

# Auxines et amidon IV : essais d'interprétation du géotropisme des racines du *Lens culinaris* MEDIKUS

Autor(en): **Pilet, Paul-Emile**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **65 (1951-1953)**

Heft 283

PDF erstellt am: **26.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-274381>

## **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.

AUXINES ET AMIDON IV

**Essais d'interprétation du géotropisme des  
racines du *Lens culinaris* MEDIKUS**

PAR

*Paul-Emile PILET*

I. INTRODUCTION

Des notes antérieures (27, 29, 30) ont permis de mettre en évidence les relations entre l'amidon contenu dans le statenchyme et les hormones de croissance. Des recherches récentes ont montré le rôle essentiel des auxines dans les réactions géotropiques des végétaux. Elles ont fait partiellement oublier les preuves acquises en faveur de la thèse statolithique du géotropisme. Néanmoins, nous verrons que les hormones de croissance ne permettent pas toujours d'interpréter les réponses à l'excitation gravitique. Nous basant sur les observations faites, nous nous proposons de reprendre ce problème et de chercher à préciser dans quelle mesure les deux théories permettent d'expliquer le géotropisme racinaire<sup>1</sup>.

II. LA THESE AUXINIQUE

a) *Quelques travaux.*

CHOLODNY (5) avait déjà entrevu une explication hormonale du géotropisme pour l'hypocotyle du *Lupinus* ; il montra en particulier que des fragments d'hypocotyles, privés de leur cylindre central, ne présentent pas de géotropisme ; mais si l'on introduit, à l'intérieur de l'hypocotyle sans cylindre des coléoptiles de *Zea*, la courbure géotropique se manifeste. DOLK (8) est le premier à montrer nettement que les auxines, sous l'action de la pesanteur, s'accumulent sur la face inférieure ; ses essais portent sur la pointe de la coléoptile de l'avoine et la coléoptile elle-même. HAWKER (16) vérifie l'observation de l'auteur précédent sur des racines du *Vicia*. DIJKMAN

<sup>1</sup> Nous ne discuterons pas, dans ce travail, la valeur propre de chacune des théories, nous réservant, par la suite, de reprendre un certain nombre d'expériences qui seraient susceptibles de préciser le sens des explications et d'éclaircir certains aspects théoriques qui nous paraissent encore trop problématiques.

(7) utilise l'hypocotyle du *Lupinus*, il le couche horizontalement et dépose sur une des extrémités un bloc contenant des substances de croissance et sur l'autre deux blocs d'agar à doser : il observe que le bloc inférieur contient environ 65 % d'auxines actives contre 35 % dans le bloc supérieur. AMLONG (3) pense que la racine est plus sensible aux auxines que la tige, il observe d'autre part l'action directe de la pesanteur sur la répartition des auxines qui vont s'accumuler sur la face inférieure et diminuer de concentration sur la face supérieure. Pour les racines du *Vicia Faba*, AMLONG montre que si la déviation est de 90°, il y a 1,95 fois plus d'auxines en bas qu'en haut ; si elle atteint 120°, il y en a 2,81 fois plus. VOX WITSCH (34), étudiant la variation de position des organes plagiotropes du *Tradescantia*, observe que les tiges présentant un géotropisme — deviennent géotropiquement + à la suite d'une application de substances de croissance. GEIGER-HUBER et Coll. (10) vérifient l'observation précédente et pensent qu'une application d'hétéroauxine sur la tige oblige celle-ci à se comporter comme une racine, cette dernière possédant une dose susoptimale d'auxines. WURGLER (35) confirme les expériences précédentes en montrant que l'inversion géotropique de tiges de *Campanula* et d'*Heracleum* se produit toujours à la suite d'application de pâte de lanoline enrichie d'acide 2.4.5.trichlorophénoxyacétique. PILET (21, 22, 23) observe une inversion naturelle du géotropisme des étamines de l'*Hosta caerulea* : dans le bouton, les étamines sont géotropiquement + (la concentration en auxines actives est forte), mais avec l'ouverture de la fleur, les étamines deviennent géotropiquement — (en même temps la teneur en hormones dosables diminue sensiblement). L'interprétation de ces phénomènes est alors relativement simple : de jeunes étamines possèdent trop d'auxines, la face inférieure qui en contient davantage est naturellement inhibée et c'est la face supérieure qui se développe mieux ; mais avec l'ouverture de la fleur, les étamines perdent une partie de leurs hormones (auxines transformées en lumi-auxones), la face inférieure n'est plus inhibée et c'est elle qui se développe davantage. Travaillant sur l'hypocotyle du *Cucumis*, HUBER (17) observe une inversion géotropique à la suite d'application d'acide b-indolylacétique (pour environ  $4 \cdot 10^{-5}$  gr/cc). GESSNER et Coll. (11) expliquent également les mouvements géotropiques des pétioles de Nymphéacées par une distribution particulière des auxines provenant du limbe. PILET et WURGLER (30) confirment leurs travaux antérieurs en étudiant l'inversion géotropique du *Cirsium* provoquée par un traitement auxinique.

