

Coiffe et croissance racinaire : effet de l'acide abscissique (auxésis et mérésis)

Autor(en): **Nocera-Przybecka, Dorota / Pilet, Paul-Emile**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Botanica Helvetica**

Band (Jahr): **91 (1981)**

PDF erstellt am: **25.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-64298>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Coiffe et croissance racinaire: effet de l'acide abscissique (auxésis et mérésis)

par Dorota Nocera-Przybecka et Paul-Emile Pilet

Institut de Biologie et de Physiologie végétales de l'Université de Lausanne

Manuscrit reçu le 11 février 1981

Introduction

La croissance des racines est placée sous le contrôle de diverses hormones endogènes dont la concentration varie d'un tissu à l'autre et dont le transport, avec une amplitude variable aussi, n'est pas nécessairement réalisé dans la même direction (Reinhold 1978). Certains de ces facteurs stimulent l'allongement des cellules, d'autres l'inhibent. L'élongation racinaire est la conséquence de leurs complexes interactions (synergisme et antagonisme).

A côté des auxines, des cytokinines, des gibberellines, un groupe de régulateurs a été récemment mis en évidence. Il s'agit d'inhibiteurs formés dans la coiffe (Pilet 1972, 1973a; Shaw et Wilkins 1973; Wilkins 1975) et transportés basipétalement vers la zone d'élongation (Pilet 1972, 1975, 1977; Shaw et Wilkins 1973; Wilkins 1975).

Parmi les divers inhibiteurs possibles, l'acide abscissique (ABA) paraît jouer un rôle essentiel (Pilet 1975a, 1977; Wilkins et Wain 1975; Wilkins 1977). Il a été trouvé dans l'apex (Kundu et Audus 1974) et dans la coiffe et l'apex (Rivier et al. 1977) de la racine de maïs, sites présumés de sa biosynthèse. Sa concentration est plus élevée dans les racines cultivées en présence de lumière blanche que dans celles maintenues à l'obscurité (Suzuki et al. 1979; Pilet et Rivier 1980).

Par ailleurs, il a été établi que l'ABA est un inhibiteur endogène de croissance, qui agit, entre autres, au niveau de la biosynthèse du DNA (Nagl 1972; Stewart et Smith 1972; Milborrow 1974; Pilet et Nocera-Przybecka 1978). Lorsqu'on décoiffe une racine de maïs, la croissance de celle-ci est stimulée dans les trois premières heures après l'ablation de la coiffe (Pilet 1972). Il s'agit là d'une preuve indirecte que la coiffe pourrait bien être la source d'au moins un inhibiteur de croissance. Mais cette accélération temporaire de l'allongement peut être bloquée en fournissant, par la section apicale de la racine, de l'ABA exogène (Pilet 1975b, 1976b). Cette observation confirme donc le fait que l'ABA peut être considéré comme l'un des inhibiteurs formés dans le sommet racinaire.

Sur la base de ces travaux, l'analyse des variations du nombre des cellules et de leur volume — dans l'apex et la zone d'élongation, pour des racines intactes, décapitées et pour celles dont la coiffe a été «remplacée» par un bloc d'agar contenant de l'acide abscissique — a été entreprise. Quelques résultats font l'objet de ce travail à propos duquel l'action de l'ABA sur les divisions cellulaires sera également discutée.

Matériel et méthodes

Préparation du matériel

Des caryopses de *Zea mays* L. var. ORLA 264 (Association suisse des sélectionneurs, Lausanne) sont lavés à l'eau courante, puis imbibés durant 24 ± 1 h à 19 ± 1 °C, et à l'obscurité. Après un bref rinçage, ils sont mis en germination, selon la méthode décrite précédemment (Pilet 1976a, 1977). Après 48 ± 1 h, des plantules possédant des racines primaires rectilignes de 15 ± 3 mm sont sélectionnées en lumière verte (530 ± 40 nm). Une moitié des racines est décapitée à 0.50 ± 0.05 mm du sommet, l'autre sert de témoin. Le fragment enlevé correspond approximativement à la coiffe (Pilet et Lance-Nougarede 1965; Juniper et French 1970). Des segments apicaux de 10.0 ± 0.5 mm sont alors préparés. Ces segments sont placés sur des supports en plastique et maintenus verticalement 2 à 4 heures, dans des boîtes ad hoc (atmosphère humide: 90 ± 5 %; température: 20 ± 1 °C; en lumière blanche (0.9 ± 0.06). J. m⁻². sec⁻¹) (Pilet 1976a).

