

**Zeitschrift:** Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Herausgeber:** Société Vaudoise des Sciences Naturelles  
**Band:** 11 (1955-1956)  
**Heft:** 6

**Artikel:** Recherches cyto-histo-physiologiques sur les racines du *Lens culinaris* MED., traitées par l'acide ?-indolyl-acétique et l'hydrazide maléique  
**Autor:** Margot, Louis  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-257490>

### **Nutzungsbedingungen**

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

### **Conditions d'utilisation**

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

### **Terms of use**

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

**Download PDF:** 14.01.2026

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

**Recherches cyto-histo-physiologiques  
sur les racines du *Lens culinaris* MED.,  
traitées par l'acide  $\beta$ -indolyl-acétique  
et l'hydrazide maléique<sup>1</sup>**

PAR

Louis MARGOT

(Séance du 22 février 1956)

AVANT-PROPOS

Parmi les recherches de physiologie végétale qui se sont poursuivies ces dernières années à l'Institut de botanique de l'Université de Lausanne, la question des hormones de croissance a fait l'objet d'un certain nombre de travaux relatifs au développement des racines du *Lens culinaris* MED.; c'est ainsi que l'examen des problèmes modernes posés par les auxines a permis d'aborder l'étude du métabolisme glucidique, de la vernalisation, de la polarité bioélectrique, des phénomènes d'activation et d'inhibition de la croissance d'une part et des troubles du développement (géotropisme et phototropisme) d'autre part.

En ce qui concerne la croissance proprement dite des racines de *Lens*, les travaux de M. P.-E. Pilet ont montré que ces organes passaient par quatre stades successifs caractérisés chacun par un état auxinique propre : tout d'abord, la racine grandit peu (I), puis sa vitesse de croissance augmente rapidement (II), pour diminuer ensuite progressivement (III); enfin, les auxines étant devenues de plus en plus abondantes dans les tissus par suite d'une accumulation constante, le péricycle commence à se diviser, pour donner naissance aux radicelles (IV). Des études variées ont recherché le rôle des hormones de croissance dans cette succession de phénomènes, tendant à mettre en valeur l'action diphasique de ces substances, généralement stimulatrices à de faibles doses, et inhibitrices pour de plus fortes concentrations.

<sup>1</sup> Travail publié avec l'appui des Fondations Forel et Agassiz de la Société vaudoise des Sciences naturelles.



Cependant, les travaux relatifs à la croissance ne concernent, le plus souvent, que l'activité de la zone d'élongation cellulaire des pointes de racines, tandis que la zone de multiplication cellulaire (nommée globalement méristème) est beaucoup moins bien connue dans son comportement. Dans le domaine particulier de l'inhibition de la croissance méristématique, l'idée généralement admise veut que le freinage de la mitose porte sur une étape (la préprophase) qui précède la prophase visible, tant pour les substances de croissance employées à doses sus-optimales, que pour les inhibiteurs de croissance, tels que l'hydrazide maléique, par exemple.

Sur le conseil de M. Pilet, nous avons entrepris de vérifier par des observations cytologiques ces résultats relativement récents, en examinant le comportement du méristème des racines à la suite de traitements à l'acide  $\beta$ -indolyl-acétique (ABIA) et à l'hydrazide maléique (HM). A l'aide d'une technique appropriée, décrite dans la première partie, nous avons observé l'activité mitotique quotidienne des pointes de racines (deuxième partie). La troisième partie est consacrée plus spécialement à l'action de l'ABIA sur la cinétique mitotique, chez des racines considérées dans la première ou la seconde phase du développement; enfin, la quatrième partie traite de l'action de l'HM sur les mêmes phases.

L'anatomie des racines traitées à l'ABIA est assez bien connue: employée à des doses peu élevées, cette substance ne provoque pas de troubles notoires dans l'organisation des tissus. Mais il n'en va pas de même pour l'hydrazide maléique, et c'est la raison pour laquelle, parallèlement à nos recherches cyto-physiologiques, nous avons réservé à la fin de la quatrième partie une place au problème de l'histologie des jeunes racines traitées par l'HM.

Qu'il nous soit permis de présenter à M. le professeur F. Cosandey l'expression de notre profonde reconnaissance pour l'hospitalité qu'il nous a accordée en tant qu'assistant dans son Institut. Sa bienveillance sans cesse renouvelée, ses conseils et encouragements ont contribué pour une bonne part à l'achèvement de nos recherches, et nous l'en remercions très sincèrement. Notre gratitude s'adresse dans la même mesure à M. P.-E. Pilet qui a bien voulu se charger de la conduite de notre travail: tout au long de notre étude, nous avons pu profiter abondamment de ses connaissances, et, à son contact, nous nous sommes enrichi bien au delà du cadre de ces recherches, ce dont nous lui sommes tout particulièrement reconnaissant. Nos remerciements vont enfin à tous nos collègues de l'Institut qui, par leur aide, leurs conseils techniques, et leur dévouement, nous ont permis de mener notre travail à bien.

Institut de botanique,

Lausanne, le 25 octobre 1955.

## PREMIERE PARTIE

### Techniques

#### 1. *Matériel.*

Ainsi que nous l'avons relevé dans l'avant-propos, les recherches de notre laboratoire ont porté sur le *Lens culinaris* MED., qui est un matériel facile à cultiver, tant par la croissance rectiligne de ses racines, que par le pourcentage élevé de ses germinations. L'étude cyto-physiologique des pointes de racines qui nous a été proposée nous a conduit à utiliser la même plante, puisque nous savions par les travaux antérieurs quelles étaient les conditions du développement radiculaire (80, 85, 98). En outre, les cellules possèdent  $2n = 14$  chromosomes (SAKAMURA, 1920, cité par HEITZ, 44), nombre assez bas pour permettre une étude précise du comportement de la mitose. Cet argument d'ordre morphologique justifie le choix que nous avons fait.

#### 2. *Technique de culture.*

La mise en germination des graines a toujours été précédée de leur imbibition dans de l'eau tiède et à l'obscurité pendant 48 heures, après contrôle du pouvoir germinatif de chaque lot à l'aide du chlorure de 2, 3, 5 - triphényltétrazolum à 1 % (cf. PILET, 80). A la suite de cette opération préliminaire, les graines étaient placées dans le milieu de culture approprié.

Le développement des racines de *Lens* en fonction des facteurs externes susceptibles de l'influencer a été étudié méthodiquement par PILET (80) qui a mis au point une méthode généralement employée au laboratoire, et plus récemment, par PILET et WENT (98). Ainsi, la plupart des cultures ont été faites en boîte de Petri, sur papier-filtre, ou en sciure humide, milieux que nous préciserons lors de chaque expérience. Nous ne sommes donc pas revenu sur l'analyse des conditions de température, d'humidité ou d'éclairage, mais nous mentionnerons chaque fois les limites dans lesquelles nous nous sommes placé, nous bornant ainsi à renvoyer aux études susmentionnées.

#### 3. *Traitements.*

Ils ont été effectués au moyen d'acide  $\beta$ -indolyl-acétique (ABIA) et d'hydrazide maléique (HM). Les concentrations, comme les applications ayant varié, nous préciserons également les conditions pour chacun des essais.

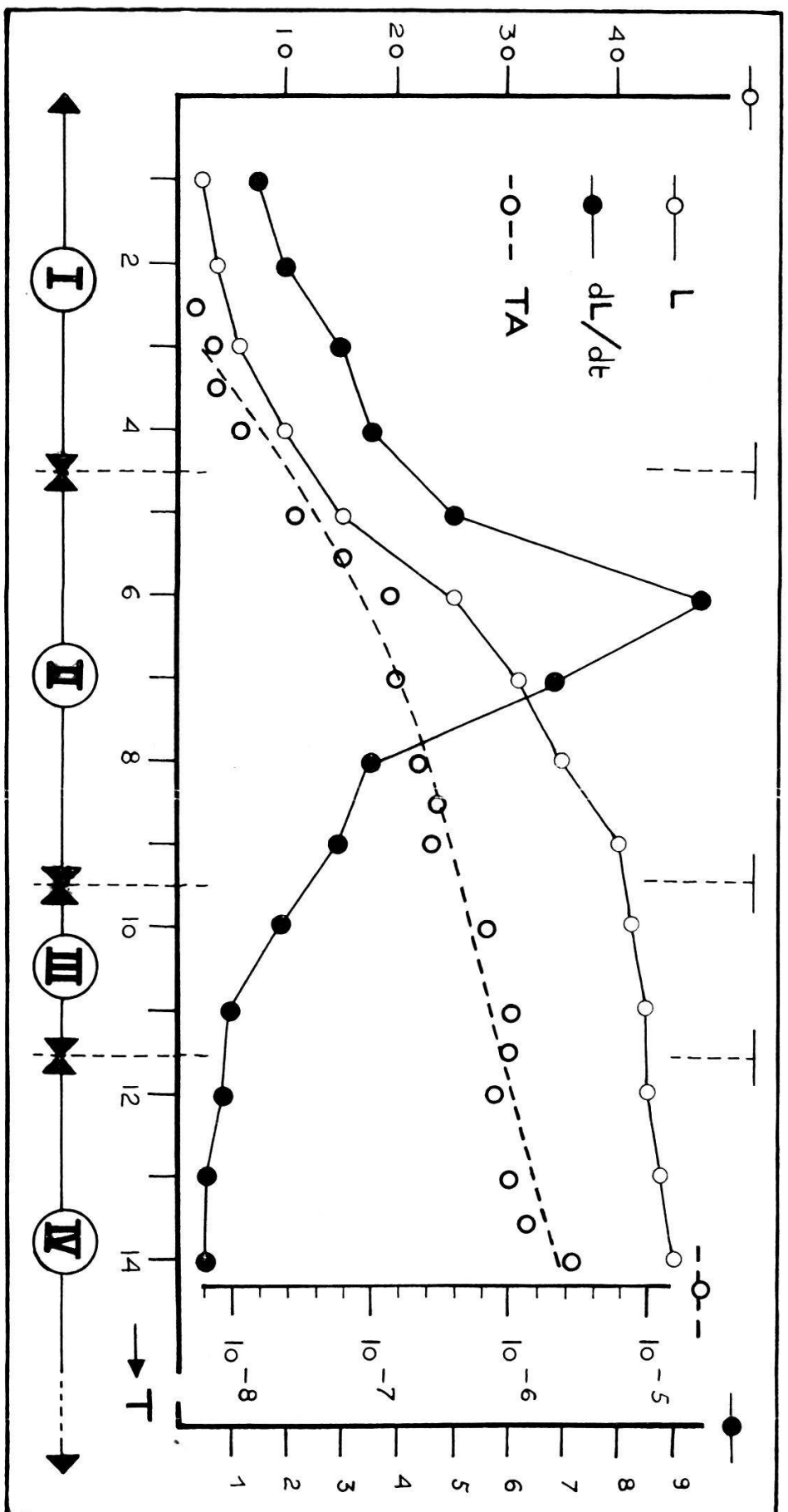


Fig. 1. — Les phases de la croissance racinaire.

L = Longueur totale des racines, en mm. —  $dL/dt$  = Vitesse d'allongement, en mm/24 h.

TA = Teneur en auxines, en mol. ABIA / 200 mgr de poids frais, pour des fragments prélevés à 5.10<sup>-1</sup> mm du sommet et longs de 25.10<sup>-1</sup> mm.

T = Temps en jours, compté à partir du début de la germination (racine : 1.10<sup>-1</sup> mm).

(D'après P.-E. PILLET : *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 10, 137, 1951. — *Experientia VII/7*, 262, 1951. *Phyton* (Austria) 4, 247, 1953. — *Bull. Soc. Bot. suisse* 66, 26, 1956.

#### 4. *Choix des racines.*

a) *Avant traitement* : Dans la plupart des cas, les lots de graines ont été cependant traités au moment de la mise en culture, et il est clair qu'aucune question de choix n'intervenait. Mais dans quelques expériences, nous avons soumis au traitement des racines âgées de quelques jours, ce qui nous a obligé à agir avec prudence : en effet, des racines peuvent avoir même longueur et un âge différent, ou même âge et longueur différente, et, de ce fait, présenter un comportement tout autre : cette même remarque nous oblige ainsi à tenir compte de la teneur des racines en auxines (PILET, 80, 82, 83), et de leur activité enzymatique (PILET, 91; PILET et GALSTON, 94). C'est la raison pour laquelle tous les traitements auxiniques n'ont été effectués que sur des racines de même âge et de même longueur.

b) *Après traitement* : Nous aurons l'occasion de constater que l'activité mitotique de la racine décroît au fur et à mesure que cette dernière s'allonge [cf. chap. 1 (3)]. Cependant, elle est sensiblement la même chez les racines d'âge égal, tandis que chez des racines très jeunes, des différences minimales de longueur ne correspondent pas à des activités méristématiques différentes. Pour l'examen du taux des mitoses, nous avons toutefois prélevé régulièrement des racines de même longueur.

La récolte des racines s'est faite généralement durant des périodes assez courtes, qui correspondaient précisément à la durée des essais, soit, au maximum 12 jours; ce temps marque en effet la succession des trois phases de la croissance radiculaire, susceptibles de nous intéresser (fig. 1) :

Comme nous le verrons dans l'étude du comportement rythmique des cinèses méristématiques, l'activité mitotique n'est pas du tout constante durant la journée; c'est pourquoi dans chaque série de recherches, nous avons effectué les prélèvements des racines à la même heure, soit généralement à 10 heures.

Enfin, nous devons remarquer ici qu'il n'est pas égal, au point de vue mitotique, d'examiner des racines provenant de cultures où elles étaient serrées les unes contre les autres, ou, au contraire, dispersées. En effet, il pourrait arriver que dans le premier cas, ces racines aient poussé dans une région où la teneur en eau, par exemple, différait de celle du reste de la culture : les résultats acquis par l'étude d'un tel groupe serré ne donneraient pas une image exacte de l'essai réalisé. Nous avons pensé qu'il était préférable de prélever des racines dans toute l'étendue de la culture, et nous verrons au paragraphe 9 un exemple pratique qui nous permet de justifier cette méthode.

#### 5. *Technique cytologique préparatoire.*

Pour examiner l'activité mitotique d'une pointe de racine, on peut procéder par dissociation de l'extrémité de la pointe entière, après coloration, sur lame (dite méthode d'étalement) ou par la technique habituelle d'inclusion, de coupe et de coloration.

La première méthode, préconisée par LA COUR (55) est rapide ; elle a l'avantage de réduire considérablement la durée des manipulations préparatoires. Nous avons estimé toutefois qu'elle ne répondait pas au but que nous nous étions proposé, parce que, en dissociant ainsi le méristème, on conserve des cellules de la coiffe, ou de régions déjà différenciées, donc pratiquement hors du méristème. En outre, dès nos premières recherches, nous avons constaté que certaines mitoses avaient un axe fusorial désorienté relativement à l'axe principal de la racine (fig. 2 A). Nous avons primitivement l'intention de diriger notre étude dans cette voie, et il eût été impossible de faire des mesures relatives à ces déviations par la méthode de dissociation. Toutefois, les résultats statistiques ne nous ont pas permis de tirer de nombreuses conclusions sur l'importance de ce phénomène, mises à part nos recherches sur l'HA. Nous avons donc choisi la seconde méthode, et pratiqué de la façon suivante :

Les pointes de racines, longues de 5 à 8 mm, ont été fixées pendant 24 heures à l'aide de la solution de Nawaschine : formol à 16 % : 8 cc, acide acétique glacial : 2 cc, et acide chromique à 1 % : 20 cc. Après quoi, les organes étaient déshydratés à l'alcool, selon les techniques courantes. Afin d'éviter le passage dans le xylol, qui durcit généralement les organes, nous avons utilisé l'essence de cèdre, d'abord en solution alcoolique de plus en plus saturée, puis pure. Une variante permettant de raccourcir ce temps d'éclaircissement a donné de bons résultats avec l'emploi d'acétate d'amyle. Enfin, les racines étaient incluses dans la paraffine.

Les coupes longitudinales, d'une épaisseur de 10  $\mu$  ont été sériées, et nous avons choisi régulièrement les 10 coupes les plus axiales. La coloration s'est effectuée au moyen de cristal-violet, selon les indications de GAGNEU (27) et JOHANSEN (47) : la méthode est rapide et donne d'excellents résultats, les noyaux colorés en violet se détachant sur un fond très clair, si l'on a eu soin de différencier très rapidement à l'alcool, puis à l'essence de girofle. Nous avons remarqué cependant que le cristal-violet n'est pas à recommander pour des préparations durables, car il s'atténue au bout de quelques mois déjà.

## 6. *La notion de méristème.*

Le terme de méristème est une désignation complexe, qui, dans son sens le plus large, représente l'ensemble des cellules d'un tissu en voie de division. En ce qui concerne le méristème radiculaire, il est très difficile de le localiser exactement, et nous avons remarqué qu'il existait une certaine confusion entre les auteurs ; les connaissances acquises à son sujet étant beaucoup moins nombreuses que celles du méristème caulinaire, par exemple.

Au point de vue morphologique, ESAU (24) a désigné par méristème apical (ou apex radiculaire) l'ensemble des cellules initiales



et de leurs dérivées immédiates, tant que celles-ci ne sont pas nettement différenciées. Cet auteur a insisté sur le fait que le méristème ne se délimite que très mal puisque la différenciation cellulaire se déroule de façon continue, tant morphologiquement que physiologiquement. Au point de vue cytologique, KAPLAN (49) a proposé le terme d'euméristème, pour nommer un tissu dont les cellules, ayant un protoplasme abondant et des parois minces, sont isodiamétriques. Les cellules initiales, qui ne sont pas isodiamétriques, devraient être exclues de cette dénomination. En outre, elles se divisent toujours de la même manière, ce qui n'est pas le cas pour leurs dérivées.

Enfin, les recherches physiologiques de PILET (80, 81, 89), et de PILET et MEYLAN (96), ont permis à ces auteurs de constater que c'est au niveau des cellules en voie de division que la circulation latérale des auxines est la plus abondante. Cette région se caractérise donc physiologiquement par un gradient propre. Toutefois, il n'est pratiquement pas possible de séparer nettement la zone de division de celle de l'élongation cellulaire, des mitoses se rencontrant encore abondamment dans les régions où les cellules ont commencé leur élongation.