### b) Observation.

Nous voyons donc que l'interprétation du géotropisme radiculaire par la thèse auxinique, se base sur les points suivants :

1. la distribution des auxines est modifiée par la pesanteur ;
2. les auxines s'accumulent sur la face inférieure en forte quantité ;

3. mais, comme nous l'avons démontré (24, 25, 26), les auxines radiculaires atteignent très tôt une dose susoptimale qui inhibe le développement des racines ; une racine âgée se trouve donc en état d'inhibition de croissance<sup>2</sup>.
4. Il en résulte que les auxines concentrées sur la face inférieure, entraînent une nette inhibition de cette face alors que la face supérieure augmente sa croissance, d'où géotropisme positif.

Cette thèse, valable pour les racines ayant atteint la dose susoptimale, ne permet plus d'expliquer le géotropisme positif des jeunes racines qui ne possèdent pas encore assez d'auxines.

Mais quelle est la réaction géotropique des racines ? Si les jeunes racines sont géotropiquement —, la thèse auxinique convient parfaitement : les auxines, s'accumulant sur la face inférieure non encore inhibée, vont entraîner l'élongation de cette face et ces racines se comporteront comme des tiges. Il faudra donc analyser avec soin les divers types de courbure radiculaire (Ess. 1). Si les jeunes racines sont géotropiquement +, le thèse auxinique ne convient plus, à moins que ces jeunes racines ne contiennent déjà une dose susoptimale, ce qu'il faudra prouver (Ess. 2).

Nous admettons, dans les essais qui vont suivre, qu'une racine placée horizontalement présente une réaction géotropique, lorsque l'angle de sa courbure avec l'horizontale dépasse 5° dans l'un ou l'autre sens.

#### *Essai 1 (fig. 1) :*

Des plantules développées aux conditions habituelles (humidité : 75 %  $\pm$  5 ; température : 20°  $\pm$  2 ; obscurité) sont placées sur de la sciure humide de façon à avoir leurs jeunes racines parfaitement horizontales (longueur des racines : 4,0 mm  $\pm$  0,5). On déterminera, pour 100 racines, et en fonction de leur longueur (elle augmente), les réactions géotropiques.

Les résultats, consignés dans la fig. 1, autorisent les remarques suivantes :

1. Quelques jeunes racines présentent un géotropisme négatif. Mais il ne faut pas trop insister sur cette observation qu'il nous a été difficile de renouveler.<sup>3</sup>
2. La plupart de ces jeunes racines présentent, dès le début de l'excitation gravitique, un géotropisme positif.

<sup>2</sup> Ces observations nous ont d'ailleurs permis d'interpréter (*Bull. soc. vaud. Sc. nat.* 65, 197, 1952) relativement facilement les réactions phototropiques des racines du *Lens culinaris*.

<sup>3</sup> CZAJA (*Ber. d. Bot. Gesell.* 53, 221, 1935) a d'ailleurs fait des observations analogues sur des germinations de *Pisum* dont les graines ont été traitées par de l'érythrosine.