Dans une seconde série d'essais, les segments apicaux, après décapitation, sont immédiatement mis sur les supports et leur coiffe est «remplacée» par un bloc d'agar de 1,5 mm de diamètre (1.8 % dans du tampon phosphate 1/15 M, à pH 6.1) contenant de l'acide abscissique (ABA) aux concentrations suivantes: 10^{-8} , 10^{-6} M. L'incubation dans les conditions décrites plus haut dure également 2 et 4 heures. Ces segments racinaires intacts (I), décoiffés (II), et décoiffés puis traités par l'ABA (III), après leurs incubations respectives, sont alors coupés transversalement dans les zones suivantes (Fig. 1):

apex (centre quiescent, méristème):	0.5 – 1.0 mm (a)
zone d'élongation 1	1.0 – 2.0 mm (b)
zone d'élongation 2	2.0 – 4.0 mm (c)

Pour chaque série, les essais sont répétés 4 fois avec 5 segments racinaires et les écarts-types de la moyenne évalués par le test *t* sont reportés pour chaque résultat.

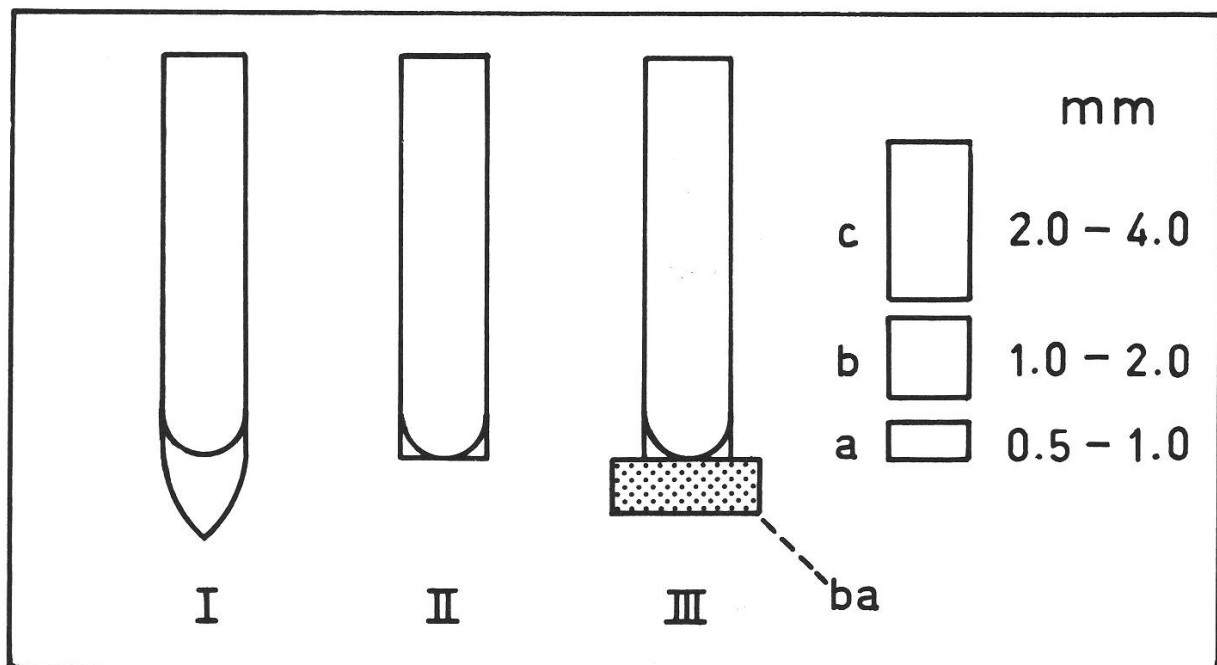


Fig. 1:

