdot 10^2 = \frac{\bar{L}_i(t)}{\bar{L}_i(0)} \cdot \frac{1}{A(t)} \cdot 10^2 = \frac{L_i(t)}{L_i(0)} - 1 \cdot \frac{1}{A(t)} \cdot 10^2 \quad (30)$$

Tableau 3

I Vitesse moyenne (mm/t) de croissance ( $V_i(t)$ ) du segment  $i$  entre les instants 0 et  $t$ .  
 II Coefficient de croissance ( $C_i(t)$ ) du segment  $i$  par rapport aux autres segments.  
 Valeurs moyennes (320 racines) rapportées à 10 racines.

$$\text{I } V_i(t) = \frac{\bar{L}_i(t)}{t} \quad \text{II } C_i(t) = \frac{A_i(t)}{A(t)} \cdot 10^2$$

$i$	$t = 6 \text{ h}$		$t = 12 \text{ h}$		$t = 24 \text{ h}$	
	I	II	I	II	I	II
1	0,2	0,62	0,15	0,44	0,09	0,22
2	2,27	6,98	1,26	3,68	1,05	2,50
3	1,78	2,74	3,20	4,68	5,02	6,01
4	0,57	0,44	0,49	0,35	0,30	0,18
5	0,37	0,15	0,38	0,13	0,21	0,07
$\frac{\Sigma L_i(t)}{t}$	5,19	—	5,48	—	6,67	—

Les valeurs trouvées sont reportées dans le tableau 3 et là encore on peut constater que:

1. Ce sont les zones 2 et 3 qui ont la vitesse de croissance la plus forte;
2. au début (jusqu'à 6 h)  $V_2(t)$  et  $C_2(t)$  sont toutefois supérieurs à  $V_3(t)$  et  $C_3(t)$ , mais au-delà de 6 h,  $V_3(t)$  et  $C_3(t)$  deviennent plus grands.



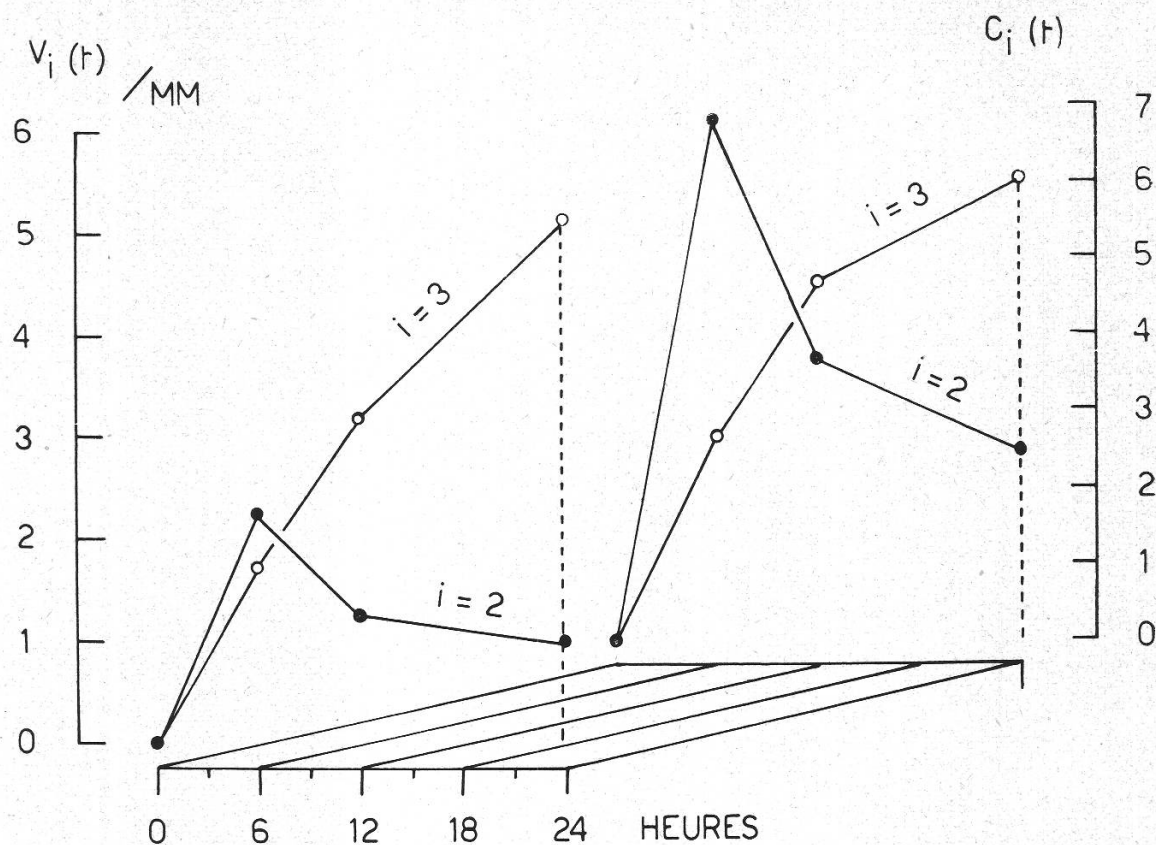


Figure 6

Vitesse moyenne  $V_i(t)$  (mm/t) de croissance des segments ( $i = 2$  et  $i = 3$ ) entre les instants 0 à  $t$  et coefficient de croissance  $C_i(t)$  (v. tableau 3). L'intervalle de temps  $t$  étant respectivement égal à 6, 12 et 24 h

La figure 6 confirme nettement ces observations. Mais les valeurs précédentes étaient toutes calculées pour l'intervalle de temps  $t$  (c'est-à-dire que pour chaque série, on se ramenait à la valeur trouvée à 0). On peut raisonner sur l'intervalle de temps  $\Delta t$  (ou en d'autres termes pour le temps compris entre  $t$  et  $t + \Delta t$ ). On définira alors l'accroissement de longueur  $\Delta \bar{L}_i(t)$  du segment  $i$  pendant  $\Delta t$ :

$$\Delta \bar{L}_i(t) = [X_i - X_{i-1}](t + \Delta t) - [X_i - X_{i-1}](t) = \Delta [X_i - X_{i-1}](\Delta t) \quad (31)$$

et semblablement l'accroissement relatif:

$$\frac{\Delta \bar{L}_i(t)}{L_i(0)} = \frac{\Delta [X_i - X_{i-1}](\Delta t)}{[X_i - X_{i-1}](0)} \quad (32)$$

Les valeurs trouvées sont reportées dans le tableau 4, elles permettent de constater, là encore, que la zone 2 croît plus rapidement que la zone 3 dans l'intervalle de temps 0 à 6 h, puis c'est l'inverse qui se produit.