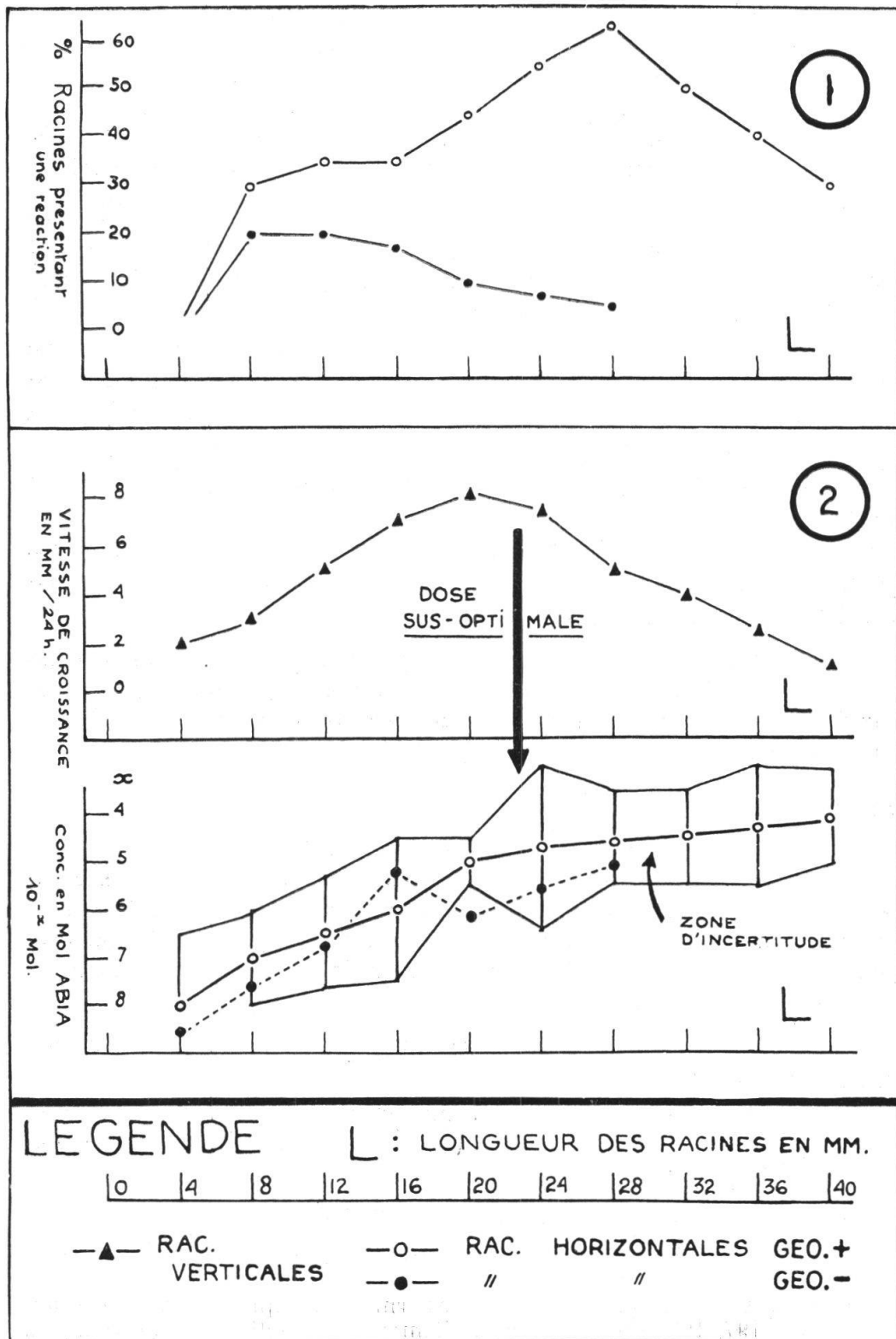


FIG. 1 et 2. — Réactions géotropiques, croissance et teneur en auxines des racines de *Lens*.

*Essai 2 (fig. 2) :*

Nous allons déterminer la courbe de croissance de racines normales (afin de préciser exactement à quel moment la dose susoptimale apparaît) et nous doserons les auxines de racines géotropiquement  $+$  et  $-$ . La technique utilisée, pour faire ce dosage, a été exposée ailleurs (21-26). Nous nous bornerons, dans ces essais, à l'examen de la concentration auxinique à 2 mm de la pointe de la racine, qui mesure 4 mm.

Les résultats exposés dans la fig. 2 nous permettent les remarques suivantes :

1. Les jeunes racines ont moins d'auxines que les racines âgées.
2. Il n'y a pas de différence de concentration (mesures faites pour 200 racines et détermination de l'approximation) entre les racines de même âge qui présentent une réaction géotropique  $+$  ou  $-$ .
3. L'apparition de la dose susoptimale peut être fixée au moment où les racines mesurent 20 mm de longueur.
4. Pour des racines plus courtes et à réactions géotropiques  $+$ , la thèse des auxines est donc en défaut.

### III. LA THESE STATOLITHIQUE

#### a) *Quelques travaux.*

Sachant que la sensibilité géotropique est localisée dans la pointe de la racine, NEMEC (19) constate que c'est là que se trouve la plus grande quantité de statolithes ; pour cet auteur, le statenchyme serait surtout présent dans la columelle de la coiffe radiculaire. Il observe d'ailleurs qu'une racine qui en est dépourvue (décapitation) perd toute sensibilité géotropique. CZAPEK (6) pense que la distribution de l'amidon est strictement localisée dans la pointe de la racine. Ces auteurs admettent que les statolithes s'accumulent sur le fond des cellules, entraînant un transport de sucres sur la partie opposée ; la mobilisation des glucides dans ces régions a pour effet d'assurer une forte pénétration d'eau, d'où turgescence. GIESENHAGEN (12) pense que l'action des statolithes est plus mécanique que chimique, il constate que la turgescence des faces supérieures est alors due à une répartition gravitique causée par des corpuscules divers qu'il observe dans les « racines » du *Chara*. Ainsi donc, les statolithes président aux courbures géotropiques, mais leur absence est souvent compensée par la présence de particules diverses. SCHROEDER (31) étudie la distribution des statolithes dans quelques organes végétaux et confirme les observations précédentes. TISCHLER (33) voit un rapport entre la durée de présentation de l'organe à l'action gravitique et la taille des grains d'amidon mobile.

