

**Zeitschrift:** Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 10 (1950-1952)  
**Heft:** 3

**Artikel:** Contribution à l'étude des hormones de croissance (Auxines) dans la racine de *Lens culinaris* MEDIKUS  
**Autor:** Pilet, Paul-Emile  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-256789>

### **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:** 29.03.2026

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

**Contribution à l'étude des hormones  
de croissance (Auxines) dans la racine de  
*Lens culinaris* MEDIKUS**

PAR

*Paul-Emile PILET*

(Présenté à la séance du 29 novembre 1950)

---

**AVANT-PROPOS**

Mes premières recherches sur la physiologie des racines remontent à cinq ans. J'avais alors étudié le phototropisme des racines de *Lens*. Ce travail m'avait valu, de la part de l'Université de Lausanne, un prix de faculté qui m'engagea à poursuivre mes recherches et à les relier à mes travaux sur les auxines. Le but de ma thèse était primitivement de traiter le problème des auxines dans les racines en vue d'une interprétation de leur phototropisme ; mais la première partie du travail projeté se révéla assez vaste pour faire l'objet de cette étude. Celle-ci peut se diviser en deux parties distinctes. La première (Recherches préliminaires) est consacrée à la mise au point de techniques de culture pour des racines (chap. I) et des coléoptiles (chap. II). J'ai développé des méthodes personnelles de dosage des hormones et étudié les conditions et les variations de croissance du sujet (Racine de *Lens*) et du test généralement employé (Coléoptile d'*Avena*). La seconde partie (Les auxines dans la racine) m'a permis d'aborder quelques-uns des problèmes essentiels relatifs aux auxines. Il s'agit en particulier de la répartition (chap. III), de la circulation (chap. IV), de l'origine (chap. V) et du rôle (chap. VI) de ces hormones de croissance dans la racine.

A côté de l'étude expérimentale proprement dite, partie essentielle de ce travail, j'ai réservé une place à l'examen critique des travaux parus sur les sujets traités (Historique). Si les ouvrages que j'ai eu l'occasion de citer sont relativement nombreux, l'ampleur de la bibliographie ne doit laisser aucune illusion, les données du problème sont encore si peu précises qu'il faudra des années avant d'y voir un peu clair. La question des auxines dans la racine est bien loin d'être complètement résolue.



Je tiens à remercier tout particulièrement M. le Prof. Cosandey pour l'accueil toujours bienveillant qu'il n'a cessé de m'accorder dans son laboratoire et pour les suggestions qu'il a bien voulu me présenter. Je pense aussi à M. le Prof. Maillefer dont l'expérience m'a été si souvent utile et au Dr Wurgler que je remercie pour les fréquents conseils qu'il m'a amicalement donnés. Je songe encore à MM. les Prof. Schopfer (Berne), Gautheret (Paris), Deloffre (Lille), von Witsch (Bayern), Morcquer (Toulouse), et Veldstra (Amsterdam) que je veux remercier ici pour les nombreux travaux qu'ils m'ont fait parvenir et les indications qu'ils ont eu l'amabilité de me donner. Je remercie également le Dr Guénin qui a accepté aimablement de revoir les épreuves de ce travail. Ma gratitude s'adresse enfin à tous ceux qui ont suivi avec quelque intérêt mes recherches, j'aurai d'ailleurs l'occasion, au cours de cette étude, de remercier individuellement les nombreuses personnes et laboratoires qui m'ont aidé à réaliser certaines mesures ou fourni gracieusement du matériel<sup>1</sup>.

## CHAPITRE I : ETUDE DU SUJET (*Racine de Lens*)

### A. HISTORIQUE

De très nombreux auteurs se sont attachés à suivre le développement des racines. Je ne citerai que quelques-uns des travaux classiques concernant ce sujet, renonçant à signaler toutes les publications traitant de l'évolution des racines en présence de substances de croissance (chap. VI. D).

PAYER (1843), en étudiant le phototropisme des racines, indique clairement la marche de leur croissance. WIESNER (1879) reprend les conclusions de PAYER. Mais c'est SACHS (1873) qui pose les bases du problème. Par ses méthodes originales, il démontre que seule la région de la racine voisine de l'extrémité prend part à la croissance. MAC DOUGAL (1897), en s'attachant à l'étude du géotropisme de la racine de *Zea Mays*, précise l'évolution de sa croissance et étudie les phénomènes histologiques qui l'accompagnent. PFEFFER (1897) et BOSE (1918), en étudiant les diverses méthodes auxanométriques, poursuivent leurs recherches sur le développement de la racine. SNOW (1905) continue les recherches de MAC DOUGAL et suit la croissance des racines plongées dans l'eau. SCHAEFER (1911) reprend la question du phototropisme des racines et étudie leur développement, tandis que CHOLODNY (1924) et BÜNNING (1928) confirment les expériences de SACHS. BRAUNER et BÜNNING (1930), en étudiant l'électrotropisme des racines, précisent les lois simples qui règlent leur croissance. En déterminant les facteurs

<sup>1</sup> Ce travail a été subventionné par les fonds Forel et Agassiz de la S.V.S.N. et l'Institut de Botanique.

de la rhizogenèse spontanée, LOEB (1926) et HAGEMANN (1931) ont l'occasion d'étudier l'évolution des racines néoformées. HEIDT (1931) confirme la thèse de SACHS : la pointe de la racine exerce une action inhibitrice sur le développement de celle-ci, tandis que GORTER (1932) admet la thèse inverse. CHOLODNY (1933) s'oppose à la manière de voir de GORTER. RAMSHORN (1934) étudie parallèlement la croissance des racines de *Lupinus*, d'*Helianthus*, etc., et la différence de potentiel présentée par les diverses régions de ces racines. GAUTHERET (1935) étudie le développement des racines de *Triticum* et précise les variations de leur vitesse de croissance. DELARGE (1936) suit la différenciation des racines chez *Crinus capense*. En s'occupant de l'action de la lumière sur les racines, KOLDA (1937) détermine les variations de croissance des racines de *Vicia*. ROBBINS et SCHMIDT (1938) s'occupent de la croissance des racines de Tomates. REUSS (1938) entreprend l'étude systématique des variations de croissance des racines de Lin en fonction de divers excitants (traumatismes-température-milieus, etc.) BORGSTROM (1939) consacre quelques pages de son ouvrage sur la croissance au développement des racines. TANG et LOO (1940) étudient la germination de certaines graines et le développement des racines. En relation avec les substances de croissance, ZIMMERMAN et HITCHCOCK (1935), GEIGER-HUBER (1936) s'occupent de la formation des racines. BURLET (1938) et WURGLER (1942) précisent le développement des racines de *Zea Mays*. LUNDEGARDH et BURSTROM (1944) et surtout ALMESTRAND (1949) étudient l'action du pH sur la croissance des racines. WURGLER (dès 1948) reprend ses travaux sur les racines de *Triticum*. PILET (dès 1948) cherche à préciser les facteurs déterminant la formation des racines chez les cactus (*Cereus-Phyllocactus*), les tiges (*Thuja*) et les feuilles (*Ramonda*), enfin chez les fougères aquatiques (*Salvinia*). VISVALDI (1949) étudie l'action de la température sur la croissance des racines isolées de *Pinus silvestris* ; il montre que c'est autour de 20° C que leur développement est maximum. SLANKIS (1949) reprend et confirme le travail précédent. BROWN et SUTCLIFFE (1950) montrent à propos des racines de *Cucurbita* que le nombre des cellules formées est d'autant plus élevé que la région est plus éloignée de la pointe des racines, tandis que l'accroissement en volume pour chaque cellule est maximum au niveau du méristème.

## B. BUT DE CETTE ETUDE

Il convenait, avant d'aborder l'étude des auxines dans la racine, de décrire rapidement le développement des racines de *Lens*, les facteurs susceptibles de le modifier et les conditions dans lesquelles cette étude a été réalisée. J'aborderai donc trois questions essentielles :

1. la détermination du pouvoir germinatif des graines utilisées ;

2. la technique de culture employée ;
3. l'étude du développement des racines.

Les résultats obtenus ici seront interprétés plus loin (chap. III).

#### C. DETERMINATION DU POUVOIR GERMINATIF

Les graines utilisées pour cette étude ont toujours été, dans la mesure du possible, récoltées 2 à 6 mois avant la mise en culture. Néanmoins pour plus de sûreté, le pouvoir germinatif a été contrôlé pour chaque lot de graines utilisées.

Diverses méthodes empiriques ont été proposées pour déterminer le pouvoir germinatif des semences employées. A la suite des travaux de KUHN et JERCHER (1941), de LAKON (1942), de PORTER, DUSSEL et ROMUR (1947) et surtout de WAUGH (1948), une technique a été mise au point, elle a donné d'excellents résultats. Je la résume en y apportant quelques légères modifications :

Le chlorure de 2, 3, 5-triphényltétrazolium<sup>1</sup> est particulièrement approprié pour la détermination du pouvoir germinatif. Le tissu des graines en germination réduit, grâce aux enzymes contenues dans la graine intacte, le réactif incolore qui, en prenant une teinte rouge-foncé, devient de la triphénylformazane. Voici la technique utilisée :

1. les graines sont trempées 48 h. dans de l'eau tiède, la température de l'étuve étant de  $28^{\circ} \pm 2$  (celle du local est de  $18^{\circ}$ );
2. puis les graines sont coupées chacune dans le sens de la longueur ;
3. après quoi, elles sont traitées par une solution aqueuse de chlorure de 2, 3, 5-triphényltétrazolium à 1 % pendant 12 h., à l'obscurité ;
4. on observe ensuite les graines. Si la coloration rouge (indiquant la présence d'enzymes oxydantes) n'est pas nette, les graines ont perdu en partie leur pouvoir germinatif. Les lots correspondants sont alors immédiatement éliminés.

<sup>1</sup> Je tiens à remercier le Laboratoire CIBA, à Bâle, qui m'a gracieusement fourni ce produit.

## D. TECHNIQUE DE CULTURE

## 1. Milieux.

La plupart de nos cultures ont été faites sur de la sciure humide ou sur du buvard très légèrement imprégné d'une solution nutritive. Quelques essais ont été réalisés sur des milieux gélosés.

MOLLIARD (1921) et ROBBINS (1922) proposent une modification du liquide de PFEFFER pour la culture *in vitro*. FAMIN (1933) reprend les essais des auteurs précédents. GAUTHERET (1935) apporte des modifications au milieu de KNOP, il conseille l'emploi du liquide de MAZÉ, si l'on désire des milieux neutres. GEIGER-HUBER et BURLET (1936), WURGLER (1942) utilisent pour des cultures de racines *in vitro*, le milieu de ROBBINS légèrement modifié ; notre milieu de culture est voisin du liquide de KNOP :

|                        |      |     |
|------------------------|------|-----|
| Eau                    | 1000 | cc  |
| Nitrate de Ca          | 1    | Gr. |
| Nitrate de K           | 0,25 | Gr. |
| Sulfate monopotassique | 0,25 | Gr. |
| Sulfate de Mg          | 0,25 | Gr. |
| Sulfate ferreux        | 0,10 | Gr. |
| Chlorure de Mn         | 0,05 | Gr. |
| Chlorure ferrique      | 0,01 | Gr. |

Ce milieu est dilué de moitié par de l'eau distillée obtenue dans un appareil en verre Pyrex auquel on ajoute 3 % de gélose, si on veut l'obtenir à l'état solide.

## 2. Germination.

La méthode suivante a toujours été adoptée :

1. Contrôle du pouvoir germinatif (C).
2. Les graines choisies sont alors placées à l'obscurité, dans de l'eau pendant 24 h. à une température de 18° C.
3. Ayant légèrement gonflé (les téguments sont ramollis), ces graines sont placées sur le milieu indiqué.

## 3. Température.

Il eut été préférable, comme je le montrerai plus loin (chap. I, E. 3), de travailler à une température de 20° C. Mais les conditions de notre laboratoire m'ont obligé à choisir 18° C  $\pm$  1. Pendant un essai, et au cours d'une mesure, je me suis arrangé à ce que la température ne varie guère que de 0,5° C à 1,0° C au maximum.

#### 4. Humidité.

On verra (chap. I, E. 4 ; chap. II, H. 3. d.), que l'humidité est un facteur très important agissant sur la croissance des racines ; la vitesse de croissance est maxima entre 75 % et 80 % (degrés hygrométriques). La salle de culture a pu être maintenue autour de 75 %  $\pm$  5 et le degré hygrométrique a été vérifié chaque jour au moyen d'un hygromètre du type Hygrofix Haenni.

#### 5. Lumière.

Les cultures ont été faites, selon les besoins que je préciserai, à l'obscurité complète ou en lumière de diverses longueurs d'onde ( $\lambda$ ).

- a) Lumière ultra-violette  $\lambda$  : 3600 Å  $\pm$  50 L. de Wood HPW<sup>1</sup>
- b) Lumière bleue  $\lambda$  : 4600 Å , 40 w
- c) Lumière rouge  $\lambda$  : 6700 Å , 40 w
- d) Lumière blanche : 25 Dlm 40 w

### E. RECHERCHES PERSONNELLES

Il convenait, avant d'étudier le développement des racines en relation avec le problème des auxines, de préciser les modalités de leur croissance, sans toutefois chercher pour l'instant à les interpréter.

#### 1. Courbe de croissance.

Déterminons la variation de la longueur des racines en fonction du temps (en jours). Toutes les racines n'apparaissent pas au même temps (T. 1). Distinguons 7 groupes dont l'importance relative est désignée en %. Ainsi le groupe A (12 %) comprend toutes les racines formées dès le premier jour, etc. Les mesures sont reportées sur la fig. 1 (chaque point correspond à une moyenne de 75 mesures).

La fig. 1 permet les remarques suivantes :

1. c'est surtout au deuxième jour de la mise en germination que les racines apparaissent (il y en a 40 %) ;
2. l'allongement de la racine est d'abord faible ;

<sup>1</sup> La lampe de Wood a pu être achetée grâce à l'appui du Fonds Agassiz de l'Université.

3. puis, au bout de quelques jours (2-4), cet allongement augmente ;
4. la croissance ne tarde pas à ralentir (dès le 6<sup>e</sup> jour env.) ;
5. les racines qui se développent les premières (A, B, C) sont plus longues que les autres qui ne semblent pas pouvoir compenser leur retard ;
6. les courbes sont identiques mais légèrement décalées.

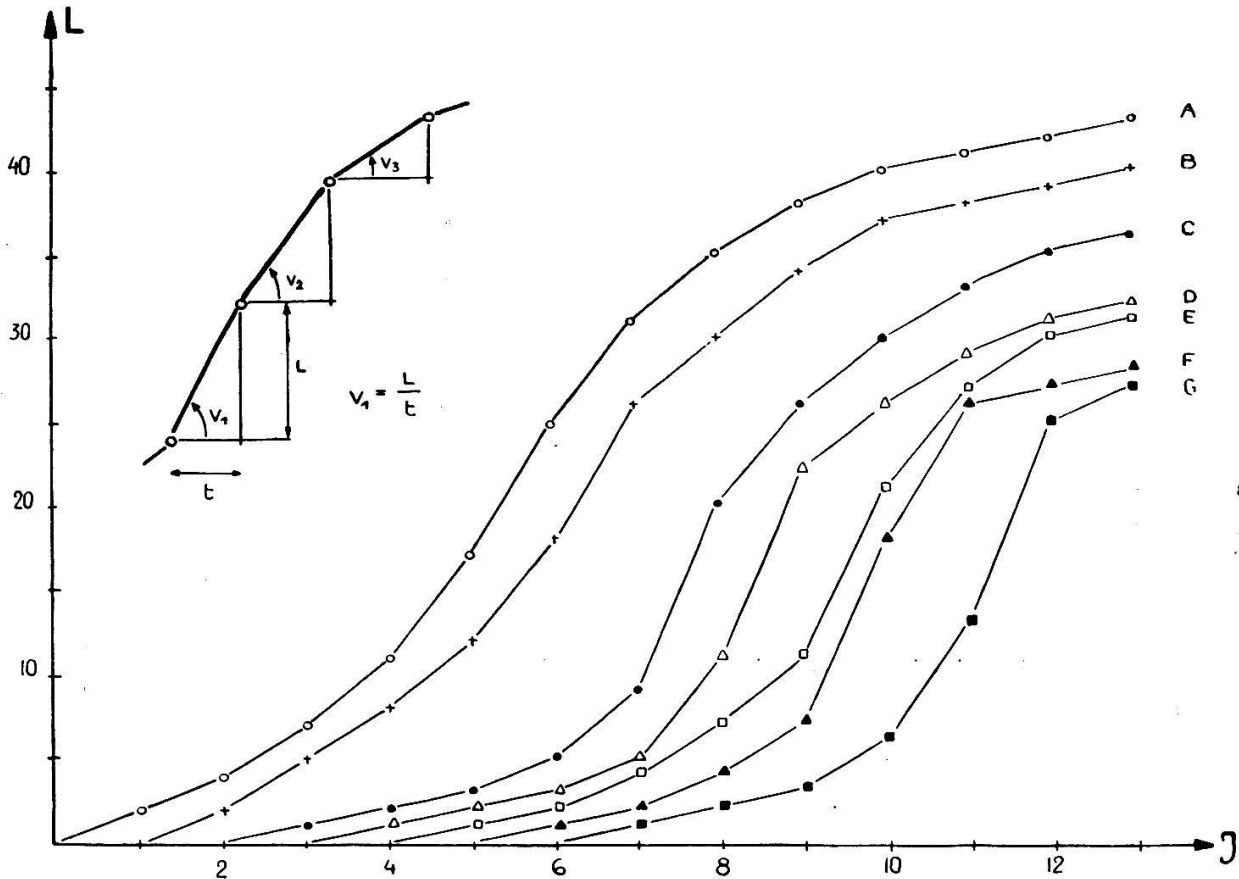


FIG. 1.

J. Durée des essais en jours. L. Longueur des racines en mm.  
 V. coefficient angulaire de la courbe-vitesse de croissance en mm/24 h.  
 A. B... F. G. Lots de graines au départ de germination variable.

## 2. Vitesse de croissance.

Le coefficient angulaire (pente) des courbes précédentes correspond à la vitesse de croissance de la racine. (Vitesse = Variation de l'allongement par unité de temps).

On peut exprimer cette vitesse soit :

- a) en fonction du temps (T. 1),
- b) en fonction de la longueur des racines (T. 2).

On peut tirer les conclusions suivantes du tableau 1 :

1. la vitesse de croissance augmente à partir du premier jour ;
2. elle atteint une valeur maxima au bout du 6<sup>e</sup> jour ;

TABLEAU 1. — Vitesse de croissance des racines  
en fonction du temps, en mm/24 h.

| Jours : | L O T S |    |    |    |    |    |                  |
|---------|---------|----|----|----|----|----|------------------|
|         | A       | B  | C  | D  | E  | F  | G                |
|         | 12      | 40 | 28 | 12 | 5  | 2  | 1 % Rac. formées |
| 1       | 2       | —  | —  | —  | —  | —  | —                |
| 2       | 2       | 2  | —  | —  | —  | —  | —                |
| 3       | 3       | 3  | 1  | —  | —  | —  | —                |
| 4       | 4       | 3  | 1  | 1  | —  | —  | —                |
| 5       | 6       | 4  | 1  | 1  | 1  | —  | —                |
| 6       | 8       | 6  | 2  | 1  | 1  | 1  | —                |
| 7       | 6       | 8  | 4  | 2  | 2  | 1  | 1                |
| 8       | 4       | 4  | 11 | 6  | 3  | 2  | 1                |
| 9       | 3       | 4  | 6  | 11 | 4  | 3  | 1                |
| 10      | 2       | 3  | 4  | 4  | 10 | 11 | 3                |
| 11      | 1       | 1  | 3  | 3  | 6  | 8  | 7                |
| 12      | 2       | 1  | 2  | 2  | 3  | 1  | 12               |
| 13      | 3       | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 2                |

3. elle diminue ensuite, assez rapidement (dès le 11<sup>e</sup> jour) ;
4. dès le 15<sup>e</sup> jour elle tend à devenir constante ;
5. notons qu'en moyenne les racines adventives apparaissent dès le 16<sup>e</sup> jour.

TABLEAU 2 — Vitesse de croissance, en fonction de la longueur  
totale des racines, en mm/24 h.

| Longueurs<br>des racines <sup>1</sup> | L O T S |     |      |      |      |      |      | Moyennes <sup>1</sup> |
|---------------------------------------|---------|-----|------|------|------|------|------|-----------------------|
|                                       | A       | B   | C    | D    | E    | F    | G    |                       |
| 0 à 5 mm.                             | 2,0     | 2,5 | 1,2  | 1,2  | 1,5  | 1,5  | 1,5  | 1,6                   |
| 5 — 10                                | 3,3     | 3,3 | 4,2  | 4,8  | 4,2  | 5,0  | 5,0  | 4,3                   |
| 10 — 15                               | 6,0     | 4,8 | 11,0 | 6,3  | 6,3  | 7,0  | 6,3  | 6,8                   |
| 15 — 20                               | 8,0     | 7,5 | 11,0 | 11,0 | 11,0 | 11,0 | 11,0 | 10,0                  |
| 20 — 25                               | 8,0     | 8,0 | 5,4  | 5,0  | 7,0  | 8,0  | 9,0  | 7,2                   |
| 25 — 30                               | 6,2     | 4,6 | 4,6  | 2,8  | 3,4  | —    | —    | 4,3                   |
| 30 — 35                               | 4,6     | 4,6 | 2,7  | —    | —    | —    | —    | 3,9                   |
| 35 — 40                               | 2,5     | 1,2 | —    | —    | —    | —    | —    | 1,8                   |

<sup>1</sup> Sans tenir compte du % des germinations.



L'examen du tableau 2 montre que la vitesse de croissance est liée à la longueur de la racine.

1. La vitesse de croissance augmente tant que la longueur de la racine est inférieure à 20 mm.

2. Cette vitesse est maxima lorsque la racine mesure 20 mm environ.

3. Puis la vitesse décroît au delà de 25 mm.

### 3. Action de la température.

La vitesse de croissance est déterminée au moment où les racines mesurent  $35 \text{ mm} \pm 5$ . Elle est alors un peu moins rapide et plus ou moins constante. Il y a lieu de préciser que plus la température s'écarte de  $18^\circ \text{C}$ , plus il est difficile de maintenir la vitesse de croissance constante. Le degré hygrométrique est fixé à 75 %.

Les résultats de ces essais sont exposés dans le tableau 3 et les conclusions au paragraphe suivant (4).

#### VITESSE DE CROISSANCE EN MM/24 H

POUR DES RACINES DE  $35 \text{ mm.} (\pm 5)$

EN FONCTION :

1. DE LA TEMPÉRATURE

TABLEAU 3

2. DE L'HUMIDITÉ

TABLEAU 4

| $^\circ \text{C}$ | $^\circ \text{C}$ | $^\circ \text{C}$ | $^\circ \text{C}$ | $^\circ \text{C}$ | LOTS | %       | %       | %       | %       | %       |
|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 10                | 15                | 20                | 25                | 30                |      | 55      | 65      | 75      | 85      | 95      |
| $\pm 4$           | $\pm 3$           | $\pm 2$           | $\pm 2$           | $\pm 4$           |      | $\pm 5$ | $\pm 5$ | $\pm 5$ | $\pm 5$ | $\pm 5$ |
| 0,4               | 1,1               | 1,5               | 2,2               | 1,8               | A    | 0,5     | 1,0     | 2,0     | 2,5     | 1,5     |
| 0,2               | 1,1               | 2,1               | 4,8               | 0,1               | B    | 0,2     | 0,9     | 1,9     | 2,9     | 1,3     |
| 0,5               | 1,8               | 2,1               | 3,5               | 2,0               | C    | 0,7     | 1,6     | 2,1     | 2,2     | 1,8     |
| 0,0               | 0,5               | 1,9               | 5,3               | 2,3               | D    | 0,3     | 0,6     | 1,9     | 2,8     | 1,2     |
| 0,3               | 1,0               | 2,0               | 4,2               | 0,5               | E    | 0,0     | 0,5     | 2,0     | 2,3     | 1,1     |

### 4. Action de l'humidité.

La température, cette fois, est fixe ( $18^\circ \text{C}$ ); les racines utilisées mesurent, comme précédemment,  $35 \text{ mm} \pm 5$ . Voyons l'action de l'humidité sur la vitesse de croissance.

Les résultats de ces essais sont exposés dans le tableau 4.



Les tableaux 3 et 4 permettent les remarques suivantes :

1. la vitesse de croissance des racines augmente avec la température jusqu'à 25° C environ et avec l'humidité jusqu'à 85 % environ ;

2. au delà de ces valeurs, la vitesse de croissance est la plus stable (D. 3) ; c'est autour de 75 % que ses variations sont les plus faibles.

### 5. Action de la lumière.

Le problème concernant l'action de la lumière sur la croissance et sur la distribution des auxines sera repris plus loin (chap. II. H. 3 b., chap. III D. 3 c., chap. IV. D., chap. V. D. 3) ; nous examinons ici le rôle des radiations ultra-violettes sur le développement des racines sans essayer de l'expliquer.

A la suite d'un certain nombre de travaux, on s'est fait souvent une idée fausse du phénomène en admettant comme règle générale que la lumière provoquait l'inhibition de croissance des organes végétaux. Les expériences suivantes démontreront que cette règle n'est applicable que dans des cas bien précis.

Eclairons de jeunes racines (5 mm, T. 5) et d'autres plus âgées (20 mm, T. 6) et observons leurs variations de croissance. La source utilisée est une lampe de Wood (D. 5).

#### VITESSE DE CROISSANCE EN MM/24 H.

#### POUR DES RACINES EXPOSEES

A LA LAMPE  
DE WOOD

LORSQU'ELLES MESURENT :

1. 5 MM

TABLEAU 5

V.FIG:2

← V VI →

2. 20 MM

TABLEAU 6

| LONGUEURS DES RACINES EN MM. |       |       |       |       |       |                     | LONGUEURS DES RACINES EN MM. |       |       |       |       |       |
|------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|---------------------|------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 5-10                         | 10-15 | 15-20 | 20-25 | 25-30 | 30-35 |                     | 20-25                        | 25-30 | 30-35 | 35-40 | 40-45 | 45-50 |
| 4,3                          | 6,8   | 10,0  | 7,2   | 4,3   | 3,9   | RACINES<br>TE MOINS | 7,2                          | 4,3   | 3,9   | 1,8   | 1,0   | 0,8   |
| 2,3                          | 3,8   | 4,9   | 5,8   | 6,5   | 3,0   | RACINES<br>EXPOSEES | 9,2                          | 7,8   | 4,5   | 1,0   | 0,5   | 0,4   |

Les tableaux 5 et 6 et la fig. 2 suggèrent les remarques suivantes :

1. si l'exposition a lieu lorsque la vitesse de croissance de la racine est en période d'accélération, la croissance diminue (T. 5) ;

2. si au contraire, le traitement est fait au moment où cette vitesse diminue, le développement de la racine se trouve accéléré (T. 6).

Mais il faut, pour expliquer cette action particulière de la lumière, connaître un certain nombre de faits qui ne seront exposés que dans les chapitres suivants (chap. III. D. 3 d. et E. 3 e.).

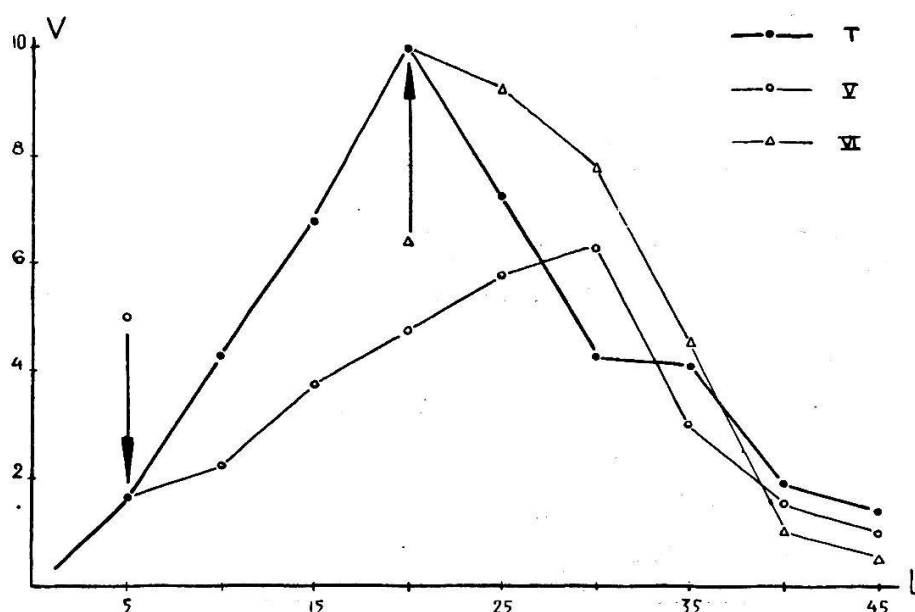


FIG. 2.

L. Longueur des racines en mm. V. Vitesse de croissance en mm/24 h. T. Témoins, racines continuellement à l'obscurité. V. Racines éclairées dès qu'elles mesurent 5 mm. VI. Racines éclairées dès qu'elles mesurent 20 mm.

## 6. Répartition de la croissance.

Pour examiner la répartition de la croissance chez la racine de *Lens*, j'ai repris la technique classique de SACHS (1873) (méthode des traits à l'encre de Chine). Comme j'ai observé des différences très nettes dans la vitesse de croissance suivant la longueur des racines, j'ai utilisé des organes de longueurs diverses et suivi la variation de la vitesse de développement de segments égaux. (Segment I : 0 à 1 mm., Segment II : 1 à 3 mm. et ainsi de suite tous les 2 mm.... Segment IX : 15 à 17 mm, Segment X : 17 à 19 mm).

TABLEAU 7. — Vitesses partielles de croissance en mm/24 h. pour divers segments de racines numérotés de I à IX (v. texte)  
Moyennes de 15 mesures.

| Longueurs totales | Segments des racines |     |     |     |     |     |     |      |     |     | Allongement total |
|-------------------|----------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|-----|-------------------|
|                   | I                    | II  | III | IV  | V   | VI  | VII | VIII | IX  | X   |                   |
| 8 mm.             | 1,0                  | 4,0 | 0,8 | 0,5 | —   | —   | —   | —    | —   | —   | 6,3               |
| 12                | 2,1                  | 4,5 | 3,0 | 0,7 | 0,4 | 0,3 | —   | —    | —   | —   | 11,0              |
| 16                | 0,3                  | 0,9 | 0,3 | 0,6 | 0,6 | 0,5 | 0,4 | 0,3  | —   | —   | 3,9               |
| 20                | 0,2                  | 0,8 | 0,2 | 0,5 | 0,5 | 0,4 | 0,3 | 0,3  | 0,3 | 0,3 | 3,8               |

Le tableau 7 montre :

1. pour des racines jeunes, la croissance est nettement maxima entre le deuxième et le sixième mm ;
2. il est moins facile de la localiser chez des racines plus âgées ;
3. mais dans tous les cas, le deuxième et le troisième segment, soit de 1 à 5 mm, grandissent très rapidement (méristème).

#### F. CONCLUSION

Dans ce premier chapitre diverses techniques de culture ont été exposées, puis l'étude systématique des variations de croissance des racines m'ont amené aux conclusions suivantes :

1. L'allongement des racines de *Lens* est d'abord très faible, puis, deux jours après le début de la germination, la croissance s'accélère pour diminuer ensuite très rapidement.
2. C'est le sixième jour après la mise en culture que la vitesse de croissance atteint son maximum.
3. Cette vitesse de croissance est très nettement liée à la longueur de la racine. Une racine trop courte (1 à 5 mm) ou trop longue (dès 20 mm) a une vitesse de croissance plus faible qu'une racine moyenne.
4. La vitesse de croissance augmente si la température s'élève, passe par une valeur maxima aux environs de 25° C, et décroît ensuite très rapidement.
5. La vitesse de croissance augmente également avec l'humidité. Mais dès que le degré hygrométrique a atteint 85 %  $\pm$  5 la vitesse diminue fortement.

6. La lumière paraît jouer un rôle essentiel dans le développement de la racine. Elle inhibe la croissance d'une racine en plein développement et joue en sens inverse chez les racines dont la vitesse de croissance diminue.

7. La croissance de la racine est très variable suivant les niveaux qu'on étudie. Pour une racine jeune, elle est maximale entre le deuxième et le sixième mm à partir de la pointe. Pour une racine dont la longueur est supérieure à 15 mm, la répartition de la croissance est difficile à préciser.

## CHAPITRE II : ETUDE DU TEST (Coléoptile d'*Avena*)

### A. HISTORIQUE

C'est de 1910 à 1911, que BOYSEN-JENSEN, par des expériences désormais classiques, a mis pour la première fois en évidence l'existence des hormones de croissance végétales. PAAL (1918) et SEUBERT (1925) poursuivent ses recherches. SÖDING (1925) expose déjà quelques méthodes simples, préconisant l'emploi de la coléoptile d'*Avena*, pour mettre en évidence les phytohormones. DOLK (1926) étudie systématiquement la croissance de cette coléoptile, tandis que BOYSEN-JENSEN et NIELSEN (1926) proposent des modifications au test adopté par SÖDING. WENT (1928 et suiv.) met au point la technique généralement utilisée aujourd'hui. SÖDING (1929) poursuit ses travaux et VAN DER WEIJ (1931), par des moyens très simples, mesure la vitesse de diffusion des hormones de croissance. A la suite des travaux de KÖGL, ERXLEBEN, HAAGEN-SMIT et KOSTERMANS (1933-34) le terme d'auxine est adopté. THIMANN et BONNER (1933) étudient la croissance de la coléoptile d'*Avena* en fonction de certaines substances synthétiques. THIMANN (1934) montre qu'une forte dose d'auxines inhibe le développement de la coléoptile d'*Avena*. CHOLODNY (1934) commence à publier ses travaux sur la teneur en auxines de divers organes et présente des méthodes simples d'extraction. WENT (1934) propose des tests nouveaux pour mesurer la teneur en substances de croissance de certaines solutions; il emploie entre autres l'épicotyle de *Pisum*. LAIBACH et FISCHNICH (1936) étudient la modification des courbures de feuilles de *Coleus* sous l'influence d'hétéroauxine. SÖDING (1936) propose l'hypocotyle de *Cephalaria* comme test commode. FIEDLER (1936), à la suite de THIMANN et WENT, étudie des méthodes d'extraction et emploie des racines isolées de *Vicia Faba* comme test pratique. VAN OVERBEEK (1936) passe en revue quelques facteurs modifiant le comportement du

test *Avena* et il insiste particulièrement sur l'action de la lumière. SKOOG (1937) utilise la coléoptile d'*Avena* comme test, mais au deuxième jour de la germination, quand la coléoptile a atteint 1,5 cm, il la sépare de la graine ; la coléoptile est alors utilisée selon la technique de WENT et se montre plus sensible à des concentrations d'auxines dix fois plus faibles que dans la méthode ordinaire. SCHNEIDER (1938) propose un test très ingénieux utilisant les coléoptiles d'*Avena* : celles-ci sont coupées et placées entre les dents d'un peigne et s'allongent sous l'action des substances de croissance dans lesquelles elles plongent. Il suffit alors de déterminer la variation d'allongement. WEINTRAUB (1938) sectionne la coléoptile isolée dans des cylindres de verre, place le bloc d'agar contenant les hormones de croissance et étudie l'allongement du test ainsi constitué. JOST (1938) travaille avec l'hypocotyle d'*Helianthus*. LINSER (1938), reprenant la technique de LAIBACH, étudie l'action de pâte de lanoline, plus ou moins riche en substances de croissance, déposée à la surface de coléoptiles non blessées. THIMANN et SCHNEIDER (1938) s'attachent à résoudre les nombreux problèmes techniques soulevés par l'emploi de tests nouveaux. BONNER, HAAGEN-SMIT et WENT (1939) s'occupent de l'origine des auxines et utilisent pour doser ces corps des feuilles de *Raphanus* immergées dans l'extrait à étudier. FUNKE (1939) modifie le test *Avena* pour des dosages très précis portant sur de faibles concentrations. AVERY (1940) poursuit ses recherches sur les méthodes d'extraction, tandis que SÖDING et FUNKE (1940-41) étudient les variations du test *Avena*. VAN OVERBEEK (1941) examine les divers « précurseurs d'auxines » et THIMANN (1942) propose, pour extraire ces hormones, l'emploi d'enzymes animales. HAAGEN-SMIT, LEECH et BERGREN (1942), KULESCHA (1948), poursuivent ce genre de recherches ; cette dernière montre le danger qu'il y a à utiliser des diastases protéolytiques pour extraire les auxines. WURGLER (1948) propose un test qualitatif basé sur l'emploi de l'hypocotyle de *Phaseolus*. LUCKWILL (1948) étudie une technique de dosage partant de la variation de la parthénocarpie provoquée par des substances de croissance chez la tomate. PILET (1949) expose une technique simple pour mettre en évidence les auxines d'organes de petite taille (étamine par exemple).

## B. CHOIX DU TEST

L'historique précédent a montré l'ampleur des travaux concernant les phytohormones. J'ai examiné très sommairement quelques tests proposés. Il résulte de cette étude que le test *Avena* domine tous les autres et qu'un travail systématique ne saurait s'en passer pour le moment. Ce test a été adopté pour les raisons suivantes : l'abondance des travaux sur le

test, la grande simplicité des méthodes ; la culture d'*Avena* relativement facile (les coléoptiles atteignent rapidement la taille désirée) ; les résultats plus précis avec ce test qu'avec les autres et qui n'offrent pas des variations aussi grandes que celles de la plupart des tests proposés.

J'ai utilisé, dans mes recherches, *Avena sativa* var. *Flamingstreue*<sup>1</sup>. D'autres souches voisines ont été également employées, et les différences présentées se sont montrées minimales.

J'aurai l'occasion dans cette étude de signaler deux tests nouveaux (chap. III E et chap. VI D. 2). Ces tests sont relativement simples, mais avant d'être envisagés comme moyens de mesure, ils doivent être étudiés plus à fond. Il est préférable, dans un travail comme celui-ci, d'adopter le test le plus courant si l'on veut contrôler ces essais.