Nous inspirant de ces quelques remarques, nous avons décidé de tenir compte à la fois des critères morphologiques, cytologiques et physiologiques, et de désigner dans ce travail par méristème le tissu en voie de division, dérivé des initiales, et comprenant des cellules isodiamétriques. Nous insistons encore sur la difficulté à fixer la limite proximale, l'importante notion physiologique développée ci-dessus ne pouvant être utilisée comme critère chez des tissus fixés.

### 7. Morphologie chromosomique.

La détermination du nombre chromosomique de *Lens* a été établie en 1920 par SAKAMURA (cité par HEITZ, 44). HEITZ (44) a confirmé le nombre  $2n = 14$ , et une description détaillée du déroulement de la mitose a été donnée par MIRANDA (72). Enfin, SENN (105) également, a été amené à confirmer les travaux précédents en établissant une carte phylogénétique de la famille des Légumineuses. Il a précisé que  $2n = 14$  est commun à toutes les variétés de *Lens*. Nous n'avons donc pas jugé utile de reprendre l'étude de la cinétique chromosomique de *Lens*, ni la description du noyau au repos.

### 8. L'index mitotique.

a) *Travaux antérieurs* : plusieurs auteurs se sont intéressés à la numération des cinèses méristématiques, et un certain nombre de méthodes ont été proposées dans l'intention d'établir leurs fréquences. Un des premiers modes d'expression a été formulé en 1917 par MINOT (71), qui a défini le pourcentage du nombre total des mitoses comptées dans un

même tissu, par le terme d'« index mitotique ». Par la suite, cette notation a été modifiée et surtout précisée, et l'index mitotique a été considéré depuis comme étant le rapport

$$\text{index mitotique} = \frac{\text{nombre de cinèses}}{1000 \text{ cellules}}$$

Dans ses recherches sur la durée des phases mitotiques chez l'*Allium cepa*, LAUGHLIN (58) a examiné un nombre de champs suffisant pour y compter 1000 cellules, à l'aide des méthodes classiques de coupe et d'inclusion. Ces champs étaient compris entre la pointe de la racine et une distance de celle-ci égale à deux diamètres radiculaires.

Une autre méthode a été proposée par PIRES SOARES (99) : dans ses travaux sur les cultures de tissus animaux, cet auteur définit l'index mitotique comme étant le rapport du nombre de cinèses au nombre de cellules en repos. Nous estimons que cette notation est critiquable, car elle conduit inévitablement à des erreurs d'interprétation : un index de 100 % ne correspond ainsi qu'à la moitié des cellules en voie de division, objection relevée d'ailleurs par DEYSSON (16).

On peut évidemment utiliser la notion d'index mitotique sans préciser le nombre de cellules compté réellement. Ainsi, l'on peut rapporter les résultats, soit à 100 cellules, soit à 1000 cellules; mais dans les deux cas, toute méthode aura une valeur très restreinte si l'on ne recense pas un nombre de cellules supérieur à 100 ou à 1000. MEITES (67) a bien indiqué ses résultats relativement à 1000 cellules dans ses recherches sur les racines d'*Allium* et de *Lupinus*, mais il n'a pas précisé le nombre total compté réellement. Tandis que DEYSSON (16) a examiné un nombre de cinèses pour 1500 à 3000 cellules, puis il ramenait l'index à 1000 cellules. Dans l'intention de décrire les rythmes stathmocinétiques chez les racines d'*Allium*, MANGENOT (65) a établi des cartes des régions méristématiques, où étaient reportés les divers stades mitotiques comptés parmi 300 à 1300 cellules, et ramenés à 100 cellules.

D'autres méthodes de recensements mitotiques ont été utilisées (WAGNER 111, PATTERSON 79), où l'on ne s'est pas servi de la notation dont nous venons de parler. Bien que parfaitement justifiées dans les recherches auxquelles elles se rapportaient, nous ne les avons pas utilisées, car elles ne pouvaient servir à l'étude que nous nous étions proposée.

b) *Technique personnelle.* Nous avons procédé aux recensements mitotiques de la façon suivante :

parmi les dix coupes longitudinales voisines du plan sagittal, nous avons choisi celle qui paraissait être la plus axiale (en fait, la plus large, à un niveau donné), afin d'être à peu près certain de pouvoir comparer toujours les mêmes régions méristématiques (fig. 2 B). Lorsque les coupes sont légèrement éloignées de l'axe de la racine, ou quelque peu obliques (ce cas est fréquent, vu la difficulté d'orienter la racine au moment où on la coupe), des modifications peuvent intervenir dans l'index mitotique. A ce propos, pour rechercher dans quelle mesure ces variations pouvaient influencer nos résultats, nous avons déterminé l'index mitotique dans des coupes sagittales et dans des coupes faites à une certaine distance de celles-ci (tableau I):

TABLEAU I

*Variation de l'index mitotique à des distances variables du plan sagittal*

Lot	Distance de l'axe	Nombre de cell.	Nombre de mit.	Ind. mit. $\frac{0}{100}$
A	0	665	115	172
	40 $\mu$	627	102	169
B	0	1276	165	128
	60 $\mu$	1285	159	124
C	0	986	74	74
	90 $\mu$	1104	80	72

Nous constatons que les amplitudes sont faibles : la valeur de l'index mitotique décroît légèrement lorsqu'on s'éloigne de l'axe de la racine, résultat auquel on pouvait du reste facilement s'attendre. En fait, les écarts dus à l'impossibilité d'orienter parfaitement les coupes n'ont pas de grande importance.

Nous inspirant de la méthode de MANGENOT (65), et à l'aide d'un microscope muni d'une chambre claire, nous avons reporté sur papier le nombre total de noyaux visibles dans le



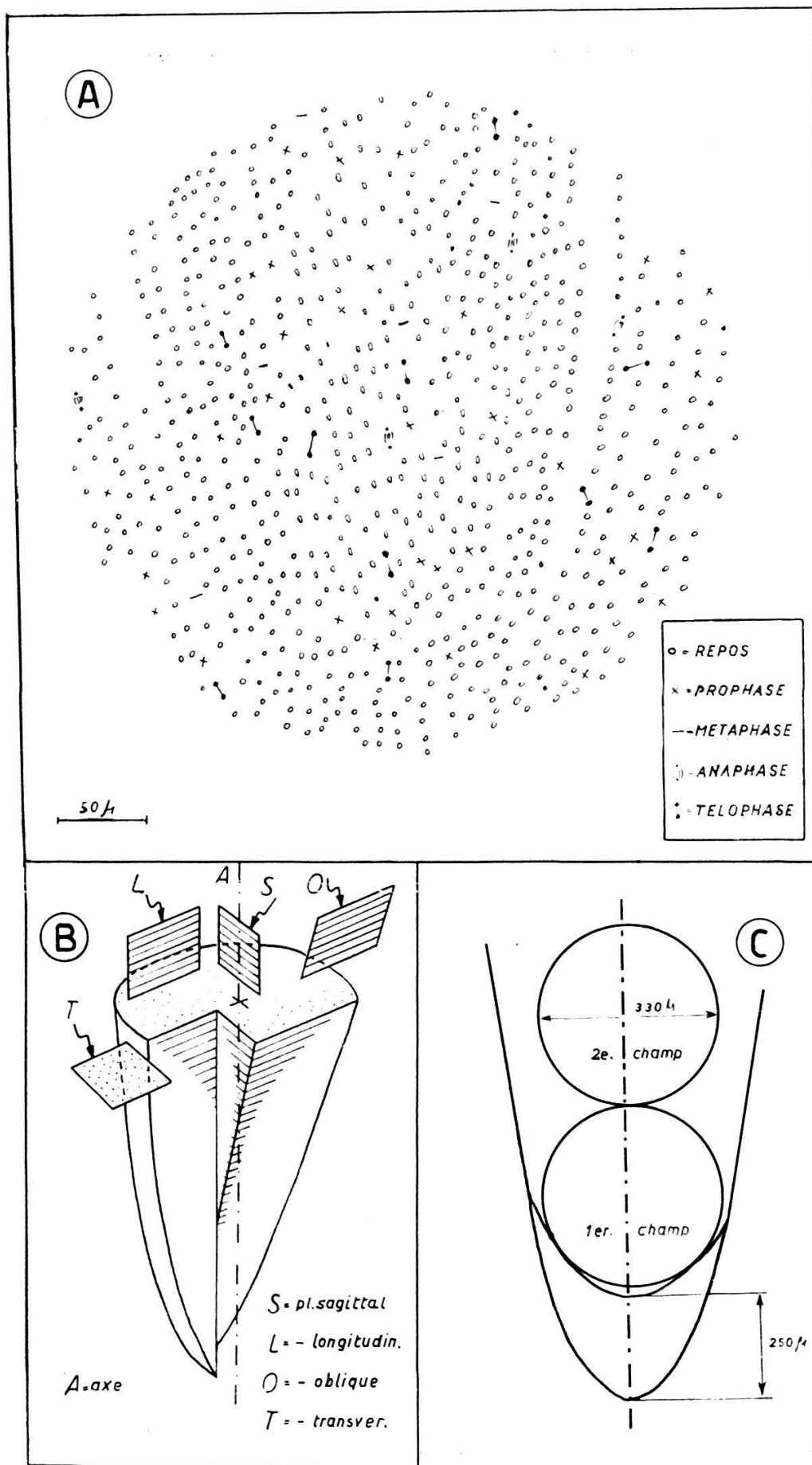


FIG. 2. — Technique des recensements :

A — diagramme d'une pointe de racine normale ;

B — orientation de la coupe ;

C — disposition des champs microscopiques.

champ microscopique des coupes choisies, en indiquant chaque stade par un signe approprié, pour les compter ensuite. Nous avons jugé plus commode de ne considérer que les cinq stades classiques de la mitose, soit l'interphase, la prophase, la métaphase, l'anaphase et la télophase. Les étapes intermédiaires, souvent plus difficiles à préciser, ont été intégrées de cette façon dans les cinq stades. La figure 2 A montre le diagramme d'une coupe effectuée dans la pointe d'une racine normale.

Dans la région méristématique, le champ microscopique ayant un diamètre de  $350\ \mu$  nous a permis de dénombrer en moyenne 500 à 600 noyaux. Estimant qu'il était nécessaire, comme nous l'avons vu plus haut, de recenser le plus grand nombre de noyaux, nous avons toujours examiné deux champs microscopiques, pris à partir des initiales, et tangents sur l'axe principal de la racine (fig. 2 C). De cette façon, nos observations sortaient quelque peu des limites du méristème proprement dit (c'est-à-dire, hors de la zone des cellules isodiamétriques), mais comme nous étions toujours dans la zone de division, nous justifions notre méthode selon les remarques faites au paragraphe 6 à propos du méristème.

Ainsi, nous avons pu observer, au total, un nombre de noyaux toujours supérieur à 1000, ce qui nous a permis d'accorder une valeur assez bonne à nos déterminations d'index mitotiques. Signalons cependant que lors des traitements à l'hydrazide maléique, nous avons dû faire une exception : dans ces cas, en effet, les racines se caractérisent, entre autres, par une augmentation du volume cellulaire, et donc par une diminution du nombre des cellules pour les champs considérés, si bien que nous aurions bien largement dépassé la limite méristématique proximale, si nous avions voulu recenser 1000 cellules. Nous avons donc dû nous borner à n'établir des index mitotiques qu'à partir de 600 à 800 cellules en moyenne.

#### *9. Application : détermination de l'index mitotique dans deux prélèvements de racines non traitées.*

Pour illustrer la méthode décrite ci-dessus et préciser nos conditions de mesure, nous avons réalisé au début de nos recherches, l'essai suivant : un prélèvement local de racines a été effectué dans une culture de plantules non traitées, et âgées de 3 jours : ces racines étaient donc serrées les unes contre les autres, et nous avons déterminé leur index mitotique. Nous avons trouvé les valeurs suivantes pour chaque racine : 117, 112, 116, 124, 115.

Nous avons alors cherché la moyenne réelle de ce groupement, à l'aide du calcul des probabilités<sup>2</sup>, ce qui nous a permis de dresser le tableau II A :

TABLEAU II A							TABLEAU II B						
Racine	I. M.	d	d <sup>2</sup>	σ <sup>2</sup>	σ	E	Racine	I. M.	d	d <sup>2</sup>	σ <sup>2</sup>	σ	E
a	117	0	0				f	106	1	1			
b	112	5	25				g	115	10	100			
c	116	1	1				h	95	10	100			
d	124	7	49				i	107	2	4			
e	115	2	4				j	102	3	9			
$\bar{X} = 117$		$\Sigma d^2 = 79$		19,7	4,4	1,9	$\bar{X} = 105$		$\Sigma d^2 = 214$		53,5	7,3	3,2

TABLEAU II : *variation de l'index mitotique en fonction de la nature du prélèvement.*

d = différence entre la moyenne  $\bar{x}$  et chaque variant.

σ<sup>2</sup> = variance; σ = écart-type; E = erreur moyenne de la moyenne.

Cet essai nous montre des valeurs assez proches les unes des autres, et, comme les racines avaient poussé ensemble dans une zone très restreinte, nous avons supposé qu'elles pouvaient présenter une stimulation mitotique réciproque, hypothèse qui rejoindrait la théorie du rayonnement mitogénétique de GURWITSCH (43)<sup>3</sup>.

Nous ne sommes toutefois pas certain d'avoir dans toute la culture des conditions absolument identiques de croissance : nous avons déjà relevé au paragraphe 4 l'importance de ce

<sup>2</sup> Rappelons qu'un collectif se caractérise par trois paramètres : la moyenne, l'écart-type, et l'erreur moyenne (ou précision de la moyenne).

Après avoir fait la moyenne arithmétique  $\bar{x}$  des n mesures, on détermine la somme des carrés des différences d entre chaque mesure et la moyenne; on obtient alors la valeur de l'écart-type :

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma d^2}{n-1}}$$

puis de l'erreur moyenne de la moyenne :  $E = \frac{3}{\sqrt{n}}$

Ce dernier paramètre est très utile pour localiser la moyenne réelle; en physiologie, on compte qu'il y a 95 % de chances pour que cette dernière soit comprise entre  $\bar{x} \pm 2 E$ .

<sup>3</sup> Dans cette théorie, il était supposé que des organes en voie de croissance induisent chez leurs voisins immédiats une augmentation de la fréquence des mitoses, et réciproquement, grâce à l'émission d'un rayonnement hypothétique.

facteur, et nous avons plutôt supposé qu'il pouvait exister dans une culture un certain nombre de zones, où les racines présenteraient une activité mitotique semblable. C'est pourquoi, parallèlement à l'essai qui vient d'être décrit, nous avons recherché dans les mêmes conditions l'index mitotique d'une série de racines prélevées au hasard, dans toute la même cuve à culture, en admettant cette fois, que chacune représenterait une zone d'activité. Nous avons alors établi le tableau II B.

Nous remarquons que les valeurs sont plus éloignées les unes des autres que précédemment. Elles nous indiquent que les différences observées vont à l'encontre d'une stimulation commune à toute la culture. Et comme nous le faisons remarquer, elles représentent peut-être des zones d'imbibition variable de la sciure.

C'est pourquoi, dans l'intention d'obtenir une représentation plus conforme de l'ensemble d'une culture, nous avons prélevé les racines au hasard dans tous les essais. Pour chaque lot, les différences n'étant pas considérables, nous avons effectué les déterminations d'index mitotiques sur cinq racines, nombre relativement bas, mais imposé par la longueur des techniques préparatoires.

## DEUXIEME PARTIE

### Le rythme des mitoses

#### 1. *Introduction.*

Beaucoup de phénomènes dont la plante est le siège présentent des variations d'intensité dans leur déroulement quotidien. Ainsi, l'on a pu mettre en évidence depuis longtemps déjà, une série de processus à périodicité nycthémérale, tels que la photosynthèse, la respiration, la transpiration, la vitesse de croissance, la perméabilité, les mouvements d'ouverture et de fermeture des fleurs, les mouvements de veille et de sommeil chez certaines feuilles, etc. Alors qu'autrefois on attribuait ces variations à des causes exogènes (par exemple, l'alternance du jour et de la nuit, ou d'autres facteurs physiques ambiants), depuis une trentaine d'années, on fait appel de plus en plus à des actions endogènes, c'est-à-dire liées étroitement au métabolisme d'un organe ou de la plante, conséquences en dernier lieu de facteurs exogènes.

Au reste, les organes eux-mêmes sont soumis à des variations rythmiques journalières, et plus particulièrement, ceux

qui sont en voie de croissance. La pointe des racines n'échappe pas à cette règle, et certains auteurs ont découvert un rythme dans l'activité du méristème radiculaire. Toutefois, les résultats extrêmement variés, le manque d'hypothèses ou d'explications relatives à ce phénomène, qu'on a voulu souvent rattacher à l'influence de la lumière, nous ont incité, après que nous eussions relevé une variation mitotique quotidienne dans les racines de *Lens*, à rechercher expérimentalement dans quel sens les fluctuations observées pouvaient être modifiées.

## 2. Travaux antérieurs.

Avant de passer en revue les travaux les plus importants, il convient de relever une distinction entre les termes «périodicité» et «rythme» : la périodicité est une oscillation régulière d'un phénomène donné (par exemple, croissance, division cellulaire), due à l'alternance de la lumière et de l'obscurité, ou de températures différentes, et qui cesse quand le facteur externe s'uniformise; tandis que le rythme, s'il est aussi une oscillation régulière et définie, n'est pas lié aux influences du milieu.