Plus ces grains sont petits (donc à chute lente), plus la durée de présentation est grande (pour arriver à un résultat géotropique identique). En d'autres termes, la valeur de l'irritation géotropique serait fonction de la taille, donc de la vitesse de chute des grains d'amidon mobile, et aussi de la pression qu'ils exercent sur les parois. HABERLANDT (13-14) pense que toute cellule contenant des statolithes doit être considérée comme un statocyste. L'auteur remarque que l'amidon mobile favorise nettement la perception géotropique, mais d'autres corpuscules peuvent également jouer ce rôle; il confirme ainsi la thèse de GIESENHAGEN. HABERLANDT constate, de plus, que le temps de présentation géotropique est souvent plus long que la chute des grains dans la cellule et il explique ce fait en admettant que le déplacement des grains n'est que la première étape de la réaction, la seconde étant réalisée par une sensibilité cytoplasmique et la troisième par le transport de l'eau vers les régions supérieures. BUDER (4) précise le mode de circulation des statolithes dans la plante. ZAEPFFEL (36), dans une étude complète de la thèse statolithique, résume les étapes de l'excitation et de la réaction géotropiques. Il y aurait successivement : 1. *chute complète des grains d'amidon mobile* ; 2. *accumulation des glucides dans les régions opposées* (formation probable dans ces régions de vacuoles) ; 3. *excitation du cytoplasme* ; 4. *dissymétrie osmotique* ; 5. *mobilisation de l'eau vers les régions à forte pression osmotique* (c'est-à-dire celles qui contiennent les glucides) ; 6. *turgescence*.

Bien que ne faisant pas directement partie de notre propos, il convient de citer ici les recherches de G. FRIESEN (*Jahrb. f. wiss. Bot.* 65, 28, 1925) qui semblent confirmer la thèse statolithique. En effet, tout en notant une diminution des réactions géotropiques des racines avec une augmentation de la température, FRIESEN observe une disparition des grains d'amidon. Cette décomposition des statolithes n'est d'ailleurs que temporaire, et on peut constater que la courbure géotropique réapparaît avec la reformation de cet amidon.

HABERLANDT (15), reprenant la théorie statolithique, admet que l'excitation transmise aux cellules par le déplacement des statolithes est l'élément initial de la chaîne de phénomènes conduisant à la courbure géotropique ; l'accumulation d'auxines en une région déterminée en serait la conséquence.

Lorsque certains biologistes entreprirent de critiquer la thèse des statolithes, ils insistèrent surtout sur le fait que bien des organes à réactions géotropiques en sont totalement privés. GIESENHAGEN (12) avait déjà pensé que l'absence des statolithes pouvait être compensée par la présence de cristaux calciques qui joueraient le rôle de l'amidon. THUM (32), en observe dans les racines du *Triticum*, OSTERWALDER (20) note leur présence dans les racines du *Gentiana*, MEYER (18) chez le *Nicotiana* et ALEXANDROW (12) dans le parenchyme foliaire. Ces travaux semblent prouver que les cristaux joueraient un rôle purement mécanique dans la réaction géotropique. Il n'est



done pas improbable que les statolithes jouent le même rôle, mais il paraît évident que l'amidon, à côté de son action mécanique, a aussi une action chimique. Le problème n'est d'ailleurs pas résolu.

### b) *Observations.*

Les expériences exposées dans des notes précédentes (27, 29, 30) nous permettent les conclusions suivantes :

1. Une jeune racine, à l'obscurité, possède davantage d'amidon mobile qu'une vieille racine.
2. Cette diminution des réserves amylacées peut s'expliquer par l'augmentation des hormones radiculaires avec l'âge des racines.
3. Un traitement auxinique d'une jeune racine a pour effet d'entraîner la diminution des grains d'amidon.
4. Pour une même concentration de substances de croissance, appliquées sur la racine, le nombre des grains observables est d'autant plus petit que la racine traitée est plus âgée.
5. La disparition de l'amidon est liée à la présence, dans les tissus, de systèmes enzymatiques agissant sur l'amylase (amylolyse) et susceptibles d'être excités par des auxines.