Principe des essais réalisés sur des segments apicaux de racines primaires de maïs (var. ORLA 264). Segments intacts (I), décapités à 0.5 ± 0.05 mm (II) et décapités, puis immédiatement recouverts — au niveau de la section apicale — d'un bloc d'agar (ba) contenant ou non de l'ABA (III). Les zones (a, b et c) correspondent aux régions analysées. Le schéma ne donne pas les vraies dimensions des racines et du bloc d'agar.

Mesure de la densité cellulaire

L'ancienne technique de Humphries et Wheeler (1960), modifiée par Pilet et Senn (1980) a été reprise. Cinq segments de chaque zone sont fixés (2 ml de fixateur de Navashin pendant 48 h) dans des tubes en verre hermétiquement fermés. Après 5 lavages de 5 minutes chacun dans de l'eau, ces segments sont traités (1 h à 60 °C) par HCl 1 N. Rincés deux fois, pour éliminer l'excès d'acidité, ils sont ensuite traités (24 h à 37 °C) par 2 ml d'une solution de pectinase (0.1 g de pectinol fest: Röhm, Darmstadt, RFA) contenant 0.1 g d'EDTA dans 20 ml de tampon phosphate 1/15 M à pH 6.0). A la fin de l'incubation, les suspensions sont ajustées à 5 ml, avec de l'eau, et les cellules immédiatement comptées. Pour accélérer la séparation des cellules, le mélange d'incubation est aspiré plusieurs fois à l'aide d'une pipette Pasteur.

Mesure des volumes cellulaires

Les volumes cellulaires sont calculés sur la base des observations au microscope à l'aide de la chambre claire. Pour chaque zone racinaire, 100 ± 10 cellules ont été mesurées.

En assimilant les cellules à des parallélipèdes rectangles et en représentant respectivement leur longueur par L et leur largeur par l, leur volume ($V = L \cdot l \cdot (1)^2$) est alors calculé.

Résultats et discussion

Les résultats donnés dans le Tableau 1 permettent de formuler un certain nombre de remarques. Tout d'abord, pour les racines intactes (I), on observe en règle générale une augmentation significative du nombre des cellules au cours du temps, pour chacune des zones étudiées. Ainsi, l'allongement des segments racinaires est-il lié, comme cela a été démontré pour les racines de lentilles et de maïs (Pilet et Nougarede 1970, 1974; Nougarede et Pilet 1974), à une augmentation sensible du nombre des cellules de la zone d'élongation proche de l'apex, alors que celles de la zone d'extension, à proximité de la région où les cellules se différencient, s'allongent plus qu'elles ne se divisent (Juniper et French 1970; Pilet et Nougarede 1974). Les cellules des segments apicaux, qui ont subi l'excision de la coiffe (II), se comportent très différemment de celles des segments intacts. En parti-

Temps (h)	Zones	I	II	III		
				Concentration en ABA (Mol. dm ⁻³)		
				Témoin	10 ⁻⁸	10 ⁻⁶
2	a	42.3 ± 2.6	23.3 ± 2.0	11.4 ± 0.9	44.1 ± 2.6	45.0 ± 1.8
	b	90.9 ± 3.7	38.6 ± 1.3	22.8 ± 1.5	92.4 ± 3.3	85.3 ± 6.3
	c	66.7 ± 3.3	32.6 ± 1.7	28.4 ± 2.1	84.3 ± 5.3	80.4 ± 3.1
4	a	55.8 ± 2.4	18.2 ± 1.3	15.3 ± 1.7	39.4 ± 2.7	43.0 ± 4.3
	b	98.7 ± 3.0	33.8 ± 2.0	26.8 ± 2.5	74.4 ± 3.6	71.3 ± 5.6
	c	93.2 ± 2.5	33.2 ± 1.9	23.4 ± 1.6	67.9 ± 4.1	81.8 ± 3.1