## C. RECHERCHES SUR LE DEVELOPPEMENT DU TEST

### 1. Germination.

La technique est la même que pour les lentilles (chap. I, D, 2) et toutes les manipulations ont été exécutées à la lumière rouge (chap. I, D, 5).

### 2. Allongement et vitesse de croissance.

L'allongement des coléoptiles a été étudié pour plusieurs lots distincts (fig. 3). Au bout d'un certain temps, on peut observer l'éclatement de la coléoptile et le développement très rapide de la feuille primaire qu'elle entourait. L'examen de la fig. 3 montre que cet éclatement n'est pas directement fonction du temps. Il est par contre en relation directe avec la longueur de la coléoptile. Celle-ci libère la feuille primaire lorsqu'elle atteint 80 mm environ. Les mesures d'allongement cessent à l'instant où la feuille primaire apparaît.

Il est facile à l'aide du graphique précédent de déterminer la valeur de la vitesse de croissance (T. 8).

<sup>1</sup> L'avoine utilisée m'a été offerte par le Dr Zweifel (Station fédérale des essais de semences) que je remercie bien vivement.



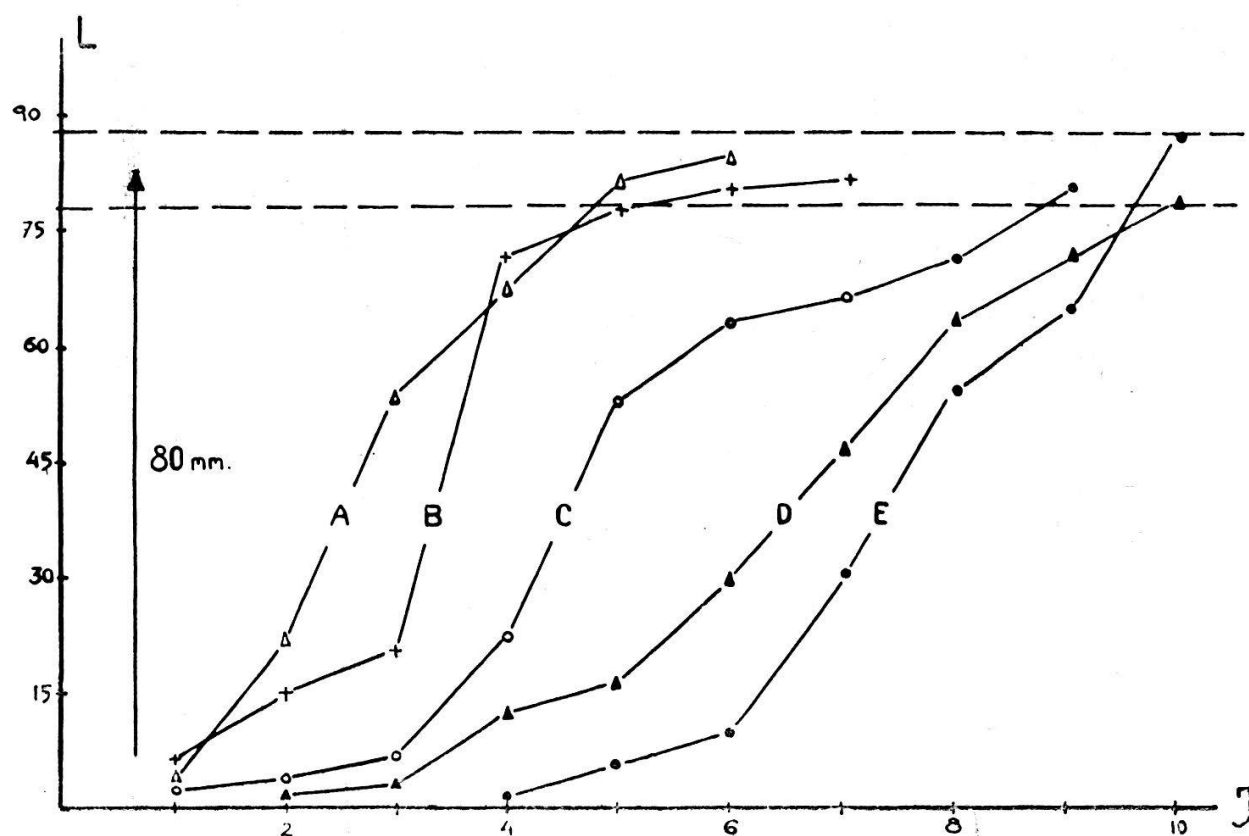


FIG. 3.

L. Longueur des coléoptiles en mm. J. Durée des cultures en jours.  
A. B... D. E. Lots de coléoptiles étudiés.

TABLEAU 8. — Vitesse de croissance des coléoptiles en mm/24 h.

| Lots <sup>1</sup> | J O U R S |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|-------------------|-----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
|                   | 1         | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7  | 8  | 9  | 10 |
| A                 | 4         | 18 | 32 | 15 | 12 | 4  | —  | —  | —  | —  |
| B                 | 7         | 8  | 5  | 53 | 4  | 1  | 1  | —  | —  | —  |
| C                 | 3         | 1  | 4  | 15 | 29 | 12 | 3  | 5  | 7  | —  |
| D                 | —         | 1  | 2  | 11 | 3  | 23 | 18 | 16 | 7  | 8  |
| E                 | —         | —  | —  | 2  | 5  | 4  | 19 | 30 | 35 | 24 |

Ce tableau autorise les remarques suivantes :

1. la vitesse de croissance de la coléoptile passe par les mêmes phases que celles de la racine (chap. I, E, 2) ;
2. le maximum de cette vitesse se situe en moyenne 4 à 5 jours après la mise en germination.

<sup>1</sup> Ces lots correspondent à des séries diverses d'essais.



### 3. Facteurs de variations.

Les résultats obtenus pour le développement des racines sont encore valables pour les coléoptiles (chap. I, E, 3, 4 et 5). Mais le rôle de la lumière doit être revu.

On peut remarquer en effet que si des coléoptiles éclairées sont moins longues que celles qui se sont développées à l'obscurité, elles libèrent leurs feuilles plus tôt que les autres. Il est par conséquent intéressant d'étudier :

1. la longueur maxima atteinte par la coléoptile au moment où elle libère la feuille primaire (T. 9) ;
2. le pourcentage des coléoptiles éclatées après un certain temps, huit jours par exemple (T. 10).

Dans les deux cas l'éclairage est exprimé en Lux. A l'obscurité nous avons naturellement 0 Lux.

TABLEAU 9. — *Longueur maxima des coléoptiles éclairées.*

| Eclairage en Lux | 0  | 20 | 40 | 60 | 80 | 100 | 120 | 140 |
|------------------|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|
| Longueurs en mm. | 84 | 80 | 74 | 60 | 50 | 43  | 40  | 35  |

TABLEAU 10. — *Pourcentage des coléoptiles éclatées sous l'action de la lumière.*

| Eclairage en Lux | 0  | 20 | 40 | 60 | 80 | 100 | 120 | 140 |
|------------------|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|
| %                | 50 | 53 | 62 | 70 | 63 | 75  | 77  | 80  |

Ces deux tableaux (T. 9 et 10) montrent que :

1. la longueur maxima atteinte par la coléoptile avant de percer (libération de la feuille primaire) diminue si l'intensité lumineuse augmente ;
2. le pourcentage des coléoptiles éclatées croît avec une augmentation d'éclairement.

A la suite des observations précédentes, j'ai choisi, pour mes essais,  $7,0 \pm 0,5$  cm comme longueur de la coléoptile.

### 4. Répartition de la croissance.

THIMANN (1934) s'est occupé de cette importante question, mais il n'a étudié la variation de la croissance que pour des coléoptiles de même taille (environ 3 cm de longueur).

Vu les résultats obtenus pour la racine de *Lens* (chap. I, E. 6) j'ai repris les recherches de THIMANN, mais

pour des coléoptiles de longueurs variables. Pour étudier la répartition de la croissance, la technique de SACHS (1873) s'est montrée parfaite. J'ai déterminé l'allongement de chaque centimètre de la coléoptile (segments numérotés de I à VIII).

*TABLEAU 11. — Allongement des segments (1 cm) de la coléoptile en mm/24 h. Moyennes de 20 mesures.*

| Longueur des coléoptiles | Segments de 1 cm de la pointe à la base de la coléoptile |    |     |    |   |    |     |      |
|--------------------------|----------------------------------------------------------|----|-----|----|---|----|-----|------|
|                          | I                                                        | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
| 20 mm                    | 8                                                        | 2  | —   | —  | — | —  | —   | —    |
| 30                       | 18                                                       | 8  | 4   | —  | — | —  | —   | —    |
| 40                       | 20                                                       | 10 | 3   | —  | — | —  | —   | —    |
| 50                       | 23                                                       | 10 | 5   | —  | — | —  | —   | —    |
| 60                       | 24                                                       | 6  | 4   | 3  | 2 | 1  | —   | —    |
| 70                       | 28                                                       | 5  | 5   | 5  | 4 | 2  | 1   | —    |
| 80                       | 36                                                       | 10 | 5   | 4  | 3 | 1  | 1   | 1    |

Les observations résumées dans le tableau 11 confirment et complètent le travail de THIMANN (1934). C'est bien vers la pointe de la coléoptile que la croissance est maxima, quelle qu'en soit la longueur.

#### D. TECHNIQUES CLASSIQUES

##### 1. Préparation de la coléoptile.

Avant WENT, STARK (1921), NIELSEN (1924), SEUBERT (1925) et LANGE (1927) avaient déjà utilisé des coléoptiles pour déceler la présence d'hormones végétales. Mais c'est surtout à la suite des recherches de WENT (1928), DOLK (1930), KÖGL et HAAGEN-SMIT (1931), VAN DER WEIJ (1931), LAIBACH et KORNMAN (1933), VAN OVERBEEK (1933-36), SÖDING (1935) que la technique classique fut élaborée. En voici le principe.

a) Après 30 h. de germination (DU BUY et NUERNBERGK, 1929), la coléoptile est placée sur un support mobile (WENT, 1928 ; SKOOG, 1937).

b) La pointe de la coléoptile est alors coupée à 8 mm du sommet (WENT, 1928). La quantité d'auxines présentes dans la coléoptile rend celle-ci plus sensible aux hormones appliquées ultérieurement (VAN DER WEIJ, 1931).

c) La coléoptile est sectionnée, une seconde fois, à 4 mm de son sommet à l'aide d'un ciseau spécial (WENT, 1928 ; VAN DER WEIJ, 1931).

d) On enlève le manchon ainsi formé, sans abîmer la feuille primaire<sup>1</sup>.

e) On courbe ensuite le sommet de la coléoptile de façon à briser la feuille primaire à sa base et on la tire d'environ 5 mm (WENT, 1928).

f) Après 15 minutes, on sèche la partie supérieure de la coléoptile avec un papier buvard (LAIBACH et KORNMAN, 1933).

g) On place ensuite le bloc d'agar contenant les auxines à doser sur la coléoptile décapitée et on attend 90 minutes (WENT, 1928). Certains auteurs vont jusqu'à 110 et 120 minutes (OTTE, 1937).

## 2. Conditions de croissance.

Les expérimentateurs travaillent en général à 25° C et à un degré hygrométrique de 95 % (SCHLENKER, 1937). La variation tolérée est pour la température de 0,5° C et pour l'humidité de 1 % (NUERNBERGK, 1932). Certains auteurs préconisent des températures plus basses, par exemple 22° C (BOYSEN-JENSEN, 1935).

## 3. Préparation des blocs d'agar.

La concentration de l'agar et les dimensions des blocs préparés varient en général pour chaque auteur. On utilise de préférence des blocs d'agar à 3 % et de 3/3/1 mm (SCHLENKER, 1937 - WENT et THIMANN, 1937). On ajoute à 3 gr d'agar et 100 cc d'eau du dextrose et divers sels. Ces blocs mesurent en outre 2/2/1 mm (BOYSEN-JENSEN, 1933).

L'action des sels, du pH, de la concentration de l'agar sur les courbures des coléoptiles a été étudiée systématiquement (THIMANN et SCHNEIDER, 1938).

## E. TECHNIQUE PERSONNELLE

J'ai dû apporter quelques modifications aux techniques précédentes afin d'utiliser au maximum les possibilités du laboratoire.

### 1. Préparation de la coléoptile (Fig. 4).

Voici les phases essentielles de cette préparation.

- a) Contrôle du pouvoir germinatif (chap. I, C).
- b) Mise en germination sur sciure humide (chap. II, C. 1).
- c) Isolement des coléoptiles mesurant 7 cm  $\pm$  0,5.
- d) Découpage des coléoptiles :

1. à 8 mm de la pointe, la coléoptile est sectionnée avec la feuille primaire (fig. 4 A) ;

<sup>1</sup> Ces deux dernières opérations (c et d) semblent d'ailleurs inutiles (THIMANN et BONNER, 1932).

2. au bout de 2 h., la feuille primaire se développe et sort de quelques mm de la coléoptile ;

3. la coléoptile est courbée, la feuille primaire se brise à sa base ;

4. elle est alors tirée à 10 mm (fig. 4 B), puis coupée à 5 mm (fig. 4 C).

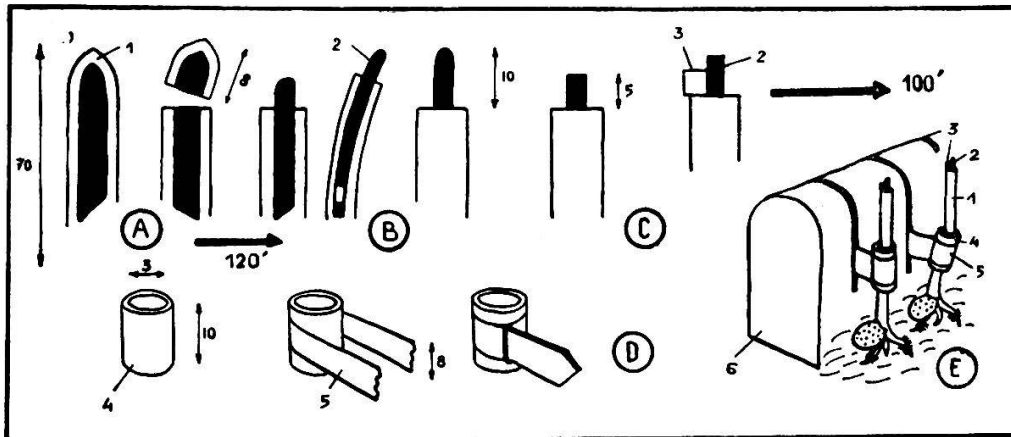


FIG. 4. — Préparation de la coléoptile.

1. Coléoptile. 2. Feuille primaire. 3. Bloc d'agar. 4. Cylindre de verre.  
5. Bande d'aluminium. 6. Support de bois.  
Les longueurs sont en mm.

e) Les coléoptiles ainsi préparées sont placées dans des tubes de verre (long. 10 mm, diam. 3 mm) entourés d'une bande d'aluminium permettant de les fixer, par série de 10 dans un socle de bois (fig. 4 D et E).

f) Il suffit de déplacer ou de tordre légèrement la bande de métal pour maintenir la coléoptile parfaitement verticale. Les racines reposent sur de la sciure humide.

## 2. Conditions de croissance.

Elles sont identiques à celles indiquées plus haut (chap. I, D. 1, 3, 4 et 5).

## 3. Préparation des blocs.

### A. MILIEU.

La composition des blocs d'agar est très semblable à celle adoptée par BOYSEN-JENSEN. En voici la formule :

40 gr d'agar préalablement trempé 24 h. dans de l'eau légèrement acidulée (HCl), puis lavé à grande eau 12 h.

50 gr. de dextrose — 1 gr. Nitrate de Ca — 0,25 gr. sulfate de Mg — 0,25 gr. chlorure de K<sup>1</sup> — 0,01 gr. FeCl<sub>3</sub> — 1000 cc. d'eau dist.

Ce milieu est versé encore chaud (température voisine de 50° C) dans de grandes boîtes de Pétri, horizontales. L'épaisseur de la couche doit être très soigneusement déterminée (1,3 mm  $\pm$  0,1). L'agar, une fois refroidi, est découpé en plaques de 4 à 5 cm<sup>2</sup> de surface qui sont ensuite conservées à l'alcool à 40°.

#### B. DIMENSIONS.

Il suffit d'utiliser un système de lames de rasoirs permettant de découper les plaques dans un sens puis dans l'autre (exactement perpendiculaire au premier) pour obtenir des blocs de 1,3 mm d'arête.

### 4. Mesures.

#### A. DURÉE.

Ces blocs ayant reçu les auxines à doser reposent pendant 100 minutes sur la coléoptile, après quoi on détermine l'angle que celle-ci fait avec la verticale.

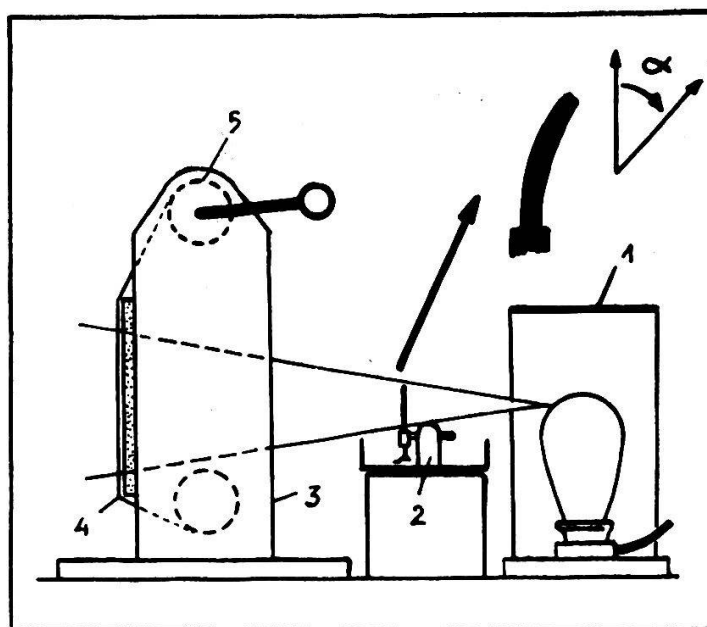


FIG. 5. — Mesure des courbures du test.

1. Source lumineuse avec diaphragme. 2. Support avec coléoptiles.  
3. Appareil à dessiner. 4. Rouleau de papier millimétré. 5. Cylindre rotatif.

<sup>1</sup> THIMANN et SCHNEIDER (1938) ont montré que les auxines agissent mieux en présence de KCl.

## B. DÉTERMINATION DE L'ANGLE.

Certains auteurs ont proposé la méthode photographique que je n'ai malheureusement pas pu utiliser. J'ai également abandonné l'idée, adoptée par la plupart des chercheurs, de vouloir mesurer cet angle dans la salle de culture. Ces mesures sont en effet assez longues, il faut en faire en moyenne une centaine, et pendant ce temps les coléoptiles se courbent encore.

J'ai adopté une méthode plus simple (fig. 5). Il suffit de projeter les coléoptiles incurvées sur un écran mobile, recouvert d'un papier millimétré déroulable. L'écran est placé parallèlement au plan de courbure de la coléoptile et on peut obtenir l'ombre fidèle de celle-ci qu'on esquisse au crayon. Ces dessins étant rapidement terminés, on détermine, hors de la salle de culture, à l'aide d'un rapporteur précis, l'angle en vraie grandeur fait par la coléoptile avec la verticale (ici l'axe du papier millimétré).

## F. OBTENTION DES AUXINES

### 1. Techniques diverses.

Nous venons de voir que, sous l'action d'un bloc d'agar contenant des auxines, la coléoptile se courbe et l'angle mesuré correspond à la teneur en auxines de l'organe (WENT, 1928). En fait, si la concentration est trop forte, l'angle sera plus petit que pour une concentration moins élevée (THIMANN, 1934). BOYSEN-JENSEN (1926, 1933), puis CHOLODNY (1934) ont tenté de remplacer le bloc d'agar par l'organe qu'ils désiraient étudier. Ils placent sur la coléoptile décapitée selon les procédés classiques les fragments du tissu à examiner. Là encore la coléoptile s'incline et l'angle de courbure varie avec la concentration des auxines.

WENT (1928), VAN DER WEIJ (1931) ont imaginé la méthode de diffusion, reprise par BOYSEN-JENSEN (1933), THIMANN (1934). Il suffit de placer sur les blocs d'agar, préparés comme je l'ai indiqué plus haut, les fragments d'organes dont on veut connaître la teneur en hormones. Cette méthode est longue. Tous les organes, en outre, ne s'y prêtent pas également bien. C'est pourquoi un grand nombre d'auteurs se sont attachés à une troisième méthode, dite technique d'extraction.

GORTER (1932) propose l'eau distillée pour extraire les auxines d'un tissu. LAIBACH et KORNMAN (1935), KORNMAN (1935), GRAZE et SCHLENKER (1936) complètent la technique de GORTER. A la suite de THIMANN (1934), BOYSEN-JENSEN (1936) et FIEDLER (1936), on substitue le chloroforme à l'eau. LAIBACH et MEYER (1935), MEYER (1936)

remplacent le chloroforme par l'alcool. VAN OVERBEEK (1938) propose l'emploi de l'éther ; sa méthode est compliquée et ne peut être employée qu'à basses températures. AVERY (1939), AVERY, GREIGHTON et SHALUCHA (1940) reprennent, en la perfectionnant, la technique d'extraction par l'alcool et l'eau. Ils montrent que pour extraire la totalité des auxines présentes dans l'organe étudié il faut employer plusieurs solvants séparément. THIMANN, SKOOG et BYER (1942) établissent que la libération d'auxines est arrêtée lorsqu'on fait bouillir le fragment de tissu dans lequel elles sont contenues, mais que l'action ultérieure d'une diastase protéolytique sur ces tissus libère à nouveau les auxines. HAAGEN-SMIT, LEECH et BERGREN (1942) proposent l'emploi de la trypsine et de la chimotrypsine pour l'extraction des auxines. KULESCHA (1948) reprend les travaux précédents et en fait une critique précise. Il semblerait à la suite de ces essais que les diastases seraient capables de faire naître des quantités importantes de substances de croissance (détectées par le test *Avena*) de tissus totalement dépourvus d'auxines.

## 2. Technique personnelle.

J'ai été amené dans cette étude à utiliser les deux techniques présentées plus haut en les modifiant légèrement. D'autres techniques n'utilisant pas le test *Avena* ont été également employées, j'aurai l'occasion de les présenter plus loin (chap. III, E, chap. VI, D. 2).

### A. DIFFUSION.

Une plaque d'agar est placée dans une boîte de Petri avec un tampon d'ouate humide (pour empêcher que l'agar ne se dessèche). Sous cette boîte est collé un papier quadrillé (1,3 mm de côté). Les pointes de racine sont placées sur l'agar et on s'arrange pour que chacune soit centrée sur un carré du quadrillage vu par transparence. Au bout de 45 minutes, en chambre noire et à 18° C, les pointes sont enlevées ; il suffit de découper la plaque, en suivant le quadrillage, en blocs de 1,3 mm d'arête.

### B. EXTRACTION.

J'ai constaté que le chloroforme est le meilleur solvant des auxines. J'ai décrit ailleurs la technique utilisée (PILET, 1949).

En voici pourtant l'essentiel.

1. On place les organes à étudier dans de petites cuves de verre de 1 cc.



2. Ces cuves sont remplies de chloroforme<sup>1</sup>, environ 600 à 800 mm<sup>3</sup>.

3. L'immersion dure une heure.

4. On enlève les fragments d'organes.

5. On verse le chloroforme dans des boîtes métalliques contenant une couche d'agar de 1,3 mm d'épaisseur. La dimension de la plaque est telle que celle-ci donne 20 blocs de 1,3 mm d'arête.

6. Le chloroforme s'évapore (environ  $\frac{1}{2}$  à  $\frac{3}{4}$  h. à 18° C).

7. Il suffit de récolter et de découper la plaque puis de placer les blocs sur les coléoptiles.

## G. UNITES DE CROISSANCE

### 1. Travaux antérieurs.

On a cherché à exprimer la teneur en auxines d'un organe en fonction de l'angle de courbure de la coléoptile utilisée. A la suite des travaux de WENT (1929, 1935), DOLK et THIMANN (1932), on a songé à l'*Unit*. Ce serait la quantité de substance de croissance qui, dissoute dans un cc. d'eau donne, après mélange à 1 cc. d'agar, une courbure de 1°.

D'autres auteurs ont admis le *Plant Unit* qui vaudrait la 200<sup>e</sup> partie de l'*Unit*. Avec KÖGL, HAAGEN-SMIT et ERXLEBEN (1933), BOYSEN-JENSEN (1935), l'*Avena-Einheit* (A. E) est adoptée. Une A. E étant égale à la quantité d'auxines susceptibles de provoquer, à une température de 22° C, à une humidité de 92 %, un angle de 10° de la coléoptile, le bloc d'agar mesurant 2 / 2 / 0,5 mm. BOYSEN-JENSEN (1935) propose la *Wuchsstoff-Avena-Einheit* (W. A. E.). Une W. A. E. correspond à la quantité de substances de croissance dissoute dans 50 cc. du milieu de BOYSEN-JENSEN (D. 3) qui provoque une différence de 1 mm entre la face convexe et la face concave de la coléoptile, à 21° C., le bloc reposant trois heures sur celle-ci.

### 2. Méthode personnelle : Le Mol. ABIA.

Les unités précédemment proposées présentent toutes un inconvénient important : elles s'adaptent presque uniquement aux laboratoires qui les ont présentées. Il fallait songer à une technique d'emploi moins limité et supprimant la difficulté rencontrée dans les autres méthodes (interprétation des résultats en tenant compte de l'inhibition du test pour des concen-

<sup>1</sup> Le chloroforme utilisé a été préparé selon la technique de THIMANN (1934). Cet auteur a montré que CHCl<sub>3</sub> doit être, avant qu'on l'utilise, libéré des traces de peroxydes et de chlore. Il suffit de le refroidir brusquement, de le redistiller et d'ajouter 0,5 % d'alcool.

trations trop fortes). Cette technique exposée déjà ailleurs (PILET, 1950) peut être résumée sommairement.

Avant chaque série de mesures, j'étalonne la coléoptile. Il suffit pour cela de préparer des blocs d'agar contenant de l'acide b. indolylacétique en concentration connue (donnée en Mol. ABIA<sup>1</sup>) et d'évaluer les courbures correspondantes du test *Avena*. La courbe obtenue est identique à celles de la fig. 6.

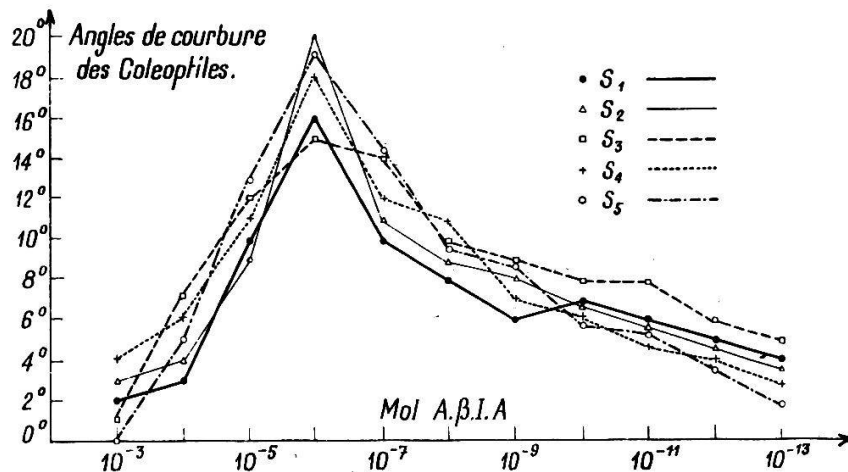


FIG. 6. — Recherche des angles de courbure de la coléoptile en fonction de la concentration des blocs d'agar en acide b. indolyl acétique. S<sub>1</sub> S<sub>2</sub>... S<sub>5</sub>. Diverses séries de mesures. Les valeurs sont en mol./litre d'acide b. indolyl acétique (Mol. ABIA).

Cliché tiré du *Bull. Soc. Bot. suisse*, 1950, T. 60, p. 8.  
(P.-E. PILET : Nouvelle contribution à l'étude du géotropisme des étamines d'*Hosta caerulea* TRATT.)

Il suffit alors de remplacer l'angle de courbure par sa valeur correspondante en concentration d'hétéroauxine, soit en Mol. ABIA qui devient le nom de l'unité choisie. L'avantage de cette méthode apparaîtra plus loin (chap. III, D. 2).

Il suffira, pour contrôler ces résultats, d'étalonner la coléoptile, puis de traduire dans l'unité adoptée (le Mol. ABIA) les angles de courbure de celle-ci. Chaque laboratoire pouvant ainsi conserver ses propres conditions de culture et comparer néanmoins ses résultats avec d'autres.

En fait, des blocs d'agar dépourvus totalement d'auxines placés sur des coléoptiles, entraînent une très légère courbure (chap. II, H. 3) ; comme il ne s'agit que d'un test comparatif, ce problème sera examiné plus loin (chap. III, C. 4).

<sup>1</sup> Concentration en Molécule-gramme par litre d'Acide Beta Indolyl Acétique.

### 3. Recherche de l'approximation.

Le degré de certitude dans les mesures d'angles de courbure doit être donné avec précision. J'ai renoncé cependant à le donner pour chaque mesure, bien que l'ayant cherché toujours avec soin, c'est pourquoi le principe des calculs sera présenté ici.

Dans toutes les mesures j'ai déterminé :

1. L'erreur quadratique. — 2. L'erreur à craindre. — 3. L'écart-type.

*L'erreur quadratique  $\mu$*

Soient  $n_1$  le nombre de mesures,  $M_1$  la moyenne arithmétique,  $\lambda_i$  l'erreur apparente entre  $M_1$  et la mesure,  $\sum \lambda_i^2$  la somme des carrés de ces erreurs apparentes.

$$\text{On a :} \quad \mu = \sqrt{\frac{\sum \lambda_i^2}{n_1 - 1}}$$

$\mu$  donne la probabilité du résultat, ainsi  $\mu = 0,68$  signifie que les  $2/3$  des observations présentent des erreurs inférieures à l'erreur quadratique calculée. Si  $\mu$  est inférieur à 0,6, les résultats sont éliminés.

*L'erreur à craindre  $m_1$*

$$\text{On a :} \quad m_1 = \sqrt{\frac{\sum \lambda_i^2}{n_1 (n_1 - 1)}} \quad \text{d'où } M_1 \text{ donné à } \pm m_1$$

*L'écart-type S*

Soient deux moyennes  $M_1 \pm m_1$  (donnée par  $n_1$  mesures) et  $M_2 \pm m_2$  (par  $n_2$ ). On peut se demander si ces résultats sont significatifs.

$$\text{On a :} \quad S = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$$

Comme seul le 5 % des erreurs est causé par la méthode, on peut rechercher dans des tableaux la correspondance entre le nombre de mesures et la valeur de S exigée.

Soient  $N = (n_1 - 1) + (n_2 - 1)$ . Si  $N = 25$  par exemple, on a  $S = 2,060$

Si le nombre de mesures est supérieur à 30, et c'est le cas, il faut que S soit supérieur ou égal à 2, sinon les résultats ne sont pas significatifs.

## H. SENSIBILITE DU TEST ET SES VARIATIONS

### 1. Définition.

Imaginons pour donner une définition de la sensibilité du test, l'exemple suivant. Soit une série de coléoptiles portant chacune un bloc d'agar contenant  $10^{-6}$  Mol. ABIA. Ces coléop-

tiles se courbent et l'angle moyen obtenu avec la verticale est de  $17^{\circ}$  C environ. Mais un autre essai, dans d'autres conditions, donnera pour des blocs identiques un angle de  $20^{\circ}$  par exemple. Je dirai alors que la sensibilité de la coléoptile a augmenté. J'appellerai sensibilité de la coléoptile l'angle que celle-ci fait avec la verticale par unité de concentration.

## 2. Recherches antérieures.

Certains auteurs ont proposé des techniques diverses pour augmenter la sensibilité du test. SKOOG (1937) propose la modification suivante : lorsque la coléoptile a atteint 1,5 cm, on la sépare de la graine ; la source d'auxines est ainsi supprimée, l'extrémité de la coléoptile devient alors plus sensible (?); THIMANN et SCHNEIDER (1938) insistent sur le rôle de certains sels, du pH et de la concentration de l'agar sur la sensibilité du test ; FUNKE (1939) constate qu'il est difficile de déceler, au moyen du test *Avena*, de petites quantités d'auxines ; à la suite des travaux de VAN OVERBEEK (1936, 38 et 39), FUNKE a été amené à modifier le test *Avena*. Les coléoptiles sont décapitées 24 h. avant l'expérience. Leurs propres auxines disparaîtraient (?) et le test deviendrait alors plus sensible.

## 3. Etude personnelle.

J'ai montré (chap. II, C. 1 à 4) quels étaient les facteurs qui agissaient principalement sur la croissance de la coléoptile. Il est évident qu'en modifiant certains d'entre eux la croissance et par conséquent la sensibilité des coléoptiles peut changer. Examinons quelques facteurs de variations.

### A. CONCENTRATION DES BLOCS EN AGAR.

Prenons deux solutions d'acide b. indolylacétique (ABIA), l'une nettement inhibitrice ( $10^{-3}$  Mol. ABIA) et l'autre accélératrice ( $10^{-9}$  Mol. ABIA). Faisons varier la concentration de l'agar en maintenant dans les blocs la concentration fixe d'hétéroauxine et étudions les angles de courbure des coléoptiles (T. 12 et 13).

Les tableaux 12 et 13 et la fig. 7 permettent les remarques suivantes :

1. Pour une teneur élevée des blocs en hétéroauxine, si la concentration en agar est faible, l'angle de courbure de la coléoptile est faible ; si au contraire la concentration en agar est élevée, la courbure du test est plus grande.

2. Pour une teneur peu élevée des blocs en hétéroauxine, si la concentration en agar est faible, la courbure du test sera grande ; si la concentration en agar est élevée, le test *Avena* est inhibé.

3. La sensibilité du test change donc si la concentration des blocs en agar se modifie (l'agar influence-t-il les propriétés d'absorption ou de libération des auxines?).

Remarquons encore une fois que l'agar seul (sans auxines) provoque une légère courbure du test (chap. III, C. 4).

# ANGLES DE COURBURE DE LA COLEOPTILE (°)

## SOUS L'ACTION DE BLOCS D'AGAR (CONC. VARIABLE)

1. 10<sup>-3</sup> MOL ABIA

**TABLEAU 12**

| SERIES DE 50 MESURES |    |   |   |   | MOYENNES | CONCENTRATION<br>EN AGAR<br>GR/LITRE |
|----------------------|----|---|---|---|----------|--------------------------------------|
| 1                    | 2  | 3 | 4 | 5 |          |                                      |
| 2                    | 0  | 0 | 3 | 1 | 1,2      | A 30                                 |
| 2                    | 3  | 1 | 4 | 0 | 2,0      | B 40                                 |
| 4                    | 6  | 4 | 2 | 4 | 4,0      | C 50                                 |
| 6                    | 10 | 8 | 3 | 9 | 7,2      | D 60                                 |
| 10                   | 12 | 9 | 6 | 5 | 8,4      | E 70                                 |

2. 10<sup>-9</sup> MOL ABIA

**TABLEAU 13**

| SERIES DE 50 MESURES |    |   |    |    | MOYENNES |
|----------------------|----|---|----|----|----------|
| 1                    | 2  | 3 | 4  | 5  |          |
| 12                   | 10 | 9 | 8  | 11 | 10,0     |
| 6                    | 8  | 9 | 7  | 9  | 7,8      |
| 6                    | 6  | 5 | 11 | 6  | 6,8      |
| 8                    | 6  | 7 | 4  | 5  | 6,0      |
| 6                    | 4  | 8 | 3  | 6  | 5,4      |

#### B. ACTION DE LA LUMIÈRE

(v. Historique, chap. IV, A).

Lorsque les coléoptiles ont atteint 5 cm, elles sont éclairées par une source blanche ou ultra-violette durant un temps variable (4, 8 ou 12 h.) puis les coléoptiles sont remises à l'obscurité jusqu'à ce qu'elles atteignent 7 cm. Elles sont alors décapitées et on applique des blocs d'agar contenant :

- 1)  $10^{-3}$  Mol. ABIA (dose inhibitrice, T. 14).
- 2)  $10^{-9}$  Mol. ABIA (dose accélératrice, T. 15).

Les tableaux 14 et 15 et la fig. 8 autorisent les remarques suivantes :

1. pour des solutions concentrées d'hétéroauxine, un éclairage prolongé du test entraîne une augmentation de l'angle de courbure ;
2. cette augmentation est plus forte si la source utilisée est une source ultra-violette que si c'est une source blanche ;

3. pour des solutions diluées d'acide b. indolylacétique, les résultats sont inverses.

Une discussion concernant l'influence de la lumière sur les auxines sera abordée plus loin (chap. IV, A).

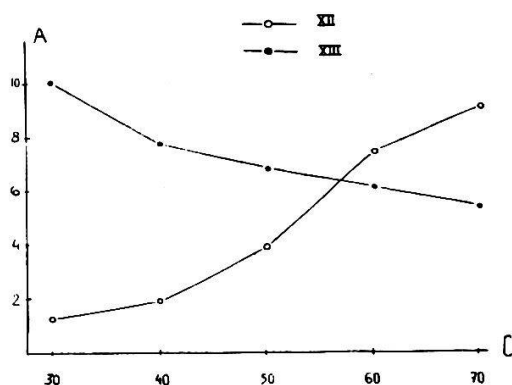


FIG. 7.

C. Concentration des blocs en agar (gr. d'agar/litre). A. Angle de courbure des coléoptiles en degrés.

XII. Concentration des blocs en hétéroauxine:  $10^{-3}$  Mol. ABIA.

XIII. Concentration en hétéroauxine  $10^{-9}$  Mol. ABIA.

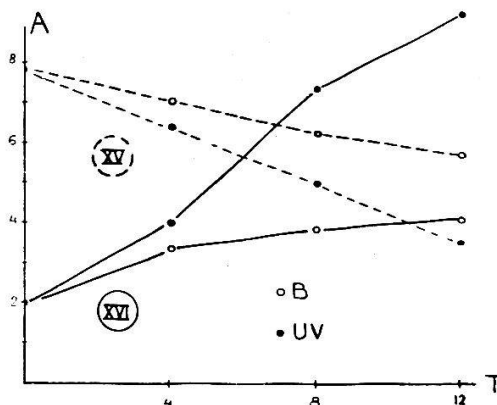


FIG. 8.