Enfin, utilisant les conclusions des travaux cités dans l'historique précédent, nous pouvons ajouter les points suivants :

6. La pointe de la racine possède des cellules à cytoplasme très fluide dans lequel les grains d'amidon, soumis à l'action de la pesanteur, se déplacent relativement vite (durée moyenne de chute pour l'amidon des racines du *Lens*: 10 à 15 minutes).
7. Cette migration de l'amidon entraîne (fait observé mais non expliqué d'une façon satisfaisante) une accumulation de sucre dans les régions supérieures des cellules (vacuoles ?).
8. L'élévation de la pression osmotique provoque un fort appel d'eau dans ces régions, d'où turgescence de la face supérieure.

Quelle valeur doit-on attribuer à la thèse statolithique ? Quelles relations peut-il y avoir entre l'amidon mobile et les auxines et quel rôle ces deux éléments jouent-ils dans les réactions géotropiques radiculaires ? C'est pour répondre à ces questions que nous avons réalisé les essais suivants :

Essai 1 : Etude de la réaction géotropique de jeunes racines intactes ou décapitées<sup>4</sup>, traitées ou non par de l'hétéroauxine.

Essai 2 : Etude de la teneur en auxines et en amidon de racines âgées, à la lumière ou à l'obscurité.

<sup>4</sup> Dans ces essais où la racine est décapitée, il est difficile d'évaluer exactement le sens de l'expérience ; en effet, si on enlève la pointe de la racine, on supprime le statenchyme, mais on supprime aussi une source d'auxines (21 à 26) qui, sans être très importante, peut jouer un certain rôle.



Essai 3 : Etude de la réaction géotropique de racines âgées, intactes ou décapitées, à la lumière ou à l'obscurité.

Ces essais sont toujours réalisés à une température de  $20^{\circ} \pm 2$ , à une humidité de  $75\% \pm 5$  et à l'obscurité (sauf indications particulières).

#### *Essai 1 (fig. 3).*

Après avoir décapité des racines de 6 mm (on enlève le sommet à 1,5 mm de la pointe) on les place sur un milieu (sciure) contenant de l'hétéroauxine ( $10^{-4}$  Mol. ABIA/100 cc pour 1000 cc de sciure). Etudions alors, toutes les 2 heures, les réactions géotropiques  $\pm$  des racines.

On peut noter, à la suite de ces expériences que des racines décapitées (donc dépourvues de statenchyme) sont moins géotropiquement  $\pm$  que des racines normales, alors que des racines traitées par l'hétéroauxine sont plus fortement géotropiquement  $\pm$  que les témoins.

#### *Essai 2 (fig. 4) :*

Prenons des racines âgées (25 mm) et traitons-les par des radiations ultra-violettes (lampe de Wood, HPW, 3600 Å  $\pm 50$ , placée à 30 cm de la culture). Les racines étant déposées horizontalement, nous déterminons, toutes les 12 h., la concentration des auxines actives au niveau du méristème (technique habituelle) et le nombre de grains d'amidon contenus dans le statenchyme.

On peut noter, à la suite de ces expériences que la concentration en auxines actives baisse à la suite d'un traitement aux radiations ultra-violettes (transformation des auxines en lumiauxones inactives) et que le taux en amidon (nombre de grains/cellule) augmente au contraire, mais faiblement<sup>5</sup>.