Tableau 1:

Répartition du nombre des cellules ($\times 10^3$) de segments apicaux de racines primaires de maïs (var. ORLA 264) pour les différentes zones choisies (v. Fig. 1). L'analyse (valeurs données par segment avec l'écart-type) porte sur des segments maintenus verticalement, à la lumière blanche, pendant 2 et 4 h. Pour les segments (III) l'ABA a été utilisé à deux concentrations.

culier, une diminution importante du nombre de cellules, pour les zones examinées, doit être relevée. Ces résultats peuvent être interprétés par la levée d'inhibition qui se manifeste les trois premières heures après décoiffage (Pilet 1972). L'absence des régulateurs issus de la coiffe entraîne un auxésis plus marqué des cellules de la zone d'élongation (Pilet et Nougarede 1974; Barlow 1974a et b). Il en résulte, d'un point de vue macroscopique, que les zones, repérées millimétriquement, depuis la pointe racinaire contiennent relativement un nombre décroissant de cellules. Il convient de noter que la suppression de la coiffe est susceptible d'initier rapidement de profonds remaniements dans les cellules du centre quiescent et de l'apex (Barlow et Grundwag 1974; Barlow 1976). Il n'est pas exclu, d'autre part, que les inhibiteurs normalement issus de la coiffe puissent temporairement être synthétisés dans l'apex (Pilet 1973b), ce qui expliquerait le retour, quelques heures après l'ablation de la coiffe, à une croissance semblable à celle des lots témoins (Pilet 1972).

Pour les segments apicaux décoiffés et immédiatement recouverts par des blocs d'agar contenant des quantités variables d'ABA (III), les résultats permettent de faire un certain nombre de remarques. Tout d'abord, les segments témoins (agar sans ABA) sont caractérisés par un nombre de cellules encore plus bas que celui des segments décoiffés. Il est clair que l'allongement de cellules des zones b et c est plus accusé et pourrait être dû aux meilleures conditions d'hydratation du sommet assurées par la présence de l'agar.

A une concentration de 10^{-8} M, l'ABA induit, après deux heures déjà, de nombreuses divisions cellulaires; cet effet s'atténue légèrement après 4 heures. D'une manière générale, l'allongement et les divisions cellulaires observées maintiennent en quelque sorte un équilibre voisin de ce que l'on peut observer dans le lot témoin (I). Un effet semblable à la même concentration a été signalé pour les racines d'*Allium* (De la Torre et al. 1972).

L'application de blocs d'agar contenant de l'ABA à 10^{-6} M stimule les divisions cellulaires. Cet effet est également plus accentué après 2 h de traitement, pour s'atténuer à la fin de 4 h d'incubation. Pour expliquer cette apparente similitude d'effet induit par l'ABA à des concentrations de 10^{-8} et 10^{-6} M d'ABA, il faut suivre l'évolution des changements au niveau des volumes cellulaires (Tableaux 2 et 3).

Pour chaque série de traitements, la réduction des dimensions cellulaires est plus importante après 2 h d'incubation qu'après des temps plus longs. Ces faits traduisent l'effet régulateur exercé par l'ABA sur la croissance à des faibles concentrations (10^{-8} M) déjà. Un traitement de plus longue durée rétablit, par contre, des dimensions cellulaires qui sont comparables au témoin (De la Torre et al. 1972). D'autre part, l'inhibition

Zones	ABA 10^{-8} M		ABA 10^{-6} M	
	2 h	4 h	2 h	4 h
a	74.4	61.2	76.9	68.5
b	75.3	64.0	78.6	72.4
c	66.3	65.5	71.4	74.6

Tableau 2:

Changements de volume cellulaire exprimés en % d'inhibition par rapport au témoin.