T. Durée de l'exposition en heures.

A. Angle de courbure des coléoptiles (degrés).

XIV. Concentration des blocs d'agar en hétéroauxine:  $10^{-8}$  Mol. ABIA.

XV. Concentration en hétéroauxine:  $10^{-9}$  Mol. ABIA.

B. Source lumineuse blanche.

UV. Source ultra-violette.

## ANGLES DE COURBURE DE LA COLEOPTILE ECLAIREE

(SOURCES DIFFERENTES ET DUREE D'EXPOSITION VARIABLE)

### DUS A DES BLOCS D'AGAR

CONTENANT :

1.  $10^{-3}$  MOL ABIA

TABLEAU 14

2.  $10^{-9}$  MOL ABIA

TABLEAU 15

| SERIES DE 50 MES |   |   |    |   |          | SOURCES LUMINEUSES<br>ET<br>DUREES D'EXPOSITION | SERIES DE 50 MES. |    |   |   |   |          |
|------------------|---|---|----|---|----------|-------------------------------------------------|-------------------|----|---|---|---|----------|
| 1                | 2 | 3 | 4  | 5 | MOYENNES |                                                 | 1                 | 2  | 3 | 4 | 5 | MOYENNES |
| 2                | 3 | 1 | 4  | 0 | 2,0      | OBSCURITE                                       | 6                 | 8  | 9 | 7 | 9 | 7,8      |
| 4                | 2 | 3 | 3  | 4 | 3,2      | LUM. BLANCHE                                    | 8                 | 10 | 6 | 5 | 6 | 7,0      |
| 3                | 4 | 3 | 4  | 4 | 3,6      | 4H.                                             | 9                 | 9  | 6 | 3 | 5 | 6,2      |
| 5                | 2 | 3 | 6  | 4 | 4,0      | 8H.                                             | 4                 | 8  | 5 | 8 | 3 | 5,6      |
|                  |   |   |    |   |          | 12 H.                                           |                   |    |   |   |   |          |
| 6                | 3 | 6 | 4  | 6 | 4,0      | LUM. ULTRA-VIOL.                                | 10                | 8  | 4 | 6 | 4 | 6,4      |
| 10               | 6 | 4 | 8  | 8 | 7,2      | 4H.                                             | 4                 | 6  | 8 | 3 | 4 | 5,0      |
| 12               | 8 | 4 | 13 | 6 | 8,6      | 8H.                                             | 3                 | 3  | 5 | 3 | 4 | 3,6      |
|                  |   |   |    |   |          | 12 H.                                           |                   |    |   |   |   |          |



## C. ACTION DE LA TEMPÉRATURE.

De nombreuses mesures faites dans d'autres travaux me font croire qu'une température trop élevée diminuerait la sensibilité du test. La température choisie (18° C) convient donc parfaitement.

## D. ACTION DE L'HUMIDITÉ.

Une humidité élevée augmente la sensibilité du test (90 % paraît être la valeur idéale), mais les conditions de notre salle de culture m'empêchent d'envisager une humidité supérieure à 75 %.

ANGLES DE COURBURE DES COLEOPTILES (°),  
DEVELOPPEES DANS UN MILIEU RICHE EN HETEROAUXINE,  
SOUS L'ACTION DE BLOCS D'AGAR AYANT :

1.10<sup>-3</sup> MOL ABIA

TABLEAU 16

2.10<sup>-9</sup> MOL ABIA

TABLEAU 17

| SERIES DE 20 MESURES |   |   |   |   | MOYENNES | CONCENTR.<br>DU MILIEU<br>MOL ABIA | SERIES DE 20 MESURES |    |    |   |    | MOYENNES |
|----------------------|---|---|---|---|----------|------------------------------------|----------------------|----|----|---|----|----------|
| 1                    | 2 | 3 | 4 | 5 |          |                                    | 1                    | 2  | 3  | 4 | 5  |          |
| 2                    | 3 | 1 | 4 | 0 | 2,0      | 10 <sup>-∞</sup>                   | 5                    | 8  | 9  | 7 | 9  | 7,8      |
| 3                    | 2 | 3 | 0 | 1 | 1,8      | 10 <sup>-9</sup>                   | 8                    | 10 | 7  | 4 | 11 | 8,0      |
| 2                    | 1 | 2 | 1 | 1 | 1,4      | 10 <sup>-6</sup>                   | 9                    | 8  | 10 | 7 | 8  | 8,4      |
| 1                    | 0 | 3 | 0 | 1 | 1,0      | 10 <sup>-3</sup>                   | 10                   | 7  | 10 | 7 | 9  | 8,6      |

## E. ACTION DE L'HÉTÉROAUXINE DANS LE MILIEU DE CULTURE.

On peut augmenter la teneur en hormones de croissance d'un organe en ajoutant au milieu dans lequel il vit un peu d'hétéroauxine. Cette élévation, d'ailleurs très faible, peut servir à augmenter la sensibilité du test. Ajoutons au milieu de culture d'*Avena* de l'hétéroauxine à concentration variable (10<sup>-10</sup>, 10<sup>-9</sup>, 10<sup>-6</sup>, 10<sup>-3</sup> Mol. ABIA ; pour le traitement, voir chap. VI, D. 2). Nous étudierons alors l'action de blocs d'agar contenant soit 10<sup>-3</sup> Mol. ABIA (T. 16), soit 10<sup>-9</sup> Mol. ABIA (T. 17) et qui provoquent la courbure de la coléoptile.

En évaluant l'approximation des mesures précédentes (T. 16 et 17), on voit que le résultat n'est pas satisfaisant



(G. 3); ces mesures permettent toutefois les remarques suivantes.

1. Pour des blocs d'agar contenant des substances de croissance concentrées, l'angle de courbure de la coléoptile est d'autant plus élevé que la concentration du milieu de culture en hétéroauxine est plus faible.

2. Pour des blocs pauvres en substances de croissance, c'est l'inverse.

3. Il sera parfois utile de traiter le milieu de culture par de l'hétéroauxine, si l'on veut déterminer la teneur en hormones d'un organe qui en contient très peu.

## I. CONCLUSION

Je résumerai très brièvement l'essentiel des résultats obtenus dans ce chapitre.

### A. DÉVELOPPEMENT DU TEST.

1. L'éclatement de la coléoptile et la libération de la feuille primaire dépendent plus de la longueur de la coléoptile (8 cm environ) que de la durée de la culture.

2. La vitesse de croissance du test atteint son maximum 4 jours après la mise en germination.

3. La longueur maxima atteinte par la coléoptile intacte diminue si l'éclairement augmente.

4. La vitesse de croissance de la coléoptile passe par sa plus grande valeur à la pointe de celle-ci quelle que soit sa longueur.

### B. SENSIBILITÉ.

1. La lumière modifie la sensibilité du test. Il faudrait éclairer des coléoptiles avec une source ultra-violette ou blanche (la première est plus efficace que la seconde) si l'on a à faire à des concentrations d'auxines élevées et laisser le test à l'obscurité dans les cas contraires.

2. On peut enfin traiter le milieu de culture par de l'hétéroauxine si l'on veut déterminer la teneur en hormones d'un tissu qui en est très pauvre.

### CHAPITRE III

## REPARTITION DES AUXINES DANS LA RACINE

### A. HISTORIQUE

Quelques auteurs ont traité de la répartition des auxines dans la racine; leurs travaux, souvent contradictoires, méritent d'être sommairement examinés ici.

HAWKER (1932) montre que, pour une racine horizontale, il y a plus d'hormones de croissance qui diffusent dans l'agar à la pointe qu'à la base de cette racine. BOYSEN-JENSEN (1933) constate que la concentration des auxines, chez *Vicia Faba*, diminue de la pointe à la base de la racine. CHOLODNY (1933) pense que la pointe de la racine est nettement inhibitrice pour la croissance du reste de cet organe et il en donne l'explication: c'est que la pointe est plus riche en auxines que les parties supérieures. THIMANN (1933) montre, en effet, qu'un excès d'auxines entraîne une inhibition de la croissance. A propos de la racine, il conclut que celle-ci en contient relativement plus que la tige. THIMANN et SKOOG (1934) comparent la teneur en auxines de diverses parties de *Vicia Faba*. CHOLODNY (1934) place directement les pointes de racines sur les coléoptiles décapitées; il obtient d'importantes courbures qui varient suivant la longueur de la racine étudiée. RAMSHORN (1934) étudie parallèlement la croissance des racines de *Lupinus*, la différence de potentiel que présentent ces racines et la répartition des auxines. Il confirme ainsi les travaux de BOYSEN-JENSEN. CZAJA (1935) étudie la circulation des auxines dans la racine et montre qu'il est bien difficile de donner une règle générale pour leur répartition. HEYN (1935) se demande quelle est la nature des hormones de croissance rencontrées dans la racine de *Vicia Faba*; il s'agirait, pour lui, d'auxines a et b. WHITE (1933) pense que l'auxine n'est pas nécessaire à la croissance des racines. FIEDLER (1936) étudie la teneur en auxines des racines isolées de *Zea Mays* et de *Vicia Faba* et constate la disparition des hormones de croissance après 8 h. de culture *in vitro*, dans un milieu dépourvu d'auxines. Il en conclut que les auxines ne jouent pas de rôle dans le développement des racines, tandis que VAN OVERBEEK (1939), en cultivant *in vitro* des racines de *Pisum*, constate d'abord, sur un milieu contenant de l'aneurine, une diminution puis une augmentation de leur teneur en auxines. Ces résultats sont confirmés par WURGLER (1942) qui, étudiant le développement des racines de *Zea Mays in vitro* en milieu minéral glucosé, observe que les pointes de ces racines contiennent encore des hormones de croissance après 20 jours de culture. JOST et REISS (1937) relèvent la grande variabilité des résultats

dans les travaux concernant la teneur en auxines des racines. Pour ces auteurs, les faibles concentrations provoquent toujours en premier lieu une inhibition de croissance, suivie très rapidement d'une accélération. Le problème de la répartition des auxines se trouverait être ainsi beaucoup plus compliqué. SÖDING (1936), dans un travail de synthèse, souligne l'intérêt qu'il y aurait à reprendre systématiquement les recherches sur les auxines des racines. Il faudrait mieux tenir compte des facteurs de variation du test et du sujet, des relations évidentes qui lient les auxines à d'autres produits contenus dans la plante pour établir la correspondance entre la teneur en auxines d'un tissu et ses processus de croissance.

AMLONG (1937) signale que les différences entre la tige et la racine sont plus quantitatives que qualitatives. NAUNDORF (1940) montre que des racines décapitées ne sont plus phototropiquement positives, même si on remplace la pointe par un bloc d'agar contenant des auxines. Le sommet ne serait donc pas une source d'auxines jouant un rôle dans le phototropisme (?). GEIGER-HUBER et HUBER (1945) montrent que les racines contiennent une quantité susoptimale d'hormones de croissance; ils expliqueraient ainsi facilement le géotropisme des racines. A la suite des travaux de THIMANN et SKOOG (1940), AVERY, BERGER et SHALUCHA (1941), VAN OVERBEEK (1942), HAAGEN-SMIT et BERGREN (1942), on sait que la nature de la distribution des auxines dans les tissus n'est guère simple. Les auxines formeraient un complexe actif et un complexe inactif appelé parfois « précurseur ». LARSEN (1944) montre que l'hétéroauxine existe presque toujours sous forme d'aldéhyde qui, par oxydation, donnerait l'acide b. indolylacétique. Le problème des précurseurs (albumen, feuilles, etc.) est loin d'être résolu; il n'en reste pas moins que seule une partie des auxines présentes dans la plante est dosable<sup>1</sup>. PILET (1948-50) s'occupe de la formation des racines en relation avec la teneur en auxines des milieux de culture. Il retrouve la règle de THIMANN à propos de la rhizogenèse et étudie la formation des racines chez des cactus (*Cereus-Phyllocactus*), des tiges (*Thuya*), des feuilles (*Ramonda*). Il s'occupe du développement des nervures aquatiques de *Salvinia* qu'il est amené à comparer à des racines rudimentaires. Ses divers travaux lui permettent d'attribuer à l'auxine un rôle essentiel dans le développement des racines, s'opposant ainsi à la thèse de FIEDLER et à celle de BOUILLENNE.

## B. BUT DE CETTE ETUDE

Les divergences que nous venons de rencontrer nous ont obligé à reprendre systématiquement le problème des auxines

<sup>1</sup> Il va sans dire que dans cette étude, sans ignorer les théories diverses concernant les précurseurs et les complexes d'auxines, je ne m'occuperai que des hormones directement dosables par les méthodes précédemment décrites.

dans la racine, ce qui nous a permis d'interpréter les variations de leur croissance (chap. I, E).

Le rôle des auxines (hormones) et des substances de croissance dans le développement des racines, fera plus loin l'objet d'un examen général (chap. VI).

### C. METHODE I : DIFFUSION

#### 1. Principe.

Il suffit de placer la pointe de la racine sur la coléoptile préparée selon le principe exposé plus haut (chap. II, E. 1) et d'observer la courbure du test utilisé. C'est la méthode de

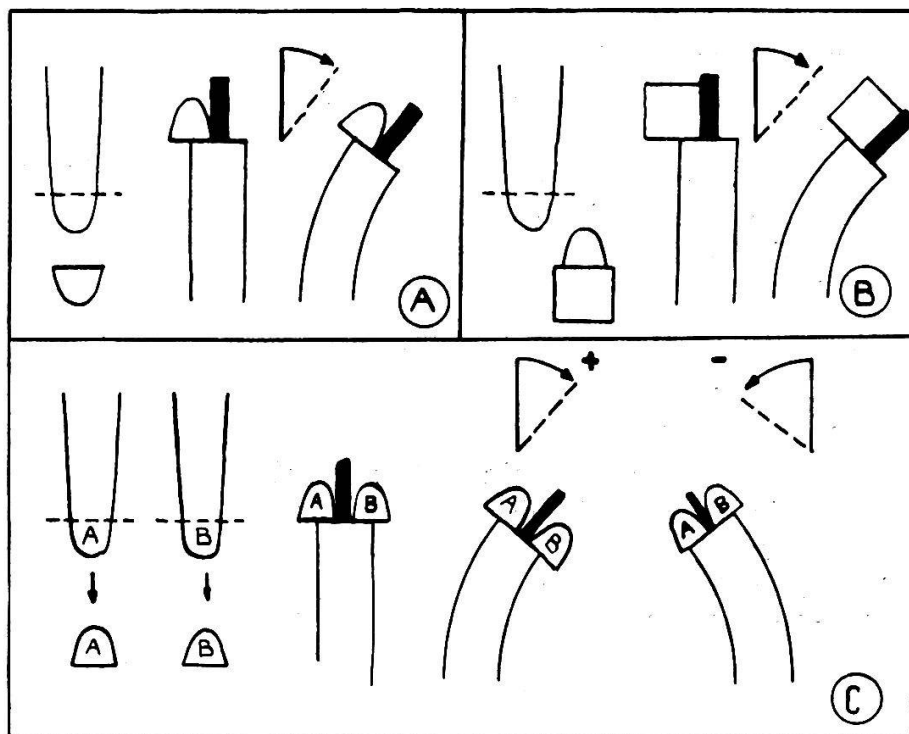


FIG. 9. — Diffusion.

A. Diffusion directe d'une pointe de racine sur une coléoptile. B. Diffusion indirecte dans un bloc d'agar. C. Méthode de contrôle. Deux racines A et B. Courbure + : A contient plus d'auxines que B (ou B en diffuse trop!) Courbure - : cas inverse.

diffusion directe (fig. 9, A). On peut également placer les pointes de racines sur des blocs d'agar, puis déposer ces blocs sur des coléoptiles décapitées : c'est la méthode de diffusion indirecte (fig. 9, B). Ces méthodes présentent quelques inconvénients :

a) la durée d'exposition de la pointe de la racine est limitée, la racine sèche très rapidement (C. 3) ;

b) les auxines qui diffusent ne représentent guère la totalité des auxines radiculaires ;

c) on ne peut utiliser que des pointes relativement courtes (1,5 mm au maximum).

## 2. Diffusion directe.

### A. TENEUR EN AUXINES DES POINTES SUIVANT LA LONGUEUR DES RACINES.

Pour déterminer la teneur en auxines de pointes appartenant à des racines de longueurs variables, on place des pointes pendant 45 minutes sur des coléoptiles décapitées, puis on mesure l'angle de courbure. (Il n'est évidemment pas possible d'exprimer l'angle en Mol. ABIA ; cette unité n'est valable que pour des essais à l'aide des blocs d'agar). Nous prendrons des pointes de 1,5 mm provenant de racines de longueurs variables (T. 18).

Bien que  $\mu$  soit inférieur à 0,6, ces mesures seront conservées ; elles suggèrent les remarques suivantes :

1. la variation de la quantité d'auxines diffusée de la pointe des racines dans le bloc d'agar, n'est pas grande ;

2. il semble pourtant que la concentration en hormones de croissance augmente légèrement si la longueur des racines croît, bien que la pointe mesure toujours 1,5 mm.

TABLEAU 18. — Angles de courbure des coléoptiles sous l'action de pointes de racines de différentes longueurs.

Les pointes mesurent toutes 1,5 mm. Moyennes de 25 mesures.

| Longueur des racines | Séries de 25 mesures (en degrés) |    |     |    |   |    |     |      | Moyennes |
|----------------------|----------------------------------|----|-----|----|---|----|-----|------|----------|
|                      | I                                | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |          |
| 8 mm                 | 3                                | 3  | 2   | 3  | 4 | 2  | 5   | 2    | 3,0      |
| 12                   | 3                                | 2  | 3   | 4  | 2 | 5  | 1   | 4    | 3,0      |
| 16                   | 2                                | 5  | 2   | 4  | 1 | 1  | 3   | 6    | 3,0      |
| 20                   | 3                                | 4  | 3   | 2  | 3 | 1  | 4   | 5    | 3,1      |
| 24                   | 3                                | 4  | 4   | 2  | 3 | 4  | 3   | 3    | 3,2      |
| 28                   | 3                                | 1  | 6   | 4  | 4 | 3  | 3   | 2    | 3,2      |
| 32                   | 4                                | 2  | 3   | 4  | 3 | 4  | 4   | 3    | 3,3      |

### B. COMPARAISON POUR DES RACINES DE MÊME LONGUEUR.

Au lieu de placer une pointe sur la coléoptile et de mesurer la courbure de celle-ci (T. 18), il était intéressant de prendre deux pointes provenant de racines de même longueur, de les

placer des deux côtés de la feuille primaire, et de déterminer la courbure du test. Soient deux pointes A et B (fig. 9, C). Si A contient plus d'auxines que B, elle en diffusera davantage et le test se courbera dans le sens positif : le flanc sous A grandira plus que celui placé sous B. Dans le cas inverse, la courbure sera négative. Enfin si l'angle est nul, cela signifie que la quantité d'auxines diffusée est la même pour les deux pointes.

TABLEAU 19. — Angles de courbure des coléoptiles portant deux pointes de racines provenant d'organes de même longueur.  
La pointe mesure toujours 1,5 mm.

| Longueur<br>des racines | Séries de 25 mesures (en degrés) |    |     |    |    |    |     |      | Total | Moyen-<br>nes |
|-------------------------|----------------------------------|----|-----|----|----|----|-----|------|-------|---------------|
|                         | I                                | II | III | IV | V  | VI | VII | VIII |       |               |
| 8 mm                    | —3                               | 1  | 3   | 2  | —2 | —1 | 3   | —2   | 1     | 0,1           |
| 12                      | 5                                | 1  | —4  | —2 | —3 | —1 | 2   | 1    | —1    | —0,1          |
| 16                      | —6                               | —2 | 1   | 5  | —3 | —1 | 1   | 2    | —3    | —0,4          |
| 20                      | 3                                | 2  | 3   | —1 | —2 | —4 | 0   | —1   | 0     | 0,0           |
| 24                      | —2                               | 1  | —3  | 2  | —4 | 4  | —1  | 2    | —1    | —0,1          |
| 28                      | —4                               | 1  | —3  | 4  | 4  | 0  | —1  | 1    | 0     | 0,0           |
| 32                      | 3                                | 1  | 2   | —4 | 0  | —4 | 2   | 1    | 1     | 0,1           |

Du tableau 19, on tire les remarques suivantes :

1. portant deux pointes de racines de longueur identique, le test *Avena* ne présente pas de courbure nette ;
2. ces pointes diffusent donc sensiblement la même quantité d'auxines.

#### C. COMPARAISON POUR DES RACINES DE LONGUEURS DIFFÉRENTES.

Au lieu de partir de racines de même longueur, il était intéressant d'utiliser des pointes de 1,5 mm provenant de racines de longueurs différentes. Ces mesures donnent 16 groupes d'essais distincts (T. 20).

Bien que  $\mu$  soit inférieur à 0,6, le tableau 20 a été conservé, les moyennes étant caractéristiques, et les conclusions suivantes peuvent en être tirées :

1. les essais 1, 2, 3, 5, 6, 9 donnent une courbure — . B diffuse donc plus d'auxines que A (B provient en effet de racines plus longues) ;
2. les essais 8, 11, 12, 14, 15, 16, donnent au contraire une courbure + . A diffuse donc plus d'auxines que B (A provient en effet de racines plus longues, excepté pour l'essai 8).



Les résultats consignés dans ce tableau confirment l'hypothèse présentée en A).

TABLEAU 20. — Courbures en degrés de coléoptiles portant deux pointes de racines provenant d'organes de longueurs différentes.

| Nos | Lots |       | Séries de 25 mesures |    |     |    |    |    |     |      |    | Moyennes |
|-----|------|-------|----------------------|----|-----|----|----|----|-----|------|----|----------|
|     | A    | B     | I                    | II | III | IV | V  | VI | VII | VIII | IX |          |
| 1   | 8 mm | 32 mm | —5                   | —3 | —3  | 2  | —2 | —4 | 1   | 8    | —6 | —0,8     |
| 2   | 16   | 32    | —4                   | —3 | 2   | 1  | 2  | 2  | —3  | 0    | —3 | —0,4     |
| 3   | 24   | 32    | 2                    | 0  | 4   | 0  | —5 | —1 | —1  | 0    | —1 | —0,1     |
| 4   | 32   | 32    | 3                    | 1  | 2   | —4 | 0  | —4 | 2   | 1    | 1  | 0,1      |
| 5   | 8    | 24    | 6                    | 1  | —4  | 0  | —5 | 3  | —2  | —2   | —4 | —0,5     |
| 6   | 16   | 24    | 3                    | 6  | —2  | —4 | —4 | 1  | —2  | 0    | —2 | —0,3     |
| 7   | 24   | 24    | —2                   | 1  | —3  | 2  | —4 | 4  | —1  | 2    | —1 | —0,1     |
| 8   | 32   | 24    | 4                    | —2 | —2  | 3  | 4  | 1  | —2  | —4   | 2  | 0,3      |
| 9   | 8    | 16    | —4                   | 2  | 1   | 1  | 4  | —1 | —2  | —3   | —2 | —0,3     |
| 10  | 16   | 16    | —6                   | —2 | 1   | 5  | —3 | —1 | 1   | 2    | —3 | —0,4     |
| 11  | 24   | 16    | 4                    | 3  | 3   | 0  | —3 | —2 | —1  | —2   | 2  | 0,3      |
| 12  | 32   | 16    | 6                    | —3 | 4   | 2  | —1 | —2 | —2  | —2   | 4  | 0,5      |
| 13  | 8    | 8     | —3                   | 1  | 3   | 2  | —2 | —1 | 3   | —2   | 1  | 0,1      |
| 14  | 16   | 8     | 3                    | —1 | 4   | 4  | —2 | —2 | —3  | —1   | 2  | 0,3      |
| 15  | 24   | 8     | —2                   | —1 | —2  | 4  | 4  | 3  | —2  | —2   | 5  | 0,6      |
| 16  | 32   | 8     | 5                    | 4  | 3   | —2 | —2 | —1 | 3   | —3   | 7  | 0,9      |

### 3. Diffusion indirecte.

Les pointes de racines (1,5 mm) sont placées sur de l'agar. Les auxines diffusent de la pointe vers la base. Après 45 minutes, les pointes sont enlevées et l'agar découpé en blocs de 1,3 mm d'arête. Ces blocs sont placés pendant 100 minutes sur des coléoptiles décapitées, ils provoquent la courbure du test utilisé. Ces essais ont toujours porté sur des racines de 12 mm.

#### A. VARIATION SUIVANT LA DURÉE D'EXPOSITION.

Il est intéressant d'abord de déterminer la courbure du test en fonction de la durée d'exposition des pointes de racines sur l'agar (T. 21).

Le tableau 21 permet les remarques suivantes.

L'angle de courbure augmente très rapidement pendant les 45 premières minutes. Il reste ensuite sensiblement constant.

On peut interpréter ce phénomène. Après 45 minutes la racine commence à se dessécher. La diffusion est naturellement



*TABEAU 21. — Angles de courbure des coléoptiles, sous l'action de blocs d'agar contenant des auxines de pointes de racines, en fonction de la durée d'exposition de ces pointes sur les blocs.*

| Durée d'exposition | Séries de 20 mesures (en degrés) |    |     |    |   |    |     |      |    |   | Moyennes |
|--------------------|----------------------------------|----|-----|----|---|----|-----|------|----|---|----------|
|                    | I                                | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |          |
| 15 minutes         | 3                                | 2  | 4   | 2  | 3 | 1  | 2   | 1    | 4  | 3 | 2,5      |
| 30                 | 4                                | 6  | 13  | 2  | 7 | 8  | 6   | 4    | 2  | 1 | 5,3      |
| 45                 | 7                                | 8  | 2   | 6  | 8 | 9  | 5   | 7    | 5  | 3 | 6,0      |
| 60                 | 9                                | 4  | 7   | 4  | 6 | 3  | 2   | 10   | 9  | 8 | 6,2      |
| 75                 | 4                                | 8  | 8   | 7  | 6 | 7  | 6   | 8    | 5  | 4 | 6,3      |
| 90                 | 9                                | 8  | 3   | 6  | 4 | 4  | 8   | 6    | 8  | 5 | 6,3      |
| 105                | 3                                | 9  | 6   | 8  | 8 | 7  | 9   | 7    | 3  | 3 | 6,3      |
| 120                | 8                                | 4  | 9   | 7  | 9 | 8  | 3   | 7    | 4  | 5 | 6,4      |

limitée. Mais on pourrait penser aussi que les auxines, au bout de 45 minutes ont totalement diffusé et qu'il n'en reste plus dans la pointe de la racine. Nous verrons que ce n'est pas le cas (B).

#### B. TRADUCTION EN MOL. ABIA.

On obtient donc par diffusion indirecte des pointes de racines longues de 12 mm une courbure du test de 6° en moyenne, pour une exposition de 45 minutes. Cherchons à exprimer en Mol. ABIA cet angle. En examinant un ensemble de courbes d'étalonnement analogues à celles de la fig. 6, deux valeurs sont admissibles à première vue :

- 1)  $10^{-11}$  Mol. ABIA et 2)  $10^{-4}$  Mol. ABIA.

Dans le premier cas, la quantité d'auxines diffusées serait faible, dans l'autre trop forte. Quelle valeur faut-il adopter ? Pour résoudre cette question, étudions la diffusion des auxines d'une pointe de racine dans un bloc (1), puis d'une autre pointe dans le même bloc (2) et ainsi de suite. La quatrième série (T. 22, essai 4) portera sur des blocs contenant chacun les auxines de quatre pointes. Il est facile de comprendre que si la quantité d'auxines diffusées était forte (cas 2), lorsque, au lieu de prendre une racine par bloc, on en prend quatre, le test est inhibé et l'angle de courbure doit être plus petit.

Le tableau 22 suggère les remarques suivantes :

1. si la teneur en auxines des blocs provoquait l'inhibition du test (valeur 2), il est évident qu'en augmentant la concen-

**TABEAU 22.** — Angles de courbure du test *Avena* sous l'action de blocs d'agar contenant les auxines d'une pointe de racine (1), de deux pointes (2), ... de quatre pointes (4) chacun. Les pointes sont exposées 45 minutes.

| Nombre de pointes par bloc | Séries de 20 mesures (en degrés) |    |     |    |    |    |     |      |    |    | Moyennes |
|----------------------------|----------------------------------|----|-----|----|----|----|-----|------|----|----|----------|
|                            | I                                | II | III | IV | V  | VI | VII | VIII | IX | X  |          |
| 1 pointe                   | 7                                | 8  | 2   | 6  | 8  | 9  | 5   | 7    | 5  | 3  | 6,0      |
| 2                          | 11                               | 9  | 12  | 6  | 10 | 9  | 12  | 11   | 7  | 5  | 10,2     |
| 3                          | 13                               | 10 | 15  | 12 | 15 | 10 | 8   | 12   | 9  | 7  | 12,1     |
| 4                          | 15                               | 13 | 8   | 10 | 15 | 11 | 14  | 16   | 12 | 16 | 13,0     |

tration de l'agar en auxines — c'est-à-dire en faisant diffuser non plus une, mais deux, trois ou quatre pointes — l'inhibition devrait croître encore et l'angle de courbure diminuer ;

2. ce n'est pas le cas ici, l'angle de courbure augmente encore ;

3. c'est donc la valeur 1 qu'il faut adopter, soit  $10^{-11}$  Mol. ABIA pour exprimer la teneur en auxines des pointes obtenues par diffusion indirecte ;

4. d'autre part ces chiffres montrent qu'il reste encore des auxines dans la pointe et que, si la diffusion cessait dans le cas précédent, (v. T. 21) c'est bien parce que la racine se desséchait.

#### 4. Discussion des résultats.

En comparant les deux techniques de diffusion (2 et 3), on peut constater que, par la méthode directe, la quantité d'auxines diffusées dans la coléoptile est plus faible que par la méthode indirecte. Cette différence se traduit par des variations de l'angle de courbure du test, ceci pour des pointes de même dimension et provenant de racines d'égale longueur. Pour expliquer cette différence, il faut remarquer les points suivants :

1. lors de la diffusion directe, la racine ne peut diffuser que durant 45 minutes, alors que le bloc d'agar repose pendant 100 minutes sur les coléoptiles ;

2. le bloc d'agar paraît jouer un rôle qu'il est facile de mettre en évidence. Il suffit de placer directement le bloc sans auxine sur le test et de noter la présence ou l'absence d'une courbure (T. 23).

TABLEAU 23. — Angles de courbure de coléoptiles sous l'action de blocs d'agar dépourvus d'auxines.

| Essais | Séries de 20 mesures (en degrés) |    |     |    |   |    |     |      |    |   | Moyennes |
|--------|----------------------------------|----|-----|----|---|----|-----|------|----|---|----------|
|        | I                                | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |          |
| A      | 2                                | 3  | 1   | 0  | 4 | 2  | 4   | 2    | 1  | 1 | 2,0      |
| B      | 3                                | 0  | 2   | 6  | 4 | 5  | 4   | 3    | 3  | 1 | 3,1      |
| C      | 2                                | 3  | 1   | 0  | 0 | 4  | 1   | 0    | 1  | 0 | 1,2      |

Les mesures du tableau 23 permettent les remarques suivantes :

1. bien que l'agar employé joue, dans la courbure, un rôle secondaire, il faut en tenir compte dans les mesures quantitatives ;

2. mais pour ce travail, où les déterminations ne sont que comparatives, ce rôle est certainement négligeable ;

3. on peut admettre que cet agar qui contient du dextrose et divers sels (chap. II, E. 3) influence le développement des coléoptiles.

ROBBINS (1939), a montré, à propos de la culture de *Phycomyces Blakesleanus* que l'agar influence le développement de ce champignon. Il envisage la présence d'un micro-élément inconnu, qui serait capable de provoquer une variation de croissance. Ce micro-élément agirait-il aussi dans nos essais ?

## D. METHODE II : EXTRACTION

### 1. Principe.

La méthode d'extraction a été décrite plus haut (chap. II, F. 2). Elle peut être appliquée de deux façons différentes.

a) Extraction totale (racine entière); cette technique permettra de mettre en évidence les auxines de la racine complète.

b) Extraction partielle (fragments de racines); cette méthode donnera la teneur en auxines des divers segments radiculaires et nous fera connaître leur distribution suivant la longueur des racines.

### 2. Extraction totale.

#### A. EMPLOI DU TEST.

Une racine est placée pendant une heure dans 600 à 800 mm<sup>3</sup> de CHCl<sub>3</sub> qu'on verse ensuite dans une cuve métal-

lique contenant une plaque d'agar;  $\text{CHCl}_3$  s'évapore, et la plaque est débitée en 20 blocs de 1,3 mm d'arête. Dans ce cas, chaque bloc correspond à 1/20 des auxines d'une racine. Supposons que l'angle moyen du test sous l'action d'un bloc soit de  $a^\circ$ , l'angle exprimant la totalité des auxines radiculaires devrait être de  $A = 20 \times a^\circ$ . Adopter ce raisonnement (beaucoup de physiologistes l'ont fait) serait oublier la thèse classique de l'inhibition. Une telle remarque est essentielle et met en évidence

ANGLES DE COURBURE DES COLEOPTILES ( $^\circ$ )  
PORTANT CHACUNE UN BLOC D'AGAR DU TYPE 1 OU 2

| LE BLOC<br>CONTIENT:                                     | ESSAIS | SERIES DE 25 MESURES |    |    |    |    |    |    |    |    |    | MOYENNES |
|----------------------------------------------------------|--------|----------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----------|
|                                                          |        | 1                    | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7  | 8  | 9  | 10 |          |
| TYPE 1                                                   | 1      | 10                   | 8  | 13 | 16 | 12 | 15 | 16 | 11 | 14 | 15 | 13       |
| 1/20<br>DES AUXINES<br>D'UNE<br>RACINE<br>(LONG: 12 mm)  | 2      | 14                   | 15 | 16 | 19 | 16 | 16 | 14 | 10 | 15 | 15 | 15       |
|                                                          | 3      | 15                   | 14 | 12 | 15 | 10 | 16 | 17 | 10 | 15 | 14 | 14       |
|                                                          | 4      | 14                   | 14 | 20 | 14 | 12 | 16 | 14 | 14 | 14 | 15 | 14       |
|                                                          | 5      | 15                   | 13 | 17 | 15 | 16 | 10 | 14 | 16 | 19 | 15 | 15       |
| TABLEAU.24                                               |        |                      |    |    |    |    |    |    |    |    |    |          |
| TYPE 2                                                   | 6      | 10                   | 12 | 11 | 9  | 10 | 8  | 13 | 11 | 12 | 14 | 11       |
| 20/20<br>DES AUXINES<br>D'UNE<br>RACINE<br>(LONG: 12 mm) | 7      | 9                    | 6  | 13 | 11 | 10 | 14 | 9  | 9  | 7  | 12 | 10       |
|                                                          | 8      | 13                   | 12 | 10 | 12 | 11 | 11 | 13 | 13 | 14 | 11 | 12       |
|                                                          | 9      | 10                   | 11 | 12 | 9  | 8  | 13 | 11 | 10 | 12 | 14 | 11       |
|                                                          | 10     | 11                   | 10 | 10 | 13 | 13 | 9  | 8  | 11 | 11 | 14 | 11       |
| TABLEAU.25                                               |        |                      |    |    |    |    |    |    |    |    |    |          |

les avantages de l'unité proposée: le Mol. ABIA (chap. II, G. 2). Nous allons comparer les résultats donnés par

1. des blocs d'agar contenant 1/20 des auxines radiculaires (T. 24);
2. des blocs d'agar contenant 20/20 des auxines radiculaires (T. 25).

Dans le premier cas, on utilise une racine pour vingt blocs et dans le second vingt racines pour vingt blocs.

Il est facile de constater par l'examen des tableaux 24 et 25 que l'angle de courbure de la coléoptile est plus fort lorsque

le bloc contient moins d'auxines (inhibition). Il est alors relativement facile de traduire ces grandeurs en Mol. ABIA.

#### B. TRADUCTION DES RÉSULTATS EN MOL. ABIA.

La moyenne des essais 1, 2, 3, 4 et 5 est de  $14^\circ$  ; celle des essais 6, 7, 8, 9 et 10 est de  $11^\circ$ . Exprimés en Mol. ABIA, ces angles valent respectivement :

- 1)  $14^\circ$  ( $: 5.10^{-7}$  Mol. ABIA)
- 2)  $11^\circ$  ( $: 5.10^{-5}$  Mol. ABIA)

Mais  $5.10^{-7}$  représente la teneur de 1/20 de racine et  $5.10^{-5}$  celle des racines totales.

On voit que  $11^\circ$  est bien différent de  $20 \times 14^\circ$  (v. plus haut) et que :  $20 \times 5.10^{-7}$  est approximativement égal à  $5.10^{-5}$ . Ce qui prouve nettement l'avantage de cette méthode.

#### C. VARIATIONS DES RÉSULTATS POUR DES RACINES DE LONGUEURS VARIABLES.

Les mêmes mesures ont été réalisées, mais pour des racines de longueur différente. Comparons les résultats, en prenant :

- A. 1 racine pour 20 blocs,
- B. 20 racines pour 20 blocs (T. 26).