Tableau 4

- I Accroissement de longueur ( $\Delta \bar{L}_i(t)$ ) du segment  $i$  pendant l'intervalle de temps  $\Delta t$ .  
 II Accroissement de longueur par unité de longueur initiale ( $\Delta \bar{L}_i(t)/L_i(0)$ ) du segment  $i$  pendant l'intervalle de temps  $\Delta t$ .

Valeurs moyennes (320 racines) rapportées à 10 racines.

$$\text{I } \Delta \bar{L}_i(t) = [x_i - x_{i-1}] (t + \Delta t) - [x_i - x_{i-1}] (t).$$

$$\text{II } \frac{\Delta \bar{L}_i(t)}{L_i(0)} = \frac{\Delta(x_i - x_{i-1}) \Delta t}{(x_i - x_{i-1})(0)}.$$

	$t \text{ à } t + \Delta t$					
	0-6 h		6-12 h		12-24 h	
	I	II	I	II	I	II
1	1,2	0,24	0,6	0,12	0,4	0,08
2	13,6	2,72	1,5	0,30	10,1	2,02
3	10,7	1,07	27,7	2,77	82,0	8,20
4	3,4	0,17	2,5	0,13	1,4	0,07
5	2,2	0,06	2,4	0,06	0,5	0,01
$\Sigma \Delta \bar{L}_i(t)$	31,1		34,7	—	94,4	—

Ces considérations nous amènent alors à définir la vitesse moyenne d'accroissement relatif de longueur  $V_i(\Delta t)$  du segment  $i$  rapportée à l'unité de longueur et durant  $\Delta t$ :

$$V_i(\Delta t) = \frac{\Delta [x_i - x_{i-1}](\Delta t)}{[x_i - x_{i-1}](0)} \cdot \frac{\Delta t}{1} \quad (33)$$

Tableau 5

Vitesse moyenne d'accroissement de longueur ( $V_i(\Delta t)$ ) du segment  $i$  rapportée à l'unité de longueur et pendant l'intervalle  $\Delta t$ .

Valeurs moyennes (320 racines) rapportées à 10 racines

$$V_i(\Delta t) = \frac{\Delta [x_i - x_{i-1}](\Delta t)}{[x_i - x_{i-1}](0)} \cdot \frac{1}{\Delta t}$$

	$t \text{ à } t + \Delta t$		
	0-6 h	6-12 h	12-24 h
1	0,04	0,02	0
2	0,45	0,05	0,16
3	0,18	0,46	0,69
4	0,03	0,02	0
5	0,01	0,01	0



Les résultats de cette série de calculs sont reportés dans le tableau 5; ils indiquent que:

1. Les zones 1, 4 et 5 ont une vitesse moyenne d'accroissement relatif qui est sans cesse décroissante en fonction du temps;
2. pour la zone 2, cette vitesse est optimum pendant l'intervalle de 0 à 6 h; elle est d'ailleurs plus forte que celle de tous les autres segments;
3. pour la zone 3, cette vitesse ne fait que s'accroître avec le temps; après 6 h, elle dépasse largement celle de la zone 1.

### Conclusions générales

Ainsi un gradient de croissance peut-il être mis en évidence le long de l'axe des racines du *Lens*. Celles-ci sont donc constituées par des zones caractérisées par une croissance propre. D'autre part, en fonction du temps, la nature et l'amplitude de la croissance changent nettement. Ainsi, dans la première période (de 0 à 6 h), c'est la zone 2 (de 0,5 à 1,0 mm compté à partir du sommet) qui s'allonge le plus. Mais, après 6 h, c'est la zone 3 (de 1,0 à 2,0 mm) qui l'emporte, et l'augmentation de sa croissance se poursuit continuellement jusqu'à 24 h. On assiste ainsi à un véritable «déplacement» du foyer d'élongation, dont il faudra tenir compte dans la présentation des divers gradients auxiniques qui nous permettront de comparer la croissance et l'«état auxinique endogène».

La figure 7 dans laquelle nous avons reporté, en fonction du temps  $t$  (0, 6, 12 et 24 h), les variations parallèles de  $X_i(t)$  et de  $V_i(\Delta t)$  met bien en évidence ce phénomène.

### Gradient auxinique et gradient de croissance

Comme première application, nous reporterons la valeur du gradient auxinique pour des racines de 8 mm ( $L_{(0)}$ ) et de 24,02 mm ( $L_{(24)}$ ).

Les racines de 8 mm sont découpées en 4 fragments:

fragment 1: de 0 à 1 mm à partir du sommet	} ils mesurent tous 1 mm de longueur
fragment 2: de 1 à 2 mm	
fragment 3: de 2 à 3 mm	
fragment 4: de 3 à 4 mm	

Le reste de la racine (zone comprise entre 4 et 8 mm) n'est pas employée.