L'analyse porte sur des racines de maïs (var. ORLA 264) en position verticale (2 et 4 heures) à la lumière blanche. Deux concentrations d'ABA ont été testées.

Zones	Témoin		ABA 10^{-8} M		ABA 10^{-6} M	
	2 h	4 h	2 h	4 h	2 h	4 h
a	13.21 ± 1.65	9.77 ± 1.05	3.38 ± 0.31	3.79 ± 0.44	3.05 ± 0.29	3.08 ± 0.24
b	23.28 ± 1.17	19.81 ± 1.02	5.75 ± 0.83	7.13 ± 0.91	4.98 ± 0.46	5.47 ± 0.38
c	71.28 ± 8.93	86.51 ± 10.26	24.01 ± 3.82	29.81 ± 4.58	20.38 ± 3.05	21.97 ± 4.55

Tableau 3:

Dimensions cellulaires (en μ^3 ; v.p. 11) pour les trois zones (v. Fig. 1) de racines de maïs (var. ORLA 264), décapitées et recouvertes de blocs d'agar contenant de l'ABA (à 10^{-8} et 10^{-6} M) puis incubées 2 et 4 heures en position verticale, à la lumière blanche. Chaque valeur ($\pm$ écart-type) est la moyenne de 100 ± 10 mesures.

induite par l'ABA se déplace au cours du temps vers des zones de plus en plus éloignées de la racine. Après 2 h d'incubation, la zone méristématique (a) et celle du début de l'élongation (b) sont fortement inhibées, alors que la deuxième zone d'élongation (c) est sensiblement moins affectée. Après 4 h, l'inhibition est faible au niveau du méristème (a) et de plus en plus forte dans les zones d'élongation (b et c). C'est à ce niveau-là que l'action inhibitrice se manifeste de façon durable lors de la géoréaction (Pilet 1977). L'étude de l'action exercée par l'ABA, à deux concentrations (10^{-8} M et 10^{-6} M), met en évidence la décroissance du volume cellulaire qui, au cours du temps, est plus importante pour la concentration élevée. Ces faits permettent de rendre compte du peu de changement trouvé au niveau du nombre de cellules par zone, lors de l'application, sur les racines décoiffées, de blocs d'agar contenant de l'ABA à 10^{-8} M et à 10^{-6} M. La différence se situe au niveau de la taille des cellules, généralement plus petite pour les tissus traités par l'ABA à 10^{-6} M. Ce phénomène a été signalé dans des conditions différentes et sur un autre matériel (*Allium*) par De la Torre et al., en 1972, et par Risueno et al., en 1971.

Il n'est pas exclu que l'accroissement des divisions cellulaires (Blumenfeld et Gazil 1970; Pilet et Roland 1971) et la diminution des dimensions cellulaires (Risueno et al. 1971; De la Torre et al. 1972) soient probablement l'expression de l'action de l'ABA sur la synthèse protéinique (Klyachko et al. 1979), sur le RNA (Pilet et Roland 1971; Stewart et Smith 1971 et, enfin sur le DNA (Stewart et Smith 1972; Nagl 1972; Pilet et Nocera-Przybecka 1978).

Conclusion

Pour permettre l'élongation macroscopique d'une racine, un processus complexe de contrôle des activités d'auxésis et de méréxis cellulaires est mis en place dans les premiers millimètres de la racine.

Cette étude, plus particulièrement restreinte à l'action d'un régulateur de croissance (ABA) — qui pourrait être l'un des inhibiteurs endogènes élaborés par la coiffe et que celle-ci produit basipétalement — a permis de mettre en évidence le lien étroit qui existe entre le nombre des cellules par zone d'une part, et leur taille d'autre part. En l'absence d'inhibiteur (après décoiffage, par exemple), l'équilibre entre la division des cellules et l'accroissement de leur volume est déplacé en faveur du second phénomène. La densité

des cellules, par zone, diminue alors significativement. Par contre, en présence de la coiffe pour une racine intacte ou d'un bloc d'agar enrichi en ABA pour une racine décoiffée, l'équilibre paraît se déplacer en faveur de la division cellulaire et d'une réduction de leur élongation.