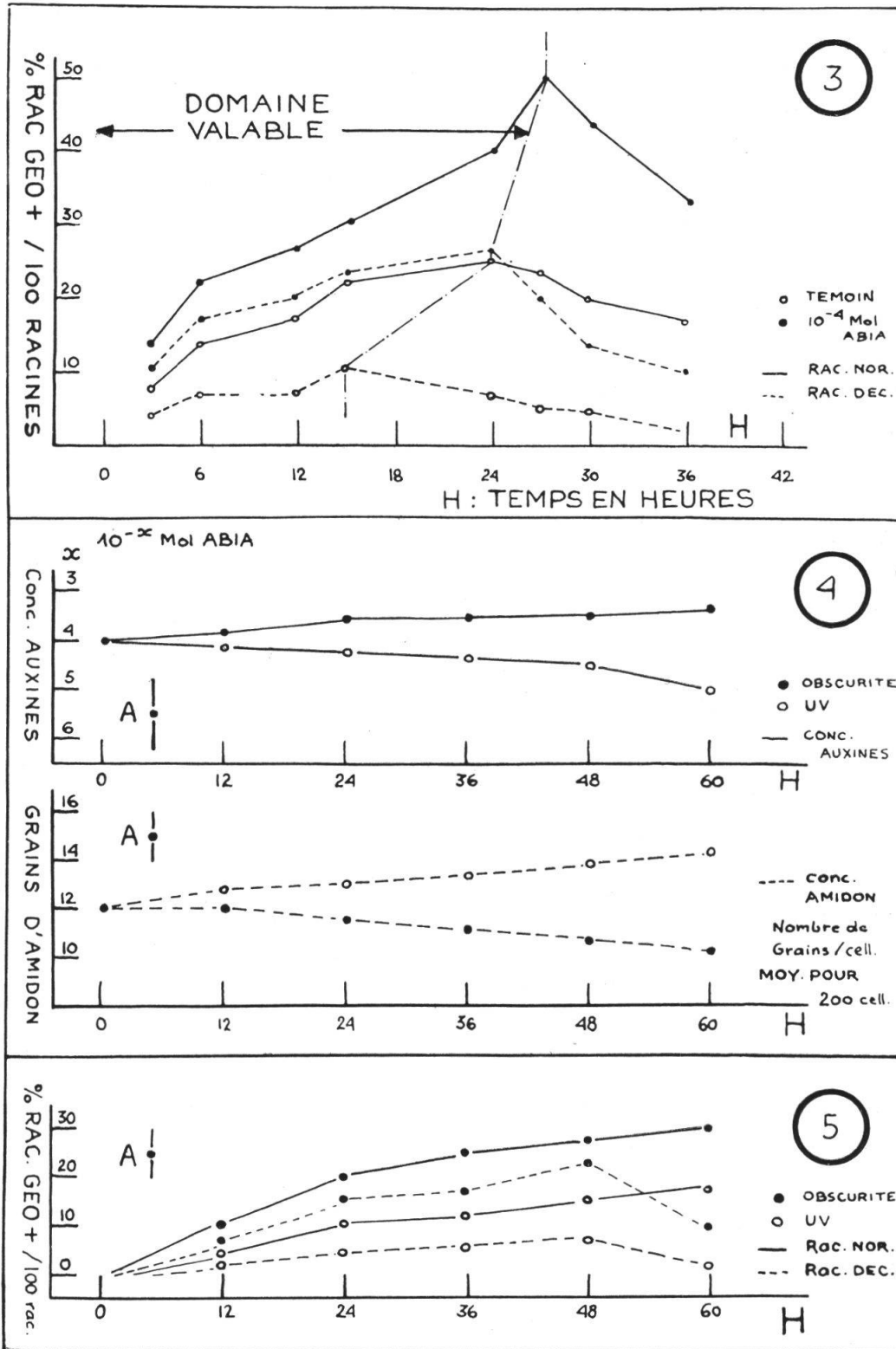
#### *Essai 3 (fig. 5) :*

Nous allons examiner, dans les mêmes conditions que précédemment, les réactions géotropiques des racines intactes ou décapitées (Ess. 1), exposées ou non aux radiations ultra-violettes (Ess. 2).

Les résultats, exposés dans la fig. 5, peuvent être résumés ainsi :

1. Des racines intactes, à l'obscurité, sont plus fortement géotropiquement  $\pm$  que des racines intactes, à la lumière de Wood.

<sup>5</sup> On peut interpréter cette élévation du taux en réserves amylacées en notant que, sous l'action des radiations ultra-violettes, la plante élabore de l'amidon et qu'une diminution de la concentration des auxines (dues à l'irradiation de l'organe) assure un ralentissement de la décomposition de l'amidon.



F.g. 3, 4 et 5. — Réactions géotropiques, teneur en auxines et nombre de grains d'amidon dans les racines de *Lens*.

2. Des racines décapitées, soumises aux radiations ultra-violettes, sont plus fortement géotropiquement + que des racines décapitées également irradiées.
3. Des racines intactes sont plus fortement géotropiquement + que des racines décapitées.
4. Des racines, à l'obscurité, sont plus fortement géotropiquement + que des racines exposées aux radiations ultra-violettes.

#### IV. DISCUSSION

Il nous paraît évident, à la suite des essais précédents, que la réaction géotropique est réglée par l'amidon mobile et par les hormones de croissance. Supprimer, pour une jeune racine, le statenchyme, c'est faire disparaître les statolithes et par suite diminuer la réaction géotropique. Mais irradier de vieilles racines, c'est faire baisser le taux en auxines actives de ces organes et par là-même diminuer encore la réaction de la plante à la gravité.

Si la thèse des statolithes ne nous paraît pas claire et comporte un grand nombre de questions non résolues (action mécanique des statolithes — causes du déplacement des glucides — répartition de la turgescence cellulaire...), la thèse auxinique, quoiqu'on puisse dire, n'est pas plus précise et de nombreux points sont encore à résoudre (action de la pesanteur sur la répartition des auxines — explication de l'accumulation de ces corps sur la face inférieure — voies de circulation des auxines...). Toutefois, malgré tant d'inconnues qui demeurent, il nous paraît possible d'entrevoir une explication mixte de ce phénomène, pour lequel nous croyons pouvoir distinguer deux cas (fig. 6) :

Cas 1 (peu fréquent). La racine est d'abord géotropiquement — (elle a peu d'auxines) et se comporte ainsi comme une tige, car les hormones, s'accumulant sur la face inférieure, entraînent l'activation. Puis la racine devient géotropiquement + (elle a trop d'auxines) et les hormones accumulées sur la face inférieure entraînent cette fois une inhibition de croissance de cette face.