En 1901 déjà, LEWIS (61) montrait par ses travaux sur les racines d'*Allium Cepa*, qu'il existait une variation dans la fréquence des mitoses, celles-ci présentant deux «ondes» avec des minima à 12 h. et à 24 h., et des maxima à 8 h. et à 18 h., pour une obscurité constante. Lorsque les racines avaient poussé dans les conditions normales d'alternance du jour et de la nuit, les maxima étaient à 12 et à 24 h., tandis que les minima étaient à 4 h. et à 16 h. Par des éclairages en lumière jaune ou bleue, ces «ondes» étaient déplacées légèrement. Ainsi, cet auteur montrait un renversement des oscillations en changeant les conditions d'éclairage. Toutefois KELLCOTT (52), trouvant des résultats à peu près identiques sur le même matériel, indiquait que ces variations de l'activité mitotique paraissaient indépendantes des facteurs périodiques environnants. En outre, cet auteur montrait que l'élongation cellulaire est à son maximum quand l'activité mitotique est minimum et vice-versa. Il optait donc pour une activité rythmique.

Ainsi que nous le relevions plus haut, plusieurs auteurs ont mentionné leurs observations relatives à ces oscillations rencontrées chez des racines ayant poussé à l'obscurité, sans en donner une explication : STALFELT (108) a remarqué un maximum de divisions cellulaires à 12 h., chez les racines de *Pisum*; ABELE (1) a cherché à mettre en évidence chez le *Vicia amphicarpa* une série de maxima à amplitude décroissante, à 12 h., 16 h. et 22 h. Travaillant sur des racines du *Crepis capillaris*, ONO (78) a indiqué qu'il existait deux périodes de division, suivies de deux périodes de repos en une journée, tandis que BRAUER (9) a remarqué chez le *Vicia Faba* qu'il y avait un pourcentage de divisions beaucoup plus élevé dans les heu-



res de la matinée. Sur le même matériel, LANCE (56, 57) a montré que l'activité mitotique passait, vers 9 h., par un maximum assez marqué, et par un autre, plus discret, vers 21 h., dont la cause lui échappe complètement.

Par ailleurs, nous trouvons les travaux de ROTTA (101), dans lesquels l'auteur, cherchant à mettre en évidence des rythmes d'origine endogène, a examiné des pointes de racines du *Vicia Faba* : or, que celles-ci aient poussé à l'obscurité, ou qu'elles aient été soumises à l'alternance du jour et de la nuit, ROTTA n'a jamais pu constater de différences dans la fréquence des mitoses, comme il l'avait fait dans les bourgeons. Comme d'autres auteurs (STOPPEL, 109, BRAUER, 9) ont remarqué qu'il existait une liaison étroite entre les rythmes qu'ils avaient observés dans les bourgeons, et la présence de plastides, ROTTA a conclu que les racines sont dépourvues de rythmes puisqu'elles ne possèdent pas de plastides. Dans le même sens, BÜNNING (10), travaillant aussi sur le *Vicia Faba*, n'a jamais remarqué de variations dans la fréquence des mitoses radiculaires ; et celles que l'on rencontre dans les bourgeons sont dues principalement à l'action de la lumière. ZIMMERMANN (113) s'est aussi rallié à cette hypothèse dans ses recherches sur le déroulement de la méiose.

D'autres auteurs ont tenté de donner une explication du mécanisme rythmique, ou d'étudier ses relations avec le milieu environnant. Nous avons déjà relevé que KELLCOTT (52) avait remarqué l'indépendance de l'activité mitotique vis-à-vis des conditions externes. FRIESNER (26), travaillant sur des germinations de *Pisum*, de *Vicia* et d'*Allium* placées dans des conditions constantes, a constaté dans le même sens que KELLCOTT, une activité rythmique inverse de celle de l'élongation cellulaire, qui dépendrait du métabolisme, et non du temps. SEILER (104), du reste, a précisé chez des racines de Maïs que la diminution de l'élongation cellulaire, ayant lieu régulièrement entre 9 et 11 h., n'était liée en aucune façon au moment de la mise en germination. Enfin, KANDLER (48) a observé des variations d'amplitude dans la croissance des cultures de racines de Maïs, qui étaient indépendantes du temps ou d'un autre facteur externe : il a été amené aussi à songer à l'existence d'un phénomène dont l'explication serait à rechercher dans des processus rythmiques de systèmes physiques internes.

En ce qui concerne l'action du facteur lumière, nous avons vu que LEWIS (61) avait obtenu des déplacements des minima et maxima de fréquences mitotiques, en renversant les conditions d'éclairage. Ces résultats ont été obtenus également par KARSTEN (50, 51) dans des bourgeons de *Zea*, où il a constaté une inversion des alternances, par inversion du jour et de la nuit. Cet auteur a aussi examiné des racines du *Vicia Faba*, mais il n'a pu vraisemblablement mettre un rythme en évidence, se bornant à indiquer que le maximum d'activité mitotique a lieu lorsque la plante se trouve dans une phase obscure. SAARNIJOCKI (102), par contre, a pu préciser chez

*Brassica* que les phases observées dans les méristèmes radiculaires n'étaient pas liées à une action directe de la lumière puisque les mêmes extrêmes se retrouvaient à l'obscurité. Ce rythme, a ajouté l'auteur, est indépendant de l'heure de départ de la germination, mais il est lié à certaines heures de la journée.

Enfin, la question de l'action de la température a été examinée par LAUGHLIN (58) chez des racines d'*Allium Cepa*, où il a pu montrer que les étapes de la mitose présentent une variation de durée quand les organes sont soumis à des températures différentes. Dans une autre direction, Fox (25) a placé des racines du *Phaseolus vulgaris* à une température de 3°, et y a constaté un retard d'élongation : ce dernier est surtout considérable chez les organes qui ont été traités au moment où ils avaient le maximum de cellules en prophase. Nous retrouvons là l'étroite dépendance existant entre les phases alternantes d'élongation et de division cellulaires, qu'avaient mises en évidence KELLICOTT (52), FRIESNER (26) et SEILER (104).

Sans étudier cytologiquement les jeunes racines de *Lens*, PILET et WENT (98) ont tout récemment observé une «rythmicité» dans la croissance de ces organes, en relation avec l'alternance des deux facteurs physiques qui influencent le plus le développement radiculaire : la lumière et la température. Il a été démontré en particulier que l'alternance de températures diurnes et nocturnes produit une «rythmicité» de croissance, qui se traduit par une accélération de croissance à l'obscurité, d'autant plus élevée que la température diurne est plus élevée, et par une accélération de croissance à la lumière, d'autant plus forte que la température nocturne est plus basse. Ces auteurs ont en outre mis en évidence le fait suivant : la thermopériodicité et la photopériodicité des racines sont indépendantes de celles de la tige, ce qui montre nettement que le périodisme de ces racines serait avant tout d'origine endogène.

### 3. *Activité méristématique en obscurité continue.*

Nous avons voulu tout d'abord rechercher le rythme quotidien que les auteurs ont signalé chez les racines de plantes variées. A cet effet, des graines de *Lens* ont été mises à germer à l'obscurité, en chambre à culture, selon les conditions générales que nous avons décrites dans la première partie. Dans ce cas particulier, elles étaient soumises à une température de  $24^{\circ} \pm 2$  et à un degré hygrométrique de  $50\% \pm 5$ .

Les fixations faites toutes les deux heures, au cours de la quatrième journée après le départ de la germination, suivies des techniques appropriées nous ont permis d'établir la figure 3 A.

Nous constatons qu'à 8 h., l'index mitotique de la pointe des racines est élevé. Puis il s'abaisse assez rapidement durant les heures de la matinée, pour atteindre un minimum à

14 h., et s'accroître plus lentement durant la fin de la journée <sup>4</sup>.

*Discussion.* — Ainsi, dans une obscurité complète, des plantules de *Lens* présentent dans leurs pointes de racines une variation de l'activité mitotique, celle-ci passant par une valeur minimum au milieu de la journée. Bien que les essais n'aient

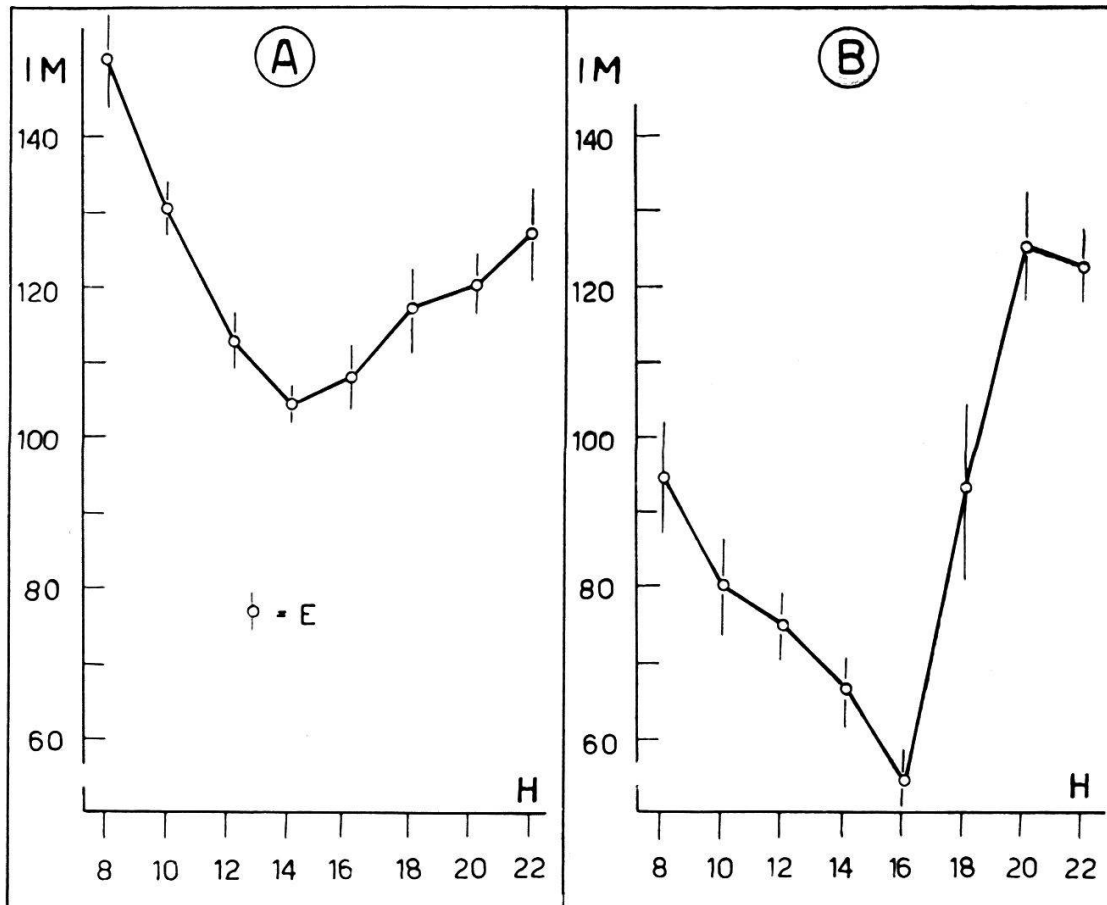


FIG. 3. — Variation quotidienne de l'index mitotique IM :

- A — chez des racines de plantules ayant poussé dans une obscurité totale ;
- B — chez les racines de plantules ayant été soumises à l'alternance du jour et de la nuit ;
- E = erreur moyenne de la moyenne.

porté que sur une période de 14 heures, nous pouvons rapprocher nos résultats de ceux des auteurs antérieurs, en particulier, de ceux de BRAUER (9) et LANCE (56, 57), sur le *Vicia Faba*, où, rappelons-le, l'activité méristématique était plus

<sup>4</sup> Nous aurons l'occasion de montrer plus loin que ce phénomène est général, car il se répète les jours suivants.



grande pendant la matinée. Nous avons remarqué plus haut les divergences quant à la situation dans la journée des valeurs extrêmes de cette activité. On pourrait alléguer que de tels moments dépendent du matériel utilisé, chaque espèce possédant son propre rythme; bien que dans ce travail, nous ne soyons pas en mesure de confirmer cette dernière hypothèse, puisque nos recherches n'ont porté que sur le *Lens*, nous serions néanmoins enclin à nous y rallier. Toutefois, les différences rencontrées dans l'étude d'une même espèce, par plusieurs auteurs, nous conduisent à penser que d'autres facteurs interviennent. Par contre, nous ne pouvons souscrire à la thèse de ROTTA (101) et de BÜNNING (10), qui recherchent l'explication des rythmes dans une action particulière de la lumière.

peut aussi dépendre du temps, et là, deux possibilités sont à examiner :

Ce résultat, qui paraît lié à la nature de l'espèce donnée,

1° nous pouvons supposer que l'activité mitotique suit le temps horaire, et que c'est toujours à 14 h., par exemple, que l'index mitotique est le plus faible ;

2° on pourrait aussi faire intervenir l'âge de la racine qui, lui, dépend du moment où celle-ci a commencé à pousser. Or, nous devons rappeler ici que SEILER (104) a précisé que la variation observée dans la vitesse de croissance n'était liée en aucune manière à l'heure de départ de la germination dans la journée, ainsi que PILET (80) sur le même matériel que nous; ces résultats nous intéressent directement, puisque les périodes d'allongement et de multiplication cellulaire sont liées, mais toujours en alternance. Nous n'avons donc pas l'impression que l'âge de la racine joue ici un rôle.

#### 4. *Activité méristématique en alternance du jour et de la nuit.*

Les contradictions rencontrées dans l'examen des travaux antérieurs nous ont conduit à vérifier si le fait de soumettre des plantules (la racine restant à l'obscurité) à l'action alternante de l'obscurité et de la lumière, était susceptible de provoquer une modification du rythme observé chez les racines de plantules ayant poussé à l'obscurité totale.

A cette intention, des graines ont été placées en sciure humide, dans les conditions normales d'alternance du jour et de la nuit. La couche de sciure recouvrant les graines avait

une épaisseur de 1 cm. Le quatrième jour de la germination, les jeunes pousses avaient une longueur moyenne de 1 cm. Comme dans le cas précédent, nous avons déterminé l'index mitotique toutes les deux heures. L'examen de la figure 3 B nous permet de constater que :

1° il existe une variation dans l'activité méristématique au cours de la journée : celle-ci est plus faible le matin que le soir, et elle présente un minimum à 10 h.;

2° la décroissance de l'index mitotique, qui est régulière durant la plus grande partie de la journée, est suivie d'une élévation brusque vers le soir ;

3° d'une façon générale, relativement aux racines ayant poussé dans une obscurité totale, nous remarquons ici un abaissement général de l'index mitotique tout au long du jour : ce n'est que le soir qu'il tend à égaler celui des témoins.

*Discussion.* — En comparant l'activité mitotique des racines de plantules complètement à l'obscurité (fig. 3 A), et celle des racines de plantules dont les parties aériennes ont été soumises à l'alternance du jour et de la nuit, nous avons relevé les faits essentiels suivants : il se produit un déplacement du minimum d'activité mitotique de 14 à 16 h., et une diminution de l'index mitotique dans les premières heures de la journée. Contrairement à ce qu'avait indiqué LEWIS (61) dans de semblables conditions, nous ne remarquons ici aucun renversement du rythme quotidien.

Pour des raisons techniques, les deux expériences qui viennent d'être décrites n'ont pas pu être exécutées aux mêmes températures, la première ayant eu lieu à 25°, et la seconde à 18°. A première vue, les différences rencontrées dans l'activité mitotique pourraient donc être attribuées à ces différences de températures. Mais si nous songeons que dans les dernières heures de la journée, les index mitotiques sont identiques, bien que les températures soient inégales, nous pouvons, à priori, attribuer un rôle de second plan à la température. Rappelons que PILET et WENT (98) ont montré sur le même matériel que la « sensibilité thermique » des racines s'effaçait devant la sensibilité à la lumière, et que des racines de plantules placées à l'obscurité, mais dont les tiges subissaient une exposition à la lumière, dosée avec précision, réagissaient directement à l'éclairement fourni aux parties aériennes. Il nous paraît donc plus logique d'attribuer les différences rencontrées à l'action de la lumière. Ajoutons que (ainsi que nous le reprendrons en discutant l'action de l'acide  $\beta$ -indolyl-acétique sur les phases mitotiques) la lumière joue un grand rôle dans

le métabolisme biochimique des hormones de croissance (81, 84), par leur inactivation, leur transport accru, ou la formation de précurseurs, et que ces phénomènes peuvent être finalement considérés parmi les facteurs endogènes les plus actifs qui agissent sur l'activité mitotique.

Nous relevons aussi la nette augmentation de l'index mitotique dans les heures qui suivent le moment où a lieu le minimum d'activité. Cette observation rejoint celle de KARSTEN (51), qui avait déjà observé que l'activité mitotique de la racine était plus faible lorsque la plantule était dans une phase lumineuse. Nous pensons que la lumière, tout en ayant une certaine action inhibitrice généralisée, ne provoque pas de déplacement important du rythme mitotique; par contre, sa diminution d'intensité vers la fin de la journée est en relation directe avec l'accroissement de l'activité mitotique.

### 5. Modification de l'activité mitotique.

La discussion précédente concernant l'action de l'alternance du jour et de la nuit sur l'activité méristématique est, pour les raisons développées plus haut, extrêmement délicate. Il nous a donc été difficile de tirer des conclusions précises quant à l'action de ce facteur physique sur le rythme mitotique.

Nous avons songé alors à utiliser l'acide  $\beta$ -indolyl-acétique (ABIA) dont l'application sur les racines du *Lens culinaris* avait pour conséquence d'importantes modifications de la croissance de ces organes (80, 81) et d'autre part, l'hydrazide maléique (HM), qui entraîne également des troubles de croissance, sans agir sur la teneur en auxines (87).

Les cultures de plantules de *Lens* ont été réalisées en sciure humide, dans des cuves ayant une contenance de 3,5 dm<sup>3</sup>, une surface de 4,5 dm<sup>2</sup>, et à l'obscurité complète. Au milieu du 2<sup>e</sup> jour de leur croissance, elles ont été aspergées par 200 cm<sup>2</sup> d'une solution d'ABIA, ou d'HM, à la concentration de 10<sup>-3</sup> mol.<sup>5</sup>. La température était de 22°  $\pm$  2, et le degré hygrométrique, de 40 %  $\pm$  5. Afin de pouvoir vérifier si les rythmes ou leurs modifications se retrouveraient pareils les

<sup>5</sup> Chez les racines traitées, la concentration de l'ABIA au niveau du méristème est de l'ordre de 10<sup>-7</sup> mol. (80, 81). Or, les organes ne sont pas plongés dans la solution ajoutée, et seule une petite proportion d'ABIA, difficile à déterminer, mais évaluée approximativement à 10<sup>-5</sup>, pénètre dans les racines. Cette remarque explique pourquoi nous nous sommes servi de cette dose relativement élevée d'ABIA, par rapport à celle des tissus. Le choix de la concentration en HM fut dicté par les mêmes considérations.

jours suivants, les prélèvements ont été faits les 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> jour, toutes les 3 heures.