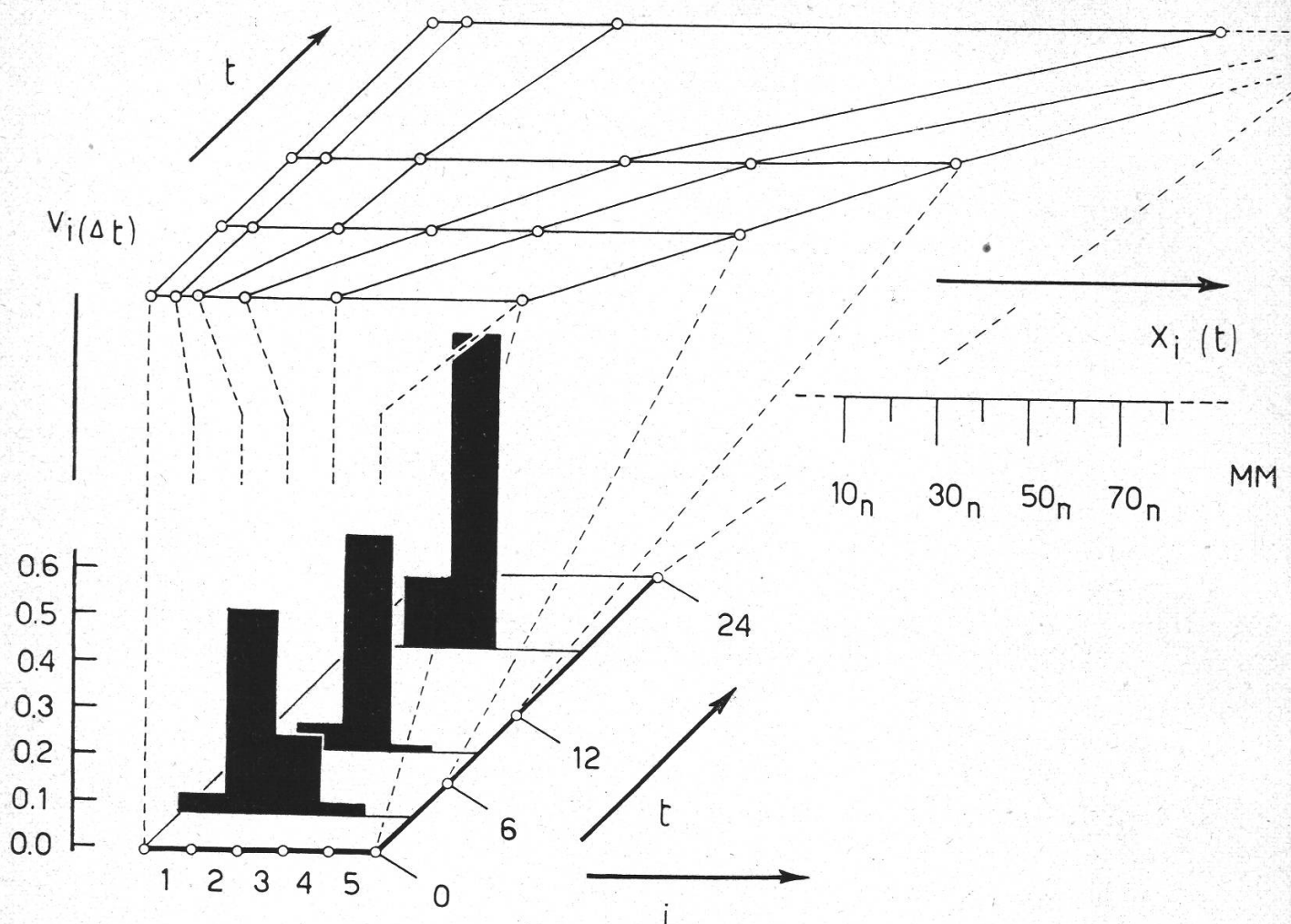


Figure 7

Vitesse moyenne d'accroissement de longueur  $V_i(\Delta t)$  du segment  $i$  rapportée à l'unité de longueur, pendant l'intervalle  $t$  et abscisse  $x_i(t)$  en fonction du temps  $t$  (0, 6, 12 et 24 h) et pour diverses zones radiculaires ( $i = 1, 2, 3, 4$  et 5)

Les racines de 24 mm sont découpées en 10 fragments:

fragment 1: de 0 à 1 mm à partir du sommet	ces fragments sont de 1 mm
fragment 2: de 1 à 2 mm	
fragment 3: de 2 à 3 mm	
fragment 4: de 3 à 4 mm	
fragment 5: de 4 à 6 mm	ces fragments sont de 2 mm
fragment 6: de 6 à 8 mm	
fragment 10: de 14 à 16 mm	

Le reste de la racine (zone comprise entre 16 et 24 mm) n'est pas employée.



## Méthode d'extraction

Nous nous sommes borné ici à la recherche de la fraction étherée et acide des auxines libres. Nous résumerons brièvement notre technique (21).

### 1. Solvant:

Il est tout d'abord absolument indispensable d'utiliser de l'éther dépourvu de toute trace de peroxyde et redistillé. A cet effet, on broye ensemble 1 g de CaO et 5 g de  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  et lorsque le mélange est vert, on le jette dans 200 cmc d'éther et on agite pendant 24 h.

L'hydrate ferreux fermé réduit les peroxydes contenus dans l'éther en se transformant en hydrate ferrique. On centrifuge et l'éther récolté sera distillé.

### 2. Fraction active:

#### *Fraction des auxines libres:*

1. Les fragments de tissus à analyser (100 g environ de poids frais) sont broyés dans des mortiers conservés au congélateur ( $-28^\circ\text{C}$ ), en présence de  $\text{SiO}_2$  et avec quelques gouttes d'éther qu'on renouvelle de temps en temps.
2. Le mélange est recueilli quantitativement dans des erlenmeyers où l'on verse environ 150 cmc d'éther préparé comme on l'a dit plus haut. Le tout est placé à l'obscurité à  $+1^\circ\text{C}$  pendant 12 h.
3. Après ce temps-là, on centrifuge (4000 g; 10 mn) et le résidu est lavé trois fois avec de l'éther.
4. On complète à 300 ml dans un ballon jaugé et l'extrait est conservé (deux jours au maximum) à l'obscurité et à  $+1^\circ\text{C}$ .

#### *Fraction acide:*

1. On concentre par distillation 60 ml de la fraction étherée d'auxines libres jusqu'à obtention de 5 ml environ.
2. On traite par une solution aqueuse de  $\text{NaHCO}_3$  0,5 M ( $\text{pH} \sim 8,6$ ).
3. La phase étherée obtenue est la phase neutre. Nous la laissons de côté dans ces essais.
4. La phase aqueuse est acidifiée par HCl ou par l'acide tartrique (ce qui est préférable). A cet effet, on titre avec soin par l'acide (0,5 N) choisi en utilisant une solution aqueuse de méthyl-orange à 0,02 % jusqu'à un  $\text{pH}$  de 3,5. Au cours de la titration, la solution est soigneusement agitée afin d'éliminer toute trace de  $\text{CO}_2$ .
5. On épuise par l'éther cette phase aqueuse acide, afin de récupérer la fraction acide et on s'arrange pour obtenir 15 ml de solution finale.

Nous aurons ainsi les fractions acides des auxines libres que nous «testerons» biologiquement.

## Résultats

Nous reporterons graphiquement (figure 8), pour ces deux séries de racines  $L_{(0)}$  et  $L_{(24)}$  le gradient auxinique le long de leur axe. Pour simplifier la discussion, nous nous bornerons à examiner le cas de la seconde zone ( $i = 2$ ). Trois modes de comparaison peuvent être successivement proposés (voir page 270).

1<sup>er</sup> mode (figure 8a)

Nous avons vu (13) que : 
$$\frac{G_{(24)_2}}{G_{(0)_2}} = \frac{k_G}{k_L}$$

dans ce cas, pour les racines prises au temps ( $t = 24$  h), nous considérons la zone *topographiquement* équivalente (ce ne sera évidemment plus la zone 2 de cette série de racines), c'est-à-dire celle qui se trouve située à 0,5 mm de la pointe et dont la longueur mesure 0,5 mm.