TABLEAU 26. — Teneur totale en auxines, exprimée en Mol. ABIA, pour des racines de longueurs variables.

| Longueur<br>des racines<br>en mm | A<br>un bloc contient 1/20<br>des auxines totales.<br>Mol. ABIA . 20 (calcul) | B<br>un bloc contient 20/20<br>des auxines totales<br>(mesure directe) |
|----------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|
| 2                                | $3.10^{-7}$ Mol. ABIA                                                         | $4.10^{-7}$ Mol. ABIA                                                  |
| 4                                | $7.10^{-7}$                                                                   | $7.10^{-7}$                                                            |
| 6                                | $1.10^{-6}$                                                                   | $9.10^{-7}$                                                            |
| 8                                | $4.10^{-6}$                                                                   | $1.10^{-6}$                                                            |
| 10                               | $1.10^{-5}$                                                                   | $5.10^{-5}$                                                            |
| 12                               | $3.10^{-5}$                                                                   | $6.10^{-5}$                                                            |
| 14                               | $8.10^{-5}$                                                                   | $8.10^{-5}$                                                            |
| 16                               | $1.10^{-4}$                                                                   | $2.10^{-4}$                                                            |
| 18                               | $3.10^{-4}$                                                                   | $4.10^{-4}$                                                            |
| 20                               | $4.10^{-4}$                                                                   | $7.10^{-4}$                                                            |

Ce tableau (T. 26) autorise les remarques suivantes :

1. la teneur en auxines des racines varie suivant l'âge de celles-ci, les racines jeunes contiennent beaucoup moins d'auxines que des racines âgées ;

2. on peut alors comprendre (je reviendrai plus longuement sur ce problème) les résultats concernant le développement des racines étudié plus haut (chap. I, E. 1 et 2). Les racines jeunes croissent plus vite que les autres ; les premières ont peu d'auxines, mais comme le taux augmente, elles ne tardent pas à en contenir trop, d'où inhibition de croissance.

### 3. Extraction partielle.

Les mesures ne seront détaillées que pour des racines de 12 mm de longueur.

ANGLES DE COURBURE DES COLEOPTILES (°)  
PORTANT CHACUNE UN BLOC D'AGAR (TYPE 1 OU 2)

|                                                                               | SEGMENTS | LONGUEUR<br>EN<br>MM | SERIES DE 25 MESURES |    |    |    |    |    |    |    |    |    | MOYENNES |
|-------------------------------------------------------------------------------|----------|----------------------|----------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----------|
|                                                                               |          |                      | I                    | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7  | 8  | 9  | 10 |          |
| TYPE 1<br>TABLEAU<br>27<br><br>20 BLOCS POUR<br>20 FRAGMENTS<br>DE<br>RACINES | I        | 0-2                  | 9                    | 10 | 11 | 11 | 8  | 13 | 10 | 12 | 12 | 14 | 11       |
|                                                                               | II       | 2-4                  | 13                   | 10 | 12 | 10 | 15 | 15 | 18 | 18 | 13 | 16 | 14       |
|                                                                               | III      | 4-6                  | 17                   | 14 | 10 | 21 | 19 | 19 | 19 | 15 | 20 | 15 | 17       |
|                                                                               | IV       | 6-8                  | 13                   | 15 | 16 | 16 | 13 | 13 | 13 | 12 | 14 | 18 | 14       |
|                                                                               | V        | 8-10                 | 13                   | 12 | 11 | 16 | 11 | 12 | 16 | 17 | 10 | 16 | 14       |
|                                                                               | VI       | 10-12                | 10                   | 13 | 9  | 11 | 14 | 14 | 11 | 15 | 13 | 16 | 12       |
| TYPE 2<br>TABLEAU<br>28<br><br>20 BLOCS POUR<br>30 FRAGMENTS<br>DE<br>RACINES | I        | 0-2                  | 10                   | 8  | 3  | 6  | 9  | 2  | 7  | 4  | 5  | 6  | 6        |
|                                                                               | II       | 2-4                  | 11                   | 12 | 13 | 7  | 9  | 7  | 8  | 15 | 18 | 10 | 10       |
|                                                                               | III      | 4-6                  | 15                   | 17 | 14 | 10 | 15 | 16 | 16 | 16 | 15 | 16 | 15       |
|                                                                               | IV       | 6-8                  | 13                   | 15 | 16 | 12 | 19 | 17 | 19 | 16 | 20 | 13 | 16       |
|                                                                               | V        | 8-10                 | 14                   | 17 | 16 | 20 | 16 | 19 | 18 | 18 | 15 | 17 | 17       |
|                                                                               | VI       | 10-12                | 23                   | 20 | 26 | 18 | 19 | 21 | 17 | 15 | 21 | 20 | 20       |

#### A. TENEUR EN AUXINES DES SEGMENTS DE RACINES DE 12 MM.

Les racines sont coupées en 6 fragments de 2 mm chacun (désignés de I à VI). 20 segments du même numéro d'ordre (par exemple 20 segments de 0 à 2 mm de 20 racines différentes) sont placés dans les cuves métalliques (20 par cuve), chaque bloc étant par conséquent l'équivalent d'un segment.

Pour traduire l'angle de courbure correspondant, il faut faire le raisonnement suivant : un angle est exprimé par deux valeurs (fig. 6) en Mol. ABIA (inhibitrice et accélératrice). La-



quelle faut-il choisir ? On est obligé de faire deux séries de mesures :

1. chaque bloc d'agar correspond à la teneur d'un fragment de racine : on prendra donc 20 blocs pour 20 fragments (T. 27) ;

2. chaque bloc d'agar correspond à la teneur d'un fragment et demi de racine : on prendra alors 20 blocs pour 30 fragments (T. 28).

Si la courbure dans le second cas est supérieure à la courbure correspondante dans le premier, c'est que la dose était accélératrice puisqu'une augmentation d'auxines (30 fragments au lieu de 20 pour 20 blocs) entraîne une courbure plus grande. Si la courbure est plus petite, c'est la dose inhibitrice qu'il faut adopter.

Ces mesures seront faites pour des fragments de racines (segments I à VI) pris à des niveaux différents.

Il ressort des tableaux 27 et 28 que :

1. pour les trois premiers segments, l'angle de courbure diminue, c'est la dose inhibitrice qu'il faut adopter et nous avons

S. I :  $10^{-5}$  Mol. ABIA ; S. II :  $5 \cdot 10^{-6}$  Mol. ABIA ;  
S. III :  $10^{-6}$  Mol. ABIA.

2. pour les trois segments suivants, l'angle de courbure augmente, c'est la dose accélératrice qu'il faut adopter et nous avons

S. IV :  $5 \cdot 10^{-7}$  Mol. ABIA ; S. V :  $5 \cdot 10^{-7}$  Mol. ABIA ;  
S. VI :  $10^{-7}$  Mol. ABIA.

#### B. GÉNÉRALISATION A DES RACINES DE LONGUEURS VARIABLES

Les essais précédents portaient sur des racines de 12 mm de longueur. Il était intéressant d'étudier la répartition des auxines pour des racines de longueurs variables. Nous avons fait les mêmes raisonnements et mesures que plus haut. Les résultats présentés dans la fig. 10 A permettent les remarques suivantes :

1. la teneur en auxines diffère de la pointe à la base de la racine ;

2. la concentration passe par un maximum entre ces deux extrémités ;

3. ce maximum est d'autant plus éloigné de la pointe que la racine est plus longue ;



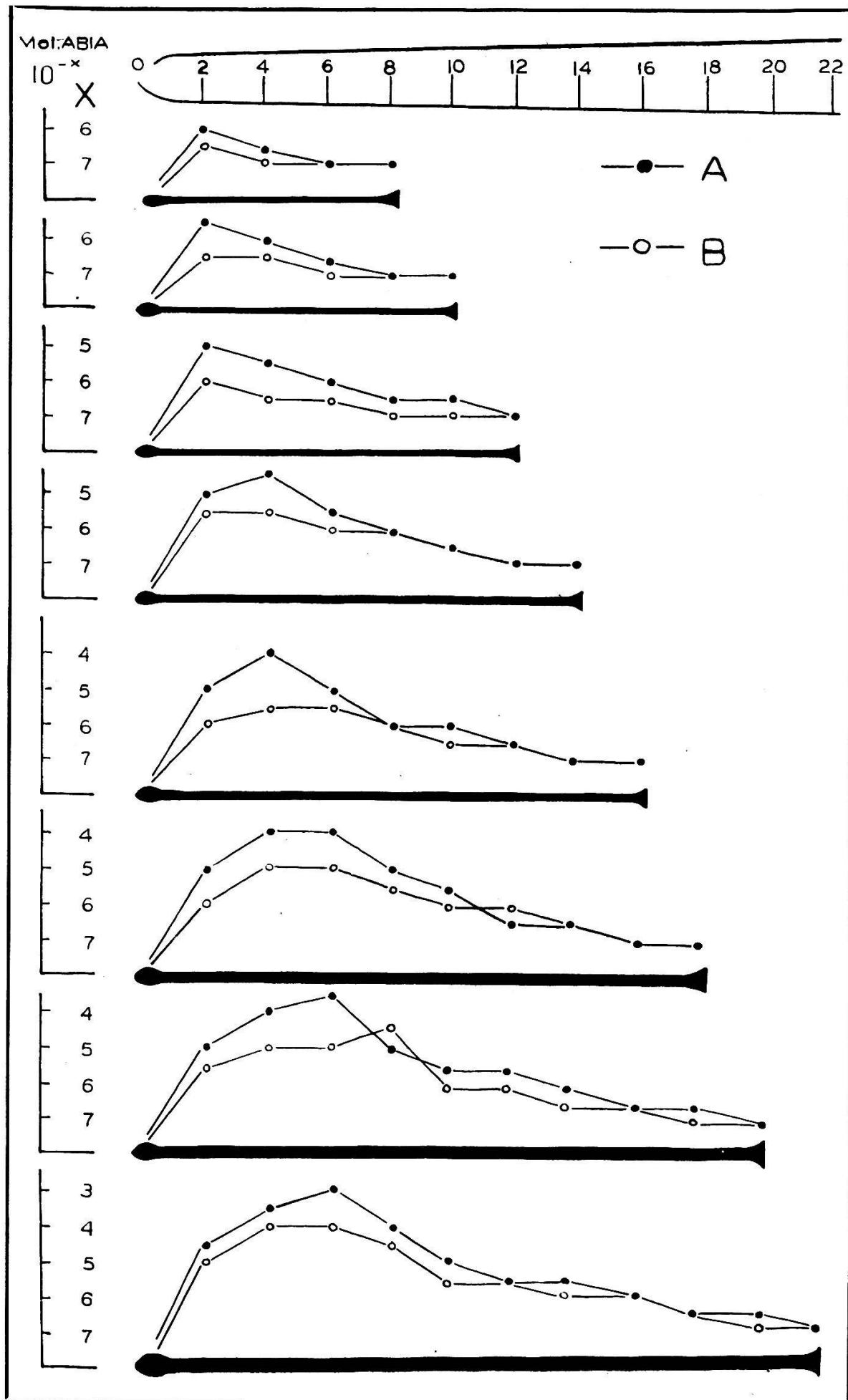


FIG. 10. — Courbes de répartition des auxines dans des racines de différentes longueurs (de 8 à 22 mm).

A. Racines à l'obscurité. B. Racines éclairées.

4. L'amplitude du maximum varie et vaut environ  $10^{-6}$  Mol. ABIA pour des racines courtes et  $10^{-3}$  Mol. ABIA pour des racines longues.

#### C. ACTION DE LA LUMIÈRE.

(Pour l'historique, v. chap. IV. A).

On a vu (chap. I, E. 5) l'action de la lumière sur la croissance des racines ; un trouble auxinique était à prévoir. Il importait de le mettre en évidence ici. C'est pourquoi des mesures identiques aux précédentes ont été faites avec des racines exposées à la lampe de Wood. L'examen de la fig. 10 B, autorise les remarques suivantes :

1. la répartition des auxines reste identique, un maximum est encore observable au niveau du méristème radiculaire ;

2. par contre, l'amplitude maxima de répartition change ; elle est bien plus faible que précédemment (la lumière détruisant ou inactivant les auxines, le problème de la déviation sous l'action de la lumière sera abordé plus loin, chap. IV, D. 4) ;

3. il est maintenant possible d'expliquer les résultats obtenus plus haut (chap. I, E. 5).

a) Si on éclaire une racine courte, sa croissance diminue parce que les auxines, déjà en faible quantité, sont détruites.

b) Si on éclaire une racine longue, sa croissance reprend, parce que la concentration des auxines (inhibitrice) diminue et devient accélératrice.

#### 4. Discussion des résultats.

La méthode d'extraction totale a montré que le taux en auxines augmentait très sensiblement avec la longueur des racines.

La technique d'extraction partielle a permis de comprendre la distribution des auxines suivant la longueur de la racine (avec un maximum dans le méristème) et l'action de la lumière sur ces hormones.

L'emploi de l'unité proposée, le Mol. ABIA, s'est trouvé justifié et la commodité de cette méthode a été mise en évidence. Pourtant, on pouvait se demander s'il n'était pas possible de tourner une difficulté essentielle dans les recherches sur les auxines, difficulté qui réside dans l'emploi d'un test sans aucune relation avec le sujet donné, autrement dit s'il n'était pas possible de prendre comme objet de mesure la racine elle-même.

## E. METHODE III : TECHNIQUE NOUVELLE

## 1. Principe. (fig. 11).

Rappelons qu'une racine assez longue (20 mm et plus), privée de sa pointe, accélère sa croissance. Au lieu d'enlever définitivement cette pointe, déplaçons-la légèrement sur la droite, de telle façon qu'elle reste appliquée sur la racine. Comme on l'a vu (3 b.), si les racines possèdent une quantité d'auxines variables la pointe a au contraire une teneur en auxines

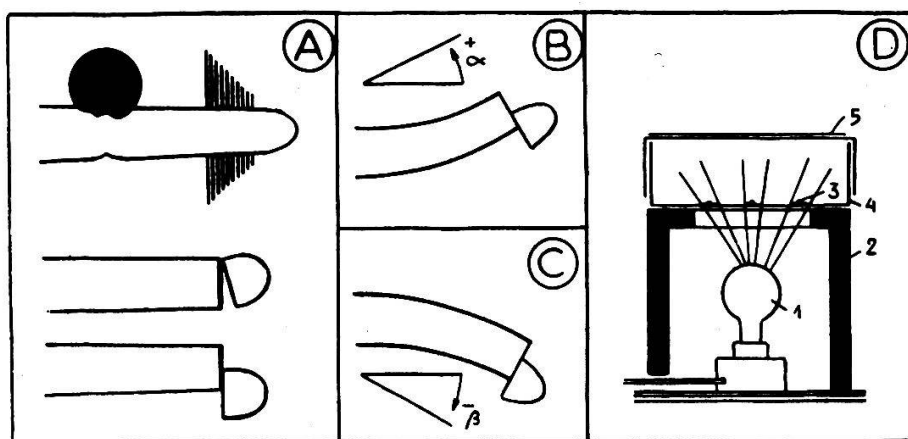


FIG. 11.

A. Racines entières, puis racines décapitées. B. Courbure positive (accélération du test). C. Courbure négative (inhibition du test). D. Technique de mesure: 1. Source lumineuse. 2. Boîte noire. 3. Racines. 4. Boîte de Petri. 5. Papier millimétré.

presque constante. Si la région placée immédiatement sous cette pointe contient peu d'auxines, la croissance de cette face se trouvera accélérée, d'où une courbure + (fig. 11 B) ; si au contraire la racine est déjà trop riche en auxines, la face sera inhibée, la courbure par conséquent changera de sens (fig. 11, C).

Une telle méthode qui permettra, suivant l'âge des racines, de suivre leur teneur en auxines, ne présente pas que des avantages. En effet, les racines doivent être parfaitement rectilignes, les mesures ne peuvent porter que sur un temps très court, les racines de petite taille sont d'un maniement difficile, etc.

## 2. Technique et mesures.

Les graines de *Lens* sont mises en germination à l'obscurité et à une température de 18° sur du papier buvard humide. Lorsque les racines, parfaitement horizontales, ont atteint la longueur voulue, elles sont placées sur du buvard stérile, hu-

mecté d'eau distillée et dans des boîtes de Petri. Les racines sont alors décapitées à 2 mm et les pointes placées sur les racines. L'essai dure 45 minutes, après quoi l'angle de courbure est évalué par ombre projetée (fig. 11, D).

### 3. Variation des résultats.

A l'aide du test précédent, nous avons abordé les questions suivantes :

1. variation de la courbure pour des racines de différentes longueurs développées à l'obscurité (fig. 12, A) ;

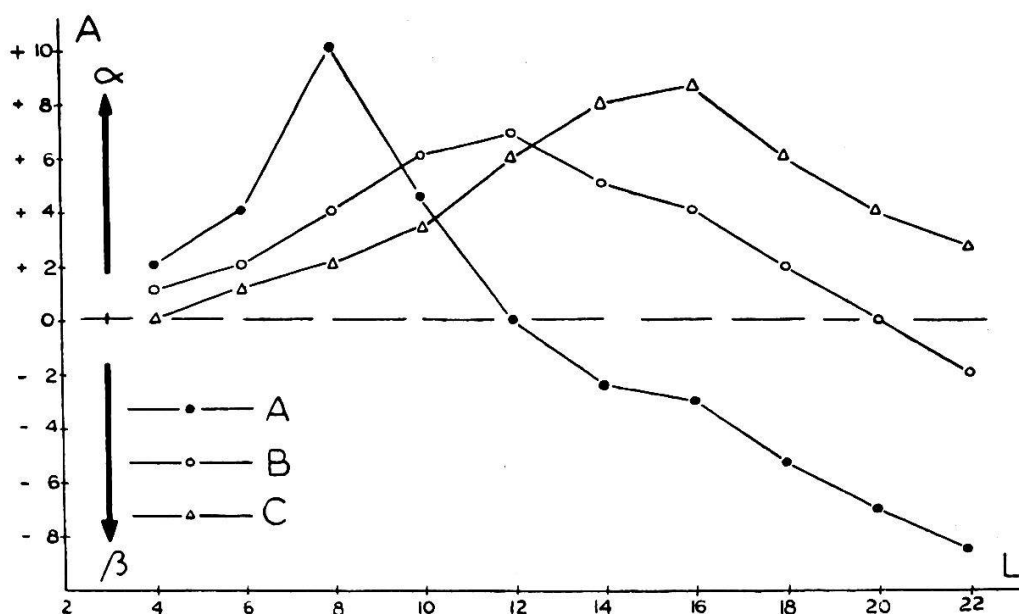


FIG. 12. — Emploi du test (v. fig. 11).

L. Longueur des racines en mm. A. Angle de courbure en degrés, A. Racines à l'obscurité. B. Racines en lumière blanche. C. Racines soumises aux radiations ultra-violettes.

2. *idem*, mais pour des racines développées à la lumière blanche (fig. 12, B) ;

3. même problème, mais pour des racines mises en présence d'une source de radiations ultra-violettes (fig. 12, C) ;

4. variation de l'angle pour des racines de 8 mm traitées par un sel de l'hétéroauxine (T. 29).

En examinant les courbes de la fig. 12, on pourra faire les remarques suivantes :

1. la courbure commence toujours par être positive, le test est donc nettement activé, les racines contiennent encore peu d'auxines ;

2. dans le cas de racines placées à l'obscurité (A), l'inhibition apparaît rapidement pour une longueur supérieure à 12 mm ; il y a déjà plus d'auxines ;

3. pour des racines éclairées, l'inhibition est moins rapide, ce qui confirme les précédents résultats ; en outre, l'inhibition se produit plus tôt (20 mm) pour des racines exposées à la lumière blanche que pour des racines (28 mm environ) exposées aux radiations ultra-violettes (voir aussi développement des coléoptiles : chap. II, H. 3 b.) ;

4. cette nouvelle méthode confirme donc très exactement les résultats précédents. Les auxines radiculaires, d'abord en faible quantité, augmentent et ne tardent pas à inhiber le développement des organes dans lesquels elles se trouvent.

Il reste à étudier l'action du milieu sur le test. On a vu, à propos de la sensibilité du test *Avena* (chap. II, H. 3 e) qu'en faisant varier la teneur en hétéroauxine du milieu, la coléoptile pouvait changer complètement son comportement. Il en va de même ici.

On utilise des racines de 8 mm de longueur (qui donnaient une courbure moyenne de 10°, V. A). Le milieu de culture est traité par des solutions de b. indolylacétate de K, en concentration molaire connue <sup>1</sup>.

TABLEAU 29. — Angles de courbure des racines de *Lens* décapitées et développées dans un milieu contenant un sel de l'hétéroauxine (b. indolylacétate de K).

| Conc. en Mol. BIAK<br>du milieu <sup>2</sup> | Séries de 15 mesures (en degrés) |     |     |     |     | Moyennes |
|----------------------------------------------|----------------------------------|-----|-----|-----|-----|----------|
|                                              | I                                | II  | III | IV  | V   |          |
| 10 <sup>-2</sup> Mol. BIAK                   | —10                              | —13 | —13 | —12 | —11 | —12      |
| 10 <sup>-5</sup>                             | — 5                              | — 7 | — 6 | — 5 | — 6 | — 6      |
| 10 <sup>-8</sup>                             | — 2                              | — 1 | 1   | — 2 | — 1 | — 1      |
| 10 <sup>-11</sup>                            | 2                                | 3   | 0   | 3   | 2   | 2        |
| 10 <sup>-14</sup>                            | 4                                | 6   | 3   | 2   | 5   | 4        |
| 10 <sup>-∞</sup>                             | 8                                | 9   | 13  | 13  | 8   | 10       |

Le tableau 29 autorise les remarques suivantes :

1. placé dans un milieu auxinique variable, le test présente des angles de courbure différents ;

<sup>1</sup> Ce produit a été préparé par M. Jaunin (Lab. Chimie organique) et le pH des solutions régulièrement contrôlé par M. Gailloud (Lab. Chimie physique). Je tiens à remercier bien vivement MM. Gailloud et Jaunin pour leur collaboration.

<sup>2</sup> 500 cc de solution pulvérisée sur de la sciure humide (300 cm<sup>2</sup> et 3 cm d'épaisseur) contenant 100 graines de germination.

2. pour des concentrations trop fortes, le test est nettement inhibé ; les courbures seront négatives ;

3. pour des concentrations plus faibles, la courbure redevient positive, sans atteindre toutefois la valeur maxima de  $10^\circ$ , (angle correspondant à un milieu complètement dépourvu d'hormones de croissance).

## F. CONCLUSION

Dans cette étude sur la répartition des auxines dans la racine, j'ai été amené à utiliser un certain nombre de techniques distinctes dont il paraît intéressant de comparer les résultats.

1. La technique de diffusion (directe et indirecte) a montré que la concentration des auxines varie suivant la longueur des racines et croît légèrement si cette longueur augmente. Ce résultat se trouve parfaitement confirmé par les autres techniques employées.

2. Si la teneur en auxines augmente, il arrive un moment où le taux en hormones devient nettement inhibiteur ; la troisième technique utilisée a montré très nettement ce passage.

3. La diffusion des auxines à partir de pointes de racines est difficile à mettre en évidence. Elle semble cesser au bout de 45 minutes, fait qu'on peut expliquer par la déshydratation de l'organe étudié.

4. La technique d'extraction nous donne une teneur plus forte en auxines radiculaires que la technique de diffusion.

5. J'ai insisté sur les difficultés qui apparaissent dans l'emploi d'un test qui diffère du sujet à examiner et j'ai montré l'avantage qu'il y avait à se servir du même matériel.

6. L'Unité Mol. ABIA, proposée dans le chapitre précédent, s'est révélée très commode pour l'évaluation de la teneur en auxines d'un tissu.

7. L'emploi du test *Lens* a montré les diverses phases de distribution auxinique dans les racines de *Lens*, entrevues par les autres techniques :

a) peu d'auxines : la croissance est faible ;

b) teneur plus élevée en auxines : la croissance est plus forte ;

c) trop d'auxines : l'inhibition de développement apparaît.

Ainsi, suivant sa longueur, la racine se comportera tout différemment, d'où les contradictions nombreuses signalées dans quelques travaux.



## CHAPITRE IV :

### CIRCULATION DES AUXINES DANS LA RACINE

#### A. HISTORIQUE

BEYER (1928) est le premier qui ait étudié le transport des hormones de croissance. Il a montré la relation très étroite entre la circulation de ces substances et la polarité. BRAUNER (1922) avait déjà proposé d'expliquer le transport des substances de croissance par les mouvements cytoplasmiques. WENT (1928) insiste sur la similitude de la vitesse de cyclose et celle des hormones végétales. PERRY (1932) confirme ces travaux. VAN DER WEIJ (1932-34) montre que la circulation des auxines varie suivant l'organe étudié. Dans une coléoptile intacte, il trouve que le transport atteint une vitesse de 15 mm/h, tandis que celle-ci ne dépasse pas 12 mm/h dans une coléoptile décapitée. Cette circulation n'est pas une simple diffusion de cellule à cellule et varie d'une hormone à l'autre, ainsi la vitesse de déplacement de l'auxine est de 10 % plus forte que celle de l'hétéroauxine ; la température n'a pas d'action sur la circulation auxinique (elle agit par contre sur la cyclose et la thèse de WENT est incomplète). WENT (1932) reprend la thèse de BEYER et montre que, dans la racine, l'auxine circule vers la pointe. GORTER (1932) montre, au contraire, que le transport de ces hormones a lieu dans les deux directions de façon presque égale à une vitesse de 1 mm/h. VAN DEN HONERT (1932) songe à l'énergie superficielle pour expliquer le déplacement auxinique. LAIBACH et KORNMAN (1933) établissent le sens de déplacement des auxines. Ils appliquent sur des coléoptiles intacts des blocs d'agar contenant des auxines et observent que les courbures n'ont lieu que sous les régions traitées. Les auxines descendraient donc et seraient ainsi soumises à la pesanteur. NUERNBERGK (1933) confirme les essais de VAN DER WEIJ, tandis que celui-ci, à propos d'*Elaeagnus angustifolius*, reprend sa thèse précédente (1933). VAN OVERBEEK (1934) parle en faveur de la thèse de la polarité ; il montre en particulier qu'un éclaircissement général serait sans action sur le déplacement auxinique. BOYSEN-JENSEN (1933), à propos des racines de *Vicia Faba*, montre que les auxines partent de la pointe de la racine et diffusent vers le collet. KÖGL (1933) reprend les travaux d'HONERT et les complète, il songe au potentiel électrique des cellules pour expliquer le transport des hormones de croissance. DIJKMAN (1934) pense que la gravité joue un rôle très important dans la circulation des auxines ; ses essais montrent en effet que le déplacement des hormones est troublé

par la pesanteur. PFAELTZER (1934) renouvelle ces essais sur *Avena sativa*. CHOLODNY (1934) applique des pointes de coléoptiles sur les surfaces apicales ou basales de racines décapitées et les résultats semblent parler en faveur de la circulation basipète des auxines, malgré les travaux contradictoires de HEIDT (1931). VAN DER WEIJ (1934) s'occupe de l'action de l'éther et montre que ce produit abolit le mouvement polaire et arrête le transport des auxines. BOTTELIER (1934) pense que la lumière ralentirait le transport des auxines en agissant sur le cytoplasme cellulaire. KOCH (1934) étudie le déplacement des auxines dans des blocs d'agar polarisés et constate que ces substances sont attirées par le pôle positif. VAN DER LAAN (1934), puis MICHENER (1935), CROCKER, HITCHCOCK et ZIMMERMAN (1935) insistent sur l'action de l'éthylène, qui n'agirait pas directement sur le transport des auxines, mais bien sur leur formation. WENT (1935) reprend les essais de BEYER, confirme la thèse de la polarité. Il montre ensuite que la vitesse de transport est bien inférieure à celle du mouvement cellulaire. Il admet pourtant que les auxines se déplacent grâce au cytoplasme et explique le ralentissement de leur mouvement par le passage de cellule à cellule. GOUWENTAK et HEL-LINGA (1935), puis HITCHCOCK et ZIMMERMAN (1935) reprennent la thèse de la polarité. Ces derniers admettent que les auxines suivent le courant transpiratoire. SKOOG (1935) montre que les radiations de Roentgen n'ont pas d'action sur le transport des auxines. Pour AVERY (1935), les hormones de croissance se déplaceraient dans les faisceaux libéro-ligneux. CZAJA (1935) est partisan du double courant auxinique dans la racine. Ce double déplacement entraînerait d'ailleurs l'inhibition du développement radiculaire. FABER (1936) et RAMSHORN (1934), CLARK (1935-36-37) se demandent si les différences de potentiel de l'organe ne permettent pas d'expliquer le transport des auxines. La tension une fois déterminée, CLARK soumet l'organe à une différence de potentiel égale, mais opposée; il n'observe aucune différence dans la circulation des auxines. ZIMMERMAN et WILCOXON (1935) montrent l'existence d'un double courant auxinique, le premier lié à l'action de la gravité, le second dépendant de la transpiration. LAIBACH et FISCHNICH (1936), en proposant le test *Coleus*, montrent que les auxines circulent dans les nervures. SNOW (1936) reprend les expériences précédentes et celle de LAIBACH et KORNMANN; il remplace les blocs d'agar par de la lanoline enrichie par des substances de croissance. Au lieu d'observer une courbure vers le bas (v. auteurs précédents), il constate un déplacement vers le haut. Les auxines circuleraient donc en sens inverse, soit vers le haut. HITCHCOCK et ZIMMERMAN (1936) reprennent les travaux antérieurs et confirment la relation entre la transpiration et le déplacement auxinique. FABER (1936) reprend le travail de CZAJA et ses conclusions, il admet le double courant auxinique dans la racine. COOPER (1936), à propos des tiges de *Citrus*, pense que les auxines circuleraient dans le liber et seraient ainsi soumises directement à l'action de la pesanteur. THIMANN (1936) admet que le transport des auxines se fait du collet vers la pointe;

un courant contraire existerait, mais serait bien plus faible. RUGE (1937) étudie l'action de l'hétéroauxine sur la morphologie des membranes cellulaires. Le transport dans une direction se traduit par une déformation cellulaire, il est à la fois longitudinal et transversal. CHOLODNY et SANKEWITCH (1937) constatent qu'un courant électrique faible de la base à la pointe de la coléoptile accélère la croissance, et qu'un courant opposé la retarde. Ces auteurs pensent que le courant électrique n'influence pas directement le transport des auxines. DU BUY et OLSON (1938) montrent au contraire que la circulation auxinique est nettement liée à la polarité électrique des cellules. AMLONG (1939) ne semble pas d'accord avec les conclusions de CLARK, il observe, en particulier, que le courant auxinique se fait mieux de la pointe vers la base de la racine qu'en sens inverse, ce courant serait en relation avec la différence de potentiel observée. WENT et WHITE (1939) montrent que la vitesse de transport des auxines est indépendante de la longueur du fragment étudié, mais que la quantité d'auxines transportées décroît lorsque cette longueur augmente. La polarité du transport est parfaitement nette. Pour BORGSTROM (1939), le courant latéral est aussi important que le courant longitudinal, tandis que MEITES (1943) admet la conduction polarisée des auxines et la diffusion dans le sens coiffe-collet. LUNDEGARDH (1942) met en évidence dans des racines couchées des micro-courants qui lui permettent d'expliquer le transport des auxines (anions) dans les deux sens. SCHRANK (1948) montre qu'il existe une relation étroite entre la polarité électrique des cellules et la polarité de circulation auxinique, s'opposant ainsi aux conclusions de CLARK (1938). JACOBS (1950) pense que les auxines de l'hypocotyle de *Phaseolus* adoptent une circulation uniquement basifuge (Feuille-racine); en outre il n'observe aucune polarité de conduction et constate enfin que le transport augmente avec l'âge de l'organe.

A propos de l'action de la lumière sur la circulation des auxines, on peut donner quelques indications bibliographiques qui serviront d'introduction aux recherches citées en fin de chapitre<sup>1</sup>.

TOLLENAAR (1923), déjà à propos du phototropisme des racines, admet l'existence d'un trouble dans la circulation d'éventuelles hormones, sous l'action de la lumière. VAN OVERBEEK (1933) constate que la circulation des auxines est fortement modifiée par la lumière (hypocotyle de *Raphanus*). LAIBACH (1936), KÖNINGSBERGER et VERKAAIK (1938), OPPENOORTH (1939-41), STEWART et WENT (1940), YAMANE (1940), WENT (1942), PILET (1949-50) prouvent l'existence de réactions photochimiques assurant la désintégration et l'inactivation des auxines; ces derniers auteurs admettent que la lumière en provoquerait la déviation. Pour KÖGL, ERXLEBEN et KÖNINGSBERGER (1944) et KÖGL et SCHURINGA (1944), la lactone de l'auxine a serait inactivée seulement par des radiations ultra-violettes, néanmoins l'inactivation

<sup>1</sup> L'étude faite ici à propos de ce problème sera d'ailleurs très brève, car le phototropisme des racines de *Lens* fera l'objet d'une prochaine publication.

de cette substance pourrait être réalisée en lumière blanche grâce à la présence de caroténoïdes (pigments photo-sensibilisateurs). OPPENOORTH (1939) avait déjà songé à la riboflavine comme substance réceptrice. MANTEN (1948) attribue au b carotène un rôle essentiel dans la sensibilisation du tissu végétal aux quanta lumineux agissant sur la transformation des auxines. GALSTON et HAND (1939) montrent que la riboflavine et les carotènes peuvent assurer l'inactivation de l'hétéroauxine, l'acide  $\alpha$ -naphtylacétique et le 2.4.D.

## B. BUT DE CETTE ETUDE

Après avoir montré l'action de la lumière sur la teneur en auxines de la racine (chap. III, D. 3, c), il convenait de reprendre ce problème et de préciser le rôle des radiations lumineuses sur la circulation de ces hormones. C'est pourquoi, après l'étude du transport auxinique pour des racines à l'obscurité, le problème de ce transport sera abordé pour des racines exposées symétriquement ou non à la lumière.

## C. TRANSPORT AUXINIQUE POUR DES RACINES A L'OBSCURITE

### 1. Introduction.

Comme on l'a vu, la pesanteur a une action très nette sur le déplacement des auxines. A la suite des travaux résumés ci-dessus, on peut envisager l'existence de trois courants auxiniques distincts (fig. 13, G.) :

- a) courant coiffe-collet, ou pointe-base, ou encore basipète;
- b) courant collet-coiffe, ou base-pointe, ou encore basifuge;
- c) courant latéral ou transversal, ou encore horizontal (les deux premiers étant longitudinaux).

### 2. Circulation longitudinale.

Comme il est difficile de dissocier les courants basipète et basifuge, ils seront étudiés parallèlement dans les expériences suivantes :

- |                                             |            |
|---------------------------------------------|------------|
| A) Pointes de racines en position renversée | Fig. 13, A |
| B) Pointes de racines en position normale   | B          |
| C) Racines complètes avec feuilles          | C          |
| D) Racines complètes sans feuilles          | D          |
| E) Racines incomplètes avec feuilles        | E          |
| F) Racines incomplètes sans feuilles.       | F          |

Dans tous ces essais, les racines, qui mesurent toujours  $5 \text{ cm} \pm 1$ , diffusent leurs auxines dans des blocs d'agar soumis au test *Avena*.

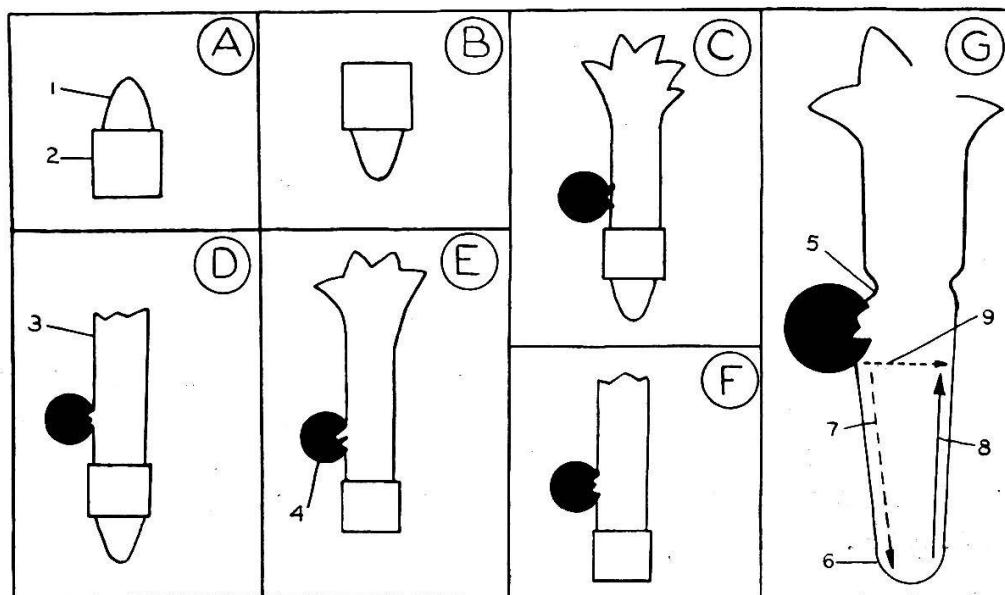


FIG. 13.

1. Pointes de racines. 2. Blocs d'agar. 3. Tige de *Lens*. 4. Graine.  
5. Collet. 6. Coiffe. 7. Courant basifuge. 8. Courant basipète.  
9. Courant transversal.

#### A. POINTES DE RACINES EN POSITION RENVERSÉE.

De tels essais ont été examinés plus haut (chap. III, C. 3). Voici les conclusions qu'on en peut tirer :

1. la teneur du bloc en auxines diffusées varie avec la durée de l'exposition de l'organe sur l'agar. La pointe se desséchant, cette durée est limitée à 45 minutes environ ;
2. l'importance des auxines diffusées dépend, assez faiblement d'ailleurs, de la longueur de la pointe et augmente avec celle-ci ;
3. la teneur ainsi évaluée pour des pointes de 1,5 mm est de  $10^{-11}$  Mol. ABIA. Le courant normal basipète existe donc. Mais la pesanteur joue aussi un rôle, provoquant dans ce cas un déplacement de haut en bas qu'on peut qualifier de basifuge dévié ou négatif.

#### B. POINTES DE RACINES EN POSITION NORMALE.

Les mesures sont consignées dans le tableau 30 ; on peut en tirer les conclusions suivantes :

1. l'angle moyen de courbure du test est de  $2^\circ$  ;
2. traduit en Mol. ABIA, cela donne  $10^{-15}$  ;



3. la quantité diffusée est donc plus faible que pour le cas précédent. Il paraît évident que les auxines, sous l'action de la pesanteur, s'accumulent dans la pointe et ne pénètrent pas dans l'agar. Comme les organes aériens sont absents, le courant basipète est inexistant, c'est pourquoi la teneur en hormones des blocs est si faible.