1<sup>o</sup> *Action de l'acide  $\beta$ -indolyl-acétique.*

L'examen des figures 4 A et 4 B nous permet de constater les faits suivants :

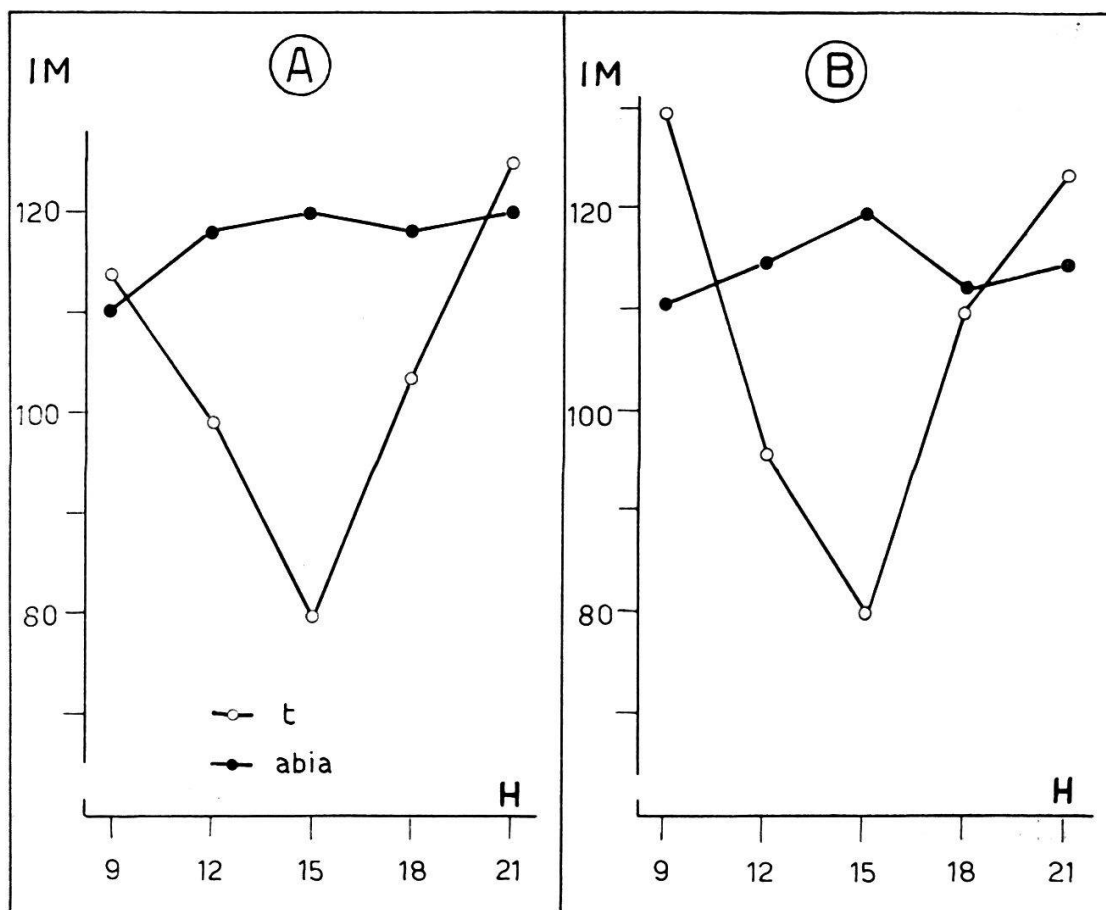


FIG. 4. — Modification de l'activité mitotique quotidienne chez des racines traitées à l'ABIA  $1.10^{-3}$  mol.

A — au cours de la 4<sup>e</sup> journée ;

B — » » 5<sup>e</sup> »

IM = index mitotique. t = témoins. abia = acide  $\beta$ -indolyl-acétique. H = heures.

a) le minimum d'activité mitotique observé chez les racines normales au milieu de l'après-midi n'existe plus ;

b) il y a très peu de variations au cours de la journée, ce qui correspond à une homogénéisation de la fréquence des cinèses, par suppression du rythme mitotique ;

c) l'action de l'ABIA est persistante, puisque les observations décrites ci-dessus se retrouvent au 5<sup>e</sup> jour ;

d) relativement aux racines normales, et suivant le moment de la journée, l'action de l'ABIA peut se traduire par une inhibition aux heures extrêmes, et par une stimulation au milieu de l'après-midi.

La figure 5 représente les résultats de la figure 4 B traduits en % d'activation (+) ou d'inhibition (—) de l'index mitotique relativement aux témoins. Elle nous montre nettement l'effet opposé de l'ABIA sur l'activité mitotique : au début et à la fin de la journée, il y a inhibition de celle-ci, alors qu'on assiste à une activation très forte vers 15 h.

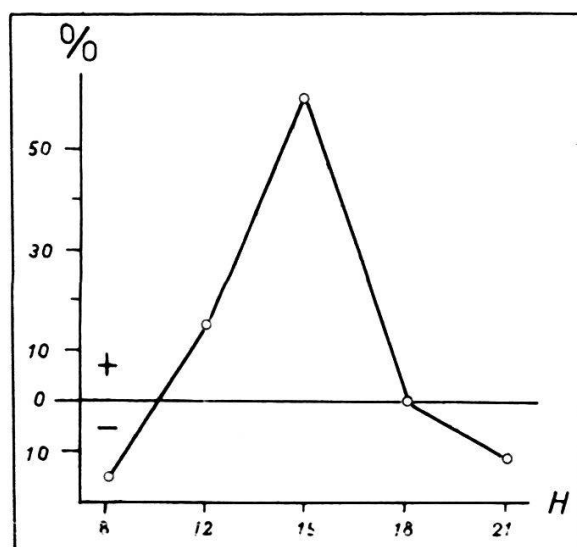


FIG. 5. — Pourcentage d'activation (+) ou d'inhibition (—) de l'activité mitotique au 5<sup>e</sup> jour de racines traitées à l'ABIA  $1.10^{-3}$  mol., relativement à celle des racines témoins.

*Discussion.* — Puisque la régulation de la fréquence des mitoses se poursuit du 4<sup>e</sup> au 5<sup>e</sup> jour, la racine puise de façon persistante l'ABIA dans le milieu de culture. Si l'on songe que le contenu auxinique ne reste pas constant au cours de la journée (car il y a des variations dans la circulation et l'accumulation des auxines), l'activation des précurseurs étant nettement liée aux variations des facteurs physiques ambiants (88), on peut établir premièrement une relation entre les oscillations de l'activité mitotique des racines normales, et les divers moments de la journée. Nos observations cytologiques peuvent encore trouver une confirmation dans le fait que l'activité des auxines-oxydases présidant au métabolisme auxinique dans les tissus, subit également des variations journalières importantes (91,94).



Nous pourrions donc supposer que le taux auxinique variant, la quantité d'ABIA qui pénètre est constante durant la journée. Mais, inversement, il se pourrait aussi que la teneur en auxines soit constante, tandis que la dose d'ABIA pénétrant dans la racine varierait dans le même intervalle de temps.

Or il ne paraît pas admissible, vu les résultats acquis, de supposer invariable la teneur auxinique de la racine. D'autre part, il nous semble probable que la pénétration de l'ABIA soit soumise à des fluctuations. Ces deux phénomènes nous permettraient ainsi d'expliquer pourquoi l'action de l'ABIA se traduit tantôt par une stimulation, tantôt par une inhibition de l'activité mitotique. Il est évident que pour donner une interprétation correcte de nos observations cytologiques, il faut connaître exactement les variations de la concentration auxinique interne, et ceci est encore difficilement réalisable. Il faudrait aussi pouvoir déterminer quelles sont les quantités d'ABIA absorbées par la racine, aux divers moments de la journée. Sans vouloir discuter ici l'action directe de l'ABIA sur les processus mitotiques (cf. 3<sup>e</sup> part., chap. 2), il n'en reste pas moins clairement établi que les substances de croissance (ici, l'ABIA), qui viennent s'ajouter aux hormones de croissance contenues dans les tissus, président d'une façon directe à l'activité mitotique du méristème. Les différences rencontrées dans nos résultats ne pourront être réellement comprises, encore une fois, que dès l'instant où l'on saura exactement le contenu auxinique des tissus, et la quantité de substances de croissance qu'ils reçoivent aux différents moments de la journée.

Enfin, nous n'avons retenu ici que l'action de facteurs de croissance susceptibles de varier au cours du temps. Il n'est pas impossible que la sensibilité des racines à un traitement auxinique, illustrée par les fluctuations de leur activité mitotique, puisse être liée à d'autres facteurs métaboliques, soumis eux-mêmes à une périodicité journalière.

## 2<sup>o</sup> Action de l'hydrazide maléique.

Les résultats représentés dans les figures 6 A et 6 B nous permettent de faire les remarques suivantes :

a) les racines traitées préalablement à l'hydrazide maléique montrent, dans leur comportement méristématique, un parallélisme très net avec celui des racines normales ;

b) l'HM provoque une inhibition assez régulière de l'activité mitotique, qui se traduit par un abaissement sensible de l'index mitotique tout au long de la journée ;

c) enfin, cette action inhibitrice de l'HM est persistante, puisque on la retrouve pareille, en passant du 4<sup>e</sup> au 5<sup>e</sup> jour.

*Discussion.* — Le fait que l'HM ne provoque pas de changements dans le rythme quotidien des mitoses méristématiques nous paraît d'une part confirmer les observations de KULESCHA (53) et de PILET (87, 92), mais aussi, d'autre part, pouvoir être expliqué par elles. Ces auteurs ont en effet mon-

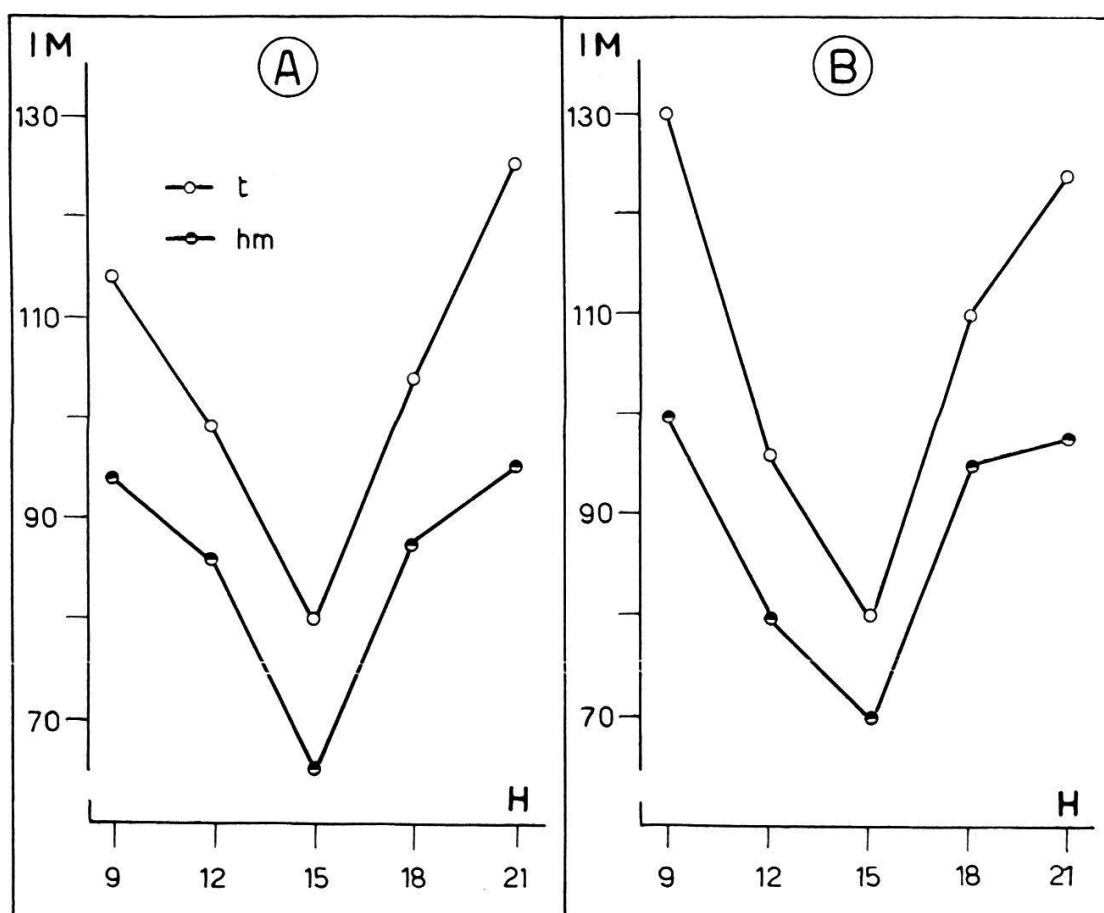


FIG. 6. — Modification de l'activité mitotique chez des racines traitées à l'hydrazide maléique  $1.10^{-3}$  mol. :

A — au cours de la 4<sup>e</sup> journée ;

B — „ „ 5<sup>e</sup> „

tré respectivement dans des cultures de tissus, et sur les racines de *Lens*, qu'un traitement à l'HM n'entraînait pas de perturbation dans le taux auxinique des tissus. Cette remarque nous permet de conclure que le rythme mitotique est placé directement sous le contrôle des auxines.

En outre, comme l'HM provoque une diminution à peu près constante de la fréquence des cinèses, nous pouvons entrevoir

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

### TROISIEME PARTIE

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

##### *Considérations générales.*

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

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

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



## CHAPITRE 1

## OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES

1. *Introduction.*

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

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

2. *Variation du nombre de cellules.*

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

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

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

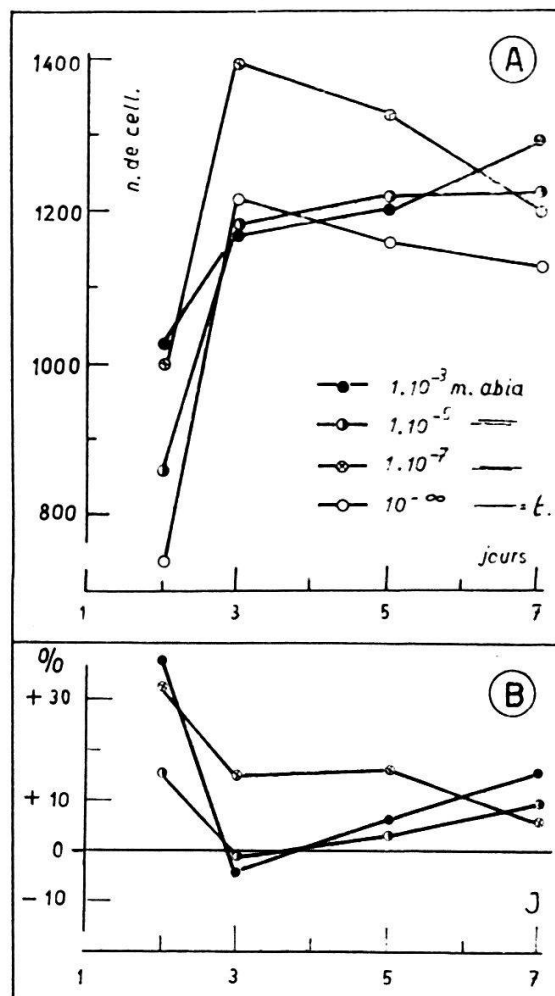


FIG. 7. — Variation du nombre de cellules dans les 2 premiers champs microscopiques, chez des racines traitées à diverses concentrations d'ABIA :

A — variation absolue ;

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## 3. Variation du nombre des mitoses.