Il est clair, étant donné la similitude des gradients, qu'aucune différence importante ne peut être constatée.

2<sup>e</sup> mode (figure 8b)

Cette fois l'expression dont on fera usage est plus simple puisque (16) le rapport vaut :

$$\frac{G_{(24)_2}}{G_{(0)_2}} = k_G$$

la racine au temps 0 mesurait en moyenne 8 mm ; on l'avait divisée en 5 zones d'inégales longueurs, et si nous appelons  $z$  la longueur de la première qui est égale à celle de la seconde, nous avons :

$$z + z + 2z + 4z + 8z = 16z = 8 \text{ mm} \quad (34)$$

$z$  étant égal à 0,5 mm.

Pour la racine correspondant au temps 24, on aura cette fois :

$$16z = 24,02 \quad \text{donc } \tilde{z} \cong 1,5 \text{ mm.}$$

Ce qui veut dire que la position relative de la seconde zone sera, en comptant à partir du sommet, pour :

les racines de longueur  $L_{(0)}$  : de 0,5 à 1,0 mm ;

les racines de longueur  $L_{(24)}$  : de 1,5 à 3,0.

Il est évident que ces zones ne sont semblables ni topographiquement ni physiologiquement, la comparaison est donc également discutable.

3<sup>e</sup> mode (figure 8c)

En tenant compte de l'allongement réel de cette zone 2, on pourra comparer, sans commettre d'erreur, les gradients correspondants. Cette fois, l'expression employée (20) sera :

$$\frac{G_{(24)_2}}{G_{(0)_2}} = \frac{k_G}{k_L} \left( 1 + \frac{\Delta L_2}{L_{(0)}} \right)$$



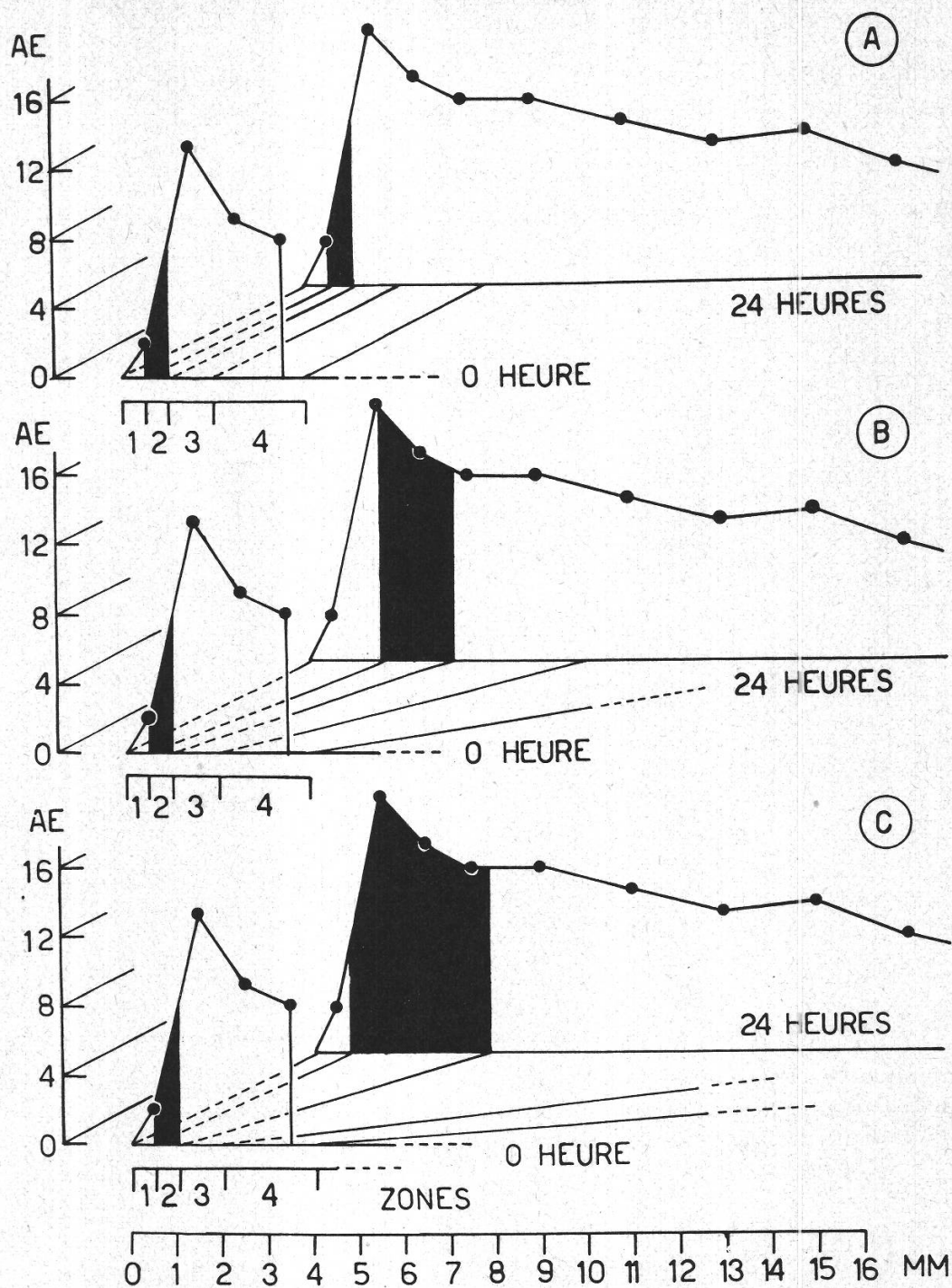


Figure 8

Gradients auxiniques le long de l'axe longitudinal pour deux séries de racines ( $L_{(0)}$ : 8,0 mm et ( $L_{(24)}$ ): 24,02 mm). AE:  $\mu\text{g}$  d'équivalent d'ABIA pour 100 mg de poids frais. Il s'agit ici exclusivement de la fraction acide et étherée des auxines endogènes libres

Ainsi qu'on peut le constater, la surface équivalente est très différente et une comparaison complète nous amène alors à introduire une *mesure planimétrique* des courbes.