#### C. RACINES COMPLÈTES AVEC FEUILLES.

Pour préciser l'action de la température sur la circulation des auxines les mesures seront faites à deux températures différentes :

I. à  $18^{\circ}\text{C} \pm 2$  et II. à  $30^{\circ}\text{C} \pm 4$

Lorsque les racines mesurent 5 cm, elles sont coupées à 1,5 mm de la pointe ; il suffit d'intercaler ensuite entre la pointe et la racine un bloc d'agar qui adhérera à la racine et fixera la pointe. Au bout de 45 minutes, les blocs sont enlevés et analysés.

##### I. Essais à $18^{\circ}\text{C}$ .

Deux séries de mesures ont été prévues. La première portant sur des blocs habituels (T. 31) et la seconde (T. 32) sur des blocs enrichis de substances de croissance (ici  $10^{-9}$  Mol./ litre de b. indolylacétate de K). Cette seconde série était nécessaire, comme on l'a montré plus haut (chap. III, D. 3, a). En effet, le tableau 31 donne un angle moyen de  $11^{\circ}$  qui, traduit en Mol. ABIA, correspond à deux valeurs :

1)  $10^{-5}$  Mol. ABIA (inhibitrice) et 2)  $5 \cdot 10^{-8}$  Mol. ABIA (accélétratrice). Le tableau 32 nous donne par contre un angle plus petit de  $4,6^{\circ}$  environ. Le fait d'ajouter  $10^{-9}$  Mol. BIAK entraîne une inhibition, il faut donc prendre la première valeur, soit  $10^{-5}$  Mol. ABIA.

Cette valeur élevée (comparée aux précédentes) peut s'expliquer si l'on admet que le bloc a reçu d'une part les auxines de pointe (courant transpiratoire), d'autre part les auxines provenant des parties supérieures (action de la pesanteur).

##### II. Essais à $30^{\circ}\text{C}$ .

Nous trouvons (Tableau 33), un angle moyen de  $8,7^{\circ}$ , soit traduit en Mol. ABIA,  $5 \cdot 10^{-5}$  Mol. ABIA. La teneur en auxines a donc faiblement augmenté. On peut expliquer cette différence par les mesures précédentes, en admettant que la température en activant la transpiration a fait croître sensiblement le déplacement basipète des auxines (on pourrait aussi

admettre que sous l'action de la température la cyclose a augmenté ; nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de cette hypothèse (chap. IV, C. 4 c).

#### D. RACINES COMPLÈTES SANS FEUILLES.

Tous les organes aériens (feuilles-bourgeons, etc.) ont été coupés, et les mesures identiques aux précédentes sont rapportées dans le tableau 34. L'angle moyen obtenu est de 8°, soit de 10<sup>-9</sup> Mol. ABIA. Ce résultat s'explique aisément si l'on admet que le courant basipète est négligeable (absence de feuilles) et que le courant basifuge (freiné peut-être par le courant transpiratoire) aurait augmenté.

ANGLES DE COURBURE DES COLEOPTILES (°)  
SOUS L'ACTION DE BLOCS D'AGAR CONTENANT  
LES AUXINES RADICULAIRES (CHAP IV C<sub>2</sub>)

| SÉRIES<br>DE<br>20 MESURES | b FIG. 13b |     |     | c FIG. 13c |      |      |       |     |     |      |      |      |
|----------------------------|------------|-----|-----|------------|------|------|-------|-----|-----|------|------|------|
|                            | TABLEAU 30 |     |     | I          |      |      |       |     |     | II   |      |      |
|                            | A          | B   | C   | A          | B    | C    | A     | B   | C   | A    | B    | C    |
| I                          | 0,4        | 1,3 | 1,7 | 10,2       | 12,2 | 10,6 | 11,8? | 5,1 | 5,2 | 9,0  | 8,5  | 8,5  |
| II                         | 1,3        | 2,2 | 2,3 | 11,8       | 11,9 | 11,3 | 0,2   | 4,4 | 4,3 | 8,5  | 9,0  | 10,3 |
| III                        | 3,0        | 4,1 | 1,6 | 11,0       | 11,8 | 11,1 | 3,0   | 5,4 | 5,4 | 10,2 | 7,5  | 11,0 |
| IV                         | 3,3        | 2,0 | 2,1 | 10,3       | 10,0 | 10,0 | 2,0   | 4,2 | 5,4 | 8,3  | 11,0 | 9,3  |
| V                          | 2,0        | 0,9 | 1,4 | 10,7       | 11,1 | 10,5 | 4,0   | 4,3 | 5,1 | 9,5  | 7,5  | 6,9  |
| MOYENNES                   | 2,0        | 2,1 | 1,8 | 10,8       | 11,4 | 10,7 | 4,2   | 4,7 | 4,9 | 9,1  | 8,7  | 9,0  |

| SÉRIES<br>DE<br>20 MESURES | d FIG. 13d |     |     | e FIG. 13e |     |     | f FIG. 13f |     |     |
|----------------------------|------------|-----|-----|------------|-----|-----|------------|-----|-----|
|                            | TABLEAU 34 |     |     | TABLEAU 35 |     |     | TABLEAU 36 |     |     |
|                            | A          | B   | C   | A          | B   | C   | A          | B   | C   |
| I                          | 9,1        | 6,9 | 8,1 | 7,8        | 7,3 | 7,9 | 5,3        | 5,3 | 4,4 |
| II                         | 8,1        | 8,0 | 9,0 | 6,4        | 6,4 | 6,8 | 4,6        | 4,1 | 5,3 |
| III                        | 8,7        | 7,3 | 8,3 | 7,3        | 7,3 | 7,0 | 4,8        | 5,1 | 5,2 |
| IV                         | 7,0        | 7,3 | 8,9 | 7,0        | 6,5 | 7,3 | 5,1        | 4,3 | 5,1 |
| V                          | 8,2        | 8,0 | 8,3 | 6,4        | 6,4 | 6,4 | 5,2        | 5,2 | 4,2 |
| MOYENNES                   | 8,4        | 7,5 | 8,3 | 7,0        | 6,8 | 7,1 | 5,0        | 4,8 | 4,9 |

#### E. RACINES INCOMPLÈTES AVEC FEUILLES.

Les résultats consignés dans le tableau 35 donnent un angle moyen de 7°, soit 10<sup>-10</sup> Mol. ABIA. L'apport des auxines, dû à la circulation basipète, est supprimé car l'agar n'a reçu que les auxines provenant des parties supérieures. Cette expérience prouve donc l'importance de la circulation basipète. Lorsqu'on supprime une pointe de 1,5 mm (la circulation basipète est



donc supprimée également), la teneur en auxines passe de  $10^{-5}$  à  $10^{-10}$  Mol. ABIA.

#### F. RACINES INCOMPLÈTES SANS FEUILLES.

Dans le tableau 36, l'angle moyen est encore plus faible, soit  $5^{\circ}$  ou  $10^{-12}$  Mol. ABIA, la quantité d'auxines présentes dans l'agar décroît encore, le déplacement basifuge, seul pos-

TENEUR EN AUXINES ( $10^{-x}$  MOL ABIA) DE BLOCS D'AGAR  
CONTENANT LES HORMONES RADICULAIRES  
VALEURS DE X

| MOYENNES<br>DE<br>3 BLOCS | NIVEAUX<br>EN MM. | TABLEAU 37 |    |    | TABLEAU 38                         |          |    |                                    |          |          | TABLEAU 39 |    |    |
|---------------------------|-------------------|------------|----|----|------------------------------------|----------|----|------------------------------------|----------|----------|------------|----|----|
|                           |                   | A          | B  | C  | TEMP. : $18^{\circ}\text{C} \pm 2$ |          |    | TEMP. : $30^{\circ}\text{C} \pm 4$ |          |          | A          | B  | C  |
|                           |                   |            |    |    | A                                  | B        | C  | A                                  | B        | C        |            |    |    |
| 1                         | 3,9               | $\infty$   | 18 | 17 | $\infty$                           | 17       | 19 | 20                                 | 19       | $\infty$ | 15         | 14 | 14 |
| 2                         | 7,8               | 16         | 17 | 16 | 18                                 | 16       | 17 | $\infty$                           | 16       | 18       | 16         | 13 | 15 |
| 3                         | 11,7              | 9          | 10 | 8  | 9                                  | 8        | 9  | 9                                  | 7        | 8        | 7          | 7  | 8  |
| 4                         | 15,6              | 12         | 13 | 10 | 11                                 | 10       | 11 | 12                                 | 12       | 12       | 10         | 8  | 7  |
| 5                         | 19,5              | 13         | 13 | 12 | 15                                 | 12       | 13 | 13                                 | 12       | 15       | 11         | 11 | 10 |
| 6                         | 23,4              | 13         | 13 | 12 | 13                                 | 12       | 14 | 15                                 | 14       | 14       | 11         | 12 | 12 |
| 7                         | 27,3              | 14         | 13 | 13 | 15                                 | 14       | 14 | 15                                 | 16       | 15       | 13         | 12 | 12 |
| 8                         | 31,2              | 15         | 14 | 14 | 15                                 | 14       | 16 | 16                                 | 15       | 15       | 13         | 13 | 14 |
| 9                         | 35,1              | 15         | 14 | 15 | 15                                 | 16       | 16 | 16                                 | 17       | 17       | 14         | 15 | 13 |
| 10                        | 39,0              | 16         | 15 | 16 | 16                                 | $\infty$ | 15 | 17                                 | $\infty$ | 17       | 14         | 14 | 15 |

sible ici, a donc diminué. Mais comme les feuilles sont absentes, il faut admettre qu'elles possèdent le pouvoir d'élaborer des auxines qui descendent dans la racine. Nous reprendrons cet important problème plus loin (chap. V, D).

### 3. Discussion.

L'étude de la circulation longitudinale des auxines dans la racine a apporté un certain nombre de résultats qu'il n'est pas toujours aisé d'interpréter. En résumant sommairement ce que les expériences précédentes ont montré, je puis tirer les conclusions suivantes.

1. Les essais a et b ont montré l'existence dans la racine de deux types de courants longitudinaux qui existent parallè-

lement : le courant basifuge et le courant basipète (ce dernier moins important).

2. En supprimant les feuilles, la teneur en auxines de l'agar diminue. Deux explications sont à première vue valables : on peut admettre soit que le courant basipète, lié à la transpiration (c) a fortement diminué, soit que le courant basifuge, dépendant de la pesanteur et de la présence des feuilles (d et e), a lui aussi ralenti. En comparant e et c, il est facile de comprendre l'importance du courant basifuge, puisque la teneur des blocs d'agar passe de  $10^{-5}$  à  $10^{-10}$  Mol. ABIA, le rôle élaborateur des feuilles a été mis en évidence dans l'essai e.

#### 4. Circulation latérale.

Pour mettre en évidence la circulation latérale des auxines dans la racine, on a entrepris un certain nombre d'expériences. Le principe, toujours le même, est le suivant : les racines, parfaitement verticales, sont fendues longitudinalement jusqu'au collet : une bande d'agar, large de 1,3 mm, est alors placée entre les deux fragments obtenus. Cette bande demeure 100 minutes entre les deux parties de la racine, puis elle est débitée en cubes de 1,3 mm d'arête. Si la coléoptile d'*Avena* ne se courbe pas sous l'action de ces blocs, c'est que la circulation latérale est nulle (ou, ce qui est peu probable, trop forte : inhibition du test); dans le cas contraire, le déplacement horizontal est prouvé. Pour faciliter les mesures, je prendrai la moyenne de trois blocs voisins, ainsi tous les résultats rendront compte de la circulation pour trois blocs, soit pour une longueur de  $3 \cdot 1,3 \text{ mm} = 3,9 \text{ mm}$ . Chaque courbure est déterminée par la moyenne de 20 mesures. Les essais suivants ont été faits<sup>1</sup>.

- a) Racines seules (sectionnées au collet) de 4 cm (T. 37).
- b) Racines seules (sectionnées au collet) de longueur variable (fig. 14).
- c) Racines seules (sectionnées au collet) de 4 cm.

La température est variable (T. 38).

- d) Racines liées aux parties supérieures (T. 39).

#### A. RACINES SEULES, VARIATIONS SUIVANT LES NIVEAUX.

La racine mesure toujours  $4 \text{ cm} \pm 0,5$ . La bande d'agar aura par conséquent 4 cm de longueur et sera débitée en 31 blocs de 1,3 mm d'arête. Comme on prend la moyenne de trois blocs consécutifs, on aura 10 moyennes. Les résultats consignés dans le T. 37 suggèrent les remarques suivantes :

1. la circulation latérale des auxines dans la racine existe, mais elle est très faible ;

<sup>1</sup> Une étude plus approfondie paraîtra ailleurs (*Bull. soc. bot. suisse*).

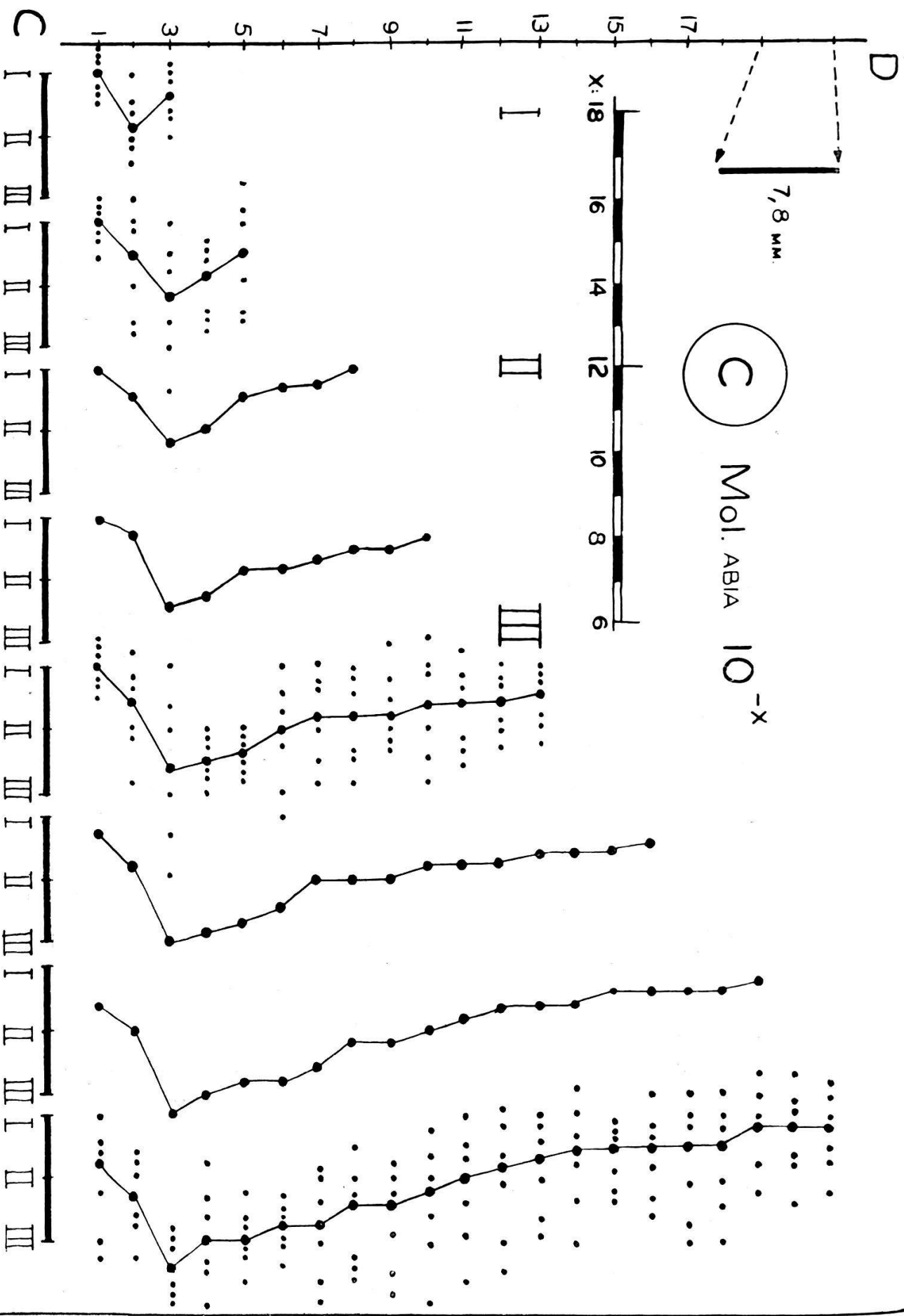


Fig. 14.

D. Divisions des racines (même signification que pour le tableau 38); ainsi 1 : 3,9 mm, 2 : 7,8 mm ..... 20 : 78,0 mm.

C. Concentrations.

Les valeurs extrêmes obtenues n'ont été reportées que pour quelques mesures.

« Correction : le trait noir correspond à 15,6 mm et non 7,8 mm ».

2. pour une racine de 4 cm, le transport horizontal des auxines est maximum entre le 8<sup>e</sup> et le 12<sup>e</sup> mm (méristème !).

#### B. RACINES SEULES, VARIATIONS SUIVANT LA LONGUEUR.

Au lieu de prendre uniquement des racines de 4 cm, il était intéressant d'étudier la circulation latérale dans des racines de différentes longueurs (de 11,7 mm à 78,0 mm). Les résultats consignés dans la fig. 14 permettent les conclusions suivantes :

1. le déplacement horizontal des auxines radiculaires est prouvé ;

2. quelle que soit la longueur de la racine, ce déplacement est maximum entre le 3<sup>e</sup> et le 12<sup>e</sup> mm (soit approximativement le méristème) ;

3. l'amplitude de cette circulation augmente légèrement si la racine s'allonge.

#### C. RACINES SEULES, VARIATIONS SUIVANT LA TEMPÉRATURE.

On a vu (chap. IV, C. 2, c) que la température, en accélérant le courant transpiratoire, entraîne une augmentation sensible du déplacement longitudinal des auxines. On a admis que la variation de la cyclose sous l'action de la température n'en saurait être la raison; il convenait de vérifier cette hypothèse.

Voici notre raisonnement.

1. Il est évident que le courant transpiratoire n'a aucune action sur le déplacement latéral des auxines.

2. Il est en outre évident que l'élévation de la température entraîne une accélération de la cyclose.

3. Par conséquent, si une élévation de la température n'entraîne pas une augmentation du transport latéral, c'est que la cyclose ne joue aucun rôle dans cette circulation.

Les résultats consignés dans le T. 38 confirment l'hypothèse précédemment exposée.

#### D. RACINES LIÉES AUX PARTIES SUPÉRIEURES.

Il convenait de voir si la présence des parties supérieures (tige, feuilles et bourgeons) modifiait les résultats précédents. La technique est identique, mais pour empêcher les auxines de diffuser longitudinalement dans l'agar (circulation basifuge), une lame de mica a été placée au sommet de la bande d'agar chargée de récolter les auxines diffusant latéralement. Le T. 39 montre nettement que la circulation latérale est augmentée en présence des organes supérieurs. Il faut alors admet-

tre que les feuilles assurent une plus forte distribution des auxines dans les parties souterraines de la plante.

## 5. Discussion.

Si la circulation longitudinale (basipète ou basifuge) semble être admise par la majorité des physiologistes, il n'en va pas de même pour la circulation latérale normale<sup>1</sup>. Pourtant les expériences précédentes semblent avoir prouvé l'existence d'un déplacement transversal, dont l'amplitude, variant suivant les niveaux de la racine, est déterminée par la teneur en hormones de blocs d'agar intercalés entre deux fragments de racine. La vitesse de déplacement latéral passe par un maximum dans le premier centimètre à partir de la pointe. Ce maximum reste à peu près invariable quelle que soit la longueur de la racine étudiée. En outre si la température ne trouble pas la circulation (preuve en faveur du rôle essentiel joué par le courant transpiratoire dans le déplacement basipète des auxines), la présence des feuilles augmente légèrement le transport horizontal.

## D. TRANSPORT AUXINIQUE POUR DES RACINES A LA LUMIERE

### 1. Introduction.

L'action de la lumière sur les auxines a fait l'objet de recherches citées plus haut (chap. I, E. 5) et (chap. III, D. 3, c). Nous avons pu remarquer que des radiations ultra-violettes ou autres entraînaient une destruction ou une inactivation des auxines et que ces phénomènes chimiques se traduisaient par des variations de croissance caractéristiques. Il convenait de préciser le rôle de la lumière dans la circulation des hormones radiculaires. Pour étudier ce problème, il fallait comparer l'action de l'éclairage, symétrique et asymétrique, sur ce déplacement.

### 2. Eclairage symétrique.

Lorsque les racines, développées à l'obscurité et sur de la sciure humide, mesurent  $4 \text{ cm} \pm 0,5$ , elles sont fendues longitudinalement et reçoivent la bande d'agar (chap. IV, C. 4).

<sup>1</sup> Comme je le montrerai plus loin (D, 3), il existe une circulation latérale anormale dont la cause est due à un éclairage asymétrique.

Elles sont alors placées sur un clinostat (force centrifuge faible donc pas d'inclinaison) et éclairées ainsi d'une façon symétrique (fig. 15). Le T. 40 rend compte des résultats obtenus de la même façon que pour le T. 37.

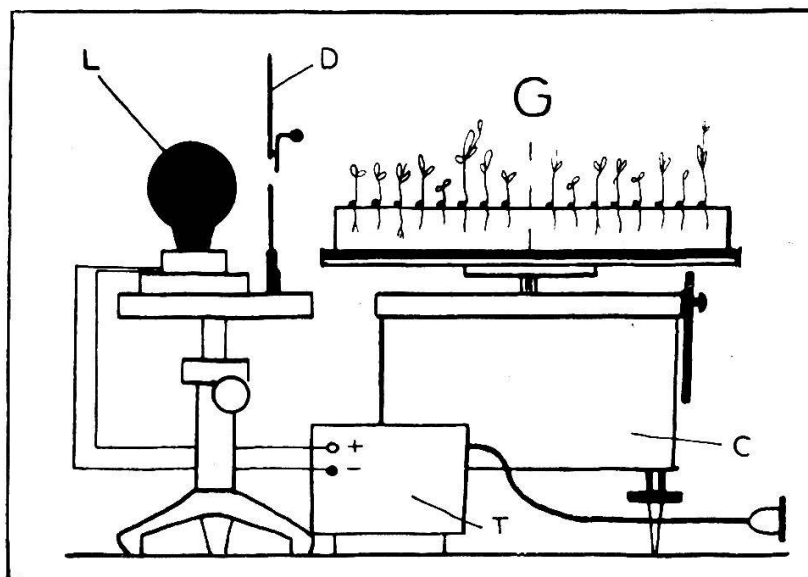


FIG. 15.

G. Cuve à germination (verre). C. Clinostat de Pfeffer.  
D. Diaphragme réglable. T. Transformateur. L. Lampe de Wood.

L'examen du T. 40 autorise les remarques suivantes : <sup>1</sup>

1. les radiations bleues et rouges ne modifient pas la circulation latérale ;
2. la lumière blanche et plus encore la lumière ultra-violette, activent légèrement le déplacement latéral ;
3. si la lumière entraîne une destruction (ou une inactivation) des auxines (v. à ce propos chap. I, E. 5 et chap. II, H. 3), elle provoque un trouble de la circulation auxinique.

Une plaque de mica supprime toute diffusion basifuge. Le fragment intact de la racine est exposé et l'agar reste dans l'ombre (source à 10 cm de l'organe).

<sup>1</sup> Il y aurait lieu de tenir compte d'une élévation de température unilatérale résultant de l'éclairage asymétrique. Ce problème complexe sera repris dans des travaux ultérieurs.



TABLEAU 40. — Teneur en auxines (puissances de 10 Mol. ABIA) de blocs d'agar ayant reçu les hormones radiculaires (circulation latérale). Racines éclairées symétriquement.

| Moyennes de 3 blocs | Longueurs en mm de la pointe | Radiations utilisées |        |        |          |                 |
|---------------------|------------------------------|----------------------|--------|--------|----------|-----------------|
|                     |                              | Obscurité (V. T, 37) | Bleues | Rouges | Blanches | Ultra-violettes |
| 1                   | 3,9                          | —18                  | —18    | —18    | —17      | —15             |
| 2                   | 7,8                          | —17                  | —17    | —15    | —15      | —13             |
| 3                   | 11,7                         | — 9                  | —10    | — 8    | — 7      | — 6             |
| 4                   | 15,6                         | —11                  | —10    | — 9    | — 9      | — 7             |
| 5                   | 19,5                         | —13                  | —12    | —10    | —10      | — 9             |
| 6                   | 23,4                         | —13                  | —13    | —10    | —11      | —12             |
| 7                   | 27,3                         | —14                  | —14    | —13    | —12      | —12             |
| 8                   | 31,2                         | —15                  | —15    | —14    | —13      | —13             |
| 9                   | 35,1                         | —15                  | —16    | —15    | —14      | —13             |
| 10                  | 39,0                         | —16                  | —16    | —16    | —15      | —14             |

### 3. Eclairage asymétrique.

Seule l'étude de la circulation des auxines sera abordée ici. Il est bien évident qu'un organe éclairé dyssymétriquement répondra par une courbure phototropique dont la variation est fort complexe chez la racine.

Trois questions méritent notre attention :

1. quelle est l'importance de la durée de l'exposition à la source lumineuse sur la circulation auxinique ? (v. A);

2. quel est le rôle de l'intensité de la source dans cette circulation ? (v. B);

3. quelle est l'influence de la nature de la source sur ce transport ? (Cette question a déjà été étudiée plus haut, D. 2).

Lorsque la racine mesure  $4\text{ cm} \pm 0,5$ , elle est coupée longitudinalement, un des deux fragments obtenus est détaché de l'organe, tandis qu'on applique sur l'autre une bande d'agar de 1,3 mm d'épaisseur et de 4 cm de longueur (fig. 16 A). Une plaque de mica supprime toute diffusion basifuge. Le fragment intact de la racine est exposé et l'agar reste dans l'ombre (source à 10 cm de l'organe).

## A. DURÉE DE L'EXPOSITION.

La région comprise entre 7,8 mm et 15,6 mm est le siège d'une circulation auxinique latérale maxima (T. 37), c'est celle-là que nous étudierons.

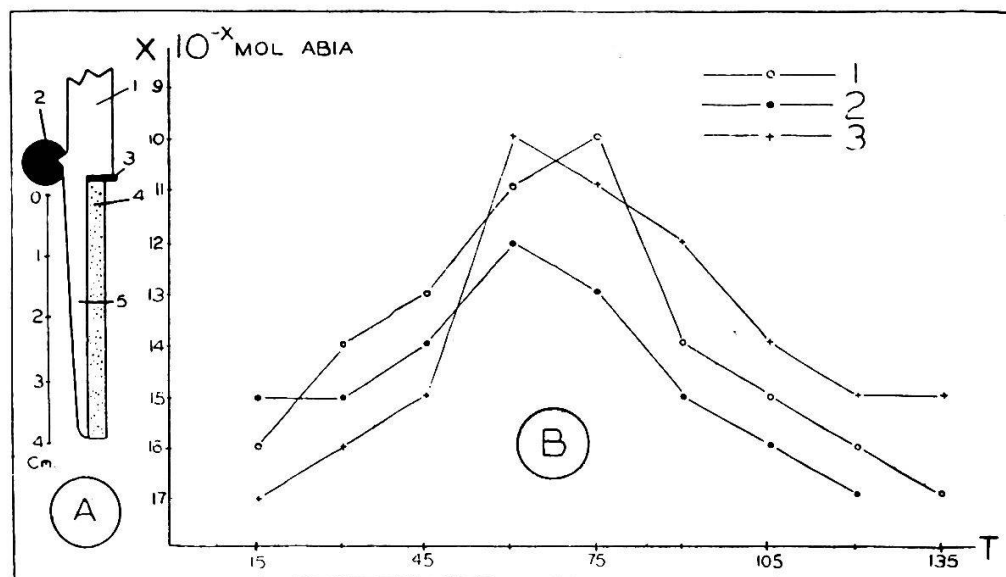


FIG. 16.

T. Temps en minutes. X. Puissance négative de 10 (concentration des blocs d'agar exprimée en Mol. ABIA).

1. Tige de *Lens*. 2. Graine. 3. Plaque de mica. 4. Bande d'agar. 5. Racine sectionnée.

Les résultats, consignés dans la fig. 16 B, permettent les remarques suivantes :

1. la teneur des blocs en auxines augmente d'abord si la durée d'exposition croît ;

2. mais pour une exposition plus longue, la concentration en auxines diminue ;

3. il en résulte que la circulation latérale due à une exposition asymétrique croît avec la durée de cette exposition (à l'obscurité, elle existe encore : c'est la circulation latérale normale C. 4) ;

4. mais comme la teneur en auxines de l'agar décroît, il faut admettre que les hormones diffusées dans le bloc sont à leur tour détruites ;

5. donc la lumière agit en provoquant la déviation et la destruction des auxines.

## B. INTENSITÉ DE LA SOURCE.

On utilisera une source ultra-violette (lampe de Wood avec diaphragme réglable). Le dosage des auxines se fait comme précédemment.

TABLEAU 41. — Teneur en auxines (puissance de 10 Mol. ABIA) de blocs d'agar ayant reçu les hormones radiculaires (circulation latérale due à un éclairage asymétrique d'intensité variable). Durée de présentation : 60 min. ; luxmètre à 20 cm.

| Séries | Intensité en lux |     |     |     |     |     |     |     |     |
|--------|------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|        | 100              | 200 | 300 | 400 | 500 | 600 | 700 | 800 | 900 |
| 1      | —18              | —17 | —16 | —15 | —12 | —11 | —10 | —13 | —15 |
| 2      | —19              | —18 | —17 | —14 | —13 | —12 | —9  | —12 | —17 |
| 3      | —17              | —15 | —13 | —12 | —11 | —10 | —11 | —12 | —14 |

Le T. 41 montre que :

1. la circulation latérale augmente si l'intensité croît (les blocs d'agar contiennent plus d'auxines) ;
2. si l'intensité augmente (au delà de 700 Lux.), la teneur des blocs diminue (déviations puis destruction).

## C. EMPLOI D'UNE AUTRE TECHNIQUE.

Il était particulièrement indiqué de reprendre la technique de la diffusion (chap. III, C) pour étudier l'action des radiations ultra-violettes sur le transport auxinique. Des pointes de racines développées à l'obscurité sont placées sur des blocs d'agar pendant 45 minutes. Les résultats ont montré que la concentration des auxines diffusées variait peu suivant la longueur de la racine. L'angle obtenu par le test *Avena* était de 6,2°, soit 10<sup>-11</sup> Mol. ABIA. Il était intéressant d'irradier les racines pendant 60 minutes par des radiations ultra-violettes, puis de déterminer, par la méthode précédente, la teneur en auxines des régions éclairées et demeurées à l'obscurité.

La technique est alors la suivante :

- a) les pointes de racines de 1,5 mm sont placées sur des blocs d'agar ;
- b) le bloc mesure 1,3 / 2,6 / 1,3 mm (autrement dit deux blocs accolés) ;
- c) une lame de mica sépare ces deux blocs ; le premier recevra les auxines de la partie éclairée, le second celles de la partie dans l'ombre ;

Quelques essais ont porté sur des racines éclairées symétriquement.

TABLEAU 42. — Angles de courbure des coléoptiles portant des blocs ayant reçu par diffusion les auxines de pointes ou de fragments de racines.

| Essais                     | Séries de 25 mesures (en degrés) |     |     |     |     |     |      |      |     |     | Moyennes |
|----------------------------|----------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|-----|-----|----------|
|                            | I                                | II  | III | IV  | V   | VI  | VII  | VIII | IX  | X   |          |
| 1. Pointes à l'obscurité   | 9,0                              | 4,0 | 7,0 | 6,0 | 3,0 | 2,5 | 10,0 | 9,6  | 4,1 | 8,0 | 6,2      |
| 2. Pointes à la lumière    |                                  |     |     |     |     |     |      |      |     |     |          |
| A                          | 4,2                              | 4,0 | 3,2 | 4,0 | 4,3 | 4,6 | 3,2  | 4,3  | 4,0 | 5,2 | 4,1      |
| B                          | 3,6                              | 3,7 | 4,2 | 4,0 | 3,1 | 4,5 | 3,9  | 3,9  | 3,4 | 5,2 | 3,8      |
| C                          | 3,7                              | 3,5 | 3,8 | 5,1 | 2,7 | 4,0 | 3,7  | 3,2  | 3,6 | 3,8 | 3,7      |
| D                          | 4,6                              | 4,5 | 4,7 | 3,5 | 4,6 | 5,3 | 4,2  | 4,3  | 4,1 | 3,9 | 4,4      |
| 3. Fragments à l'obscurité |                                  |     |     |     |     |     |      |      |     |     |          |
| A                          | 4,0                              | 3,8 | 2,9 | 3,6 | 4,0 | 3,8 | 4,0  | 3,5  | 3,7 | 4,1 | 3,8      |
| B                          | 3,6                              | 3,0 | 3,4 | 3,1 | 3,7 | 3,2 | 3,8  | 3,6  | 3,4 | 3,6 | 3,4      |
| 4. Fragments à la lumière  |                                  |     |     |     |     |     |      |      |     |     |          |
| A                          | 0,9                              | 0,8 | 1,5 | 1,2 | 1,1 | 1,1 | 1,3  | 0,7  | 1,4 | 1,0 | 1,1      |
| B                          | 1,6                              | 1,5 | 1,7 | 1,0 | 1,3 | 1,6 | 1,7  | 1,4  | 1,2 | 1,0 | 1,4      |

Le T. 42 autorise les remarques suivantes :

1. Des racines éclairées (Es. 1 et 2) contiennent moins d'auxines que des racines placées à l'obscurité. Ces résultats confirment les expériences précédentes (chap. III, D. 3).

2. Les portions de racines placées à la lumière (Es. 3 et 4) contiennent moins d'auxines que celles à l'obscurité.

#### 4. Discussion.

La lumière agit donc nettement sur la circulation des auxines, entraînant ainsi non seulement une destruction (ou une inactivation) de ces hormones, mais provoquant aussi un accroissement de leur vitesse de déplacement. Les radiations ultraviolettes, à ce point de vue, sont plus actives que les autres. Si l'intensité de la source ou la durée d'éclairement augmente, on constate que la circulation est accélérée pour diminuer ensuite. A la déviation succède la destruction.

## E. CONCLUSION

Comme un résumé détaillé des résultats acquis a été présenté à la fin de chaque expérience, la conclusion sera brève et peut se réduire aux faits importants.

1. La circulation longitudinale des auxines est nette et paraît composée de deux courants distincts : le premier, le moins important, est basipète (pointe-collet) et lié au courant transpiratoire. Le deuxième, basifuge, résulte de l'action directe de la pesanteur.

2. La circulation latérale complique, dans la racine, le problème de la circulation des auxines. Maxima au niveau du méristème, elle augmente lorsque la racine est en relation avec les parties supérieures de la plante.

3. Si la lumière provoque la destruction (ou l'inactivation) des auxines, elle modifie la circulation latérale en l'accéléralant. Les auxines semblent fuir la lumière.

4. La température, lorsqu'elle augmente, entraîne une accéléralation de la circulation longitudinale, tandis qu'elle ne modifie pas le transport latéral. Son action est donc indirecte, elle modifie probablement l'importance du courant transpiratoire et par suite la valeur du déplacement longitudinal. La cyclose ne semble donc pas intervenir dans la circulation auxinique.