Résumé

Une analyse — le long de l'axe longitudinal des racines primaires de maïs (var. ORLA 264) — de la variation du nombre et du volume cellulaire est présentée pour des racines intactes, pour des racines décapitées et pour des racines dont la coiffe est «remplacée» par un bloc d'agar contenant de l'acide abscissique (ABA). Cette étude a été restreinte aux seules régions de l'apex (centre quiescent et méristème) et de la zone d'élongation. L'ablation de la coiffe entraîne, après 2 h déjà, une forte diminution du nombre des cellules par zone, liée à un accroissement net de leur volume. Lorsque la coiffe est «remplacée» par des blocs d'agar contenant ou non de l'ABA, les processus de mérisis et d'auxésis sont significativement perturbés. Le rôle joué par l'ABA et l'importance de l'effet concentration sont discutés.

Abstract

Number and volume of the cells were analysed all along the longitudinal axis of the primary roots of maize (cv. ORLA 264) which were intact, decapitated or decapitated but with the apical section recovered by an agar block with or without abscisic acid (ABA). Only the apex (quiescent centre and meristem) and the elongation zone were studied. Removing the cap caused, already after 2 h, a strong reduction in cell number and a significant increase in cell volume. When an agar block — containing ABA — was placed, just after decapitating, on the apical cut end, changes in these two parameters are discussed in relation to the ABA concentration tested.

Bibliographie

- Barlow P. W. 1974a. Regeneration of the cap of primary roots of *Zea mays*. *New Phytol.* 73: 934-954.
— 1974b. Toward an understanding of the behaviour of root meristems. *J. Theor. Biol.* 57: 433-451.
— 1976. The integrity and organization of nuclear DNA in cells of root cap of *Zea mays* probed by terminal deoxynucleotidyl transferase and microdensitometry. *Z. Pflanzenphysiol.* 80: 271-278.
— and M. Grundwag 1974. The development of amyloplasts in cell of the quiescent center of *Zea* roots in response to removal of the root cap. *Z. Pflanzenphysiol.* 73: 56-64.
Blumenfeld A. and S. Gazit 1970. Interaction of kinetin and abscisic acid in the growth of Soybean Callus. *Plant Physiol.* 45: 535-536.
De la Torre C., J.L. Diez, J.F. Lopez-Saez and G. Gimenez-Martin 1972. Effect of abscisic acid on the catological components of the root growth. *Cytologia* 37: 197-205.
Humphries E.C. and A.W. Wheeler 1960. The effect of kinetic, gibberelic acid and light on expansion and cell division in leaf disks of Dwarf bean (*Phaseolus vulgaris*). *J. Exp. Bot.* 11: 81-85.
Juniper B.E. and A. French 1970. The fine structure of the cells that perceive gravity in the root tip of maize. *Planta* 95: 314-329.
Klyachko N.L., E. Ananiev and O.N. Kuleva 1979. Effect of 6-benzylaminopurine and abscisic acid on protein synthesis in isolated pumpkin cotyledons. *Physiol. vég.* 17: 607-617.