On procède de la façon suivante:

1. On détermine d'abord (figure 9a) la surface correspondante à l'unité de gradient  $G_{(u)}$  pour une unité arbitraire de longueur  $L_{(u)}$ ;
2. puis on mesure (figure 9b) la surface  $S_{(t)_n}$  de la courbe  $G_{(t)}$  comprise entre cette courbe et l'axe des  $X_i(t)$ , ceci entre deux valeurs  $(n-1)$  et  $(n)$  qui sont les limites de la zone qu'on veut étudier.

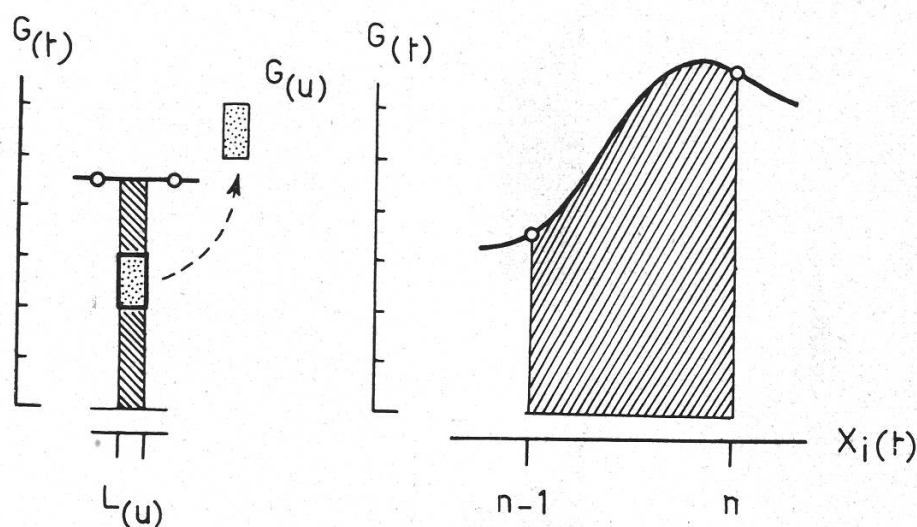


Figure 9

Principe des mesures planimétriques des courbes obtenues

Détermination de la valeur du gradient unitaire  $G_{(u)}$ , pour une longueur arbitraire unité  $L_{(u)}$ , par des mesures planimétriques de la surface comprise entre la courbe  $G_{(t)}$  et l'axe des  $x_i(t)$ . La zone étudiée étant comprise entre les valeurs  $n-1$  et  $n$

Si nous considérons la zone 2, nous trouvons (voir figure 8c) successivement:

1. La surface unité (mesurée sur le graphique) vaut:  $S_{(u)} = 25 \text{ mm}^2$   
et le gradient unité est:  
 $G_{(u)} = 1,34 \text{ g d'équivalents d'ABIA, } L_{(u)} \text{ étant égal à } 0,5 \text{ mm}$   
Par suite:

$$G_{(u)}_{\text{mm}^2} = \frac{1,34}{25} = 0,0536 \mu\text{g};$$

2. pour la courbe  $G_{(0)}$  (zone 2: 0,5 à 1,0 mm):

$$S_{(0)_2} = 86 \text{ mm}^2$$

Par suite  $G_{(0)_2} = 86 \cdot 0,0536 = 4,6096 \text{ } \mu\text{g}$  pour 0,5 mm

$$\text{et } G_{(0)_{2/0,1\text{ mm}}} = \frac{4,6096}{5} = 0,9219 \text{ } \mu\text{g}/0,1 \text{ mm}$$

pour la courbe  $G_{(24)}$  (zone 2: 0,72 à 3,02 mm):

$$S_{(24)_2} = 1274 \text{ mm}^2$$

par suite  $G_{(24)_2} = 1274 \cdot 0,0536 = 68,2864 \text{ } \mu\text{g}$

mais cette valeur correspond à une longueur égale à:

$$3,02 - 0,72 = 2,30 \text{ mm}$$

par conséquent:

$$G_{(24)_{2/0,1\text{ mm}}} = \frac{68,2864}{23} = 2,9689 \text{ } \mu\text{g}$$

et la comparaison entre ces deux gradients (20) donnera:

$$\frac{G_{(24)_2}}{G_{(0)_2}} = \frac{k_G}{k_L} \left( 1 + \frac{\Delta L_2}{\Delta L_{(0)}} \right) = \frac{2,9689}{0,9219} \cong 3,22$$

Ce qui veut donc dire qu'il y a environ trois fois plus d'auxines dans cette seconde zone si l'on compare deux séries de racines, la première ( $t = 0$ ) de 8 mm de longueur et la seconde ( $t = 24 \text{ h}$ ) de 24,02 mm.

## Gradient auxines-oxydasique et gradient de croissance

Il est difficile de parler de distribution auxinique sans faire intervenir, du même coup, l'activité des systèmes enzymatiques responsables de la dégradation de ces hormones (5, 22, 25). Toutefois, à plusieurs reprises, certains auteurs (V. 31) ont fait quelques réserves quant à la stricte correspondance qu'il peut exister entre les auxines-oxydases et les auxines. C'est cette question que nous voulons examiner maintenant.

### Méthode de préparation

Nous prélevons sur des racines de 8 mm ( $t = 0$ ) et de 14,58 mm ( $t = 12 \text{ h}$ ) deux séries de fragments:

- zone 1: de 0,0 à 0,5 mm (compté à partir de la pointe);
- zone 2: de 0,5 à 2,0 mm.

Les résultats seront donc d'abord donnés pour des régions topographiquement équivalentes.



## Méthode de dosage

Nous résumerons brièvement notre technique (16) : les fragments sont broyés ( $-23^{\circ}\text{C}$ ) en présence d'une prise de  $\text{SiO}_2$  et quelques gouttes de solution-tampon  $\text{KH}_2\text{PO}_4\text{—Na}_2\text{HPO}_4$  ( $\text{pH } 6,1$ ), la mixture est centrifugée ( $4000 \text{ g}$ ;  $15 \text{ mn}$ ), l'extrait est alors complété à  $10 \text{ ml}$  par la solution-tampon. A  $2 \text{ ml}$  de l'extrait, on ajoute  $2 \text{ ml}$  de la solution-tampon,  $4 \text{ ml}$  d'eau et, au temps 0, on complète à  $10 \text{ ml}$  par  $2 \text{ ml}$  d'une solution d'ABIA ( $50 \mu\text{g/ml}$ ). Après  $60 \text{ mn}$ , (la solution active est conservée à l'obscurité et à  $30^{\circ}\text{C}$ ), on détermine au photocolorimètre Klett-Summerson ( $535 \text{ millimicrons}$ ), la quantité d'ABIA détruite, en utilisant un réactif préparé à partir de  $\text{FeCl}_3$  et de  $\text{H}_2\text{SO}_4$ . L'activité auxines-oxydasique sera exprimée par la quantité d'ABIA détruite (en  $\mu\text{g}$ ) pendant  $60 \text{ mn}$  pour  $50 \text{ mg}$  de poids frais. Toutes les manipulations et les mesures ont été faites en lumière verte.