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

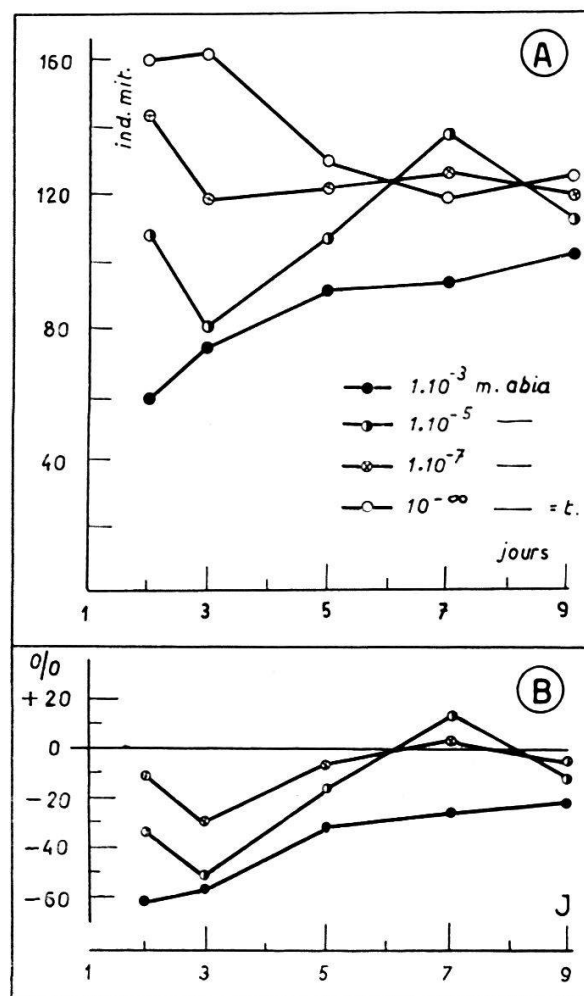


FIG. 8. — Variation de l'index mitotique des racines traitées ou non par de l'ABIA :

A — variation absolue :

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

##### 5. Discussion générale.

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



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

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

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

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

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

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

## CHAPITRE 2

### ACTION DE L'ACIDE $\beta$ -INDOLYL-ACÉTIQUE SUR LA CINÉTIQUE MITOTIQUE

#### 1. *Introduction.*

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

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

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

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

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

## 2. *Durée et fréquence des phases mitotiques.*

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

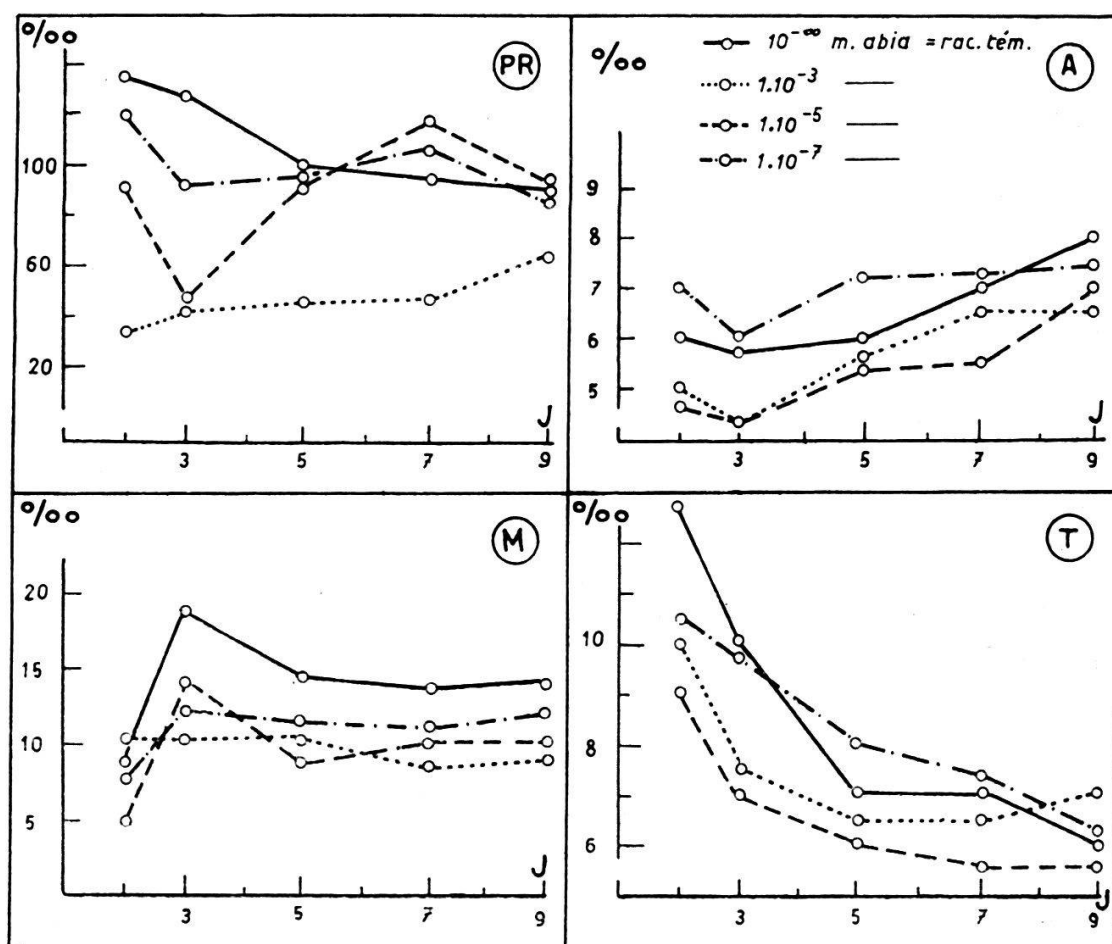


FIG. 9. — Variation en fonction du temps, du nombre des prophases PR, métaphases M, anaphases A, et télophases T pour 1000 cellules chez des racines traitées ou non par de l'ABIA.

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

a) les racines normales présentent des fluctuations assez faibles ;

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

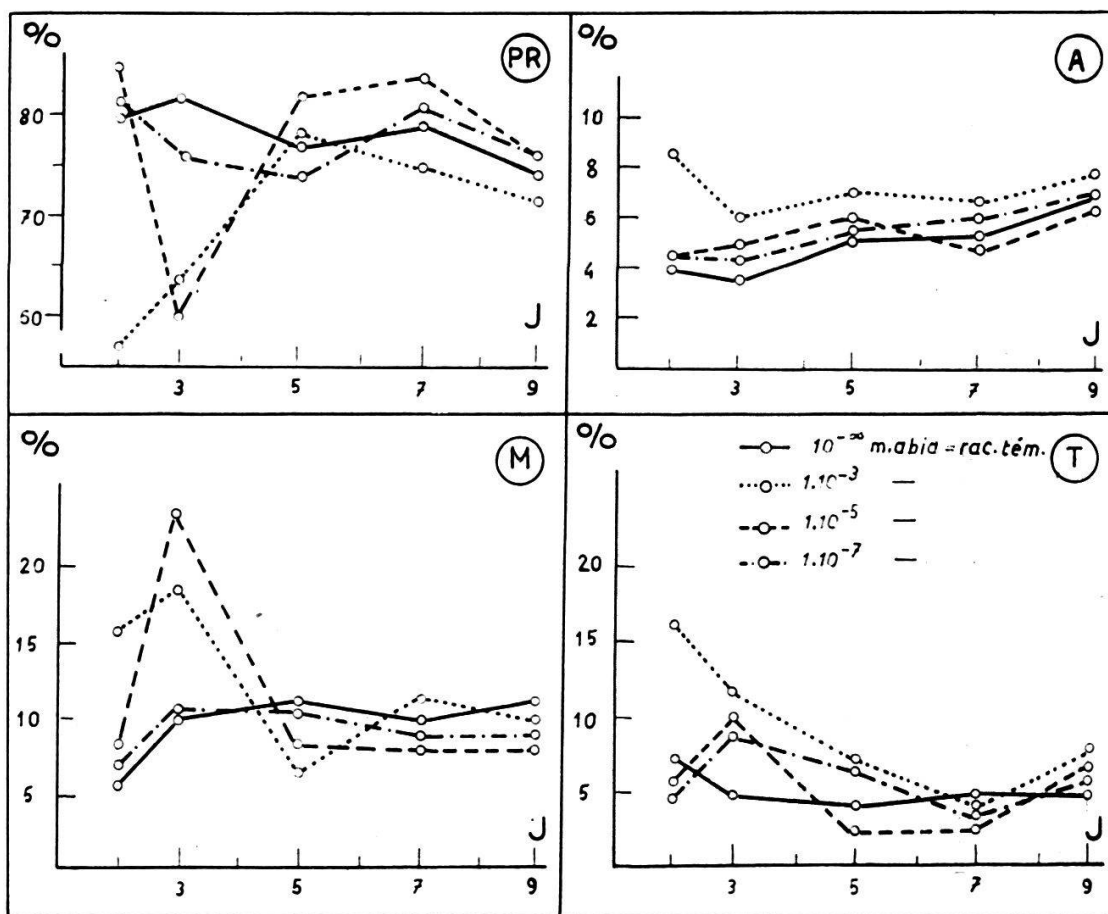


FIG. 10. — Variation en fonction du temps du nombre des prophases PR, métaphases M, anaphases A, et télophases T pour 100 mitoses, chez des racines traitées ou non par de l'ABIA.

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

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

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

Tenant compte de cette observation, et sans faire intervenir les erreurs d'évaluation, nous pouvons cependant relever comme pour les phases précédentes que si la concentration  $1.10^{-7}$  mol. est sans effet, ou légèrement stimulante, les concentrations  $1.10^{-3}$  et  $1.10^{-5}$  mol. entraînent une inhibition (fig. 9 A). Par contre, en examinant le nombre d'anaphases pour 100 mitoses, on constate que cette concentration  $1.10^{-3}$  mol. provoque une augmentation de leur taux (fig. 10 A).

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

#### 4. *Variation des tropocinèses.*

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

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



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

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

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

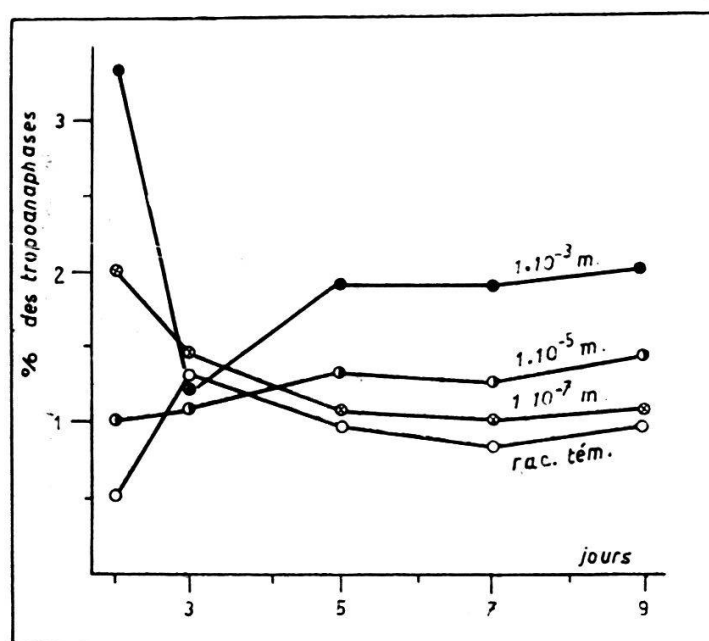


FIG. 11. — Variation du pourcentage des tropoanaphases en fonction du temps.

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

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

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

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

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

### 5. *Stathmocinèse et ABIA.*

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

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

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

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

### *Observations :*

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

### *6. Discussion générale sur la cinétique mitotique.*

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

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

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

### CHAPITRE 3

#### AUXINES RADICULAIRES ET ACTIVITÉ MITOTIQUE

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

##### *I. Introduction.*

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

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

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

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

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

## 2. Observations.

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



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

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

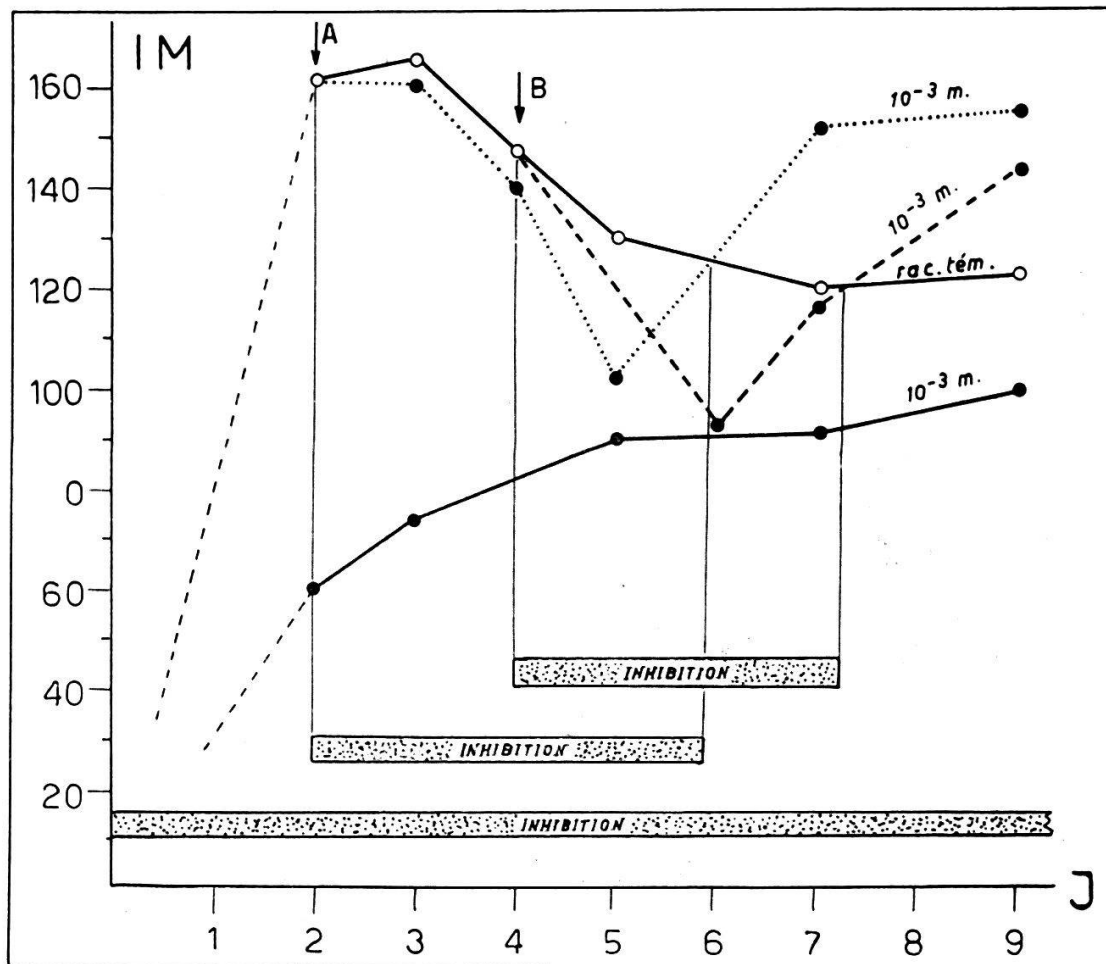


FIG 12. — Activité mitotique de racines traitées par une concentration de  $1.10^{-3}$  mol. ABIA, à différents moments :

A — après 2 jours de croissance ;

B — après 4 jours de croissance.

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

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



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

### 3. Discussion.

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

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

#### 1. Introduction.

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

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

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

## 2. Observations.

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

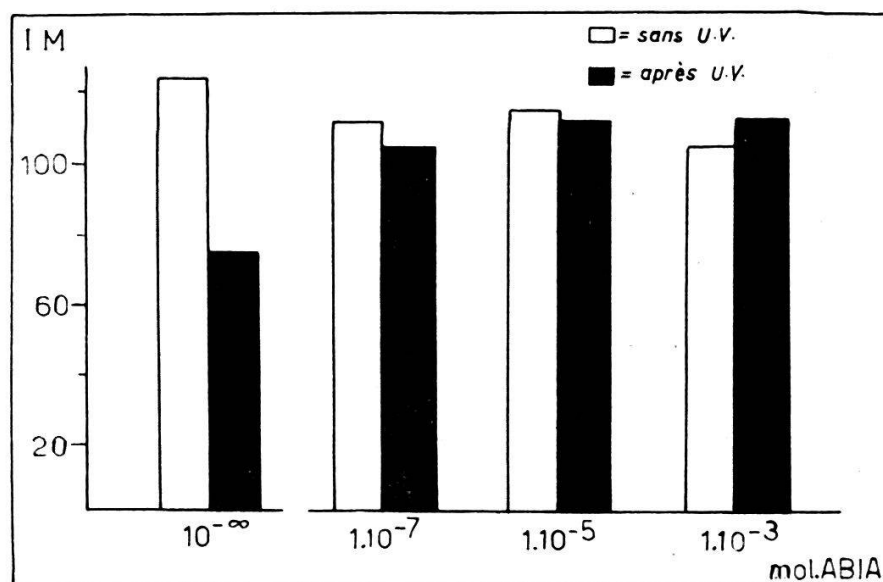


FIG. 13. — Action de la lumière ultra-violette (UV) sur des racines de plantules âgées de 9 jours, traitées ou non dès la mise en germination par de l'ABIA, et irradiées le 7<sup>e</sup> jour.

IM = index mitotique.

Nous y constatons les faits suivants :

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

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

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

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

### 3. Discussion.

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

## QUATRIEME PARTIE

### Action de l'Hydrazide maléique sur les racines du *Lens culinaris*

#### CHAPITRE 1

#### INFLUENCE DE L'HYDRAZIDE MALÉIQUE SUR LA CROISSANCE ET LES MITOSES MÉRISTÉMATIQUES

##### A. Introduction.

Ainsi que nous l'avons mentionné dans l'introduction de ce travail, nous nous sommes proposé d'étudier l'action de l'hydrazide maléique (HM) sur les pointes de racines du *Lens culinaris*, dans les premiers jours de leur croissance; notre intention étant de vérifier les propriétés inhibitrices de cette substance, nous avons examiné successivement, à l'aide de concentrations très rapprochées les unes des autres, l'allongement et l'activité mitotique des pointes de racines traitées.

##### B. Allongement des racines.

###### 1. Travaux antérieurs.

Des très nombreux travaux consacrés à l'hydrazide maléique (1,2 - dihydropyridazine - 3,6 - dione) qui ont été publiés dès 1949, nous ne retiendrons ici que quelques-unes des études portant sur le rôle de l'HM sur l'allongement des racines.

Travaillant sur les tiges et racines de Tomate, SCHOENE et HOFFMANN (103) ont constaté que la période d'inhibition observée (temporaire !) était liée directement à la concentration de l'HM utilisée. NAYLOR et DAVIS (73) ont du reste précisé chez des germinations de monocotylédones et de dicotylédones qu'il se produisait un arrêt de la croissance méristématique à l'endroit où l'HM était supposée s'accumuler. Ayant remarqué d'importantes perturbations dans le métabolisme de la plante, ces deux auteurs ont rattaché l'HM au groupe des anti-auxines, mais plus tard, ils ont expliqué ces troubles par une action directe de l'HM sur la respiration (74). BERTOSSI (5) n'a pas pu mettre en évidence une inhibition de croissance chez la Tomate, mais il l'a toutefois relevée chez le Lupin blanc, où il a pu en outre provoquer la stimulation de la formation des radicelles. Dans leurs recherches sur la Betterave sucrière, ERICKSON et PRI-

CE (23) n'ont pas observé de ralentissement de la croissance des racines, mais un accroissement dans leur taille dû, semble-t-il, à l'accumulation des glucides.