## CHAPITRE V : ORIGINE DES AUXINES RADICULAIRES

### A. HISTORIQUE

Déjà, à la suite des essais de SACHS (1873), CHOLODNY (1924) et BÜNNING (1928), on pouvait prévoir que la pointe de la racine, présentant une action inhibitrice sur le développement du reste de l'organe, est le siège d'une élaboration d'hormones de croissance. CHOLODNY (1928) dépose des pointes de racines de *Zea Mays* sur des coléoptiles décapitées et observe des courbures. Ces pointes sont donc des sources d'auxines. HEIDT (1931) montre que la décapitation des racines entraîne une accéléralation de croissance de celles-

ci<sup>1</sup>. VAN DER WEIJ (1931) montre que la coléoptile produit encore des auxines pendant deux heures après la décapitation. GORTER (1932) s'oppose aux résultats de HEIDT, mais comme nous venons de le voir<sup>1</sup> l'inhibition n'est pas immédiate, elle dépend avant tout de l'âge de l'organe. HAWKER (1932) admet que les pointes de racines produisent une grande quantité d'auxines. CHOLODNY (1933) reprend et confirme ses travaux précédents. BOYSEN-JENSEN (1933) montre que la production d'hormones, par la pointe des racines s'accroît si l'agar utilisé est enrichi de certaines substances (chap. II. D. 3). Le glucose, en particulier, serait à la base de la formation des auxines. DU BUY (1933) cherche à préciser les facteurs qui agissent sur la production des auxines par les méristèmes et il insiste surtout sur le rôle de la pesanteur et de la température. THIMANN (1934) observe une production maxima d'auxines dans la racine DIJKMAN (1934) prétend qu'il n'y a pas de centres élaborateurs d'hormones chez les plantes et que les auxines seraient engendrées dans toutes les parties du végétal. KÖGL, ERXLEBEN et HAAGEN-SMIT (1934) montrent que chez *Hordeum* le siège de production des auxines est la graine. La formation des hormones de croissance augmenterait avec la germination. THIMANN et WENT (1934) étudient l'élaboration des hormones par les grains de pollen. AVERY (1935) s'occupe de la production des auxines dans les feuilles de *Nicotiana*; il constate que le degré d'élaboration diminue si l'âge de la feuille augmente. THIMANN et DOLK (1935) estiment que le mode de formation de l'hétéroauxine doit être rattaché à la désamination et à l'oxydation du tryptophane. LAIBACH et MEYER (1935) s'opposent aux conclusions de KÖGL et ses collaborateurs (1934) sur la production des auxines par la graine. Ces auteurs constatent en effet que la quantité d'auxines produites décroît au moment de la germination. CHOLODNY (1935) pense que c'est dans l'endosperme de la graine que l'auxine est produite, tandis que l'embryon semblerait l'absorber. D'autre part, cet auteur montre que la formation des hormones est nettement liée à la teneur en eau de la graine. NAGAO (1935) confirme cette hypothèse sur *Avena* et *Vicia*. VAN RAALTE (1936) en traitant des racines de *Vicia* par des solutions de glucose remarque une augmentation de la teneur en auxines et confirme ainsi la thèse de BOYSEN-JENSEN (1933). GAUTHERET (1935) en entreprenant l'étude de la croissance des racines isolées de *Lupinus* et *Zea Mays* a montré combien l'allongement des racines était considérable après séparation d'avec les parties supérieures. FIEDLER (1936) s'oppose aux résultats précédents, il constate que des racines isolées sur milieu gélosé nutritif (glucose) ne provoquent plus une courbure de la coléoptile; la racine ne fabriquerait pas (ou plus) d'auxines. Pour cet auteur, les auxines

<sup>1</sup> L'explication de ces essais peut être facilement donnée à la suite des expériences exposées plus haut (chap. III). Une quantité susoptimale d'auxines dans la racine provoque une inhibition. Supprimer la pointe, c'est supprimer la source, c'est donc arrêter l'inhibition de croissance. Mais, comme je l'ai montré, les résultats dépendent de l'âge de la racine.



contenues dans la racine proviendraient de la graine ou des feuilles. GEIGER-HUBER et BURLET (1936), qui étudient la croissance des racines isolées en présence d'hétéroauxine, apportent d'utiles renseignements sur la production de ces hormones de croissance par les racines. SKOOG (1937) montre la présence d'un précurseur dans les racines et les graines. Ce précurseur, entraîné par le courant de la transpiration, subirait une activation dans les feuilles et redescendrait alors sous forme d'auxines dans les racines. VAN OVERBEEK (1937), en enlevant les racines d'*Avena*, observe une diminution de la teneur en auxines des coléoptiles. VAN OVERBEEK et BONNER (1938) constatent que chez les racines de *Pisum* isolées les auxines (auxine a en particulier) sont encore décelables après 16 jours de culture, même si la racine est séparée de sa graine. VAN OVERBEEK (1939) met en évidence l'élaboration des hormones de croissance par les racines de *Pisum in vitro*, cultivées en présence d'aneurine. BOUILLENNE et BOUILLENNE-WALRAND (1939) constatent que dans les organes inanitiés il n'existe plus d'auxines dosables et pourtant ces organes peuvent donner des racines. Ces auteurs suggèrent alors la thèse de la rhizocaline. HWANG et PEARSE (1940) insistent sur le rôle de l'hétéroauxine dans la germination et montrent les relations entre cette hormone et l'azote contenu dans les racines. TANG et LOO (1940) montrent le rôle de la graine dans la formation des feuilles et des racines. La production augmente si celles-ci sont traitées par de l'hétéroauxine. DANGEARD (1941) signale que la décapitation des racines d'*Allium* entraîne la formation de radicelles. Pour MEITES (1943-44) les méristèmes seraient le siège de la synthèse des auxines, celles-ci formées également dans l'embryon à une dose excito-mitotique diffuseraient dans le sens coiffe-collet. En progressant, le flux polarisé drainerait toutes les cellules, s'amplifierait et atteindrait la dose inhibo-mitotique qui, par sa toxicité, déclencherait les processus de différenciation. DETTWEILER (1943) montre sur *Tagetes* et *Coleus* qu'une application d'hétéroauxine entraînerait une augmentation de la production des auxines dans la plante. KULESCHA et CAMUS (1948), étudiant la teneur en auxines des racines d'endives, abordent le problème des corrélations d'inhibition. Ces auteurs sont ainsi amenés à s'opposer à la thèse classique de THIMANN. PILET (1948-50) indique la formation dans les étamines d'hormones de croissance qu'il est difficile de doser. L'auteur insiste en particulier sur l'inactivation de ces corps par la lumière, phénomène qui lui permet d'expliquer l'inversion géotropique des étamines. En étudiant la rhizogénèse des tiges et des feuilles, il montre l'importance du facteur concentration sur les phénomènes de croissance et de morphogénèse ; une dose susoptimale d'auxines est nettement rhizogène. WILDMAN et BONNER (1948) rappellent que le tryptophane donne naissance à l'hétéroauxine. Des enzymes spécifiques ayant été découvertes dans les pointes d'organes (méristèmes) prouveraient le rôle de ces tissus dans l'élaboration des hétéroauxines à partir de tryptophane.

## B. BUT DE CETTE ETUDE

Cet historique montre que le problème de l'origine des auxines est loin d'être résolu. D'une part, certains auteurs admettent l'absence chez les végétaux de centres élaborateurs d'hormones, d'autre part quelques physiologistes situent la source de ces corps dans la graine, les feuilles ou les méristèmes.

Pour compléter l'étude de la répartition des auxines dans la racine il faut aborder le problème de leur origine et chercher quelle part les feuilles, les graines et les méristèmes radiculaires prennent dans la formation des hormones de croissance. A première vue, on peut dire que les auxines trouvées en si grande quantité dans la racine ne proviennent pas seulement de la racine elle-même, mais également des autres parties de la plante.

## C. ROLE DE LA GRAINE

### 1. Introduction.

Tous les essais réalisés dans cette étude portent sur des germinations obtenues à l'aide de milieu gélosé enrichi (chap. I, D. 1). La graine doit certainement apporter à la racine des auxines, mais pour bien comprendre ce problème, il convient de diviser cette étude en deux parties.

a) Etude de la teneur en auxines de la graine au cours du développement des racines.

b) Etude du développement des racines lorsqu'on a enlevé la graine à diverses périodes de la germination.

### 2. Teneur en auxines de la graine.

A la suite des travaux d'EVERY, BERGER et SHALUCHA (1941) et de HAAGEN-SMIT, LEECH et BERGREN (1942), on est arrivé à la conclusion que les auxines contenues dans la graine existent sous forme d'un complexe soluble dans l'eau, mais insoluble dans le chloroforme. On a appelé ce complexe, le *précurseur d'albumen*. Aussi, pour évaluer la teneur des graines en auxines, avons-nous utilisé l'eau (18°) au lieu de chloroforme.

Le tableau 43 autorise les remarques suivantes :

1. la teneur en auxines dans la graine semble augmenter légèrement au cours de la germination. (Cette observation

confirme ainsi les travaux de KÖGL, ERXLEBEN et HAAGEN-SMIT (1934) et contredit la thèse de LAIBACH et MEYER (1935) ;

2. la graine produirait des auxines au fur et à mesure que les racines se développent.

TABLEAU 43. — Teneur en auxines (puissance de 10 Mol. ABIA) des graines de *Lens* ayant produit des racines de longueurs variables. Les valeurs correspondent à 1/20 de graine (20 blocs pour une graine).

| Longueurs des racines en mm | Séries de 20 mesures |    |     |    |    | Moyennes |
|-----------------------------|----------------------|----|-----|----|----|----------|
|                             | I                    | II | III | IV | V  |          |
| 0                           | —7                   | —4 | —3  | —9 | —6 | —6       |
| 5                           | —8                   | —7 | —3  | —3 | —8 | —6       |
| 10                          | —7                   | —3 | —2  | —7 | —7 | —5       |
| 15                          | —2                   | —4 | —8  | —6 | —5 | —5       |
| 20                          | —6                   | —3 | —5  | —6 | —5 | —5       |
| 25                          | —7                   | —3 | —3  | —4 | —5 | —4       |
| 30                          | —4                   | —4 | —7  | —4 | —2 | —4       |
| 35                          | —2                   | —6 | —5  | —5 | —3 | —4       |
| 40                          | —4                   | —3 | —5  | —7 | —3 | —4       |

### 3. Croissance de la racine séparée de la graine.

Pour saisir le rôle des auxines apportées par la graine dans le développement des racines, il suffit d'enlever la graine aux divers moments de la croissance radiculaire (chap. I, E. 1).

Les essais suivants ont été réalisés (fig. 17) :

- N) la graine n'a pas été ôtée ;
- a) la graine est enlevée le premier jour de la germination ;
- b) la graine est enlevée le sixième jour de la germination ;
- c) la graine est enlevée le quatorzième jour de la germination.

Chaque point représente la moyenne de 25 mesures.

La fig. 17 permet les remarques suivantes :

1. si les graines sont enlevées le premier jour, la racine croît moins rapidement, mais son développement reprendra au bout de quelques jours ;
2. si les graines sont enlevées le sixième jour, la croissance ralentit mais moins fortement que précédemment ;
3. si les graines sont enlevées le 14<sup>e</sup> jour, la croissance s'accélère.

### 4. Discussion.

Lorsque la racine est jeune, et qu'on supprime la graine, sa vitesse de croissance est fortement diminuée ; c'est donc que la

graine apporte à la racine des hormones de croissance qui complètent celles qu'elle produit ou qu'elle reçoit d'ailleurs.

Si la racine est plus âgée, l'absence de la graine se traduit immédiatement par une accélération temporaire du développement. Il y a trop d'auxines à ce moment-là; mais l'apport de la graine est supprimé, la dose n'augmente que très faiblement, l'inhibition de développement est par conséquent moins forte.

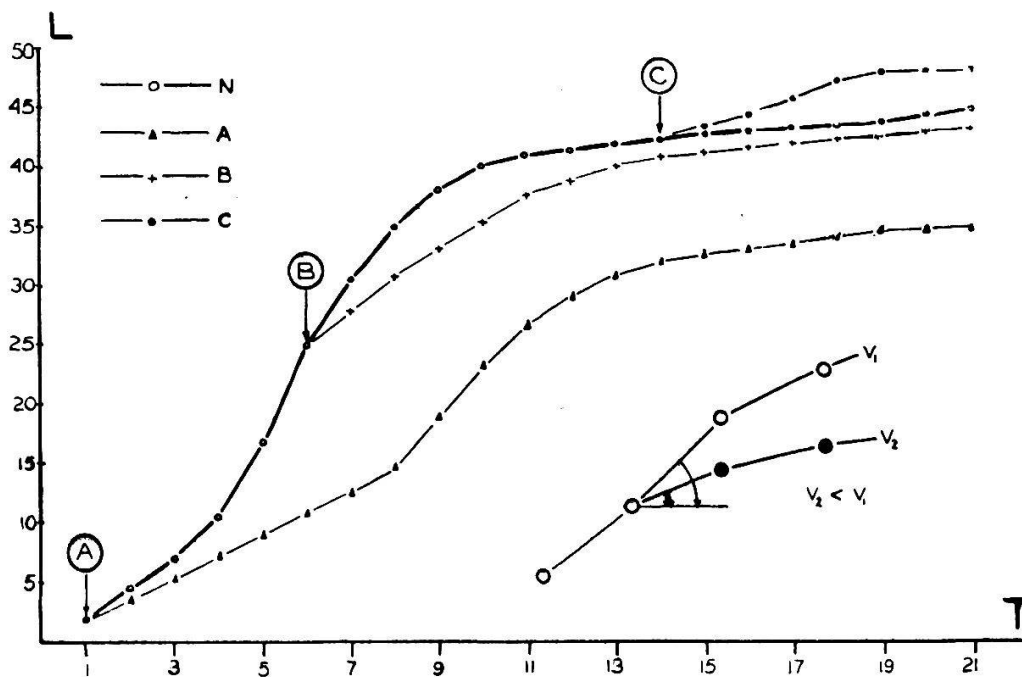


FIG. 17.

T. Durée des essais en jours. L. Allongement en mm. V. Vitesse de croissance. N. Racines avec graine (témoins). A. Racines dont la graine a été enlevée dès le premier jour de la germination. B. Graine enlevée dès le sixième jour. C. Graine enlevée dès le quatorzième jour.

## D. RÔLE DES FEUILLES

### 1. Introduction.

Il faut remarquer qu'avant le 14<sup>e</sup> jour les feuilles ne sont guère développées; les mesures ne pourront donc être faites qu'à partir de ce moment-là. La lumière joue en outre un rôle évident dans l'élaboration des auxines par les feuilles (D. 3).

### 2. Croissance de la racine en l'absence de feuilles.

La technique est pareille à la précédente (C. 1). Il suffit, pour mettre en évidence le rôle des feuilles dans l'élaboration

des auxines radiculaires, de supprimer ces organes. Les expériences, consignées dans la fig. 18, ont été les suivantes :

- N) racines possédant feuilles et graines  
 a) racines dépourvues de graines mais munies de feuilles  
 b) racines dépourvues de feuilles mais liées à la graine  
 c) racines privées de feuilles et de graines.

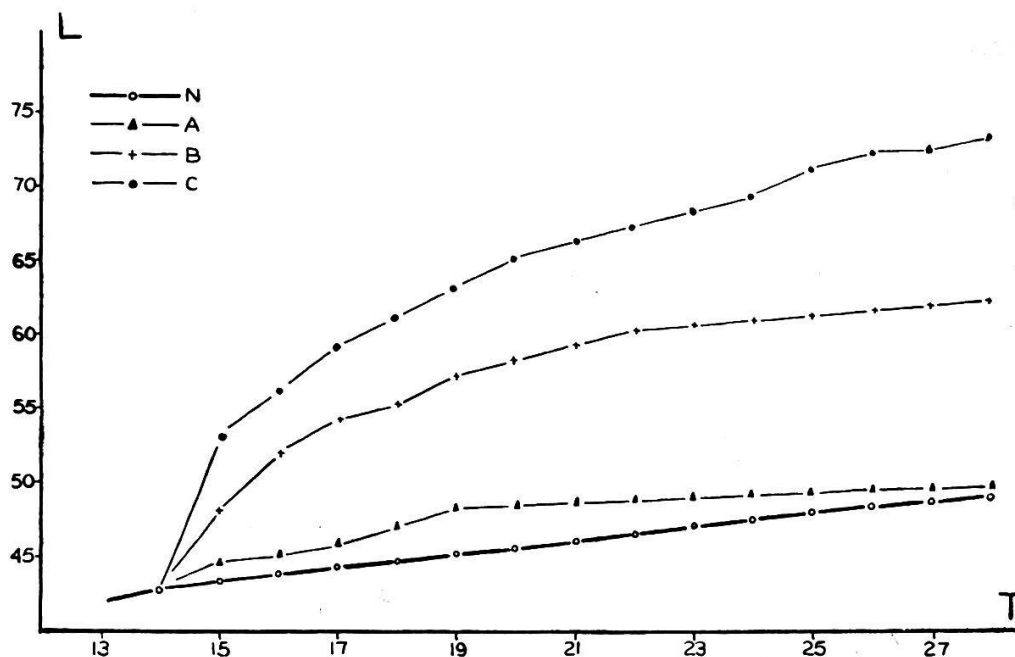


FIG. 18.

T. Durée des essais en jours. L. Allongement en mm. Allongement des racines pour les cas suivants : N. Présence de feuilles-présence de graines. A. Présence de feuilles absence de graine. B. Absence de feuilles-présence de graine. C. Absence de feuilles-absence de graine.

Dans ces essais, les graines et les feuilles ont été enlevées le 14<sup>e</sup> jour. Chaque point du graphique correspond à la moyenne de 25 mesures. L'examen de la fig. 18 permet de tirer les conclusions suivantes :

1. en enlevant la graine, les feuilles étant intactes, la croissance augmente légèrement (fig. 17 c) ; mais le développement s'accélère davantage si les graines restent liées aux racines, les feuilles étant détruites ;
2. donc les feuilles apportent plus d'auxines aux racines que les graines ;
3. si graines et feuilles sont enlevées, la croissance est encore plus forte.

### 3. L'importance de la lumière.

Les expériences précédentes ont prouvé le rôle des feuilles dans la production des auxines. La lumière contribue-t-elle à

augmenter cette élaboration ? Pour résoudre cette question les essais suivants ont été réalisés :

- N) croissance des racines en présence de feuilles à la lumière ;
- a) croissance des racines en l'absence de feuilles ;
- b) croissance des racines en présence de feuilles à l'obscurité.

**TABEAU 44.** — *Allongement des racines en mm (v. texte D. 3).*

| Jours | Séries de mesures (moyennes de 25) |      |      |      |
|-------|------------------------------------|------|------|------|
|       | Essais :                           | N    | a)   | b)   |
| 13    |                                    | 42,0 | 42,0 | 42,0 |
| 14    |                                    | 43,0 | 43,0 | 43,0 |
| 15    |                                    | 43,5 | 48,0 | 45,0 |
| 16    |                                    | 44,0 | 52,0 | 48,5 |
| 17    |                                    | 44,5 | 54,5 | 49,0 |
| 18    |                                    | 44,5 | 55,0 | 50,0 |
| 19    |                                    | 45,5 | 57,0 | 51,0 |
| 20    |                                    | 45,5 | 58,0 | 52,5 |
| 21    |                                    | 46,0 | 59,0 | 53,0 |
| 22    |                                    | 46,5 | 60,0 | 54,0 |
| 23    |                                    | 47,0 | 60,5 | 55,5 |
| 24    |                                    | 47,5 | 60,5 | 55,5 |
| 25    |                                    | 47,5 | 61,0 | 56,5 |
| 26    |                                    | 48,0 | 61,5 | 56,5 |
| 27    |                                    | 48,5 | 61,5 | 57,0 |
| 28    |                                    | 48,5 | 62,0 | 58,0 |

Les mesures exposées dans le tableau 44 montrent que :

1. l'absence des feuilles entraîne une nette accélération de croissance des racines (a) ;
2. la présence des feuilles, placées à l'obscurité, entraîne encore une augmentation du développement; cette augmentation est pourtant plus faible (b) ;
3. la présence des feuilles à la lumière provoque une inhibition du développement des racines (N) ;
4. donc la lumière joue un rôle net sur le développement des racines. Agit-elle directement sur l'activation des auxines ou contribue-t-elle à la formation de substances secondaires ? C'est là un problème important et encore non résolu.

#### **4. Rôle comparé des feuilles, des graines et de la lumière.**

Il était intéressant d'étudier la teneur en auxines de racines privées ou munies de feuilles ou de graines. En faisant varier la lumière, on pourra en outre préciser le rôle de la photo-



synthèse sur l'élaboration d'auxines radiculaires (ou d'éventuelles substances secondaires).

Examinons pour cela la répartition des auxines dans des racines de 14 cm, en présence ou en absence de feuilles, de graines à l'obscurité ou à la lumière :

| <i>Essais :</i> | <i>Feuilles</i> | <i>Graines</i> | <i>Eclairage</i> |
|-----------------|-----------------|----------------|------------------|
| a)              | présence        | présence       | lumière          |
| b)              | présence        | présence       | obscurité        |
| c)              | présence        | absence        | lumière          |
| d)              | présence        | absence        | obscurité        |
| e)              | absence         | présence       | — <sup>1</sup>   |
| f)              | absence         | présence       | —                |

TABLEAU 45. — Teneur en auxines (puissance de 10 Mol. ABIA) de 1/20 racine (20 blocs pour une racine), v. texte.

| Essais | Séries de 30 mesures |      |     |      |      | Moyennes |
|--------|----------------------|------|-----|------|------|----------|
|        | I                    | II   | III | IV   | V    |          |
| a      | — 3                  | — 5  | — 4 | — 3  | — 5  | — 4      |
| b      | — 7                  | — 4  | — 5 | — 7  | — 5  | — 6      |
| c      | — 7                  | — 8  | — 7 | — 6  | — 7  | — 7      |
| d      | — 10                 | — 7  | — 7 | — 8  | — 9  | — 8      |
| e      | — 7                  | — 9  | — 9 | — 8  | — 8  | — 8      |
| f      | — 11                 | — 10 | — 8 | — 10 | — 11 | — 10     |

Plusieurs constatations peuvent être tirées du tableau 45, je n'en retiendrai qu'une seule.

Le simple fait d'enlever les feuilles à une plante (ou de supprimer la source lumineuse qui les éclaire) entraîne une très nette diminution de la teneur en auxines des racines.

Les auxines radiculaires ont une concentration variable suivant l'exposition des feuilles à la lumière. Ces hormones n'assurent donc pas uniquement, comme le veut BOUILLENNE, la transformation Rhizocaline mobile — Rhizocaline fixe, mais jouent un rôle actif dans la morphogenèse.

J'ai eu l'occasion ailleurs de montrer la signification réelle de cette théorie (PILET, 1948-1950).

<sup>1</sup> Comme dans ces deux cas il n'y a pas de feuilles, le facteur lumière ne doit jouer aucun rôle.

## 5. Discussion.

Les feuilles fournissent donc la plus grande partie des auxines radiculaires. Mais on peut se demander quel est le rôle exact de la lumière dans cette élaboration. Le problème est certes difficile. Nous venons de voir que les radiations lumineuses provoquent l'inactivation ou la destruction des auxines et entraînent de plus leur déviation. Il faut admettre en outre que ces mêmes radiations sont capables de provoquer la synthèse de ces hormones ou du moins leur activation. La thèse de la rhizocaline, en simplifiant le sujet, ne paraît pas apporter une solution satisfaisante.

### E. ROLE DE LA RACINE

#### 1. Introduction.

La racine peut être considérée comme siège de production de ses propres auxines. Les travaux contradictoires publiés sur la croissance des racines permettent d'envisager le méristème comme point de départ des hormones radiculaires.

TABLEAU 46. — Allongement de racines décapitées  
Séries de 30 mesures en mm.

| Jours | Essais | N  | a  | b  | c  |
|-------|--------|----|----|----|----|
| 1     |        | 2  | 2  | 2  | 2  |
| 2     |        | 4  | 3  | 4  | 4  |
| 3     |        | 7  | 4  | 7  | 7  |
| 4     |        | 11 | 6  | 11 | 11 |
| 5     |        | 17 | 8  | 17 | 17 |
| 6     |        | 25 | 9  | 25 | 25 |
| 7     |        | 31 | 9  | 27 | 31 |
| 8     |        | 35 | 11 | 29 | 35 |
| 9     |        | 38 | 13 | 30 | 38 |
| 10    |        | 40 | 16 | 31 | 40 |
| 11    |        | 41 | 20 | 33 | 41 |
| 12    |        | 42 | 28 | 35 | 42 |
| 13    |        | 43 | 36 | 38 | 43 |
| 14    |        | 43 | 38 | 40 | 43 |
| 15    |        | 44 | 40 | 41 | 47 |
| 16    |        | 44 | 43 | 41 | 49 |
| 17    |        | 44 | 44 | 42 | 50 |
| 18    |        | 45 | 44 | 43 | 52 |

## 2. Croissance de racines décapitées.

Le facteur temps, comme nous l'avons montré, joue un rôle essentiel. C'est pourquoi les expériences suivantes ont été réalisées (T. 46) :

- N) racines intactes (témoins) ;
- a) racines décapitées le 1<sup>er</sup> jour de la germination ;
- b) racines décapitées le 2<sup>e</sup> jour de la germination ;
- c) racines décapitées le 14<sup>e</sup> jour de la germination.

Du tableau 46 nous tirons les remarques suivantes :

1. si des racines jeunes (1<sup>er</sup> et 6<sup>e</sup> jours) sont décapitées, leur croissance est très ralentie ;

2. si, au contraire, on décapite des racines plus âgées (14<sup>e</sup> jour), la croissance est légèrement accélérée.

La présence d'une source auxinique radiculaire est donc prouvée.

Une racine jeune contient peu d'auxines ; supprimons la région qui en produit, son développement ne saurait être que ralenti <sup>1</sup>.

Par contre, une racine âgée contient davantage d'auxines (dose susoptimale) ; si on lui enlève son méristème, l'apport qui l'inhibe est provisoirement supprimé et la croissance reprend.

## F. CONCLUSION

Quelques points essentiels développés dans ce chapitre peuvent être relevés.

1. Les essais présentés confirment complètement la thèse adoptée dans les chapitres précédents ; une racine contient une quantité susoptimale d'auxines ; elle met cependant un certain temps avant d'atteindre la valeur correspondante au-dessus de laquelle elle est inhibée. Ce temps doit varier avec les espèces. Il existe des racines très jeunes qui ne sont pas encore à ce stade d'inhibition. Ainsi une même racine, suivant le moment où on l'étudie, réagira différemment. Cette remarque explique la plupart des divergences observées par les auteurs qui ont étudié ce problème.

2. La graine, les feuilles et les méristèmes radiculaires sont de véritables sources d'auxines. Bien qu'il soit difficile d'évaluer leur importance relative, on peut dire que les feuilles fournissent plus d'auxines à la racine que la graine qui, elle, doit en produire davantage que les méristèmes radiculaires.

<sup>1</sup> Ce ralentissement est évidemment temporaire et les feuilles et la graine rétabliront rapidement l'équilibre.

## CHAPITRE VI : RÔLE DES AUXINES DANS LE DÉVELOPPEMENT RADICULAIRE

### A. HISTORIQUE

DOLK (1930) pense que les hormones de croissance n'agissent que sur l'élongation des membranes et sont nécessaires à la croissance du végétal. WHITE (1933), au contraire, estime que les hormones ne jouent aucun rôle dans la croissance des racines. KÖGL, HAAGEN-SMIT et ERXLEBEN (1934) montrent que les auxines inhibent le développement des racines d'*Avena*, qui s'épaississent au lieu de s'allonger. HEYN (1934) pense que les auxines agissent sur l'extensibilité et la plasticité des membranes. GAUTHERET (1935) montre que les auxines provoquent la formation de nodosités radiculaires et présentent une action rhizogène incontestable à certaines concentrations. GOUVENTAK et HELLINGA (1935) étudient le rôle des auxines dans la morphogenèse. SNOW (1935) démontre chez *Helianthus*, l'action des auxines sur le cambium. SÖDING (1936) confirme ces résultats chez les plantes ligneuses. Pour LANE (1936), les racines d'*Avena* sont inhibées par les substances de croissance. GEIGER-HUBER et BURLET (1936) observent que de très faibles concentrations de substances de croissance, ajoutées à des racines cultivées *in vitro*, peuvent accélérer la croissance des racines. BOYSEN-JENSEN (1936) constate que les racines sont très sensibles à la concentration en hormones de croissance du milieu. FIEDLER (1936) admet que les auxines ne jouent aucun rôle dans le développement des racines et insiste sur l'impossibilité d'y déceler ces hormones; il montre que des milieux de culture totalement privés de substances de croissance peuvent assurer le développement des racines. THIMANN (1936) pense au contraire que les auxines sont nécessaires, mais qu'il est difficile de les mettre en évidence dans le milieu de culture. BROWN et GARDNER (1936) attribuent aux auxines non seulement un rôle dans l'élongation cellulaire, mais aussi dans la division des cellules. BONNER (1936) insiste sur la relation entre les auxines et la respiration. ROBBINS et JACKSON (1937) étudient l'action de l'hétéroauxine sur les plantes et observent des différences très nettes entre le développement des tiges (accélération) et celui des racines (inhibition). JOST et REISS (1937) admettent qu'une adjonction d'auxines à la racine provoque une inhibition de croissance de cet organe, mais déclenche la formation prématurée de racines latérales. BURLET (1938) confirme cette thèse à propos du mésocotyle de *Zea Mays*. FISCHNICH (1938) montre que des segments de rameaux de *Populus nigra*, traités

par du b. indolylacétate de Na réagissent différemment suivant la concentration utilisée : de faibles concentrations entraînent la formation de racines, tandis que de fortes doses provoquent la naissance de bourgeons. REINDERS (1938) démontre qu'après traitement à l'auxine, les tissus végétaux absorbent plus d'eau que les témoins. MITCHELL et STUART (1939) étudient la croissance et le métabolisme des boutures de *Phaseolus* à l'aide de l'hétéroauxine. Suivant la concentration utilisée, il y aurait mobilisation plus ou moins grande de glucides et de protides vers la racine. BONNER et KOELFLI (1939), s'opposent aux conclusions de ROBBINS et JACKSON. Pour eux ces hormones agissent de la même façon sur la tige et la racine. LEVAN (1939) étudie les phénomènes cytologiques provoqués chez les racines d'*Allium Cepa* à la suite d'application de diverses substances de croissance (une polyploïdie très nette apparaît). NOIRFALISE (1939) montre que l'action de l'hétéroauxine est fortement dépendante du pH ; elle provoquerait l'arrêt de croissance du méristème terminal, mais empêcherait une activation du développement du péricycle, d'où formation accélérée de racines latérales. CAVAUDAN (1939) étudie la tuméfaction des racines par les substances modificatrices de la caryocinèse. AMLONG (1939) montre que des radicules décapitées de *Vicia Faba*, trempées pendant dix minutes dans des solutions auxiniques ont un développement variable selon que la concentration est faible (activation) ou forte (inhibition). MOUREAU (1939) pense que l'hétéroauxine, à forte concentration, hâte l'évolution du cambium et augmente son activité génératrice. Il admet en outre l'existence d'un facteur spécial encore inconnu qui orienterait la différenciation cellulaire. ADDICOOT et DEVIRIAN (1939) insistent sur l'importance de l'acide nicotinique et des vitamines B<sub>1</sub> et B<sub>6</sub> sur la croissance de racines isolées. BONNER et DEVIRIAN (1939) tentent d'établir les relations qui existent entre ces corps et les hormones de croissance. HWANG et PEARSE (1940) montrent l'action de l'hétéroauxine sur des graines de *Vicia* et d'*Avena* et l'importance du traitement auxinique sur le développement des racines. AMLONG et NAUNDORF (1941) plongent des racines de *Vicia* pendant un certain temps dans des solutions de substances de croissance et observent une formation rapide de racines latérales. Ces auteurs sont amenés à comparer l'action de ces corps avec celle de l'acide ascorbique et la vitamine B<sub>1</sub>. WURGLER (1942) étudie la croissance des racines de *Zea Mays in vitro* en milieux organiques et compare l'action de diverses substances de croissance en présence ou absence de glucides. MEITES (1943) à propos des racines de *Lupinus* et *Allium*, pense que les auxines en faibles doses exciteraient la division cellulaire, tandis qu'en fortes doses elles bloqueraient les processus de division et déclencheraient les phénomènes de différenciation. COMMONER, FOGEL et MULLER (1943) reprennent les travaux de REINDERS et montrent qu'un traitement auxinique entraîne une élévation de l'absorption de l'eau par les tissus. BERGER et AVERY (1943), en étudiant une deshydrogénase de la coléoptile, apportent une preuve solide aux travaux de BONNER. VAN OVERBEEK (1944) attribue aux auxines le pouvoir d'élever les échanges d'eau dans les tissus et

confirme les travaux précédents. DUHAMET (1945) poursuit son étude de l'action de l'hétéroauxine et de la colchicine sur la croissance des racines. PILET (1949) montre à propos de *Thuja* l'action de certaines substances sur la rhizogenèse et poursuit ses recherches sur *Salvinia* (1949) et sur les feuilles de *Ramonda* (1950). Le rôle de l'hétéroauxine dans l'élongation cellulaire est précisé dans ses travaux sur le géotropisme des étamines d'*Hosta caerulea* (1949-50). BURSTROM (1949) aborde le problème de l'assimilation des nitrates par des racines à la suite d'un traitement auxinique. STENLID (1949) étudie la variation de la respiration des racines en relation avec l'application d'auxines sur ces organes. GALSTON (1949) montre que l'acide nicotinique augmente le pouvoir rhizogène de l'hétéroauxine. SLANKIS (1950) étudie le bourgeonnement des racines cultivées *in vitro* sous l'action de substances de croissance. BURSTROM (1950) s'occupe avec WILSKE du rôle inhibiteur de l'acide triphénoxyacétique et de ses dérivés sur le développement des racines d'*Avena*. GOODWIN et TARES (1950) étudient systématiquement l'action de la coumarine et de ses dérivés sur la croissance des racines. TORREY (1950) suit le développement des racines *in vitro* en présence d'hétéroauxine. WARMKE (1950) cherche à préciser l'action des auxines à diverses concentrations sur l'orientation morphogénétique des racines.

## B. BUT DE CETTE ETUDE

L'historique qui précède a mis en évidence le rôle multiple attribué par les physiologistes aux auxines. Il convenait de reprendre systématiquement ce problème et d'essayer de mettre au point une théorie concernant l'action de ces hormones et des substances de croissance en relation avec le développement des racines de *Lens* et les résultats obtenus plus haut.

J'ai toujours adopté dans ce travail une convention simple et fort usitée qui consiste à désigner par le terme d'hormones de croissance les corps fabriqués par le végétal et qui agissent sur celui-ci en faible quantité. Ce sont les auxines a et b, et l'hétéroauxine. Par contre, j'appelle substances de croissance les produits synthétisés au laboratoire, qui possèdent les mêmes propriétés que les substances précédentes, sans avoir nécessairement la même constitution chimique. Ce sont, par exemple, l'acide a.naphtylacétique, l'acide a.naphtylpropionique, l'acide a.naphtylbutyrique, l'acide 2.4 dichlorophénoxyacétique et leurs très nombreux dérivés.

## C. ROLE DES HORMONES DE CROISSANCE

En étudiant la croissance des racines, deux points intéressants ont été signalés (chap. I, E. 1).

1. La vitesse d'allongement des racines est faible au début de la germination, mais elle augmente rapidement, passe par une valeur maxima pour décroître ensuite.



2. Cette vitesse de croissance dépend aussi de la région considérée. Ainsi le méristème se développe plus rapidement (pour de jeunes racines en tout cas) que le reste de la racine.

Ces deux observations, classiques depuis les recherches de SACHS, peuvent être aisément interprétées. En effet, une jeune racine possède peu d'auxines et sa croissance est faible ; quand la concentration des hormones s'élève, la vitesse de développement augmente, mais le taux en auxines devient bientôt trop fort, et la racine entre en période d'inhibition. En outre, pour de jeunes racines, c'est au niveau du méristème que le taux en auxines est le plus élevé, c'est donc là que la croissance doit être la plus forte.

En faisant varier par des opérations diverses (éclairage, suppression des sources auxiniques, etc.) la concentration des hormones radiculaires, on modifie la croissance des racines. Il va sans dire que ces changements dépendent uniquement de la concentration en auxines des racines, leur sens sera donc différent, voire même opposé, si le matériel n'a pas le même âge. Voilà donc expliquée une partie des contradictions nombreuses qu'on trouve dans les travaux cités.

#### D. ROLE DES SUBSTANCES DE CROISSANCE

##### 1. Introduction.

On ne peut comprendre le rôle exact des substances de croissance dans le développement des racines si l'on ne connaît pas celui des hormones de croissance que nous venons de préciser. En effet, suivant l'âge de la racine (par conséquent suivant l'importance de sa teneur en auxines), la réponse de ces organes à un traitement par des substances de croissance sera toute différente. De nombreux essais ont été entrepris à l'aide de substances de croissance diverses<sup>1</sup>. Dans cette étude seules seront citées les expériences qui utilisent un sel de l'hétéroauxine (le b. indolylacétate de K; PM : 213; en solution aqueuse et dont la concentration sera donnée en Mol. BIAK).

Trois groupes d'essais ont été réalisés.

1. Les racines sont traitées et on observe leurs réactions.
2. Les feuilles sont traitées et on étudie le développement des racines.
3. Les graines sont traitées et on étudie le développement des racines.

<sup>1</sup> Je tiens à remercier, pour les renseignements et les substances qu'elles ont bien voulu me faire parvenir, les maisons Dr Maag, S. A., Dielsdorf; Hoffmann-La Roche, S. A., Bâle; Plant Products Corporation, Bruxelles; Grandjon Saint-Marcel, Marseille et la Société de produits chimiques S. P. I. C., Beaucaire.

## 2. Traitement des racines.

Les racines sont cultivées dans de la sciure humide. Lorsqu'elles se sont développées pendant un certain temps (1, 6, 12 jours) on ajoute au milieu de culture la substance indiquée plus haut en concentration connue.

### A. RACINES TRAITÉES A L'ÂGE D'UN JOUR.

Un jour après le départ de la germination, les racines sont aspergées par 500 cc de b. indolylacétate de K pour 100 racines placées sur de la sciure humide (surface : 300 cm<sup>2</sup> ; épaisseur : 3 cm). L'allongement de chaque racine est alors déterminé jour après jour.

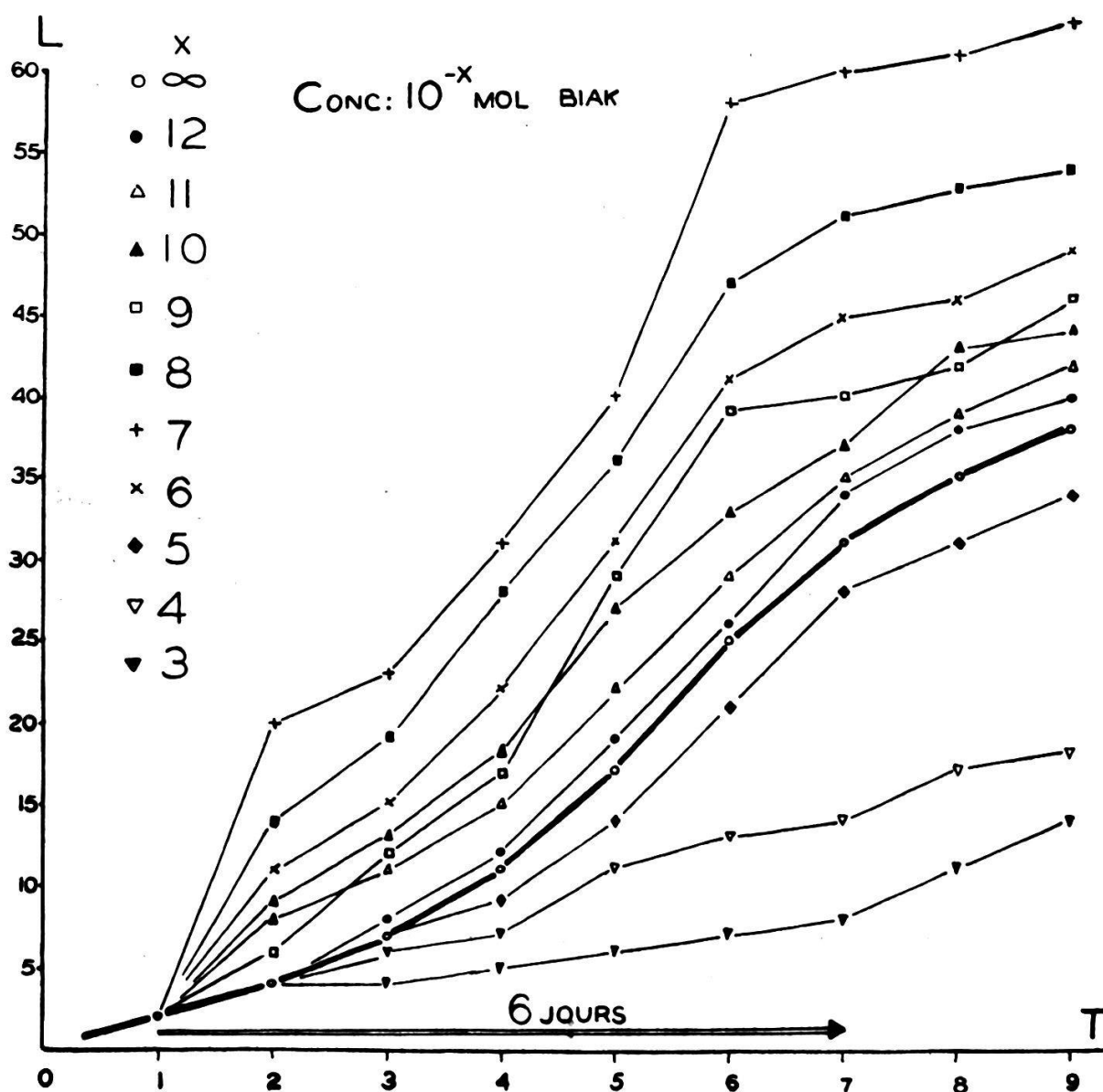


FIG. 19.