Tableau 6

Gradient auxines-oxydasique dans des racines du *Lens culinaris*. Comparaison de zones topographiquement équivalentes. L'activité enzymatique est donnée en  $\mu\text{g}$  d'ABIA détruit pour  $50 \text{ mg}$  de poids frais et pendant  $60 \text{ mn}$ . L'analyse de la croissance a porté sur 30 racines et celle de la dégradation *in vitro* de l'ABIA sur 600 fragments. (D'après Pilet, 1960).

$t / \text{h}$	$L(t) / \text{mm}$	Zones	$L(t)_{n-i}$	Fragments /mm	ABIA détruit
0	8,00	1	0,50	(1) 0,0–0,5	35,4
		2	1,50	(2) 0,5–2,0	3,6
12	14,58	1	0,68	(1') 0,0–0,5	31,2
		2	6,85	(2') 0,5–2,0	14,3

## Résultats

La comparaison des fragments topographiquement semblables (pour les racines  $L_{(0)}$  fragments (1) et (2); pour les racines  $L_{(12)}$  les fragments (1') et (2') correspond donc au premier mode d'analyse décrit plus haut (voir page 286). Nous pouvons constater (tableau 6) que si les valeurs pour la première région (de 0,0 à 0,5 mm) sont très proches, elles diffèrent sensiblement pour la seconde région (de 0,5 à 2,0 mm).

Sans aller plus avant dans la critique de ces résultats, on serait tenté de dire que l'activité auxines-oxydasique de la région méristématique s'accroît au fur et à mesure que s'allonge la racine. Or, nous avons dit (voir page 287) combien cette méthode était discutable. Comme nous n'avons pas de valeurs pour des zones physiologiquement équivalentes, nous pouvons tenter d'utiliser ces chiffres en tenant compte de la discussion algébrique présentée plus haut (voir page 272).

Examinons le cas de la seconde zone, c'est-à-dire celle qui correspond à la région méristématique.

Pour les racines  $L_{(12)}$  le fragment (2'), c'est-à-dire celui qui est compté de 0,5 à 2,0 mm, ne correspond plus physiologiquement à la zone 2 des racines  $L_{(0)}$ . On peut dire qu'il se compose en fait de deux parties:

1. De 0,5 à 0,68 (0,18 mm); cette zone correspond à la zone 1, nous l'appellerons région C (même nature que la coiffe);
2. de 0,68 à 2,00 (1,32 mm); cette zone-là est réellement l'équivalent de la zone 2 initiale, nous l'appellerons région M (identique au méristème).

*A priori*, il n'y a aucune raison pour que l'activité auxines-oxydasique de tissus semblables change très fortement avec le temps (surtout si la durée de l'essai est aussi brève).

Exprimons alors les gradients trouvés par unité de longueur. Dans la zone 1 ( $L_{(0)}$ ), 35,4  $\mu\text{g}$  d'ABIA correspondent à 0,5 mm, donc:

$$^{1/10} \text{ mm équivaut à } \frac{35,4}{5} = 7,08 \mu\text{g}$$

Dans la zone 2 ( $L_{(0)}$ ), 3,6 g d'ABIA correspondent à 1,5 mm, donc

$$^{1/10} \text{ mm équivaut à } \frac{3,6}{15} = 0,24 \mu\text{g}$$

En supposant que «l'intensité du gradient» soit constante, la région C du fragment (2') longue de 0,18 mm, correspondra donc à  $1,8 \cdot 7,08 = 12,74 \text{ g}$  et la région M de ce même fragment (2'), longue de 1,32 mm, correspondra à  $13,2 \cdot 0,24 = 3,17 \mu\text{g}$ .

Si nous faisons le total:

Région C	12,74 $\mu\text{g}$
Région M	3,17 $\mu\text{g}$
Fragment (2')	15,91 $\mu\text{g}$

Nous retrouvons à peu près le chiffre que l'expérience nous avait donné et la conclusion que nous pouvons tirer est qu'*en fait*, l'activité auxines-oxydasique n'a réellement pas augmenté.

Sans doute, les calculs précédents sont-ils artificiels, mais du moins ont-ils l'avantage de permettre, aussi bien que possible, une comparaison des propriétés biochimiques de zones *physiologiquement* équivalentes à partir de mesures se portant que sur des zones *topographiquement* semblables.

## Gradients auxinique et auxines-oxydasique

Si nous considérons uniquement la zone 2 (c'est-à-dire la région méristématique) et si nous tenons compte des résultats concernant les variations du gradient de croissance, nous pouvons avoir une idée de l'évolution de cette zone au cours du temps. Nous pouvons également exprimer un gradient quelconque en fonction des données précédentes; c'est ce que nous avons fait pour la distribution des auxines et l'activité auxines-oxydasique le long de l'axe racinaire. Ces gradients auxiniques, étant exprimés en fonction d'un même critère, nous pouvons les comparer entre eux.

Pour la teneur en auxines, et en ramenant les valeurs trouvées, pour une zone physiologiquement équivalente, à une unité de longueur arbitraire, nous avons vu que la concentration de ces hormones avait augmenté:

$$G_{(0)_2} \text{ pour l'unité: } 0,9219 \mu\text{g}$$

$$G_{(24)_2} \text{ pour l'unité: } 2,9689 \mu\text{g}$$

Et en admettant que cet accroissement soit régulier, on peut trouver:

$$G_{(12)_2} \text{ pour l'unité: } 1,9454 \mu\text{g}$$

Cette augmentation de la concentration auxinique peut s'expliquer de plusieurs façons:

1. biosynthèse locale des composés hormonaux accrue;
2. apport d'auxines provenant de régions autres que la zone considérée;
3. dégradation par voie enzymatique réduite.

Cette troisième hypothèse nous entraîne à considérer le gradient auxines-oxydasique. Or, en tenant compte, comme précédemment, du gradient de croissance, on constate que la destruction *in vitro* de l'ABIA par des extraits provenant de zones physiologiquement équivalentes n'a pas changé.