Cas 2. La racine est d'abord géotropiquement +, les statolithes doivent jouer un rôle dans la courbure géotropique, en provoquant la turgescence de la face supérieure. En vieillissant, la racine conserve son orientation primitive et nous sommes ramenés au cas 1.

Les thèses auxinique et statolithique du géotropisme semblent pouvoir être conservées parallèlement. Mais il est probable que l'amidon<sup>6</sup>, en s'accumulant sur la face inférieure

<sup>6</sup> Ou à défaut de cette substance, des cristaux intracellulaires.

des cellules et produisant ainsi (action mécanique et chimique) une plus grande turgescence des régions supérieures de l'organe (thèse statolithique) soit aussi responsable du déplacement des auxines<sup>7</sup>, entraînant l'inhibition de croissance des régions inférieures (thèse auxinique). Des expériences en cours et quelques observations nouvelles autorisent cette remarque. En supposant que cette hypothèse se vérifie, nous pouvons alors considérer les grains d'amidon, localisés dans les pointes des racines, comme de véritables « récepteurs gravitiques ».

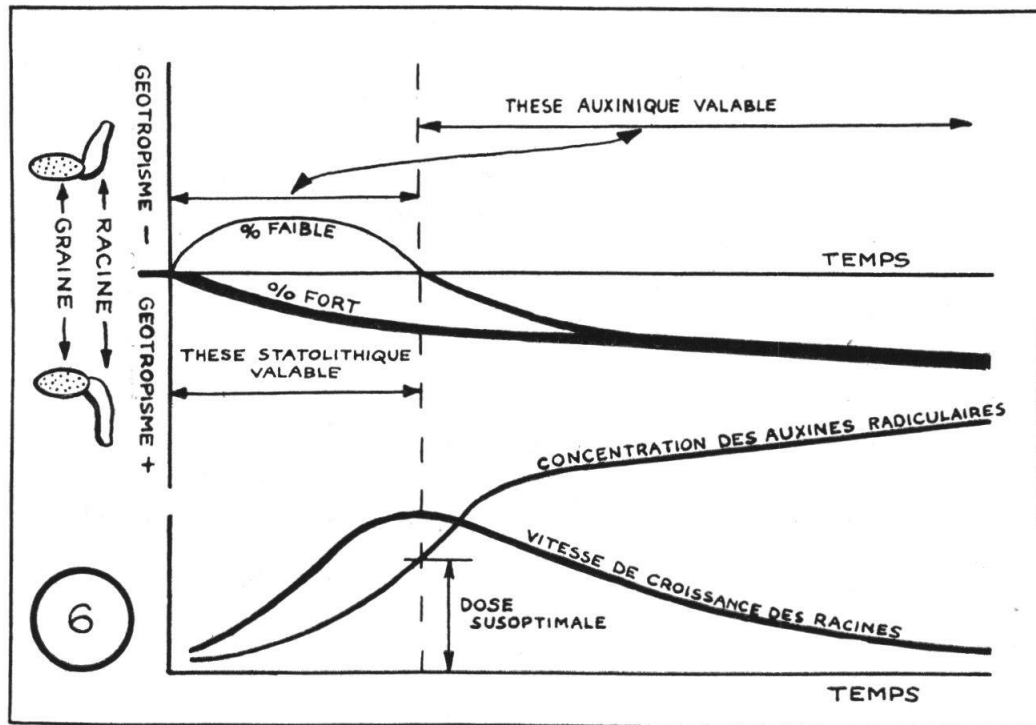


FIG. 6. — (V. explications dans le texte, page 418).

## V. RESUME

1. Nos travaux antérieurs ont montré l'existence de relations très nettes entre les auxines et les grains d'amidon (statolithes).

<sup>7</sup> On se rappelle qu'HABERLANDT (15) avait déjà formulé une hypothèse assez voisine, et on peut noter que dans un travail relativement ancien, K. KOCH (*Planta*, 22, 190, 1934) semblait avoir déjà remarqué le rôle des grains d'amidon dans le déplacement des auxines à l'intérieur des cellules.