Plusieurs auteurs ont cherché à déterminer si l'inhibition de l'élongation cellulaire était, ou non, précédée d'un freinage mitotique : ainsi, DEYSSON et ROLLEN (18) ont pu mettre en évidence, à l'aide de concentrations judicieusement choisies, chez l'*Allium Cepa*, une période pendant laquelle les racines continuaient à s'allonger, bien que les méristèmes ne présentassent plus aucune mitose. Cette observation montre que l'inhibition serait effectivement mitotique d'abord. Mais SOSSOUNTZOV (107) a démontré chez une Filicinée que l'élongation était bloquée avant la mitose, puisque, pour une concentration d'HM égale à  $1.10^{-5}$  mol., seule l'élongation cellulaire était atteinte, alors que l'inhibition mitotique se manifestait à une concentration de  $1.10^{-4}$  mol.

Cette divergence d'opinion se retrouve par ailleurs lorsque les auteurs essaient de classer l'HM selon l'effet qu'elle produit : ainsi, pour LÉOPOLD et KLEIN (59), l'HM est une anti-auxine, et non un régulateur de croissance, puisque l'inhibition qu'elle induit peut être levée par addition de substances de croissance, et que réciproquement, un blocage auxinique peut être supprimé par l'HM. Cette conception, adoptée également par BERTOSI (6) a cependant été critiquée par McRAE et BONNER (63), selon qui l'interaction des auxines et de l'HM est qualitativement, et non quantitativement, celle qu'on attend d'une anti-auxine. Enfin, les recherches de KULESCHA (53) sur les cultures de tissus, et de PILET (87) sur les racines du *Lens culinaris* ont montré que l'HM devait être plutôt considérée comme un antagoniste physiologique, puisque ces auteurs observaient pour la première fois que la teneur en auxines des tissus ne change pas à la suite d'un traitement à l'hydrazide maléique. Du reste, à propos de l'action directe de l'HM sur la croissance des racines de *Lens*, PILET a relevé que l'inhibition est d'autant plus forte que les racines sont plus âgées (87). Dans certains cas, et pour de très jeunes racines, de faibles concentrations d'HM peuvent entraîner une légère stimulation (90, 92), et un traitement par l'ABIA ou le D-L-tryptophane (DLT) assurerait une augmentation de la teneur en auxines des tissus méristématiques. Or, si l'HM ne modifie pas la teneur en hormones de croissance, elle n'empêche pas non plus l'ABIA et le DLT d'assurer une élévation de la concentration en auxines (92).

## 2. Observations.

Des graines ont été placées dans des boîtes de Petri, sur papier-filtre imbibé d'hydrazide maléique aux concentrations de  $1,1.10^{-4}$  mol.,  $2,4.10^{-4}$  mol. et  $3,7.10^{-4}$  mol. La température de la chambre à culture complètement obscure était de  $18^{\circ} \pm 2$ , et le degré hygrométrique, de  $75\% \pm 5$ .

Les prélèvements de racines, faits toujours soigneusement à la même heure (10 h.), au bout de 2, 4, 6 et 8 jours de croissance, et suivis des mesures de longueur des racines, effectuées chaque fois sur 30 exemplaires du même lot, ont permis d'établir la figure 14, d'où l'on déduit les remarques suivantes :

a) L'hydrazide maléique inhibe la croissance des racines de *Lens*, et ceci confirme les travaux précédents (cf. § 1).

b) Il existe une gradation dans cette inhibition, celle-ci étant proportionnelle à la concentration d'HM, pour les valeurs comprises entre les limites étroites que nous nous sommes imposées. Cette observation est également en accord avec celles que nous avons relevées dans l'historique.

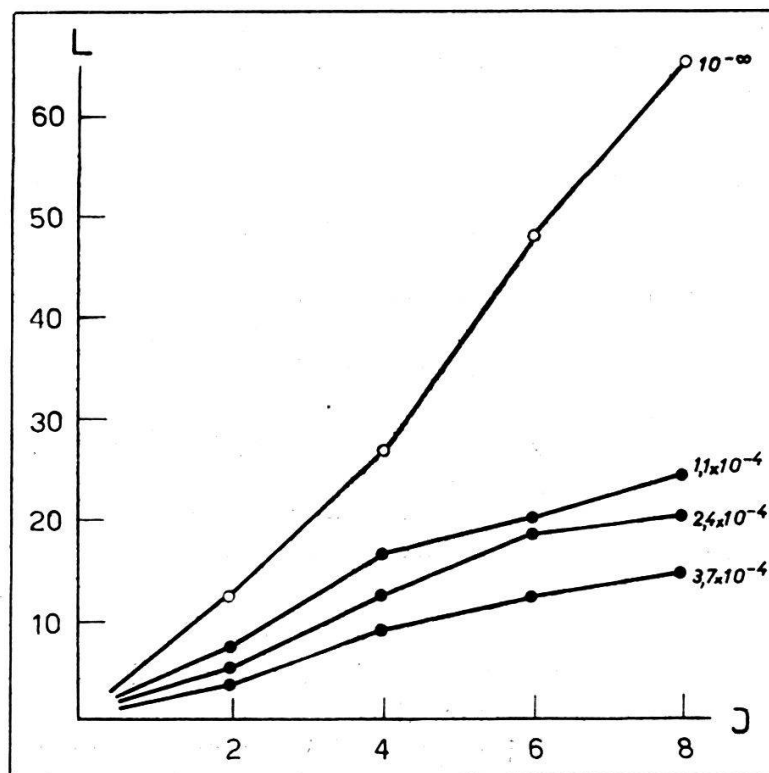


FIG. 14. — Croissance de racines traitées ou non par l'hydrazide maléique, à diverses concentrations en fonction du temps.

L = longueur des racines en cm.

Donc, sans rien préjuger du mécanisme inhibiteur de l'HM, nous nous bornons à constater que cette substance exerce une action freinatrice très nette sur la croissance radiculaire, dès le départ de la germination.



### C. *Hydrazide maléique et contenu auxinique.*

L'inhibition de la croissance radiculaire pourrait être interprétée comme le résultat de l'action de l'HM sur les auxines propres à la racine. Or, comme nous l'avons déjà relevé, KULESCHA (53) et PILET (87) ont montré qu'un traitement à l'HM n'entraînait aucune modification de la teneur en auxines chez l'organe considéré, quel que soit son degré de développement. Les propriétés inhibitrices de l'HM ne peuvent donc pas être expliquées par une action de cette substance sur le métabolisme biochimique des hormones de croissance. Il faudrait faire intervenir soit des phénomènes métaboliques qui bouleverseraient la physiologie normale radiculaire, soit l'action directe de l'HM sur l'évolution des mitoses.

L'orientation de notre travail nous a automatiquement conduit à vérifier la seconde hypothèse, c'est-à-dire à analyser l'action de l'HM sur les mitoses radiculaires.

### D. *Hydrazide maléique et activité méristématique.*

#### 1. *Travaux antérieurs.*

Parmi les premiers travaux consacrés à l'HM, ceux de NAYLOR et DAVIS (73) leur ont permis de constater un arrêt de la croissance méristématique dans des racines diverses de monocotylédones et de dicotylédones. Peu de temps après, GREULACH et ATCHISON (40, 41) montraient que l'HM provoque chez des racines ou chez des bourgeons une diminution du nombre des cinèses, accompagnée d'un ralentissement dans l'élongation radiculaire. L'étude de l'intensité de ces deux actions leur ayant fourni des courbes non superposables, ces auteurs ont admis que si à faible concentration l'HM inhibe la mitose, à forte concentration le freinage se manifeste à la fois sur la division et sur l'élongation cellulaires. Cette action antimitotique a été également confirmée par COMPTON (12) sur des racines de *Pisum*, où une inhibition mitotique a été remarquée pour toutes les concentrations d'HM. Enfin, cet auteur a signalé que la racine est plus sensible que la tige aux traitements à l'HM.

Cherchant à préciser cette action antimitotique, DEYSSON et ROLLEN (18) ont démontré, par leurs recherches sur les racines d'*Allium cepa*, que l'HM freine la croissance des végétaux, en empêchant les cellules d'entrer en division («inhibition préprophasique»). Ces deux auteurs ont relevé le fait qu'aucune action ne s'exerce sur les mitoses en cours, qui restent toutes normales, les proportions des diverses phases n'étant pas modifiées notablement. Plus tard DEYSSON, dans une revue des actions antimitotiques (17) a précisé que l'HM fait essentiellement partie des corps inhibant l'entrée en mitose, sans troubles mitoclasiques variés.

Signalons toutefois que DARLINGTON et Mc LEISH (15) ont pu obtenir chez le *Vicia Faba* une rupture des chromosomes ne s'accompagnant pas de gonflements, pour des concentrations d'HM inférieures à  $0,0005$  mol. Ces résultats, qui s'opposent à ceux que nous venons de voir, n'ont néanmoins pas pu être retrouvés par ces auteurs chez d'autres plantes.

Si, d'une façon générale, dans les travaux cités plus haut, les auteurs s'accordent à reconnaître une action antimitotique, des divergences apparaissent cependant quant à la situation de celle-ci dans le cours de la mitose. Pour les uns, le blocage n'est pas précisé; pour les autres il est préprophasique; certains enfin signalent une rupture chromosomique, témoignant d'une action directe à l'anaphase. En outre, les auteurs ne sont pas d'accord pour déterminer si l'inhibition mitotique précède ou suit le freinage de l'élongation cellulaire.

Il convenait donc, après avoir vérifié s'il existait une inhibition mitotique dans les racines de *Lens*, de voir si, pour une concentration donnée, il était possible d'observer des troubles dans l'évolution de la mitose, ou dans la morphologie des chromosomes.

## 2. *Inhibition mitotique.*

Les racines traitées aux concentrations de  $1,1 \cdot 10^{-4}$ ,  $2,4 \cdot 10^{-4}$  et  $3,7 \cdot 10^{-4}$  mol., dont nous avons vu la variation de croissance du 2<sup>e</sup> au 8<sup>e</sup> jour, ont été préparées selon la méthode générale décrite au chapitre 1.

La figure 15 représente les variations de l'indice mitotique pour chaque concentration, en fonction du temps.

1<sup>o</sup> On voit que l'inhibition mitotique est proportionnelle à la concentration d'HM.

2<sup>o</sup> L'activité mitotique, traduite par l'index, ne varie que légèrement au cours des essais, tant pour le lot témoin, que pour les lots traités. On remarque qu'elle décroît faiblement au cours du temps.

3<sup>o</sup> L'HM a une action freinatrice persistante.

4<sup>o</sup> Le lot normal a une activité méristématique bien supérieure, dans ces essais, à celle des témoins cultivés en sciure humide dans nos recherches sur l'action de l'ABIA. Pour une température très sensiblement la même, la croissance est donc plus active en boîte de Petri qu'en sciure humide.

*Discussion.* Nous avons relevé que l'allongement radiculaire était inhibé par un traitement à l'HM, confirmant ainsi ce qui avait été fait sur le même matériel (87, 95). Nous avons aussi noté que ce ralentissement était d'autant plus fort que

la concentration d'HM était plus élevée, et bien que les différences de concentration soient très peu importantes, les résultats obtenus montrent la très grande sensibilité des racines de *Lens* à l'HM. Nous venons de trouver que cette substance

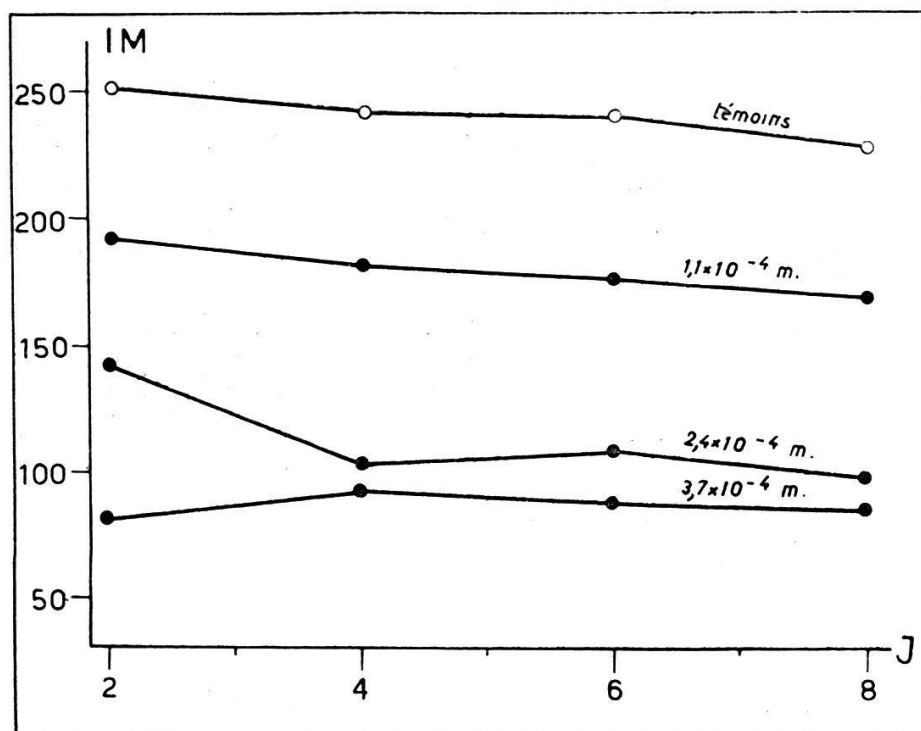


FIG. 15. — Variation de l'index mitotique IM de racines traitées à diverses concentrations d'HM, en fonction du temps. J = jours.

provoquait une très nette diminution de la fréquence des mitoses, proportionnellement aux doses utilisées. L'HM ne provoquant pas de changement dans le contenu auxinique du méristème (87), mais bien une diminution de l'activité mitotique, nous pouvons supposer que ce corps est capable d'influencer un certain nombre de facteurs inconnus présidant, à côté des auxines, au déroulement de la division cellulaire. Du reste, KULESCHA (54) a récemment suggéré l'idée que l'HM n'aurait pas d'action directe sur les hormones de croissance, dont la proportion reste inchangée à la suite d'un traitement, mais sur les substances qui en dérivent.

### 3. Action sur la cinétique mitotique.

Pour étudier les répercussions engendrées par l'HM sur les diverses phases de la mitose, nous avons comparé simultanément deux modes d'expression, d'après les remarques que

nous avons faites à propos de l'ABIA (chap. 2, III<sup>e</sup> part.) : l'un se rapporte au taux de chaque phase pour 100 mitoses, l'autre, au taux de chaque phase pour 1000 cellules.

Voici les résultats établis en fonction de la concentration d'HM pour les 2<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> jour.

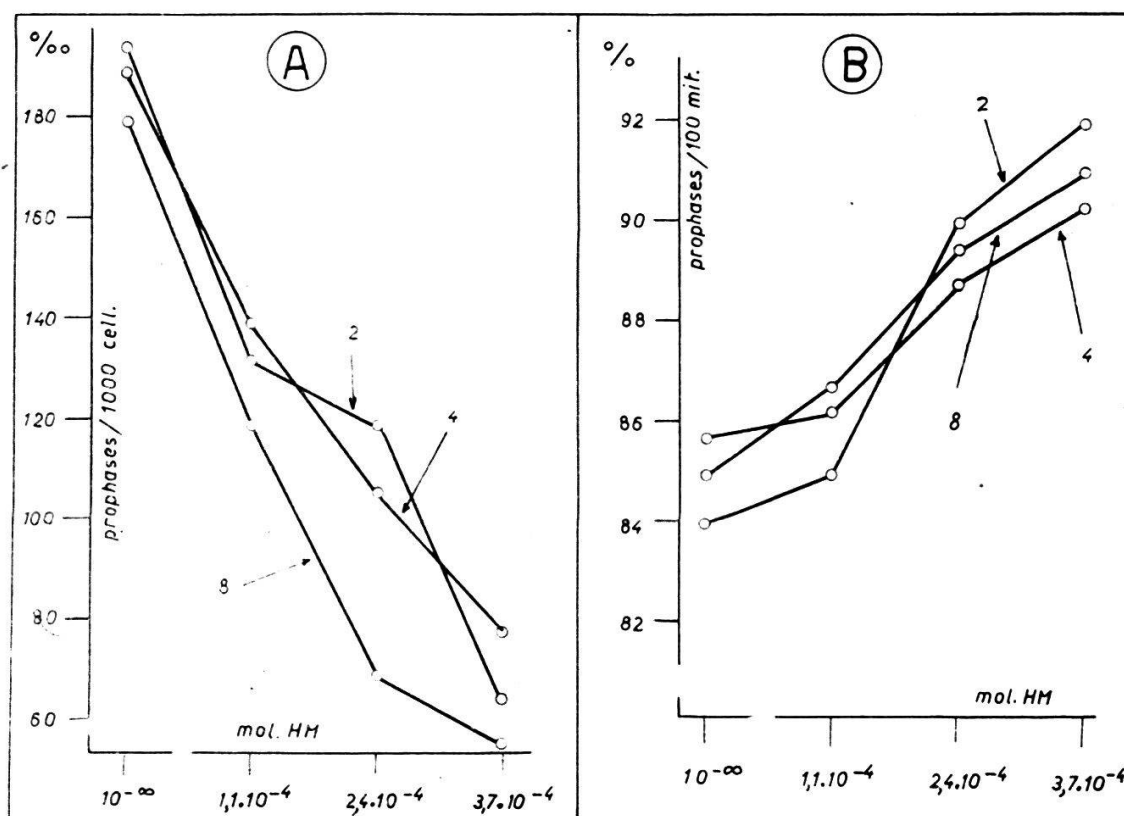


FIG. 16. — Variation du taux de chaque phase pour 1000 cellules, ou pour 100 mitoses, aux 2<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> jours :

A — n. de prophases pour 1000 cellules :

B — » » 100 mitoses.

a) *Prophase* : fig. 16 A-B.

Relativement à 100 mitoses, le nombre des prophases augmente avec l'élévation de la concentration en HM, pour chaque jour considéré. Or, parallèlement, nous remarquons que le nombre de prophases pour 1000 cellules (nombre absolu) diminue avec l'augmentation de la concentration en HM.