En utilisant les valeurs trouvées, on peut écrire:

$$G_{(0)_2} \text{ pour l'unité: } 0,24 \mu\text{g}$$

$$G_{(12)_2} \text{ pour l'unité: } 0,24 \mu\text{g}$$

Si l'on compare (figure 10) ces deux gradients ramenés à leur valeur unitaire, on constate donc que, pour un même intervalle de temps (de 0 à 12 h) et pour une zone physiologiquement équivalente, le gradient auxinique s'est modifié *mais* pas le gradient auxines-oxydasique.



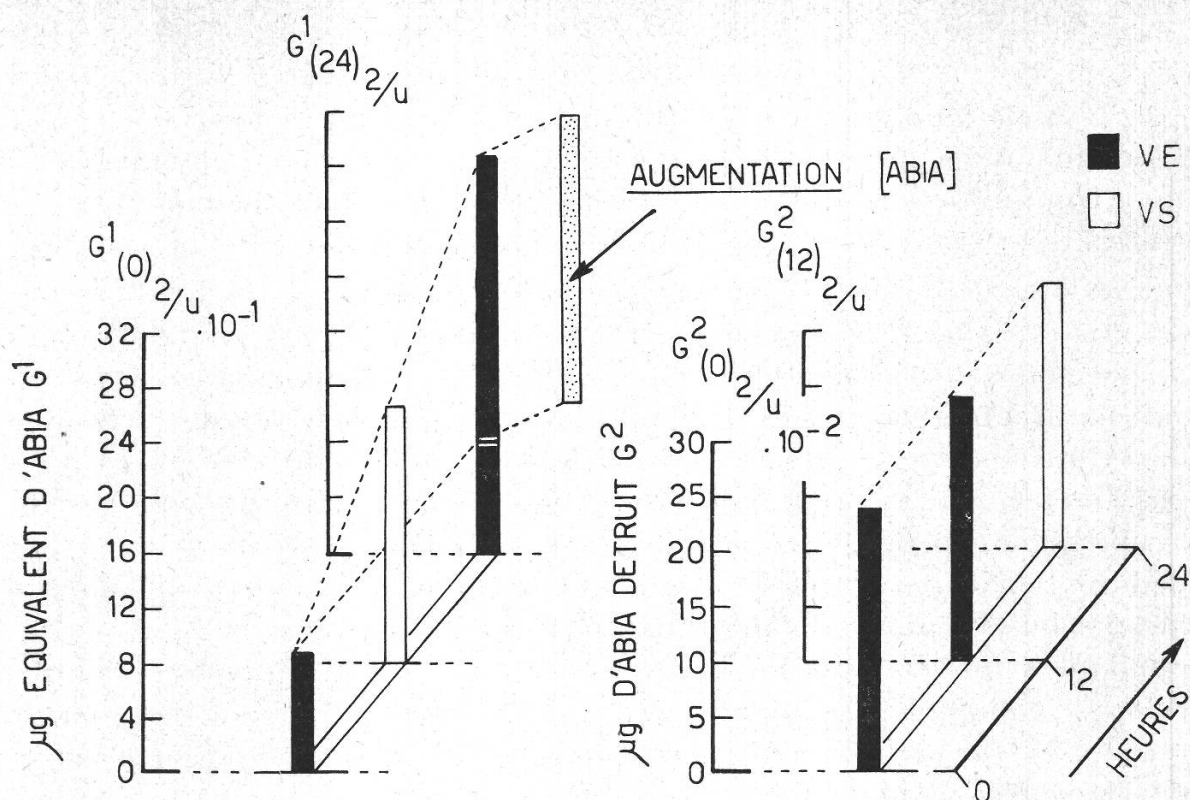


Figure 10

Comparaison des gradients auxinique et auxines-oxydasique pour deux séries de racines et pour la zone radiculaire ( $i = 2$ ).  $G^1/u$ : gradient auxinique unitaire en  $\mu\text{g}$  d'équivalent d'ABIA.  $G^2/u$ : gradient auxines-oxydasique en  $\mu\text{g}$  d'ABIA dégradé.  $G_{(0)}$ ,  $G_{(12)}$  et  $G_{(24)}$ : gradients pour des racines de longueurs moyennes respectivement égales à  $L_{(0)}$ ,  $L_{(12)}$  et  $L_{(24)}$ . V. E.: valeurs expérimentales – V. S.: valeurs supposées

Il faut donc admettre que:

1. pour rendre compte d'un gradient de croissance, le gradient auxines-oxydasique ou le gradient auxinique ne peuvent convenir si on les considère isolément;
2. la destruction *in vitro* de l'ABIA ne saurait être l'image exacte de l'état auxinique endogène.

Une stricte correspondance ne pourrait être établie entre la concentration des auxines et l'activité des auxines-oxydases que dans la mesure où l'on aurait à faire à un système parfaitement isolé (donc apport nul d'auxinines) et incapable d'assurer, par lui-même, une biosynthèse auxinique.

## Conclusions

Ainsi, tout le long de l'axe d'une racine en voie d'élongation, le gradient de croissance est loin d'être uniforme. De plus, au cours du temps, un tel gradient se modifie. Tout se passe donc comme si le foyer de croissance

(zone de division et d'élongation), strictement localisé, se déplace le long de l'axe en s'éloignant progressivement de l'extrême pointe de la racine.

L'étude d'un gradient quelconque qui impose une comparaison entre les racines d'âge différent (c'est-à-dire de longueur distincte) nous oblige à tenir compte, si l'on veut rester dans des zones physiologiquement équivalentes, des variations des gradients de croissance mises en évidence.

A cet égard, les gradients auxiniques et auxines-oxydasique fournissent de précieux renseignements. En comparant ces deux gradients, pour une région déterminée et semblable du point de vue croissance, et en les ramenant à une valeur unitaire, on constate qu'il n'y a pas de correspondance stricte. En d'autres termes, la destruction *in vitro* de l'ABIA n'est pas l'image de l'état auxinique endogène et pas non plus, par conséquent, l'expression exacte de la croissance de la zone considérée. On ne pourrait déduire la nature d'un de ces gradients en connaissant l'autre que dans la mesure où l'on aurait à faire d'une part à un matériel biologique correspondant à un réel système isolé (c'est-à-dire où tout apport, de l'extérieur, de composés auxiniques serait nul) et d'autre part à un ensemble de tissus totalement incapables d'assurer, par eux-mêmes, une biosynthèse des hormones de croissance.