T. Durée des essais en jours. L. Allongement des racines traitées en mm. Les concentrations de b. indolylacétate de K utilisées sont indiquées en puissance négative de 10 (Mol. BIK).

L'examen de la fig. 19 montre que :

1. les concentrations  $10^{-12}$  à  $10^{-6}$  Mol. BIAK/litre activent le développement des racines ;
2. la concentration  $10^{-7}$  Mol. BIAK/litre est la plus favorable ; elle entraîne l'accélération maxima ;
3. les concentrations supérieures à  $10^{-5}$  Mol. BIAK/litre inhibent la croissance des racines.

#### B. RACINES TRAITÉES A L'AGE DE 6 JOURS.

Six jours après le départ de la germination, les racines sont traitées dans les mêmes conditions que précédemment. Les

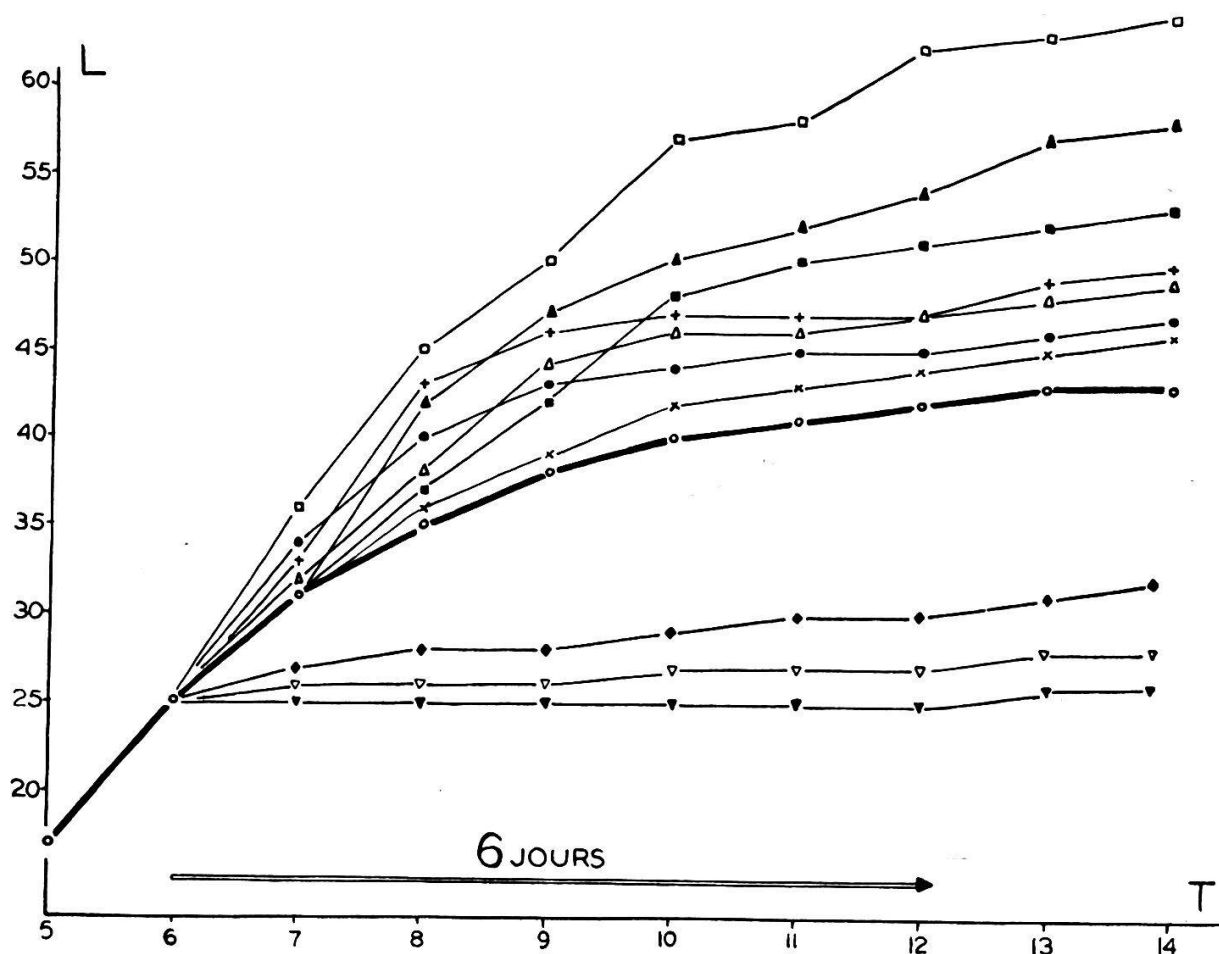


FIG. 20. — Voir la légende de la fig. 19.

conclusions suivantes peuvent être tirées du graphique (fig. 20) :

1. les concentrations  $10^{-12}$  à  $10^{-6}$  Mol. BIAK/litre, activent le développement des racines ;
2. la concentration  $10^{-9}$  Mol. BIAK/litre est la plus favorable ; elle entraîne une accélération maxima ;
3. les concentrations supérieures à  $10^{-5}$  Mol. BIAK/litre inhibent la croissance des racines.

## C. RACINES TRAITÉES A L'ÂGE DE 12 JOURS.

Douze jours après le départ de la germination, les racines sont traitées comme avant.

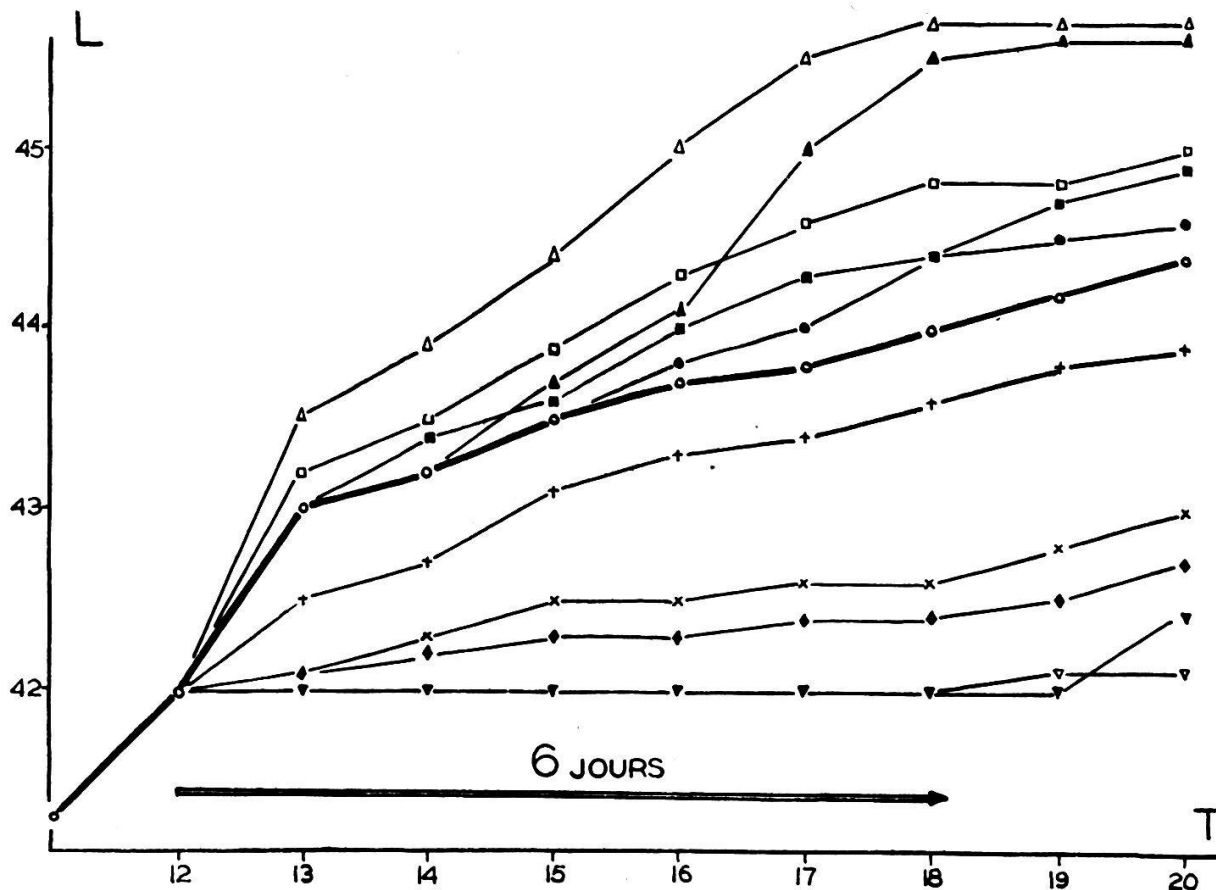


FIG. 21. — Voir la légende de la fig. 19.

L'examen de la fig. 21 montre que :

1. les concentrations  $10^{-12}$  à  $10^{-9}$  Mol. BIAK/litre activent le développement des racines ;
2. la concentration  $10^{-11}$  Mol. BIAK/litre est la plus favorable ; elle entraîne une accélération maxima ;
3. les concentrations supérieures à  $10^{-8}$  Mol. BIAK/litre inhibent le développement des racines.

D. COMPARAISON DES MESURES PRÉCÉDENTES :  
NOUVEAU TEST QUANTITATIF.

Il s'agit de comparer l'action du b.indolylacétate de K, à concentration variable, sur les racines de *Lens*, suivant le moment du traitement. On peut adopter une représentation

graphique commode qui rapporte les variations d'allongement des racines en fonction du témoin (conc :  $10^{-\infty}$  Mol. BIAK) et pour une durée déterminée de l'essai (6 jours par exemple).

Les formules suivantes ont été utilisées pour construire les courbes de la figure 22.

$$1. \quad p \text{ (en \%)} = 100 \cdot \frac{(Z - T)}{T}$$

$$2. \quad Z = L_A - L_B$$

$Z$ ,  $T$ ,  $L_B$  et  $L_A$  sont exprimés en cm ;  $p$  exprime le degré d'activation (positif) ou d'inhibition (négatif) de la croissance des racines, rapporté à celui du témoin ( $p = 0$ ).  $T$  représente la variation de croissance de racines non traitées (témoins) entre le jour du traitement (A) et 6 jours après (B), tandis que  $Z$  exprime cette même variation pour des racines traitées. Ainsi pour calculer  $Z$  il suffira (formule 2) de soustraire de la longueur de la racine traitée à l'âge de 6 jours (B) la longueur de la racine au moment du traitement (A).

L'application de ces formules pour les cas observés (fig. 19, 20 et 21) donne la fig. 22.

D'où les conclusions suivantes :

1. la croissance varie suivant la concentration du b. indolyl-acétate de K utilisée. A faibles doses, elle s'accélère ; à fortes doses, elle diminue ;

2. l'accélération maxima de croissance varie suivant l'âge des racines. Pour des racines d'un jour, elle correspond à une concentration de  $10^{-7}$  Mol. BIAK, pour des racines de 6 jours, elle est de  $10^{-9}$  Mol. BIAK, enfin pour des racines de 12 jours, elle vaut  $10^{-11}$  Mol. BIAK ;

3. il faut plus d'auxines pour inhiber une jeune racine qu'une racine plus âgée. Ainsi l'inhibition commence pour des racines d'un jour autour de  $10^{-5}$  Mol. BIAK, pour des racines de 6 jours autour de  $10^{-6}$  et pour des racines de 12 jours autour de  $10^{-8}$  Mol. BIAK ;

4. on peut dire qu'une racine est d'autant plus sensible à des doses auxiniques faibles qu'elle est plus âgée ; il est facile<sup>1</sup> d'interpréter ces observations lorsqu'on sait qu'une jeune racine

<sup>1</sup> Il va sans dire que cette interprétation n'est pas la seule. L'intervention des auxines dans le métabolisme cellulaire étant actuellement plus ou moins prouvée, il est normal de penser que son importance complique sensiblement le problème présenté.

qui a peu d'auxines, sera moins rapidement inhibée qu'une racine âgée si on la traite par une substance de croissance.

5. La correspondance entre le rôle des auxines et celui des substances de croissance est donc prouvée.

6. Le comportement caractéristique des racines vis-à-vis des substances de croissance permet d'utiliser ces organes comme tests quantitatifs. En effet, si l'on connaît l'âge de la racine, on peut déterminer la concentration de b. indolylacétate de K

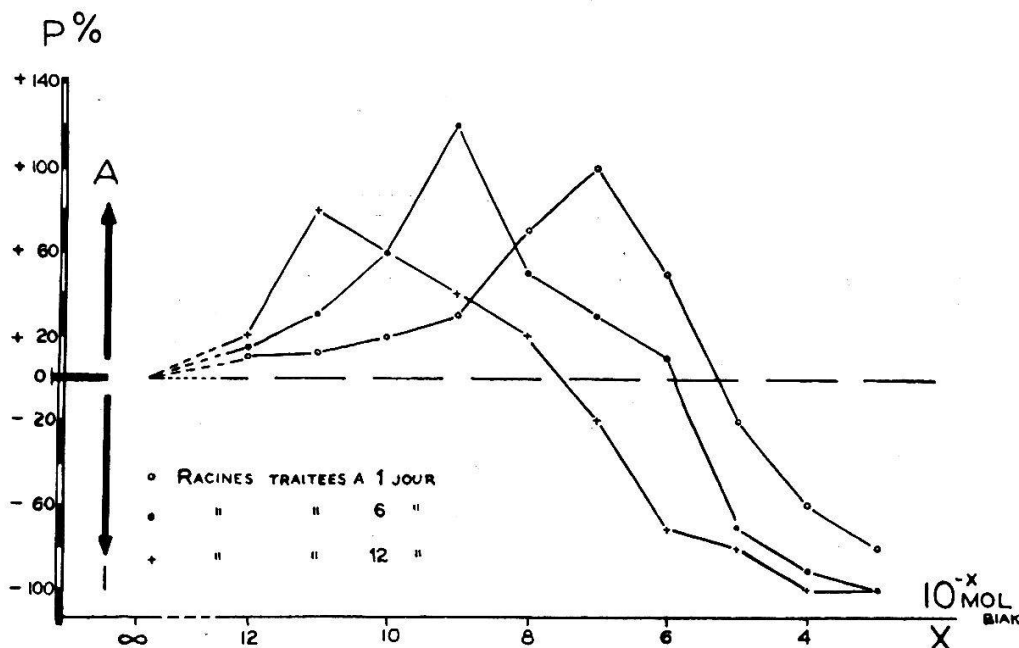


FIG. 22.

X. Puissance négative de 10 de b. indolylacétate de K (Mol. BIAK).

P. % d'accélération (A) ou d'inhibition (I) de croissance.

provoquant une accélération ou une inhibition de l'organe étudié. Si l'on connaît la concentration de la substance, on peut évaluer l'âge approximatif de la racine employée.

### 3. Traitement des feuilles.

Des essais nombreux, réalisés au jardin botanique<sup>1</sup> ont montré :

- l'inhibition d'allongement de la racine si les feuilles sont aspergées de substances de croissance ;
- l'apparition hâtive de racines adventives ;
- le ralentissement de la croissance fréquemment accompagné d'un accroissement latéral et d'un éclatement de la racine.

<sup>1</sup> Je tiens à remercier M. H. Michel, chef-jardinier au jardin botanique de notre Institut, qui s'est occupé avec beaucoup de soin, pendant près de cinq ans, de mes essais en plein air.



Ces essais confirment la thèse précédemment développée. Les résultats seront repris à l'occasion d'une autre publication.

#### 4. Traitement des graines.

Les essais réalisés sur les graines sont moins concluants que ceux entrepris sur les feuilles. Il semble pourtant que les graines traitées germeront plus rapidement que les témoins, les racines prendront plus vite une direction géotropiquement positive, mais elles grandiront moins vite et seront très tôt dépassées par les racines témoins.

Des essais encore en cours seront publiés ailleurs.

### E. CONCLUSION

Cette étude sommaire sur le rôle des hormones et des substances de croissance à propos du développement des racines de *Lens* a permis de confirmer très exactement les résultats présentés plus haut. Quelques points essentiels obtenus dans ce chapitre peuvent être retenus.

1. Les hormones de croissance président au développement des racines. Le problème de leur concentration est essentiel; à faibles doses, elles sont nettement activatrices, à fortes doses elles provoquent l'inhibition du développement.

2. Le taux des auxines change avec l'âge et par conséquent avec la longueur de la racine, ce qui explique les variations dans le développement de ces organes.

3. Cette remarque importante explique les contradictions présentées par les physiologistes qui se sont adressés à un matériel d'âge différent.

4. Les substances de croissance présentent les mêmes propriétés générales que les auxines, mais il est difficile d'étudier systématiquement leur action, puisqu'elle s'ajoute à celle des hormones présentes dans l'organe.

5. Suivant la dose des substances de croissance utilisées et suivant l'âge de la racine (par conséquent la teneur en auxines de l'organe), la réponse de celle-ci au traitement sera fort variable.

6. La réaction de croissance de ces racines convenablement étudiée (détermination de la réaction suivant la concentration et l'âge de la racine) permet d'envisager cette méthode comme test quantitatif nouveau.

7. Les résultats obtenus en appliquant des substances de croissance sur les feuilles de *Lens*, confirment les essais précé-

dents. Les racines sont toujours inhibées quelles que soient les concentrations utilisées. Il est facile d'expliquer ce phénomène puisque les feuilles apparaissent au moment où les racines sont déjà parfaitement formées et contiennent par conséquent une dose déjà susoptimale d'auxines. Ces essais seront poursuivis.

8. En traitant la graine, la germination paraît accrue, l'orientation géotropique de la racine avancée, mais d'autres essais sont encore nécessaires pour qu'il soit permis de tirer des conclusions plus précises.

### RÉSUMÉ (fig. 23).

Avant d'aborder le problème des auxines radiculaires, le développement des racines de *Lens* et des coléoptiles d'*Avena* a été systématiquement étudié. Quelques méthodes particulières de culture et quelques techniques de dosage des auxines ont été décrites. L'allongement des racines, d'abord faible, augmente rapidement au bout de deux jours de germination, pour diminuer ensuite (peu d'auxines au début, trop à la fin). La vitesse de croissance augmente avec la température (jusqu'à 25° C) et avec l'humidité (jusqu'à 85 %). La lumière entraîne une inhibition de développement pour des racines jeunes (5 mm) et une accélération pour des racines âgées (20 mm). En détruisant (ou inactivant) les auxines, la lumière fait varier leur concentration (la dose inhibitrice devient accélératrice). La courbe de croissance des coléoptiles est voisine de celle des racines.

L'étude de la teneur en auxines des racines a été abordée par trois méthodes.

1. a) L'extrémité de la racine est placée directement sur la coléoptile décapitée, et on détermine l'angle de courbure de celle-ci.

b) Elle est placée sur un bloc d'agar qui est ensuite déposé sur le test *Avena*, la courbure indique la concentration des auxines diffusées.

2. Les auxines radiculaires sont extraites par le chloroforme et dosées ensuite à l'aide du test *Avena*. A ce propos une unité nouvelle a été utilisée, le Mol. ABIA (v. p. 160).

3. La racine décapitée a été utilisée seule, ce test nouveau a donné d'excellents résultats.

Ces recherches ont montré que la teneur en auxines des racines change avec l'âge : une jeune racine possède moins d'auxines qu'une racine plus âgée qui en a trop (dose susoptimale). La concentration des hormones de croissance varie en outre suivant les niveaux de la racine ; elle est maxima dans le méristème. Enfin des racines éclairées possèdent moins d'auxines que des racines

développées à l'obscurité. La lumière entraîne donc une destruction (ou une inactivation) des auxines radiculaires. Elle provoque aussi une déviation de ces hormones.

Quelques méthodes nouvelles ont été proposées pour mettre en évidence la circulation des auxines qui peut suivre trois voies distinctes :

1. la circulation basifuge (collet-coiffe) liée à la pesanteur et qui est la plus importante ;
2. la circulation basipète (coiffe-collet) due à la transpiration ;
3. la circulation transversale, maxima au niveau du méristème.

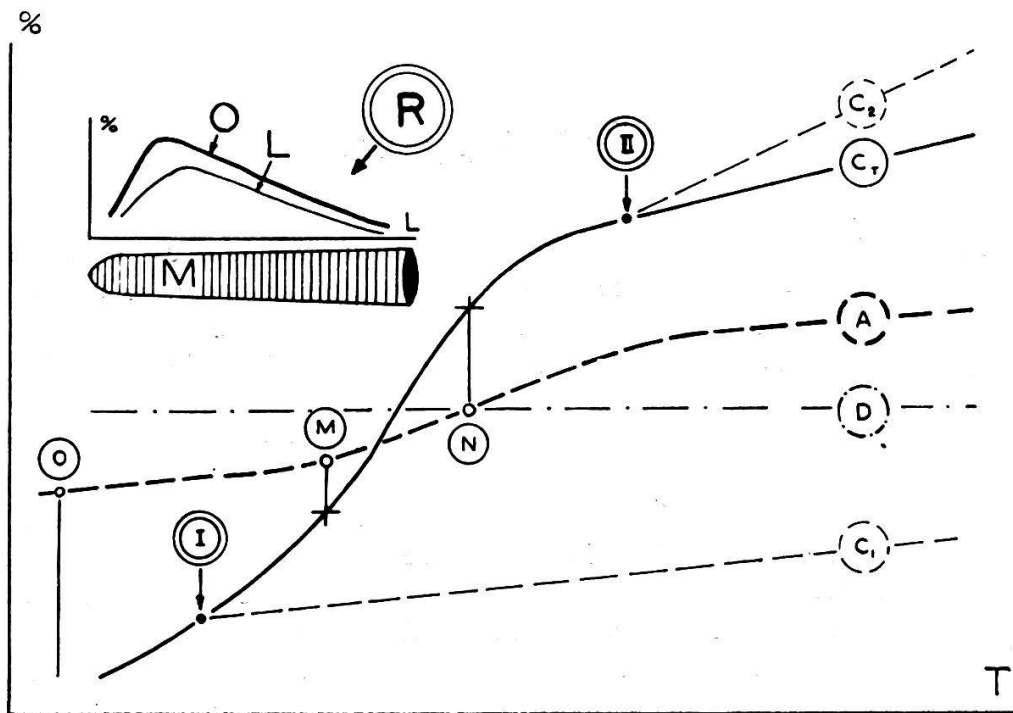


FIG. 23.

Variations du développement (C) et de la teneur en auxines (A) de racines en fonction du temps (T).  $C_T$ . Courbe de croissance normale. A. La courbe exprime la teneur en auxines des racines de *Lens*. De O en M, la concentration est faible et l'allongement également; de M en N, la quantité d'auxine augmente, la croissance aussi. En N, la dose devient trop forte, d'où ralentissement de croissance. Au-dessus de D, la dose est nettement « susoptimale », par conséquent le développement est inhibé. Le taux des auxines actives est diminué (traitement à la lumière, suppression de la source, feuilles, tiges, méristèmes enlevés): en I, l'allongement diminue (peu d'auxines); mais en II, l'allongement augmente (d'inhibitrice, la dose devient accélératrice). R. Répartition des auxines suivant la longueur des racines: (O) à l'obscurité, (L) à la lumière. M. Méristème racinaire.

La température agit comme la lumière sur le transport des auxines. En accélérant le courant transpiratoire, elle augmente le déplacement longitudinal, mais reste sans action sur le transport latéral (la cyclose ne joue donc pas de rôle important dans ce transport).

A propos de l'origine des auxines radiculaires, l'apport des hormones provenant des feuilles, des graines et des méristèmes radiculaires a été prouvé. Ainsi la suppression d'une de ces parties, entraînera, suivant l'âge de la racine, un ralentissement (racine jeune) ou une accélération (racine âgée) de sa croissance.

Enfin, en ce qui concerne le rôle des auxines et des substances de croissance, il était logique d'étudier la réponse des racines à un traitement des graines, des feuilles et des racines par un sel de l'hétéroauxine. Les résultats très caractéristiques ont permis de préciser et de vérifier les observations précédentes et d'envisager cette méthode comme nouvelle technique de dosage qualitatif et quantitatif des hormones de croissance.

### ZUSAMMENFASSUNG (Fig. 23).

Bevor ich das Wuchsstoffproblem in der Wurzel in Erörterung brachte, habe ich das Wachstum der Wurzeln von *Lens* und der Koleoptilen von *Avena* untersucht und einige Kultur- und Bestimmungsmethoden beschrieben.

Das Wurzelwachstum wird von der Temperatur (Optimum bei 25° C) und dem Feuchtigkeitsgrad (Optimum bei 85 %) beeinflusst. Das Licht hemmt das Wachstum ganz junger Wurzeln (5 mm), fördert hingegen das Wachstum älterer Wurzeln (20 mm). Drei Methoden dienten zum Nachweis des Auxingehaltes der Wurzeln: 1. die abgeschnittene Wurzelspitze wird während einiger Zeit auf einen Agarblock gelegt, dieser hernach auf die dekapitierte Koleoptile aufgesetzt; 2. das Auxin wird mit Chloroform extrahiert, in Agar übertragen und mit *Avena*-Koleoptilen geprüft; 3. die *Lens*-Wurzel wird dekapitiert und dient selbst als Testobjekt.

Diese Bestimmungsmethoden haben ergeben, dass der Auxingehalt sich mit dem Alter der Wurzel ändert; ganz junge Wurzeln enthalten wenig Auxin, ältere hingegen eine überoptimale Menge. Der Wuchsstoff ist auf die ganze Länge derselben ungleich verteilt. Seine Konzentration ist maximal in der Gegend des Meristems. Belichtete Wurzeln enthalten weniger Auxin als unbelichtete. Das Licht hat nicht nur eine Auxin-zurückschiebende Bewegung zur Folge, aber auch eine Zerstörung derselben.

Der Auxintransport in den Wurzeln findet in drei Richtungen statt.

Der Wuchsstoffstrom von der Basis zur Spitze, der möglicherweise durch die Schwerkraft beeinflusst wird, ist der bedeutendste. Der Wuchsstoffstrom von der Spitze zur Basis der wahrscheinlich durch die Transpiration unterhalten wird, existiert ebenfalls.

Schliesslich konnte auch ein seitlicher Auxintransport, der besonders deutlich in der Meristemgegend auftritt, nachgewiesen werden.

Die Temperatur, welche auf den Transpirationstrom und auf die Cyclose wirkt, hat eine Beschleunigung der Bewegung der Länge nach zur Folge.

Es konnte nach Entfernen verschiedener Organe festgestellt werden, dass der Wuchsstoff der *Lens*-Wurzeln aus den Blättern, den Kotyledonen und aus der Wurzelspitze stammt.

Behandlung von Wurzeln mit b-Indolylessigsäure ergab je nach Konzentrationsvermögen und Alter der Wurzeln, Hemmung oder Förderung des Wachstums. Diese Methode ermöglicht es, einen sehr empfindlichen Wuchsstoff-Test auszuarbeiten und bestätigt die Ergebnisse der Untersuchungen über die Wuchsstoffverteilung in der Wurzel.

---

## BIBLIOGRAPHIE

Seuls les travaux importants cités au cours de notre étude sont signalés dans cette bibliographie.

- ADDICOOT, F.-T., DEVIRIAN, P.-S. — A second growth factor for excised pea roots : nicotinic acid. *Amer. J. Bot.* 26, 667, 1939.
- ALMESTRAND, A. — Studies of isolated roots of barley and oats. *Physiol. Plant.* 2, 4, 1949.
- D'AMATO, FR., AVANZI, M.-G. — Reazioni di natura auxinica ed effetti rizogeni in *Allium cepa* L. *Nuovo Giorn. bot. ital.* LV, 1948.
- AMLONG, H.-V. — Ueber die Bedeutung des Wuchsstoffes für Wachstum und Geotropismus der Wurzel. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* LV, 183, 1937.
- Untersuchungen ueber Wirkung und Wanderung des Wuchsstoffes in der Wurzel. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 88, 1939.
- , NAUNDORF, G. — Ein neues Verfahren der Wuchsstoffstimulation. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* 59, 1941.
- AVERY, G.-S., Jr. — Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of *Nicotiana*, and its relation to polarized growth. *Bull. Torr. Bot. Club* 62, 1935.
- Alcohol extraction of growth hormone from plant tissues. *Amer. J. Bot.* 26, 679, 1939.
- , BERGER, J., Jr., SHALUCHA, B. — The total extraction of free auxin and auxin precursor from plant tissues. *Amer. J. Bot.* 28, 596, 1941.
- , BURKHOLDER, P.-R. — Polarized growth and cell studies on the *Avena* coleoptile, phytohormone test object. *Bull. Torr. Bot. Club* 63, 1936.

- AVERY, G.-S., BURKHOLDER, P.-R., CREIGHTON, H.-B. — Production and distribution of growth hormone in shoots of *Aesculus* and *Malus*, and its probable role in stimulating cambial activity. *Amer. J. Bot.* 24, 51, 1937.
- , CREIGHTON, H.-B., SHALUCHA, B. — Extraction methods in relation to hormone content of maize endosperm. *Amer. J. Bot.* 27, 289, 1940.
- BAUGESS, L.-C.** — Plant responses to some indole derivatives (Abstract). *Amer. J. Bot.* 22, 910, 1935.
- BEIN, M., SIGNER, R., SCHOPFER, W.-H. — Einfluss von Penicillin auf die Wurzelkultur Nachweis von b. Indolylessigsäure in Handelspenicillin. *Experientia* 15, 291, 1947.
- BENTLEY, J.-A. — An examination of a method of auxin assay using the growth. *Journ. exp. Bot.* 1, 201, 1950.
- BERGER, J., AVERY, G.-S., Jr. — The mechanism of auxin action. *Science* 98, 454, 1943.
- BERTHELOT, A., AMOUREUX, G., DEBERQUE, S. — Sur la recherche de traces d'acide indol-3-acétique en présence de tryptophane. *C. R. Soc. Biol.* 131, 981, 1939.
- BEYER, A. — Beiträge zum Problem der Reizleitung. *Z. f. Bot.* 20, 321, 1928.
- BLAAUW, A.-H. — Die Perzeption des Lichtes. *Rec. Trav. bot. Néerl.* 209, 1909.
- Licht und Wachstum I. *Z. f. Bot.* 6, 321, 1914.
- Licht und Wachstum II. *Z. f. Bot.* 7, 465, 1915.
- Licht und Wachstum III. *Meded. Landbouwhoogeschool Wageningen* 15, 89, 1919.
- BONNER, J. — The growth and respiration of the *Avena* coleoptile. *J. gen. Physiol.* 20, 1, 1936.
- , DEVIRIAN, P.-S. — Growth factor requirements of four species of isolated roots. *Amer. J. Bot.* 26, 661, 1939.
- , HAAGEN-SMIT, A.-J., WENT, F.-W. — Leaf growth hormones, I. A bio-assay and source for leaf growth factors. *Bot. Gaz.* 101, 128, 1939.
- , KOELFLI, J.-B. — The inhibition of root growth by auxins. *Amer. J. Bot.* 26, 557, 1939.
- BORGSTROM, G. — The transverse reactions of plants. Lund, 1939.
- BOSE, J.-C. — Growth and tropic movements of plants. London, 1929.
- BOTTELIER, H.-P. — Ueber den Einfluss äusserer Faktoren auf die Protoplastastömung in der *Avena*-Koleoptile. *Rec. Trav. Bot. néerl.* 31, 474, 1934.
- BOUILLENNE, R. — Substances formatrices des racines chez les plantes supérieures. *Bull. Soc. Roy. Belg.* 66, 55, 1933.
- , BOUILLENNE-WALRAND, M. — Teneur en auxines des plantules et hypocotyles inanitiés de *Impatiens Balsamina* L., en rapport avec l'organogenèse des racines. *Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belg.* 25, 473, 1939.



- BOUILLENNE, R., BOUILLENNE-WALRAND, M. — Détermination des facteurs de la rhizogenèse. *Acad. Roy. Belg.* 36, 790, 1948.
- , BOUILLENNE-WALRAND, M. — Proposition d'une théorie de la Rhizocaline. *Acad. Roy. Belg.* 33, 870, 1948.
- BOYSEN-JENSEN, P. — Ueber die Leitung des phototropischen Reizes in der *Avena*-Koleoptile. *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.* 31, 559, 1913.
- Studien ueber die hormonalen Beziehungen zwischen Spitze und Basis der *Avena*-Koleoptile. *Planta* 1, 321, 1926.
- Ueber die durch einseitige Lichtwirkung hervorgerufene transversale Leitung des Wuchsstoffes in der *Avena*-Koleoptile. *Planta* 19, 345, 1933.
- Ueber den Nachweis von Wuchsstoff in Wurzeln. *Planta* 19, 345, 1933.
- Die Bedeutung des Wuchsstoffes für das Wachstum und die geotropische Krümmung der Wurzeln von *Vicia Faba*. *Planta* 20, 688, 1933.
- Ueber die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. *Kgl. Danske. Vidensk. Selskab. Biol. Med.* 13, 1936.
- BRAUNER, L. — Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. *Z. f. Bot.* 14, 497, 1922.
- , BÜNNING, E. — Geoelektrischer Effekt und Elektrotropismus. *Ber. d. bot. Ges.* 48, 470, 1930.
- BROWN, N.-A., GARDNER, F.-E. — Galls produced by plant hormones including a hormone extracted from *Bacterium tumefaciens*. *Phytopath.* 26, 708, 1936.
- BROWN, R., SUTCLIFFE, J.-T. — The effects of sugar and potassium on extension growth in the roots. *Journ. exp. Bot.* 1, 1, 1950.
- , BROADBENT, D. — The development of cells in the growing zones of the root. *Journ. exp. Bot.* 1, 249, 1950.
- BRUIN, O.-A. DE. — Recherches dans le domaine des substances de croissance. *Thèse Utrecht*, 1949.
- BURLET, E. — Die Keimpflanzen von *Zea Mays* als Testobjekt für wurzelbildende Stoffe. *Vehr. der Schweiz. naturforsch. Ges.* 119, 181, 1939.
- BURSTROM, H. — The influence of heteroauxin on cell growth and root development. *Lantbrukshögsk. Ann. Uppsala* 10, 209, 1942.
- Studies on growth and metabolism of roots. *Physiol. Plant.* 2, 4, 1949.
- BÜNNING, E. — Zur Physiologie des Wachstums und der Reizbewegungen der Wurzeln. *Planta* 5, 635, 1928.
- BUY, H.-C. DU, NUERNBERGK, E. — Ueber das Wachstum des Mesokotyls von *Avena sativa* unter verschiedenen Bedingungen. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 33, 542, 1930.
- , NUERNBERGK, E. — Phototropismus und Wachstum der Pflanzen I. *Ergebnisse. Biol.* 9, 358, 1932.
- , NUERNBERGK, E. — Phototropismus und Wachstum der Pflanzen II. *Idem* 10, 207, 1934.

- BUY, H.-C. DU, NUERNBERGK, E. — Phototropismus und Wachstum der Pflanzen III. *Idem* 12, 325, 1935.
- , OLSON, R.-A. — Protoplasmic streaming and dynamics of transport through living cells. *Biodynamica* 2, 1, 1938.
- CAMUS, G., GAUTHERET, J. — Sur le repiquage des proliférations induites sur des fragments de racines de Scorsonère par des tissus de Crown Gall et des tissus ayant subi le phénomène d'accoutumance aux hétéroauxines. *C. R. Soc. Biol.* 142, 771, 1948.
- CANDOLLE, A.-P., DE. — Physiologie végétale ou exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux. *Cours de Bot.* 11, Paris, 1832.
- CHESLEY, L.-C. — The effect of light upon the sensitivity of wheat seedlings to X. rays. *Journ. Cell. Comp. Physiol.* 6, 69, 1935.
- CHOLODNY, N. — Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. *Biol. Zentralbl.* 47, 604, 1927.
- Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus I. *Ber. d. Bot. Ges.* 49, 243, 1931.
- Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons. *Planta* 14, 207, 1931.
- Ist die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzel von deren Lage abhängig? *Planta* 17, 794, 1932.
- Zum Problem der Bildung und physiologischen Wirkung des Wuchshormons bei den Wurzeln. *Ber. d. Bot. Ges.* 51, 85, 1933.
- Ueber die Bildung und Leitung des Wuchshormons bei den Wurzeln. *Planta* 21, 517, 1934.
- Ueber das Keimungshormon von Gramineen. *Planta* 23, 289, 1935.
- CLARK, W.-C. — Note on the effect of light on the bioelectric potentials in the *Avena* coleoptile. *Proc. Nat. Acad. Sc.* 21, 681, 1935.
- Electrical polarity and auxin transport. *Plant. Physiol.* 12, 409, 1937.
- Electrical polarity and auxin transport. *Plant. Physiol.* 13, 529, 1938.
- COMMONER, B., FOGEL, S., MULLER, W.-E. — The mechanism of auxin action. The effect of auxin on water absorption by potato tuber tissue. *Amer. J. Bot.* 30, 23, 1943.
- COOPER, W.-C. — Hormones in relation to root formation on stem cuttings. *Plant. Physiol.* 10, 789, 1935.
- Transport of root-forming hormone in woody cuttings. *Plant. Physiol.* 11, 779, 1936.
- Hormones and root formation. *Bot. Gaz.* 99, 599, 1938.
- CROCKER, W., HITCHCOCK, A.-E., ZIMMERMAN, P.-W. — Similarities in the effects of ethylene and the plant auxins. *Contr. Boyce Thompson Inst. Plant. Res.* 7, 231, 1935.
- CZAJA, A.-T. — Polarität und Wuchsstoff. *Ber. d. Bot. Ges.* 53, 197, 1935.
- Wurzelwachstum, Wuchsstoff und die Theorie der Wuchsstoffwirkung. *Ber. d. Bot. Ges.* 53, 221, 1935.