Ces observations nous suggèrent que les cellules entrant en division sont inhibées, avant la prophase déjà (puisque'il y en a de moins en moins au fur et à mesure que la dose d'HM croît), et que la durée de la prophase est accrue dans le même sens. Il nous semble que cette dernière action est fa-

cilement compréhensible : en effet, les cellules qui se divisent sont freinées, et le retard se poursuit encore dans la prophase. Remarquons cependant que ce mécanisme est exactement l'opposé de celui qui se produit lors de l'application de l'ABIA à dose inhibitrice.

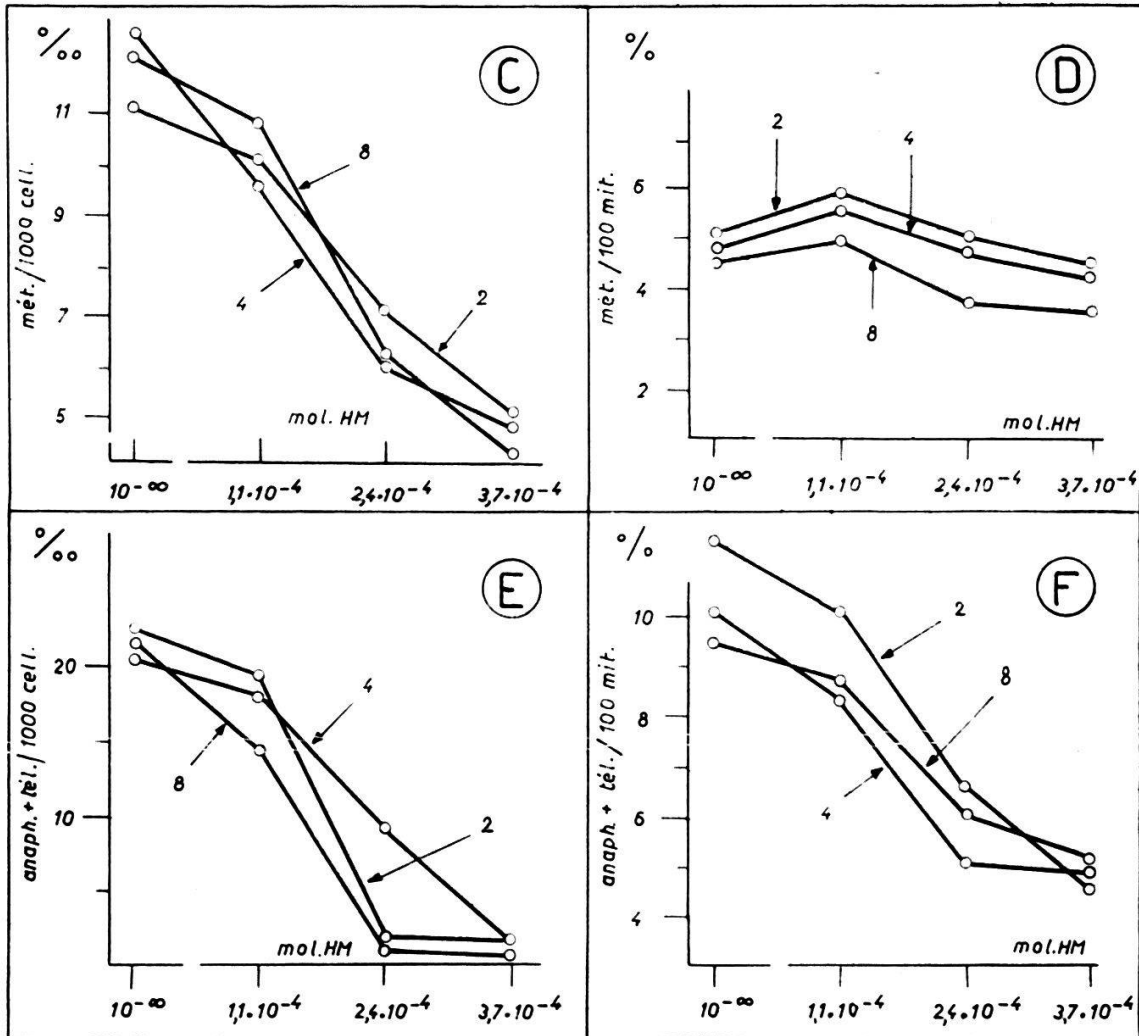


FIG. 17. — Variation du taux de chaque phase pour 1000 cellules ou pour 100 mitoses, aux 2<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> jours, suite :

- C — nombre de métaphases pour 1000 cellules ;
- D — » » » » 100 mitoses ;
- E — » d'anaphases et télophases pour 1000 cellules ;
- F — » » » » 100 mitoses.

b) *Métaphase* : fig. 17 C-D.

Le pourcentage des métaphases ne varie guère en fonction de la concentration d'HM, mais nous savons que cette notation n'indique qu'une durée relative. Par contre, le taux

des métaphases pour 1000 cellules décroît chaque jour considéré, avec l'augmentation de la dose d'HM.

Cette observation nous paraît également normale, car nous venons de voir qu'il y a de moins en moins de prophases avec l'accroissement de la dose d'HM, et leur durée augmente. Il est évident que ce fait a une répercussion sur tous les autres stades.

c) *Anaphase et télophase réunies* : fig. 17 E-F.

Les mêmes considérations peuvent s'appliquer à ces deux stades : la chute de leur pourcentage là aussi est relative : elle n'est que la conséquence de la durée de l'augmentation de la prophase, et ce résultat ne pourrait à lui seul nous donner une indication valable. Il est aussi évident que si le taux de ces deux stades pour 1000 cellules diminue avec l'augmentation de la dose d'HM, ainsi qu'on le remarque, c'est à la suite de la raréfaction des stades précédents.

#### 4. *Discussion sur la cinétique mitotique.*

Le traitement à l'HM, qui avait eu pour effet d'inhiber la croissance radiculaire, a eu une conséquence dans le nombre des cellules formées, ainsi que nous venons de le montrer. Cette observation aurait suffi déjà à donner une interprétation des phénomènes d'inhibition dus à l'HM, car on pouvait supposer que si cette substance provoquait une diminution de la croissance, c'est parce qu'elle empêchait les cellules de se diviser. Si maintenant l'on examine surtout l'action de l'HM sur le déroulement de la cinèse, les remarques précédentes se confirment, puisque la mito-inhibition se manifesterait déjà avant l'entrée des cellules en division. Nous avons vu en effet la prophase diminuer d'importance avec l'augmentation des doses, et sa durée s'accroître, alors que celle des autres stades n'était que peu modifiée. Ainsi, l'HM ne joue pas seulement un rôle dans l'entrée des cellules en cinèse, mais elle agit aussi sur la durée de leur division. Il est évident que ce double phénomène a pour effet immédiat de retarder les processus de croissance.

#### 5. *Troubles chromosomiques.*

Dans l'examen particulier des chromosomes, nous n'avons remarqué à aucun moment une fragmentation de ceux-ci, telle que l'avaient observée DARLINGTON et McLEISH (15), et nous ne pou-



vons souscrire à l'idée d'une action unique de l'HM sur l'hétérochromatine, au sens de ces auteurs.

En outre, nous avons bien constaté un certain nombre d'anomalies du type tropocinèse, présentes d'ailleurs aussi dans les méristèmes des racines normales. Mais les pourcentages que nous avons tenté d'établir n'ont pas été significatifs. Il nous paraît peu certain que l'HM joue un rôle dans ces variations d'orientation, du moins aux concentrations que nous avons utilisées.

## CHAPITRE 2

### ACTION DE L'HYDRAZIDE MALÉIQUE SUR LA STRUCTURE DES TISSUS DE JEUNES RACINES

#### 1. *Travaux antérieurs.*

Si les données de la littérature sont relativement abondantes quant à l'action de l'HM sur la structure des tissus végétaux, il est néanmoins difficile de se faire une idée exacte des modifications induites, tant les résultats diffèrent les uns des autres.

Certains auteurs ont tout d'abord signalé que l'HM agissait sur les méristèmes : ainsi, à partir d'applications foliaires, CRAFTS, CURRIER et DAY (13) ont remarqué des altérations des tissus, qui se produisaient jusque dans les régions méristématiques. De même, COMPTON (12) a constaté la suppression du méristème dans les racines du *Pisum sativum*, en insistant sur le fait qu'aucune proportion n'existait entre la concentration et le degré d'inhibition. Enfin, GREULACH et ATCHISON (40) ont observé des effets nuisibles sur la structure des tissus radiculaires de l'*Allium Cepa*, qui, sans être toutefois constants, provoquaient cependant un raccourcissement de la zone de multiplication cellulaire.

L'action inhibitrice de l'hydrazide maléique a été mise également en évidence dans les assises génératrices : c'est ainsi que RAO et WITTWER (100) ont constaté que le phellogène était absent dans les tubercules de Pomme de terre traités à l'HM, tandis que JACQUIOT (46), en étendant ses recherches à l'action de diverses hydrazides sur des cultures de tissu cambial de *Populus*, *Betula*, *Quercus* et *Castanea*, a indiqué que la fonction hydrazide empêche, d'une façon générale, toute différenciation menant à la formation d'assises génératrices secondaires.

En ce qui concerne l'activité pérycyclique, BERTOSSI (5) a observé chez le Lupin blanc une activation des radicelles pour une concentration de 3<sup>0</sup>/<sub>00</sub> environ, de même que PILET (90) sur des pointes de Carotte et PILET et MARGOT (95), qui ont remarqué qu'une application locale d'HM sur les racines du *Lens culinaris* provoquait une faible stimulation de la rhizogenèse. NETIEN et BRIEF-

FAZ (76) ont précisé, contrairement à ces observations, que s'il se produisait parfois une inhibition de la formation des radicelles chez *Pisum* et *Triticum*, la structure des tissus ne se trouvait modifiée pour aucune concentration.

Dans le cas des tissus conducteurs, CURRIER, DAY et CRAFTS (14) ont constaté que l'HM provoque la nécrose des tissus libériens d'Orge et de Moutarde, sans pouvoir préciser toutefois s'il s'agit d'une action primaire ou secondaire. Ce résultat se retrouve chez STRUCKMEYER (110), qui, en étudiant l'action de l'HM sur la structure de tissus de *Lilium*, a pu mettre en évidence une destruction du liber, tant dans les tiges que dans les feuilles. Tandis que pour GREULACH et HASELOOP (42), il y a une réduction si évidente du bois primaire chez la Tomate, qu'elle peut aller jusqu'à la destruction complète de ce tissu.

L'action de l'HM sur le volume cellulaire a été relevée par divers auteurs : ainsi, dans les travaux de STRUCKMEYER que nous citons plus haut, il est indiqué que le traitement à l'HM entraîne un accroissement du diamètre des tiges, conséquence de l'augmentation du volume des cellules et méats, observation déjà mise en évidence par Mc ILRATH (62) dans ses recherches sur le coton. Cette action a été également relevée par GAUTHERET (31) qui a constaté la formation de cellules géantes dans les cultures de tissu de rhizome de Topinambour. Par ailleurs, nous devons mentionner, à l'inverse de ces indications, celles de GREULACH et HASELOOP (42), pour lesquels un traitement à l'HM provoque, chez la Tomate, une inhibition de l'accroissement diamétral des cellules médullaires des tiges.

Sans aborder le problème physiologique nous devons cependant signaler les observations qui concernent la teneur en eau des tissus, ce point pouvant se rattacher au précédent, comme nous le montrons par la suite. Alors que pour GREULACH (39) l'HM provoque une augmentation de la teneur en eau des racines de Tomate, pour GAUTHERET (30) au contraire, les tissus de Topinambour sont complètement déshydratés. Ce résultat a été obtenu également par PILET et MARGOT (95), qui ont observé une déshydratation caractéristique du parenchyme cortical des racines de *Lens*.

Enfin, pour être complet, nous mentionnerons encore les travaux suivants dans lesquels aucune action imputable à l'HM n'a pu être mise en évidence : en effet, NETIEN et BRIFFAZ (76) ont montré ainsi que nous l'avons relevé plus haut, que la structure des tissus ne se trouvait jamais modifiée. De même, BERTOSSI et CAPOZZI (7) ont indiqué, à la suite de leurs recherches sur *Parthenocissus*, *Cichorium* et *Helianthus* que l'HM était dépourvue de toute action excitant la prolifération cellulaire. Cette idée est aussi celle de WATSON (112), pour qui aucune prolifération anormale ne se produit chez *Phaseolus* après une application foliaire, de même que celle de NICKELL (77), tant à propos des cultures des tissus tumoraux que des plantules de *Rumex*.

En résumé, l'action de l'HM sur l'organisation des tissus n'a pas encore trouvé d'explication tenant compte des diverses observations formulées; d'autre part, à notre connaissance, il n'y a pas de travaux qui aient porté sur de très jeunes racines. C'est la raison pour laquelle nous avons été incité à faire l'étude anatomique des racines de *Lens* traitées aux doses utilisées pour l'examen méristématique, dans l'idée de pouvoir suivre de façon plus précise la différenciation des tissus ayant subi un traitement à l'HM.

## 2. *Variations morphologiques.*

Les lots de racines traitées aux concentrations de  $1,1 \cdot 10^{-4}$ ,  $2,4 \cdot 10^{-4}$  et  $3,7 \cdot 10^{-4}$  mol. HM, qui avaient été examinées au point de vue de l'allongement, ont été fixés à l'alcool aux 2<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup>, 6<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> jours. Nous avons pu alors constater les faits suivants :

a) Relativement aux racines normales, le taux de germination des racines traitées est assez faible, et les différences sont sensibles d'une concentration à l'autre.

b) La poussée des radicelles est complètement supprimée chez toutes les racines traitées. Au contraire, la rhizogenèse débute déjà au 5<sup>e</sup> jour chez les témoins.

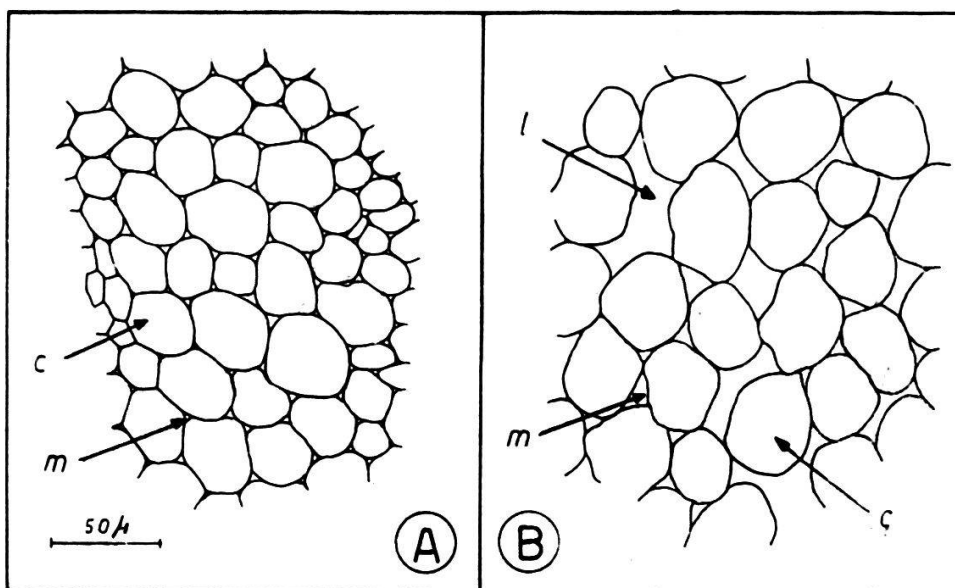
c) La coiffe est pratiquement absente dans les racines traitées à la plus forte dose, tandis que chez toutes les racines la zone pilifère, très fortement diminuée, se situe tout près de l'extrémité.

d) Une forte subérisation caractérise les pointes des racines traitées; elle délimite extérieurement une région de renflement, alors que la zone située plus haut, en direction du collet, paraît très souvent amincie.

## 3. *Variations histologiques.*

Ce sont les plus intéressantes : les coupes transversales, faites au microtome à main, d'une épaisseur de  $25 \pm 5 \mu$  et à une distance de l'extrémité de la racine allant de 5 à 12 mm, ont montré d'une façon générale que dès le 4<sup>e</sup> jour, la vascularisation est remarquablement stimulée, et qu'elle débute très près de la pointe de la racine.

Dans l'écorce, les modifications consistent en un accroissement de la taille des cellules et des méats; la figure 18 rend compte d'une telle structure chez des racines traitées par  $1,1 \cdot 10^{-4}$  mol. HM (B) comparée à celle de racines normales (A).

FIG. 18. — Parenchyme cortical au 8<sup>e</sup> jour :

A — de racines normales ;

B — de racines traitées par  $1,1.10^{-4}$  mol. HM ;

c = cellule, m = méat, l = lacune.

Pour l'examen du cylindre central, nous avons retenu les coupes suivantes :

Fig.	Dessin	Traitement	Dist. de la pointe rad. en mm.	Age en j.
19	A	$10^{-\infty}$	5	8
	B	$1,1.10^{-4}$	5	8
	C	—	8	8
	D	—	10	8
20	E	—	12	8
	F	$2,4.10^{-4}$	5	8
	G	$3,7.10^{-4}$	5	4
	H	—	5	8

et afin de faciliter la comparaison de ces diverses coupes, nous avons groupé nos observations en trois catégories :

a) *Modification de la structure en fonction de la concentration* : fig. 19 A et B, 20 F et H.

Les coupes de racines âgées de 8 jours et examinées à 5 mm de la pointe nous ont montré que les racines normales (qui possèdent généralement trois faisceaux) n'ont qu'un très léger début de différenciation de ces faisceaux dans le premier centimètre. En outre, l'endoderme ne possède encore aucune lignification (fig. 19 A).