L'application critique de cette méthode, à propos des variations de l'état auxinique endogène, fera l'objet d'un travail actuellement en préparation<sup>1</sup>.

## Summary

The growth gradient, along the root's axis, is not uniform. In addition, it undergoes modification with time. It looks as if the growth area, strictly localised, was gradually displaced from the extreme tip of the root.

Any gradient must be reported proportionally to this growth gradient. As an application, auxinic and auxin-oxidasic gradients are examined. Brought back to their unitary value and compared for physiologically identical regions, these gradients reveal different distinct phenomena. Destruction of IAA by enzymatic process is not the picture of endogenous auxinic state and, consequently, nor the exact expression of the growth of the considered zone. One could not prove ascertain the nature of one of these gradients—knowing the other—only by the extent one should deal, on one hand, with biological material corresponding to an isolated system (where there is not any auxinic addition) and, on the other hand, to a whole of tissues unable to insure by themselves a biosynthesis of auxins.

<sup>1</sup> P.-E. Pilet: Gradients de croissance et problèmes auxiniques II. États statique et dynamique (Bull. Soc. bot. suisse, sous presse).



## Bibliographie

1. Aberg B.: Auxin relation in roots. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **8**, 153 (1957).
2. Brown R., Broadbent D.: The effects of temperature on the duration of the different stages of cell division in the root-tip. *Journ. Exp. Bot.*, **2**, 96-110 (1951).
3. Burström H.: Physiology of root growth. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **4**, 237 (1953).
4. Erickson R.O., Goddard D.R.: An Analysis of root growth in cellular and biochemical terms. *Growth Symposium*, **10**, 89 (1951).
5. Galston A.W., Purves W.K.: The mechanism of action auxin. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **11**, 239 (1960).
6. Goodwin R.H., Stepka W.: Growth and differentiation in the root tip of *Phleum pratense*. *Amer. Journ. Bot.*, **32**, 36 (1945).
7. Gordon S.A.: Occurrence, formation and inactivation of auxins. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **5**, 341 (1954).
8. Larsen P.: Formation, occurrence and inactivation of growth substances. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **2**, 169 (1951).
9. Pilet P.-E.: Contribution à l'étude des hormones de croissance (auxines) dans la racine du *Lens culinaris* Medikus. Thèse Faculté des Sciences. Mém. Soc. Vaudoise Sc. nat., **10** (3), 137 (1951).
10. — Répartition et variations des auxines dans les racines du *Lens culinaris* Med. *Experientia*, **II/7**, 262 (1951).
11. — Physiologie des racines du *Lens culinaris* Med. et hormones de croissance. *Phyton* (Austria), **4**, 247 (1953).
12. — Auxines et gradients physiologiques dans les racines. VIII<sup>e</sup> Congr. Intern. Bot., Paris, **8**, 297, (1954).
13. — Variations de croissance des racines et phénomènes auxiniques. VIII<sup>e</sup> Congr. Intern. Bot., Paris, **11**, 178 (1954).
14. — Variations de l'activité des auxines-oxydases dans les racines du *Lens*. *Experientia*, **XIII/1**, 35 (1957).
15. — Activité des auxines-oxydases et vieillissement des tissus. C. R. Acad. Sciences, Paris, **245**, 371 (1957).
16. — Dosage photocolorimétrique de l'acide  $\beta$ -indolylacétique: application à l'étude des auxines-oxydases. *Rev. Gén. Bot.*, **64**, 106, (1957).
17. — Distribution des groupes sulfhydryles (—SH), activité des auxines-oxydases et teneur en auxines des racines du *Lens*. *Physiol. Plant.*, **10**, 708 (1957).
18. — Aspect biochimique du vieillissement des tissus végétaux. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **66**, 473 (1957).
19. — Sénescence cellulaire: hormones et enzymes de croissance. *Actes Soc. Helv. Sc. Nat.*, **137**, 90 (1957).
20. — Etude chromatographique de facteurs de croissance radiculaires. C. R. Acad. Sc., Paris, **246**, 2399 (1958).
21. — Analyse biochromatographique des auxines radiculaires. — Techniques et résultats. *Rev. Gén. Bot.*, **65**, 605 (1958).
22. — Activité auxines-oxydasique et expression cellulaire. C. R. Acad. Sc. Paris, **248**, 1573 (1959).
23. — Importance de la température dans la préparation d'extraits auxines-oxydasiques. C. R. Acad. Sc., Paris, **250**, 2047 (1960).
24. — Les phytohormones de croissance (Techniques, Chimie, Biochimie, Physiologie, Applications). Masson Ed., Paris (sous presse).
25. — Galston A. W.: Auxin destruction, peroxidase activity and peroxide genesis in the roots of *Lens culinaris*. *Physiol. Plant.*, **8**, 888 (1955).
26. — Kobr M.: Gradients biochimiques radiculaires II. Auxines et respiration. *Bull. Soc. Bot. suisse*, **69**, 261 (1959).



27. — Margot L.: Auxines et amidon I. Distribution de l'amidon radicaire (*Lens culinaris* Med.) Bull. Soc. Vaud. Sc. nat., **65**, 283 (1953).
28. — Meylan S.: Polarité électrique, auxines et physiologie des racines du *Lens culinaris* Medikus. Bull. Soc. Bot. suisse, **63**, 430 (1953).
29. — Siegenthaler P. A.: Gradients biochimiques radiculaires. I. Auxines et réserves azotées. Bull. Soc. Bot. suisse, **69**, 58 (1959).
30. — Went F. W.: Control of growth of *Lens culinaris* by temperature and light. Am. Journ. Bot., **43**, 190 (1956).
31. Ray P. M.: Destruction of auxin. Ann. Rev. Plant. Physiol., **9**, 81 (1958).
32. Sachs J.: Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. Bot. Inst. Wurzb., **1**, 385 (1873).
33. Tonzig S., Trezzi F., Perocarò L., Vaccari E.: Ricerche sulla fisiologia della crescita della radice. III. Azione dell'acido indoleacetico sulla crescita la respirazione e il valore dei rapporti ascorbico/deidroascorbico, glutatione ridotto/glutathione ossidato e deidroascorbico/indoleacetico. Accademia nazionale dei Lincei, **26**, 63 (1959).
34. Torrey J. C.: Physiology of root elongation. Ann. Rev. Plant. Physiol. **7**, 237 (1956).
35. Trezzi F., Perocarò L., Vaccari E.: Ricerche sulla fisiologia della crescita della radice. II. Caratteristiche della radice di pisello. Accademia Nazionale dei Lincei, **26**, 435 (1959).