2. La thèse auxinique permet d'expliquer facilement le géotropisme + des vieilles racines et le géotropisme — (d'ailleurs peu fréquent) des jeunes racines. Elle ne permet pas, selon nous, d'interpréter la courbure + des jeunes racines soumises à l'action de la pesanteur.
3. La thèse statolithique fournit, par contre, une solution commode à l'interprétation du géotropisme + des jeunes racines.
4. Ainsi, malgré les nombreuses inconnues qui restent à préciser tant à propos de la thèse auxinique que de la thèse statolithique, il nous paraît possible d'entrevoir une théorie mixte du géotropisme radicaire.
5. Et nous pouvons supposer, en plus, que les grains d'amidon jouent un rôle dans la thèse auxinique. En effet, les statolithes en s'accumulant sur la face inférieure des cellules et assurant (action mécanique et chimique) la turgescence des régions supérieures (th. statolithique) seraient aussi responsables du déplacement des auxines (th. auxinique). Les grains d'amidon pourraient être considérés comme de véritables « récepteurs gravitiques ».

#### BIBLIOGRAPHIE

On pourra consulter les travaux suivants qui contiennent une étude critique du problème étudié :

BOYSEN-JENSEN, P. : *Growth hormones in plants*. New-York, 1936, p. 169-212.

PILET, P.-E. : *Les mouvements des végétaux*. Pres. Univ. Paris, 1953, p. 96-102.

RAWITSCHER, F. : *Der Geotropismus der Pflanzen*. Jena, 1932, p. 308-320.

ROSE, M. : *La question des tropismes*. Pres. Univ. Paris, 1929, p. 23-76.

Liste des travaux cités dans ce travail : 1. ALEXANDROW, W.-G. et CHAMIFZE, M.-A. : *Ber. d. d. Bot. Ges.* 44, 224, 1926. — 2. ALEXANDROW, W.-G. et TIMOFEEV, A.-S. : *Bot. Archiv. v. Mez.* 15, 279, 1926. — 3. AMLONG, H.-V. : *Ber. d. d. Bot. Ges.* 55, 183, 1937. — 4. BUDER, J. : *Dis.* Berlin, 1908. — 5. CHOLODNY, N. : *Jahr. f. wiss. Bot.* 65, 447, 1926. — 6. CZAPEK, F. : *Ber. d. d. Bot. Ges.* 19, 116, 1901. — 7. DIJKMAN, M.-J. : *Rec. Trav. Bot. néerl.* 31, 391, 1934. — 8. DOLK, H.-E. : *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam*, 32, 40, 1929. — 9. DOLK, H.-E. : *ibidem* 32, 1127, 1929. — 10. GEIGER-HUBER, M. et HUBER, H. : *Experientia*, 1, 26, 1945. — 11. GESSNER, F. et WEINFURTER, F. : *Ber. d. d. Bot. Ges.* 65, 46, 1952. — 12. GIESENHAGEN, K. : *Ber. d. d. Bot. Ges.* 19, 277, 1901. — 13. HABERLANDT, G. : *Jahrb. f. wiss.*

- Bot.* 45, 575, 1908. — 14. HABERLANDT, G. : *Physiol. Pflanzenanatomie*, Leipzig, 1918. — 15. HABERLANDT, G. : *Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss. Physiol. Kl.* 17, 1937. — 16. HAWKER, L.-E. : *New Phytol.* 31, 321, 1932. — 17. HUBER, H. : Diss. Bâle, 1951. — 18. MEYER, A. : *Morph. und Physiol. Analyse der Zelle*, Jena, 1920. — 19. NEMEC, B. : *Ber. d. d. Bot. Ges.* 19, 310, 1901. — 20. OSTERWALDER, R. : Diss. Bâle, 1919. — 21. PILET, P.-E. : *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 64, 185, 1949. — 22. PILET, P.-E. : *Bull. Soc. bot. suisse*, 60, 5, 1950. — 23. PILET, P.-E. : *Actes Soc. helv. Sc. nat.* 155, 1950. — 24. PILET, P.-E. : *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 64, 137, 1951. — 25. PILET, P.-E. : *Experientia*, VII 7, 262, 1951. — 26. PILET, P.-E. : *Phyton*, 4, 247, 1953. — 27. PILET, P.-E. et MARGOT, L. : *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 65, 391, 1953. — 28. PILET, P.-E. et PFISTER, CH. : *Bull. Soc. bot. suisse*, 61, 461, 1951. — 29. PILET, P.-E. et TURIAN, G. : *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 65, 403, 1953. — 30. PILET, P.-E. et WURGLER, W. : *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 65, 397, 1953. — 31. SCHROEDER, H. : Thèse, Bonn, 1904. — 32. THUM, E. : *Sitz. Akad. Wien*, 113, 327, 1904. — 33. TISCHLER, G. : *Flora*, 94, 1, 1905. — 34. WITSCH, H., VON : *Jahrb. f. wiss. Bot.* 87, 1, 1938. — 35. WURGLER, W. : *Rev. hort. suisse*, 21, 1, 2, 5, 1948. — 36. ZAEFFEL, E. : Thèse, Paris, 1923.

*Institut de Botanique, Université de Lausanne.*

---