- Kundu K.K. and L.J. Audus 1974. Root growth inhibitors from root cap and root meristem of *Zea mays* L.J. Exp. Bot. 25: 479-489.
- Milborrow B.V. 1974. The chemistry and physiology of abscisic acid. Ann. Rev. Plant Physiol. 25: 259-307.
- Nagl W. 1972. Selective inhibition of cell cycle stages in the *Allium* root meristem by colchicine and growth regulators. Amer. J. Bot. 59: 346-351.
- Nougarède A. et P.E. Pilet 1974. Inhibiteur racinaire et zone de courbure de segments verticaux du *Lens culinaris* et du *Zea mays*. C.R. Acad. Sci. (Paris) 279: 477-480.
- Pilet P.E. 1972. Root cap and root growth. Planta 106: 169-171.
- 1973a. Growth inhibitor from the root of *Zea mays*. Planta 111: 275-278.
- 1973b. Georeaction of decapped roots. Plant Sci. Lett. 1: 137-140.
- 1975a. Absciscic acid as a root growth inhibitor: physiological analyses. Planta 122: 299-302.
- 1975b. Action of fusicoccin and abscisic acid on root growth. Plant Sci. Lett. 5: 137-140.
- 1976a. The light effect on the root growth inhibitors produced by the root cap. Planta 130: 245-249.
- 1976b. Fusicoccin and auxin effects on root growth. Plant Sci. Lett. 7: 81-84.
- 1977. Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. In: Plant Growth Regulation, P.E. Pilet, editor, pp. 115-128, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- et A. Lance-Nougarède 1965. Quelques caractéristiques structurales et physiologiques du méristème racinaire du *Lens culinaris*. Bull. Soc. Franç. Physiol. Vég. 11: 187-202.
- and D. Nocera-Przybecka 1978. Absciscic acid effect on the DNA microgradients of decapped maize roots. Plant and Cell Physiol. 19: 1475-1481.
- et A. Nougarède 1970. RNA, structure, infrastructure et géotropisme racinaires. Physiol. Vég. 8: 277-300.
- and A. Nougarède 1974. Root cell georeaction and growth inhibition. Plant Sci. Lett. 3: 331-334.
- and L. Rivier 1980. Light and dark georeaction of maize roots: effect and endogenous level of abscisic acid. Plant Sci. Lett. 18: 201-206.
- and J.C. Roland 1971. Effets de l'acide abscissique sur la croissance et l'ultrastructure de tissus cultivés *in vitro*. Cytobiologie 4: 41-61.
- and A. Senn 1980. Root growth gradients: a critical analysis. Z. Pflanzenphysiol. 99: 121-130.
- Reinhold L. 1978. Phytohormones and the orientation of growth. In: Phytohormones and related compounds — A comprehensive treatise, D.S. Letham, P.B. Goodwin and T.J.V. Higgins, editors, vol. II, pp. 251-290, Elsevier/North Holland Biomedical Press.
- Risueno M.C., J.L. Diez, G. Gimenez-Martin and C. De la Torre 1971. Ultrastructural study of the effect of abscisic acid on cell elongation in plant cells. Protoplasma 73: 323-328.
- Rivier L., H. Milon and P.E. Pilet 1977. Gas chromatography-mass spectrometric determinations of abscisic acid levels in the cap and the apex of maize roots. Planta 134: 23-27.
- Shaw S. and M.B. Wilkins 1973. The source and lateral transport of growth inhibitors in geotropically stimulated roots of *Zea mays* and *Pisum sativum*. Planta 109: 11-26.
- Stewart G.R. and H. Smith 1972. Effects of abscisic acid on nucleic acid syntheses and the induction of nitrat reductase in *Lemna polyrrhiza*. J. Exp. Bot. 23: 875-885.
- Suzuki T., N. Kondo and T. Fujii 1979. Distribution of growth regulators in relation to the light-induced geotropic responsiveness in *Zea* roots. Planta 145: 323-329.
- Wilkins A. and R.L. Wain 1975. Absciscic acid and the response of roots of *Zea mays* L. seedlings to gravity. Planta 126: 19-24.
- Wilkins M.B. 1975. The role of the root cap in root geotropism. Curr. Adv. Plant Sci. 13: 317-328.
- 1977. Gravity and light-sensing guidance systems in primary roots and shoots. In: Integration of activity in the higher plant, D.H. Jennings, editor, pp. 275-335, University Press, Cambridge.

D. Nocera et P.E. Pilet
 Institut de Biologie et de Physiologie végétales
 de l'Université
 6, pl. de la Riponne
 CH-1005 Lausanne