- CZAJA, A.-T. — Die Wirkung des Wuchsstoffes in parallelotropen Pflanzenorganen. *Ber. d. Bot. Ges.* 53, 478, 1935.
- DANDENO, J.-B. — Phototropism under light-rays of different wave length. *Science*, Nov. 1903.
- DANGEARD, P. — Sur la formation de radicules dans *Allium cepa*, à la suite de la décapitation des racines. *C. R. Soc. Biol.* 135, 83, 1239, 1941.
- DELARGE, L. — Notes sur la différenciation des bourgeons et des racines et la production de tissu indifférencié chez *Crinus capense* L. *Bull. Soc. Roy. Belg.* 69, 28, 1936.
- Etude de la croissance et de la ramification des racines in vitro. *Soc. Roy. Sc. Liège* 2, 4, 1941.
- DETTWILER, C. — Ueber den Einfluss des Heteroauxins auf die Wuchsstoffbildung in höheren Pflanzen. *Planta* 33, 258, 1943.
- DEWERS, F. — Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität an Wurzeln und Keimsprossen. *Beih. Bot. Central Bl.* 31, 309, 1914.
- DIJKMAN, M.-J. — Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei *Lupinus*. *Rec. Trav. bot. néerl.* 31, 391, 1934.
- DOLK, H.-E. — Concerning the sensibility of decapited coleoptile of *Avena sativa* for light and gravitation. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 29, 1113, 1926.
- Geotropie en Groeistof. *Diss. Utrecht*, 1930.
- , THIMANN, K.-V. — Studies on the growth hormone of plants. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 18, 30, 1932.
- DUHAMET, L. — Action de l'hétéroauxine sur la croissance des racines isolées de *Lupinus albus*. *C. R. Acad. Sc.* 208, 1838, 1939.
- Recherches sur l'action de l'hétéroauxine et de la colchicine sur la croissance des racines isolées de *Lupinus albus*. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. vég.* 8, 35, 1945.
- FABER, E.-R. — Wuchsstoffversuche an Keimwurzeln. *Jahrb. wiss. Bot.* 83, 439, 1936.
- FAMIN, A. — Action de la température sur les végétaux. *Thèse, Paris*, 1933.
- FIEDLER, H. — Entwicklungs-und reizphysiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen. *Z. f. Bot.* 30, 385, 1936.
- FISCHNICH, O. — Ueber den Einfluss von b. indolylessigsäure auf die Blattbewegungen und die Adventivwurzelbildung von *Coleus*. *Planta* 24, 552, 1935.
- Die Rolle des Wuchsstoffes bei der Bildung von Adventivsprossen und Wurzeln. *Ber. d. Bot. Ges.* 56, 144, 1938.
- FITTING, H. — Die Hormone als physiologische Reizstoffe. *Proc. Intern. Bot. Congr. Amsterdam* 2, 267, 1935.
- FUNKE, H. — Ueber den Nachweis kleiner Wuchsstoffmengen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 88, 373, 1939.

- GALSTON, A.-W.** — Riboflavin-sensitized photooxidation of indolacetic acid and related compounds. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 35, 10, 1949.
- , **HAND, M.-E.** — Studies on the physiology of light action I. Auxin and the light inhibition of growth. *Amer. J. Bot.* 36, 85, 1949.
- Phototropism II. *The bot. Rev.* 16, 361, 1950.
- GAUTHERET, R.-J.** — Recherches sur la culture des tissus végétaux et essais de culture de quelques tissus méristématiques. *Thèse Paris*, 1935.
- GAVAUDAN, P., GAVAUDAN, N.** — Tuméfaction des racines par les substances modificatrices de la caryocinèse. *C. R. Soc. Biol.* 131, 168, 1939.
- GEIGER-HUBER, M.** — Der Einfluss des Wuchshormons (Heteroauxin) auf das Wurzelwachstum. *Verh. schweiz. Natf. Ges. Solothurn*, 313, 1936.
- Die Bewurzelung von Stecklingen als hormonphysiologisches Problem. *Vehr. schweiz. Natf. Ges. Chur*, 183, 1938.
- , **BURLET, E.** — Ueber den hormonalen Einfluss der b. indolyl-essigsäure auf das Wachstum isolierter Wurzeln in keimfreier Organkultur. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 84, 233, 1936.
- , **HUBER, H.** — Ueber die Ursache des gegensätzlichen geotropischen Verhaltens von Spross und Wurzeln. *Experientia*, 1, 26, 1945.
- GOODWIN, R.-H., TAVES, C.** — The effect of coumarin derivatives on the growth of *Avena* roots. *Amer. J. Bot.* 37, 224, 1950.
- GORTER, C.-J.** — Groeistofproblem bij Wortels. *Thèse Utrecht*, 1932.
- GOUVENTAK, C.-A., HELLINGA, G.** — Beobachtungen über Wurzelbildung. *Med. Landbouwhoogeschool Wageningen* 39, 1, 1935.
- GRAZE, H., SCHLENKER, G.** — Vergleichende Untersuchungen über den Wuchsstoffgehalt bei verschiedenen Biotypen von *Epilobium hirsutum*. *Jahrb. wiss. Bot.* 82, 687, 1936.
- HAAGEN-SMIT, A.-J., WENT, F.-W.** — A physiological analysis of the growth substance, *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 38, 852, 1935.
- , **DANDLIKER, W.-B., WITTEW, S.-H., MURNEEK, A.-E.** — Isolation of b. indole-acetic acid from immature corn-kernels. *Amer. J. Bot.* 33, 118, 1946.
- , **LEECH, W.-D., BERGEN, W.-R.** — The estimation, isolation and identification of auxins in plant materials. *Amer. J. Bot.* 29, 500, 1942.
- HARTMANN, H.** — Reaktionen von Koleoptilen und Wurzeln im elektrischen Feld. *Beitr. Biol. Pflanzen (Cohn)* 19, 287, 1932.
- HAWKER, L.-E.** — Experiments of the perception of gravity by roots. *New Phytol.* 31, 321, 1932.
- HEIDT, K.** — Ueber das Verhalten von Explantaten der Wurzelspitze in nährstofffreien Kulturen. *Arch. f. exp. Zellf.* 11, 693, 1931.

- HEYN, A.-N.-J. — Recherches sur les relations de la plasticité des membranes cellulaires et la croissance des végétaux. *C. R. Acad. Sc.* 194, 1848, 1932.
- Die Plastizität der Zellmembran unter Einfluss von Wuchsstoff. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 37, 180, 1934.
- The chemical nature of some growth hormones as determined by the diffusion method. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 38, 1074, 1935.
- HITCHCOCK, A.-E., ZIMMERMAN, P.-W. — Absorption and movement of synthetic growth substances from soil as indicated by the responses of aerial parts. *Contr. Boyce Thompson Inst.* 7, 447, 1935.
- HONERT, T.-H., VAN DEN. — On the mechanism of transport of organic materials in plants. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 35, 1104, 1932.
- HWANG, Y., PEARSE, H.-I. — The response of seeds and seedlings to traitement with indolylacetic acid. *Ann. Bot. N. S.* 31, 1940.
- JACOBS, W.-P. — Auxin-transport in the hypocotyl of *Phaseolus vulgaris*. *Amer. J. Bot.* 37, 248, 1950.
- JOST, L. — Wuchsstoff und Zellteilung. *Ber. d. Bot. Ges.*, 53, 733, 1935.
- Zur Physiologie der Wuchsstoffe (IV). *Z. f. Bot.* 33, 1938.
- , REISS, E. — Zur Physiologie der Wuchsstoffe (III) *Z. f. Bot.* 33, 1938.
- , WISSMANN, H. — Ueber die negative geotropische Reaktion der Wurzeln. *Z. f. Bot.* 16, 177, 1924.
- KAUFMANN, E. — Ueber das Wachstum von Keimwurzeln unter dem Einfluss von Wuchsstoff verschiedener Konzentration. *Naturwiss.* 26, 773, 1938.
- KEEBLE, F., NELSON, M.-G. — The integration of plant behaviour. V. Growth substance and traumatic curvature of the root. *Proc. Roy. Soc. London. Ser. B.* 117, 93, 1935.
- KOCH, K. — Untersuchungen über den Quer-und Längstransport des Wuchsstoffes in Pflanzenorganen. *Planta* 22, 190, 1934.
- KOEGEL, F. — Chemische und physiologische Untersuchungen über Auxin, einen Wuchsstoff der Pflanzen. *Angew. Chemie.* 46, 166, 1933.
- , ERXLEBEN, H., HAAGEN-SMIT, A.-J. — IX. Mitteilung. Ueber die Isolierung der Auxine a und b aus pflanzlichen Materialien. *Hoppe-Seyl. Z. Phys. Chem.* 225, 215, 1934.
- Etudes et recherches sur les Phytohormones. *Inst. Intern. Coopér. int. Paris*, 1938.
- , ERXLEBEN, H., KONINGSBERGER, V.-J. — Ueber die Lichtempfindlichkeit von Auxin-a-lacton. *Z. Physiol. Chemie* 280, 135, 1944.
- , KOSTERMANS, D.-G.-F.-R. — XII. Mitteilung. Ueber die Konstitutions-Spezifität des Heteroauxins. *Hoppe-Seyl. Z. Phys. Chem.* 235, 201, 1935.

- KOEGEL, F., SCHURINGA, G.-J. — Ueber die Inaktivierung von Auxin-a-lacton bei verschiedenen Wellenlängen und den Einfluss von Carotinoiden auf die Lichtreaktion. *Z. Physiol. Chemie* 280, 148, 1944.
- KOLDA, A. — Zur Anatomie etiolierter und periodisch belichteter Pflanzen und über die Wirkung nachträglicher Kultur am Lichte. *Bein. z. Bot. Cbl.* 57, 319, 1937.
- KONINGSBERGER, V.-J., VERKAAIK, B. — On phototropic curvatures in *Avena*, caused by photochemical inactivation of auxin via its lactone. *Rec. Trav. bot. néerl.* 35, 1, 1938.
- KORNMAN, P. — Die Aufhebung der Wuchsstoffwirkung durch lebende Pflanzenteile. *Ber. d. Bot. Ges.* 53, 523, 1935.
- KULESCHA, Z. — Remarque sur l'emploi de trypsine pour l'extraction des substances de croissance contenues dans les tissus végétaux. *C. R. Soc. Biol.* 142, 931, 1948.
- , CAMUS, G. — Relation entre l'inhibition de la croissance des bourgeons et la teneur en substances de croissance des fragments de racines d'endive. *C. R. Soc. Biol.* 142, 320, 1948.
- LAAN, P.-A., van der. — Der Einfluss von Äthylen auf die Wuchsstoffbildung bei *Avena* und *Vicia Faba*. *Rec. Trav. Bot. néerl.* 31, 690, 1934.
- LAIBACH, F. — Zur Frage der Inaktivierung durch Licht. *Ber. d. Bot. Ges.* 56, 298, 1938.
- , FISCHNICH, O. — Ueber eine Testmethode zur Prüfung der kallusbildenden Wirkung von Wuchsstoffpasten. *Ber. d. Bot. Ges.* 53, 469, 1935.
- , KORNMAN, P. — Zur Methodik der Wuchsstoffversuche. *Planta* 19, 482, 1933.
- , KORNMAN, P. — Zur Frage des Wuchsstofftransportes in der Haferkoleoptile. *Planta* 21, 396, 1933.
- , MEYER, F. — Ueber die Schwankungen des Auxingehaltes bei *Zea Mays* und *Helianthus annuus* im Verlauf der Ontogenese. *Senckenbergiana* 17, 73, 1935.
- LANE, R.-H. — The inhibition of root by growth hormone. *Amer. J. Bot.* 23, 532, 1936.
- LARSEN, P. — B. indole-acetaldehyde as a growth hormone in higher plants. *Dansk. Bot. Arch.* 11, 1, 1944.
- *Avena*-curvatures produced by mixtures of growth promoting and growth retarding substances. *Amer. J. Bot.* 34, 349, 1947.
- LEJOUR, A. — Croissance de racines de *Pisum sativum* dans les solutions colchiciniques. *Bull. Soc. Roy. Belg.* 77, 59, 1945.
- LEVAN, A. — The effect of colchicine on root mitoses in *Allium*. *Hereditas* 24, 471, 1938.
- Cytological phenomena connected with the root swelling caused by growth substances. *Hereditas* 25, 87, 1939.
- LINSER, H. — Zur Methodik der Wuchsstoffbestimmung. *Planta* 28, 227, 1938.
- Idem, *Planta* 29, 392, 1939.



- LUCWILL, L.-C. — A method for the quantitative estimation of growth substances based on the response of *Tomato* ovaries to known amounts of 2-naphtoxy-acetic acid. *J. Hort. Science* 24, 19, 1948.
- LUNDEGARDH, H. — Eine neue geoelektrische Reaktion in Wurzelspitzen. *Naturwiss.* 30, 144, 1942.
- The time course of the ion absorption of Wheat roots and the influence on the concentration. *Physiol. Plant.* 2, 4, 1949.
- , BURSTROM, H. — On the sugar consumption and respiration of Wheat roots at different pH values. *Lantbrukshögsk. Ann. Uppsala* 12, 51, 1944.
- LYON, C.-L. — A non osmotic force in the water relation of potato tubers during storage. *Plant. Physiol.* 17, 250, 1942.
- MAC DOUGAL, D.-T. — The curvature of roots. *Bot. Gaz.* 23, 307, 1897.
- MANTEN, A. — Phototaxis, phototropism and photosynthesis in purple bacteria and blue-green algae. *Thèse Utrecht*, 1948.
- MEESTERS, A. — The influence of heteroauxin on the growth of root hairs and roots of *Agrostemma Githago* L. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 39, 91, 1936.
- MEITES, M. — Sensibilité particulière de la zone de différenciation dans les méristèmes radiculaires de *Lupinus albus* L. et d'*Allium sativum* L. *C. R. Acad. Sc.* 217, 548, 1943.
- Existence d'un processus normal de blocage mitotique dans les méristèmes. *Bull. Soc. Bot. France.* 91, 3, 1944.
- MEYER, F. — Ueber die Verteilung des Wuchsstoffes in der Pflanze während ihrer Entwicklung. *Thèse Frankfurt*, 1936.
- MICHENER, H.-D. — Effects of ethylene on plant growth hormone. *Science* 82, 551, 1935.
- MITCHELL, J.-W., STUART, N.-W. — Growth and metabolism of bean cuttings subsequent to rooting with indoleacetic acid. *Bot. Gaz.* 100, 627, 1939.
- MOLLIARD, M. — Sur le développement des plantes fragmentées. *C. R. Soc. Biol.* 84, 770, 1921.
- MOREL, G. — Les substances de croissance chez les végétaux. *Ann. Biol.* 24, 145, 1948.
- MOUREAU, J. — Contribution à l'étude des facteurs organogénétiques de la néoformation des racines chez les plantes supérieures. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège* 12, 561, 1939.
- Rhizogenèse chez *Coleus* sous l'influence de l'hétéroauxine. *Histologie-Physiologie du phénomène. Soc. Roy. Bot. Belg.* 73, 142, 1940.
- Etude de l'action de l'hétéroauxine sur la rhizogenèse chez *Coleus* en rapport avec le nombre de feuilles et l'action de la lumière. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège* 2, 41, 1940.
- NAGAO, M. — Studies on the growth hormones of Plants. I. The production of growth substances in root tips. *Tokohu, Imp. Univ. Biology* 10, 731, 1936.

- NAUNDORF, F.-G. — Untersuchungen über den Phototropismus der Keimwurzel von *Helianthus annuus*. *Planta* 30, 339, 1940.
- NAVEZ, A.-E. — Growth-promoting substance and elongation of roots. *Journ. Gen. Physiol.* 16, 733, 1933.
- NOACK, K. — Die Bedeutung der schiefen Lichtrichtung für die Helio-perzeption parallelotroper Organe. *Z. f. Bot.* 61, 1914.
- NOIRFALISE, A. — Recherches sur le développement des racines de *Vicia Faba* traitées à l'hétéroauxine. *Cellule* 48, 307, 1939.
- NUERNBERGK, E., DU BUY, H.-G. — Ueber Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen. *Rec. Trav. Bot. néerl.* 27, 417, 1930.
- Ueber den Auxin-Quertransport und den Geotropismus der *Avena*-Koleoptile : Einfluss der Dekapitation. *Flora* 28, 99, 1933.
- OPPENORTH, W.-F.-F. — Photo-inactivation of auxin in the coleoptile of *Avena* and its bearing on phototropism. *Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam.* 42, 902, 1939.
- On the role of auxin in phototropism and light growth reactions of *Avena* coleoptiles. *Rec. Trav. bot. néerl.* 38, 287, 1941.
- OVERBEEK, J., VAN. — Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. *Rec. Trav. Bot. néerl.* 30, 537, 1933.
- Growth substance curvature of *Avena* in light and dark. *J. gen. Physiol.* 20, 283, 1936.
- Different action of auxin-a and of heteroauxin. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 22, 187, 1936.
- Light growth response and auxine curvatures of *Avena*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 22, 421, 1936.
- Effect of the roots on the production of auxin by coleoptile. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 23, 272, 1937.
- Auxin in isolated roots growing in vitro. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 24, 260, 1938.
- A simplified method for auxin extraction. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 24, 42, 1938.
- Is auxin produced by roots ? *Proc. Nat. Acad. Sci.* 25, 245, 1939.
- Evidence for auxin production in isolated roots growing in vitro. *Bot. Gaz.* 101, 450, 1939.
- A quantitative study of auxin and its precursor in coleoptiles. *Amer. J. Bot.* 28, 1941.
- Hormonal control of embryo and seedling. *Cold-Spring-Harbour-symposia quant. Biol.* 10, 126, 1942.
- Growth regulating substances in plants. *Ann. rev. Biochem.* 13, 631, 1944.
- PAYER, J. — Mémoire sur la tendance des racines à fuir la lumière. *C. R. Acad. Sc.* 17, 1843.
- PERRY, J.-T. — A possible hormone-secreting region in the grass coleoptile. *Science* 76, 215, 1932.
- PFAELTZER, J.-W. — Lengtekracht, groeistof en groei bij het coleoptiel van *Avena sativa*. *Thèse Utrecht*, 1934.

- PILET, P.-E. — Essais de bouturage de *Cereus spec.* et *Phyllocactus spec.* *Rev. hort. suisse*, 10, oct. 1948.
- Contribution à l'étude du géotropisme des étamines d'*Hosta caerulea* TRATT. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 64, 185, 1949.
- Etude de l'action de l'a.naphtacétylglycinate de K, sur le développement de *Salvinia natans*. L. ALL. *Experientia* V, 119, 1949.
- Les auxines dans la racine de *Lens* et observations sur le phototropisme des racines. (Prix de faculté de l'Université de Lausanne), avril 1949. Non publié.
- Rhizogenèse chez *Thuja occidentalis* L. *Rev. hort. suisse*, 10, octobre, 1949.
- Le géotropisme des étamines. *Act. Soc. helv. Sc. nat. Lausanne*, p. 155, 1949.
- Nouvelle contribution à l'étude du géotropisme des étamines d'*Hosta caerulea* TRATT. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 60, 5, 1950.
- A propos du géotropisme végétal. *Bull. Cercle vaud. Bot.* I, 7, 1950.
- Enracinement des feuilles du *Ramonda Myconi* L. à l'aide d'un sel de l'hétéroauxine. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*, 64, 433, 1950.
- , MICHEL, H. — Application des hormones et substances de croissance dans le bouturage. *Rev. hort. suisse* 10, oct., 1950.

**RAALTE**, M.-H. VAN. — On the influence of glucose on auxin production by the root tip of *Vicia Faba*. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 39, 261, 1936.

RAMSHORN, K. — Experimentelle Beiträge zur elektrophysiologischen Wachstumstheorie. *Planta* 22, 737, 1934.

REINDERS, D.-E. — The sensibility for light of the base of normal and decapitated coleoptile of *Avena*. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 37, 308, 1934.

— The process of water-intake by discs of potato tuber tissue. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 41, 820, 1938.

REUSS, J.-P. — Recherches sur l'excitabilité de la racine de Lin, par l'étude des variations de croissance. *Rev. gen. Bot.* 50, 437, 1938.

ROBBINS, WM.-J. — Cultivation of excised root-tips under sterile conditions. *Bot. Gaz.* 73, 376, 1922.

— Growth substances in agar. *Amer. J. Bot.* 26, 772, 1939.

— , JACKSON, J.-R. — Effect of b.indole-acetic acid on cell walls of stem and root. *Amer. J. Bot.* 24, 83, 1937.

— , SCHMIDT, M. — Growth of excised root of the tomato. *Bot. Gaz.* 99, 671, 1938.

RUGE, U. — Untersuchungen über den Einfluss des Heteroauxins auf das Streckungswachstum des Hypokotyls von *Helianthus annuus*. *Z. f. Bot.* 31, 1, 1937.

**SACHS**, J. — Ueber das Wachstum der Haupt- und Neben-Wurzeln. *Arb. Bot. Inst. Würzburg* 1, 385, 1873.

- SCHAEFER, R. — Heliotropismus der Wurzeln. *Thèse Charlottenburg*, 1911.
- SCHOPFER, W.-H. — Vitamines et facteurs de croissance chez les plantes. Recherches sur la solubilité des facteurs de croissance. Le facteur de l'urine. *Arch. Mikrobiol.* 6, 290, 1935.
- Expériences sur la régénération et le bouturage de *Sansevieria zeylanica* WILLD. *Soc. Phys. Hist. nat. Genève* 58, 3, 1941.
- , BEIN, M. — Sur l'action de l'acide 2.4.D sur la croissance des racines de *Zea Mays* et de *Pisum* cultivées in vitro. *Experientia* 4, 22, 1948.
- SCHRANK, A.-R. — Experimental control of phototropic bending in the *Avena* coleoptile by application of direct current. *Cell. Comp. Physiol.* 32, 143, 1948.
- SCHURINGA, G.-J. — De foto-inactivering van Auxin-a-lacton. *Thèse Utrecht*, 1941.
- SCHNEIDER, CH.-L. — The interdependence of auxin and sugar for growth. *Amer. J. Bot.* 25, 258, 1938.
- SEGELITZ, G. — Der Einfluss von Licht und Dunkelheit auf Wurzelbildung und Wurzelwachstum. *Planta* 26, 617, 1938.
- SKOOG, F. — The effect of x-irradiation on auxin and plant growth. *J. Cell. Comp. Physiol.* 7, 227, 1935.
- A deseeded *Avena* test method for small amounts of auxin and auxin precursors. *J. gen. Physiol.* 20, 311, 1937.
- Hormonal control embryo and seedling. *Cold-Spring-Harbour symposia quant. Biol.* 10, 133, 1942.
- SLANKIS, V. — Einfluss der Temperatur auf das Wachstum. *Physiol. Plant.* 2, 131, 1949.
- Effect of  $\alpha$ -naphthalenacetic acid on dichotomous branching of isolated roots of *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.* 3, 1, 1950.
- SAMLL, J. — Preliminary note on a hydron differentiation theory of heliotropism. *The New Phytologist* 9, 10, 1920.
- SNOW, L. — The development of root hairs. *Bot. Gaz.* 40, 12, 1905.
- SNOW, R. — Activation of cambial growth by pure hormones. *New Phytologist* 39, 397, 1935.
- Upward effects of auxin in coleoptiles and stems. *New Phytologist* 35, 292, 1936.
- A test method for rhizocalin, the root-forming substance. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 37, 547, 1934.
- Auxin, the plant growth-hormone. *Bot. Rev.* 1, 162, 1935.
- SODING, H. — Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. *Jahrb. wiss. Bot.* 64, 611, 1925.
- Weitere Untersuchungen über die Wuchshormone der Haferkoleoptile. *Jahrb. wiss. Bot.* 71, 184, 1929.
- Wirkt der Wuchsstoff artspezifisch? *Jahrb. wiss. Bot.* 82, 534, 1936.
- Ueber den Einfluss von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. *Ber. d. bot. Ges.* 54, 291, 1936.

- SODING, H., FUNKE, H. — Ueber Empfindlichkeitsschwankungen des Haferfestes und ihre Beziehung zu Wetterfaktoren. *Jahrb. wiss. Bot.* 90, 1, 1941.
- STENLID, G. — The effect of 2-4-Dinitrophenol upon Oxygen consumption and Glucose Uptake in Young Wheat roots. *Physiol. Plant.* 2, 4, 1949.
- STEWART, W.-S., WENT, F.-W. — Light stability of auxin in *Avena* coleoptiles. *Bot. Gaz.* 101, 706, 1940.
- SWEENEY, B.-M. — The effect of auxin on protoplasmic streaming in root hairs of *Avena*. *Amer. J. Bot.* 31, 78, 1944.
- TANG, P.-S., LOO, S.-W. — Tests on after-effects of auxin seed treatment. *Amer. J. Bot.* 27, 385, 1940.
- THIMANN, K.-V. — Studies on the growth substance in plants. VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. *J. gen. Physiol.* 18, 23, 1934.
- Growth substances in plants. *Ann. Rev. Biochem.* 4, 545, 1935.
- On an analysis of the activity of two growth-promoting substances on plant tissues. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 38, 896, 1935.
- On the nature of inhibitions caused by auxin. *Amer. J. Bot.* 24, 407, 1937.
- , BONNER, J. — The mechanism of the action of the growth hormone of plants. *Proc. Roy. Soc. London. B* 113, 126, 1933.
- , KOEPFLI, J.-B. — Identity of the growth-promoting and root-forming substances of plants. *Nature* 135, 101, 1935.
- , SKOOG, F. — On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia Faba*. *Proc. Roy. Soc. London. B* 114, 317, 1934.
- , SKOOG, F. — The extraction of auxin from plant tissues. *Amer. J. Bot.* 27, 631, 1940.
- , SKOOG, F., BYER, A.-C. — The extraction of auxin from plant tissues. II. *Amer. J. Bot.* 29, 598, 1942.
- , SCHNEIDER, CH.-L. — The role of salts, hydrogen-ion concentration and agar in the response of the *Avena* coleoptile to auxins. *Amer. J. Bot.* 25, 270, 1938.
- , SCHNEIDER, CH.-L. — Differential growth in plant tissues. II. A modified auxin test of high sensitivity. *Amer. J. Bot.* 26, 792, 1939.
- , WENT, F.-W. — On the chemical nature of the rootforming hormone. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 37, 456, 1934.
- TOLLENAAR, D. — Dark-Growth-Response. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 16, 1923.
- TORREY, J.-G. — The induction of lateral roots by indolacetic acid and root decapitation. *Amer. J. Bot.* 37, 257, 1950.
- VISVALDIS, S. — Einfluss der Temperatur auf das Wachstum der isolierten Wurzeln von *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.* 2, 131, 1949.

- VOGT, E. — Ueber den Einfluss des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. *Zeitschr. Bot.* 7, 193, 1915.
- WAGNER, N. — Ueber die Mitosenverteilung in Wurzelspitzen bei geotropischen Krümmungen. *Planta* 25, 751, 1936.
- WARMEK, H.-E., WARMEK, G.-L. — The role of auxin in the differentiation of root and shoot primordia from root cuttings of *Taraxacum* and *Cichorium*. *Amer. J. Bot.* 37, 272, 1950.
- WAUGH, T.-D. — Staining of stem tissues of plants by triphenyltetrazolium Chloride. *Science* 12, 275, 1948.
- WEIJ, H.-G. VAN DER. — Die quantitative Arbeitsmethode mit Wuchsstoff. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 34, 875, 1931.
- Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. *Rec. Trav. Bot. Néerl.* 29, 379, 1932.
- Ueber Wuchsstoff bei *Elaeagnus angustifolius*. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 36, 760, 1933.
- Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. II. *Rec. Trav. bot. néerl.* 31, 810, 1934.
- WEINTRAUB, R.-L. — An assay method for growth promoting substances utilising straight growth of the *Avena* coleoptile. *Smithsonian miscellaneous collections* 97, 11, 1938.
- WENT, F.-A.-F.-C. — Ueber wurzelbildende Substanzen bei *Bryophyllum calycinum* SALISB. *Zeitschr. Bot.* 23, 19, 1930.
- Pflanzenwachstum und Wuchsstoff (Auxin). *Forschungen und Fortschritte* 8, 311, 1932.
- Hormone bei Pflanzen. *Verh. schweiz. Naturf. Ges. Zürich*, 220, 1934.
- WENT, F.-W. — Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. Trav. Bot. néerl.* 25, 1, 1928.
- On a substance, causing root formation. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 32, 35, 1929.
- Eine botanische Polaritätstheorie. *Jahrb. wiss. Bot.* 76, 528, 1932.
- A test method for rhizocalin, the root-forming substance. *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam* 37, 547, 1934.
- Auxin, the plant growth-hormone. *Bot. Rev.* 1, 162, 1935.
- Hormones, involved in root formation. The phenomenon of inhibition. *Proc. Int. Bot. Congress. Amsterdam* 2, 267, 1935.
- Specific factors other than auxin affecting growth and root formation. *Plant. Physiol.* 13, 55, 1938.
- The dual effect of auxin on root formation. *Amer. J. Bot.* 26, 24, 1939.
- Growth, auxin and tropism in decapitated *Avena* coleoptiles. *Plant. Physiol.* 17, 236, 1942.
- , WITHE, R. — Experiments on the transport of auxin. *Bot. Gaz.* 100, 465, 1939.
- WHITE, P.-R. — Concentrations of inorganic ions related to growth of excised root tips of wheat seedlings. *Plant Physiol.* 8, 489, 1933.



- WHITE, P.-R. — Potentially unlimited growth of excised tomato root tips in a liquid medium. *Plant. Physiol.* 9, 585, 1934.
- WIESNER, J. — Untersuchungen über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln. *Sitz. Akad. Wien* I, 223, 1933.
- WILDMAN, S.-G., BONNER, J. — Observations on the chemical nature and formation of auxin in the *Avena* coleoptile. *Amer. J. Bot.* 35, 740, 1948.
- WILSE, C., BURSTROM, H. — The growth-inhibiting of thiophenoxy-acetic acids. *Physiol. Plant.* 3, 1, 1950.
- WURGLER, W. — Ueber das Wachstum der Wurzeln von *Zea Mays* in Organkultur und seine Beeinflussung durch Wirkstoffe. *Bull. Soc. Bot. suisse* 52, 239, 1942.
- La croissance de la plante et les phytohormones. *Rev. hort. suisse* 1, 145, 1947.
- Un test qualitatif pour déterminer la nature des substances de croissance synthétiques. *Ann. Agric. suisses* 49, 600, 1948.
- Quelques facteurs qui influencent la croissance des premières racines du *Triticum vulgare* VILL. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 64, 493, 1950.
- YAMANE, G. — Ueber den positiven und negativen Phototropismus von Laubblättern der *Fatsia japonica* in Zusammenhang mit der Wuchsstoffwirkung. *Bot. Mag. (Tokyo)* 54, 117, 1940.
- ZIMMERMAN, P.-W., CROCKER, W., HITCHCOCK, A.-E. — Initiation and stimulation of roots from exposure of plants to carbon monoxide gas. *Contr. Boyce-Thompson Inst. Plant. Res.* 5, 1, 1933.
- , HITCHCOCK, A.-E. — The response of roots to « root-forming » substances. *Contr. Boyce-Thompson Inst. Plant. Res.* 7, 439, 1935.
- WILCOXON, F. — Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. *Contr. Boyce Thompson Inst. Plant. Res.* 8, 209, 1935.
-

## TABLE DES MATIERES

|                                                                  |     |
|------------------------------------------------------------------|-----|
| AVANT-PROPOS . . . . .                                           | 137 |
| PREMIÈRE PARTIE. — RECHERCHES PRÉLIMINAIRES.                     |     |
| CHAP. I : ETUDE DU SUJET (Racine de <i>Lens</i> ) . . . . .      | 138 |
| A. Historique . . . . .                                          | 138 |
| B. But de cette étude . . . . .                                  | 139 |
| C. Détermination du pouvoir germinatif . . . . .                 | 140 |
| D. Technique de culture . . . . .                                | 141 |
| 1. Milieux — 2. Germination — 3. Température —                   |     |
| 4. Humidité — 5. Lumière                                         |     |
| E. Recherches personnelles . . . . .                             | 142 |
| 1. Courbe de croissance — 2. Vitesse de croissance —             |     |
| 3. Action de la température — 4. Action de l'humidité —          |     |
| 5. Action de la lumière — 6. Répartition de la croissance        |     |
| F. Conclusion . . . . .                                          | 148 |
| CHAP. II : ETUDE DU TEST (Coléoptile d' <i>Avena</i> ) . . . . . | 149 |
| A. Historique . . . . .                                          | 149 |
| B. Choix du test . . . . .                                       | 150 |
| C. Recherches sur le développement du test . . . . .             | 151 |
| 1. Germination — 2. Allongement et vitesse de croissance         |     |
| — 3. Facteurs de variations — 4. Répartition de la crois-        |     |
| sance                                                            |     |
| D. Techniques classiques . . . . .                               | 154 |
| 1. Préparation de la coléoptile — 2. Conditions de crois-        |     |
| sance — 3. Préparation des blocs d'agar                          |     |
| E. Technique personnelle . . . . .                               | 155 |
| 1. Préparation de la coléoptile — 2. Conditions de crois-        |     |
| sance — 3. Préparation des blocs — 4. Mesures                    |     |
| F. Obtention des auxines . . . . .                               | 158 |
| 1. Techniques diverses — 2. Technique personnelle                |     |
| G. Unités de croissance . . . . .                                | 160 |
| 1. Travaux antérieurs — 2. Méthode personnelle —                 |     |
| 3. Recherche de l'approximation                                  |     |
| H. Sensibilité du test et ses variations . . . . .               | 162 |
| 1. Définition — 2. Recherches antérieures — 3. Etude             |     |
| personnelle                                                      |     |
| I. Conclusion . . . . .                                          | 167 |
| DEUXIÈME PARTIE. — LES AUXINES RADICULAIRES                      |     |
| CHAP. III : RÉPARTITION DES AUXINES DANS LA RACINE . . . . .     | 168 |
| A. Historique . . . . .                                          | 168 |
| B. But de cette étude . . . . .                                  | 169 |
| C. Méthode I : Diffusion . . . . .                               | 170 |
| 1. Principe — 2. Diffusion directe — 3. Diffusion indi-          |     |
| recte — 4. Discussion des résultats                              |     |

|                                                                                                                                                                                  |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| D. Méthode II : Extraction . . . . .                                                                                                                                             | 176 |
| 1. Principe — 2. Extraction totale — 3. Extraction partielle — 4. Discussion des résultats                                                                                       |     |
| E. Méthode III : Technique nouvelle . . . . .                                                                                                                                    | 183 |
| 1. Principe — 2. Technique et mesures — 3. Variation des résultats                                                                                                               |     |
| F. Conclusion . . . . .                                                                                                                                                          | 186 |
| CHAP. IV : CIRCULATION DES AUXINES DANS LA RACINE . . . . .                                                                                                                      | 187 |
| A. Historique . . . . .                                                                                                                                                          | 187 |
| B. But de cette étude . . . . .                                                                                                                                                  | 190 |
| C. Transport auxinique pour des racines à l'obscurité . . . . .                                                                                                                  | 190 |
| 1. Introduction — 2. Circulation longitudinale — 3. Discussion — 4. Circulation latérale — 5. Discussion                                                                         |     |
| D. Transport auxinique pour des racines à la lumière . . . . .                                                                                                                   | 198 |
| 1. Introduction — 2. Eclairage symétrique — 3. Eclairage asymétrique — 4. Discussion                                                                                             |     |
| E. Conclusion . . . . .                                                                                                                                                          | 204 |
| CHAP. V : ORIGINE DES AUXINES RADICULAIRES . . . . .                                                                                                                             | 204 |
| A. Historique . . . . .                                                                                                                                                          | 204 |
| B. But de cette étude . . . . .                                                                                                                                                  | 207 |
| C. Rôle de la graine . . . . .                                                                                                                                                   | 207 |
| 1. Introduction — 2. Teneur en auxines de la graine — 3. Croissance de la racine séparée de la graine — 4. Discussion                                                            |     |
| D. Rôle des feuilles . . . . .                                                                                                                                                   | 209 |
| 1. Introduction — 2. Croissance de la racine en l'absence de feuilles — 3. Importance de la lumière — 4. Rôle comparé des feuilles, des graines et de la lumière — 5. Discussion |     |
| E. Rôle de la racine . . . . .                                                                                                                                                   | 213 |
| 1. Introduction — 2. Croissance de racines décapitées                                                                                                                            |     |
| F. Conclusion . . . . .                                                                                                                                                          | 214 |
| CHAP. VI : RÔLE DES AUXINES DANS LE DÉVELOPPEMENT RADICULAIRE . . . . .                                                                                                          | 215 |
| A. Historique . . . . .                                                                                                                                                          | 215 |
| B. But de cette étude . . . . .                                                                                                                                                  | 217 |
| C. Rôle des hormones de croissance . . . . .                                                                                                                                     | 217 |
| D. Rôle des substances de croissance . . . . .                                                                                                                                   | 218 |
| 1. Introduction — 2. Traitement des racines — 3. Traitement des feuilles — 4. Traitement des graines                                                                             |     |
| E. Conclusion . . . . .                                                                                                                                                          | 224 |
| RÉSUMÉ . . . . .                                                                                                                                                                 | 225 |
| ZUSAMMENFASSUNG . . . . .                                                                                                                                                        | 226 |
| BIBLIOGRAPHIE . . . . .                                                                                                                                                          | 228 |
| TABLE DES MATIÈRES . . . . .                                                                                                                                                     | 243 |

Rédaction : Mlle Suzanne Meylan, professeur, Treyblanc 6, Lausanne.  
Imprimerie Baud, avenue de l'Université 5, Lausanne.