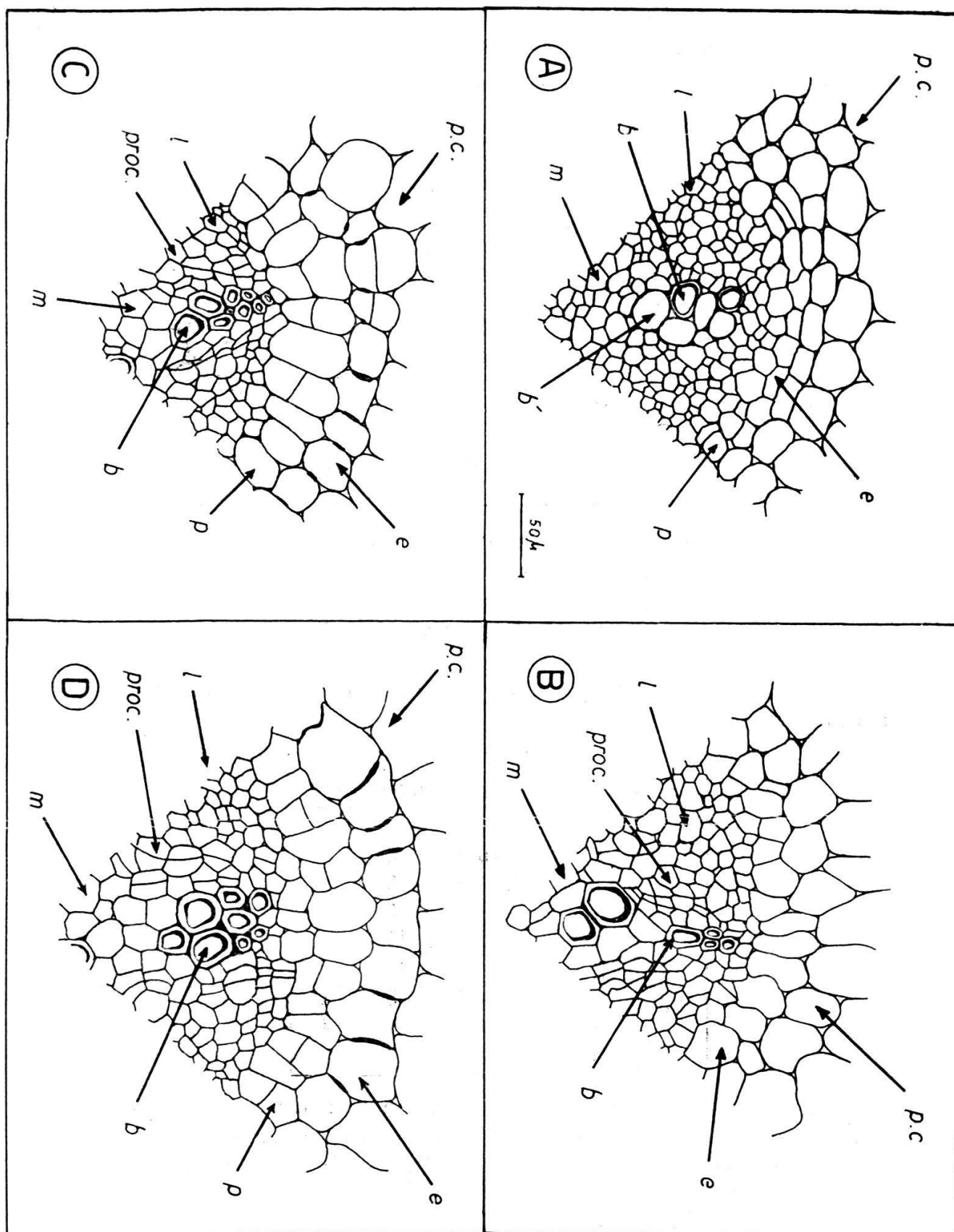


FIG. 19. — Structure des racines de *Lens* :

- A — racines normales, 8 jours, à 5 mm de la pointe ;  
 B — racines traitées par  $1,1.10^{-4}$  mol. HM 8 j. à 5 mm ;  
 C — » » » » 8 mm ;  
 D — » » » » 10 mm ;

pc = parenchyme cortical, e = endoderme, p = péricycle,  
 b = bois formé, b' = bois en formation, l = liber, m = pa-  
 renchyme médullaire, proc. = procambium.



Les racines traitées à la concentration de  $1,1 \cdot 10^{-4}$  mol. HM présentent deux pôles ligneux nettement différenciés, tandis que l'endoderme est semblable à celui de racines normales (fig. 19 B).

Les racines traitées à la concentration de  $2,4 \cdot 10^{-4}$  mol. HM possèdent, au niveau considéré, des faisceaux ligneux étendus; on remarque une très légère activation du péricycle (cloisonnements cellulaires) en regard de ces derniers. Enfin, les cadres endodermiques sont bien visibles (fig. 20 F).

Les racines traitées à la concentration de  $3,7 \cdot 10^{-4}$  mol. HM présentent de grosses lacunes à la place des faisceaux ligneux. De plus, la moelle est entièrement lignifiée (fig. 20 H).

*b) Modification de la structure en fonction du niveau examiné.*

La constatation d'un développement plus marqué des faisceaux ligneux chez les racines traitées à la concentration de  $1,1 \cdot 10^{-4}$  mol. HM nous a engagé à examiner les variations de structure dans ce lot, pour différents niveaux, soit à 8, 10 et 12 mm.

A 8 mm (fig. 19 C), les faits les plus évidents sont, d'une part, la formation des cadres de Caspary et la division des cellules péricycliques; d'autre part, l'apparition d'une zone de multiplication cellulaire, que nous assimilons à un «procambium»

A 10 mm (fig. 19 D), nous observons la même conformation, mais la division du péricycle s'est étendue.

A 12 mm (fig. 20 E), le péricycle est par endroits fortement divisé. Cependant, nous n'avons jamais remarqué une vraie formation d'ébauches de radicelles. La zone «procambiale» a fortement proliféré et les faisceaux ligneux ont disparu: ils sont remplacés par des lacunes ou par des cellules géantes. Enfin, la moelle est complètement lignifiée.

*c) Formation des lacunes.*

La présence des lacunes dans le lot des racines traitées à la plus forte dose d'HM nous a finalement engagé à rechercher à quel moment elles se formaient. C'est pourquoi nous avons examiné des coupes de racines provenant de ce lot, et âgées de 4 jours. Les figures 20 G et H nous montrent l'évolution de la structure interne de ces racines du 4<sup>e</sup> au 8<sup>e</sup> jour. Nous constatons que les lacunes apparaissent effectivement à l'endroit où se seraient formés les faisceaux ligneux, alors même qu'aucune trace de lignification n'est présente.



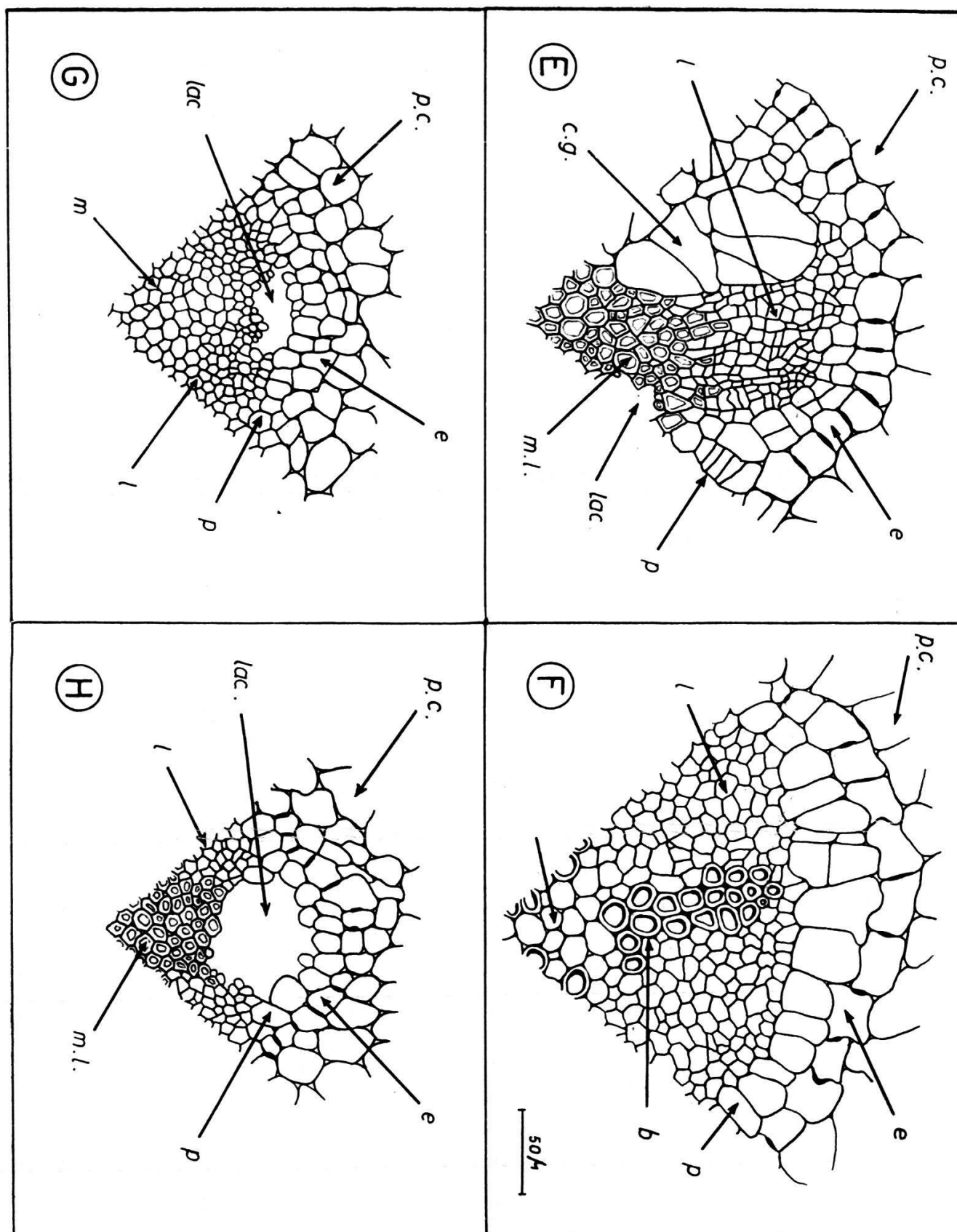


FIG. 20. — Structure des racines de *Lens*, suite :

E	—	racines traitées par	$1,1.10^{-4}$	mol. HM	8 jours,	à	12 mm ;
F	—	»	$2,4.10^{-4}$	»	»	8	» » 5 »
G	—	»	$3,7.10^{-4}$	»	»	4	» » 5 »
H	—	»	$3,7.10^{-4}$	»	»	8	» » 5 »

Même légende que pour la figure 19 :

lac. = lacune, ml = moëlle lignifiée, cg = cellule géante.

#### 4. Discussion des résultats.

Les observations morphologiques coïncident généralement avec celles des auteurs, spécialement en ce qui concerne la coiffe et la subérisation de la pointe des racines. Quant à la rhizogenèse, nous pensons qu'elle est fortement retardée, mais cependant pas supprimée, puisque nous avons remarqué une activation du péricycle, sans formation d'ébauches.

La stimulation «procambiale» notée dans les racines traitées à faible dose, semble être un fait nouveau, à notre connaissance, qui s'oppose aux thèses de NETIEN et BRIFFAZ (76), BERTOSSI et CAPOZZI (7) et JACQUIOT (46), selon lesquelles, comme nous l'avons vu, l'HM n'est apte à aucun moment à stimuler une prolifération quelconque. Comme nous avons déjà remarqué que la lignification était considérablement accélérée, il n'est pas impossible qu'il en soit de même pour les processus secondaires.

En ce qui concerne la nécrose des tissus (formation de lacunes à l'endroit des pôles ligneux), nos observations faites dans le même sens que celles de GREULACH et HASELOOP (42) s'opposent à celles de CRAFTS, CURRIER et DAY (13) et de STRUCKMEYER (110) qui ont mis en évidence une nécrose libérienne. Or, l'on sait que l'HM provoque une déshydratation des tissus (30, 95), et nous en avons vu la manifestation dans l'écorce, par accroissement des méats. Les pôles ligneux situés sur le cheminement de l'HM semblent être l'endroit où cette substance va s'accumuler. Elle y provoquerait une forte déshydratation et les cellules ne s'accroîtraient plus parallèlement à celles de leur entourage. Il en résulterait la formation de lacunes. (Au bord de celles-ci se trouvent souvent de toutes petites cellules, précisément quelques-unes de celles qui n'ont pu se développer).

#### RESUME

1. L'étude cytologique de la pointe des jeunes racines du *Lens culinaris* a permis d'observer par la méthode des recensements cellulaires des variations quotidiennes dans la fréquence des mitoses.

2. Traitées par l'acide  $\beta$ -indolyl-acétique (ABIA), ces pointes de racines ont montré une suppression du rythme journalier, tandis qu'un traitement à l'hydrazide maléique (HM) n'a eu pour effet que d'abaisser la fréquence des mitoses, sans modifier le rythme caractéristique des racines normales.

3. L'étude comparative du nombre des cellules et de mitoses chez des pointes de racines traitées à l'ABIA a montré qu'une stimulation de croissance, due à une dose déterminée, se manifeste par une accélération de la croissance des membranes cellulaires.

4. La détermination du taux des diverses phases mitotiques à la suite d'application d'ABIA a permis de confirmer que cette substance agit avant tout, aux doses élevées, sur l'entrée des cellules en division, mais il a été montré de plus que les phases ne sont pas freinées également.

5. Physiologiquement, il a été possible de confirmer certaines hypothèses relatives à l'évolution physico-chimique des auxines à l'aide, soit de traitements échelonnés dans le temps, soit d'irradiations ultra-violettes.

6. Les pointes de racines traitées par l'HM ont montré une inhibition de croissance pour toutes les concentrations ; celle-ci portait à la fois sur l'extension cellulaire, sur l'entrée des cellules en division, et sur le déroulement de la prophase.

7. Enfin, la structure des jeunes pointes de racines traitées par l'HM a présenté des variations relatives aux divers tissus, dont les plus importantes étaient la stimulation « procambiale » et la disparition des faisceaux ligneux, par formation de lacunes géantes.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. Durch das zytologische Studium der Spitzen junger Wurzeln von *Lens culinaris* konnten mit Hilfe von Zählungen der Zellen tägliche Abweichungen in der Häufigkeit der Mitosen beobachtet werden.

2. Diese Wurzelspitzen, mit Indolyl-Essigsäure (IES) behandelt, zeigten eine Einstellung des täglichen Rhythmus, während eine Behandlung mit Maleinhydrazid (MH) nur die Anzahl der Mitosen senkte, ohne den charakteristischen Rhythmus zu ändern.

3. Das vergleichende Studium der Anzahl von Zellen und Mitosen der Wurzelspitzen, die mit IES behandelt wurden, zeigte, dass eine Anregung des Wachstums durch eine bestimmte Dosis sich in einer Erhöhung des Wachstums der Zellwände äussert.

4. Die Bestimmung des Prozentsatzes der verschiedenen mitotischen Phasen nach einer Behandlung mit IES zeigte, dass diese Substanz in verstärkter Dosis vor allem auf die Zellen wirkt, die gerade in Zellteilung eintreten. Aber es erwies sich auch, dass die Dauer der verschiedenen Phasen nicht verzögert wird.

5. Physiologisch betrachtet konnten gewisse Hypothesen bezüglich der physikalisch-chemischen Evolution der Wuchsstoffe bestätigt werden, sei es mit Hilfe von Behandlungen in gewisser Zeitfolge, sei es an Hand ultravioletter Bestrahlung.

6. Die mit MH verschiedenster Konzentration behandelten Wurzelspitzen zeigten eine Verzögerung des Wachstums. Diese erstreckte sich sowohl auf das Wachstum der Zellwände als auch auf den Eintritt der Zellen in Mitose und auf den Ablauf der Prophase.

7. Schliesslich zeigte die Struktur der jungen, mit MH behandelten Wurzelspitzen Veränderungen bezüglich der verschiedenen Gewebe. Die wichtigsten sind eine Stimulation des Procambiums und das Verschwinden der Holzgefässe durch Entstehen gewaltiger Hohlräume.

#### BIBLIOGRAPHIE

1. ABELE, K. — Zur Kenntnis der Kernteilungsperiodizität in den Wurzeln von *Vicia Amphicarpa*. *Botan. Archiv* 11, 471, 1925.
2. D'AMATO, F. — Action des facteurs physiques et chimiques sur la mitose. VIII<sup>e</sup> Congr. Inter. Bot. 9, 1, 1954.
3. — , AVANZI, M. — Reazioni di natura auxinica ed effetti rizogeni in *Allium Cepa* L. *Nuov. Giorn. Bot. Ital.* 55, 161, 1948.
4. BEAL, J.-M. — Histological responses of three species of *Lilium* to indol acetic acid. *Bot. Gaz.* 99, 881, 1938.
5. BERTOSSI, F. — L'idrazide maleica come fitohormone. *Atti Istit. Bot. Univ. Pavia* 8, 155, 1950.
6. — Antagonistes synthétiques de croissance. *L'année biologique*, 3<sup>e</sup> série, 31, 31, 1955.
7. — , CAPOZZI, A. — Azione della idrazide maleica sui tessuti vegetali in vitro. *Nuov. Giorn. Bot. Ital.* 58, 184, 1951.
8. BOUILLENNE, R. — L'action des phytohormones sur la croissance, la division des cellules et l'organogenèse. *Bull. Soc. royale des Sc., Liège*, 11, 334, 1937.
9. BRAUER, I. — Experimentelle Untersuchungen an Wurzelspitzenmitosen von *Vicia Faba* L. *Planta* 36, 411, 1949.
10. BÜNNING, E. — Ueber den Tagesrhythmus der Mitosehäufigkeit in Pflanzen. *Zeitschr. f. Bot.* 40, 193, 1952.
11. CASTAN, R. — Sur le rôle des hormones animales et végétales dans le développement et l'organogenèse des plantes vasculaires; les organisateurs végétaux. Thèse, Bordeaux, 1940.
12. COMPTON, W. — The effects of maleic hydrazide on growth and cell division in *Pisum sativum*. *Bull. Torrey Bot. Club* 79, 205, 1952.
13. CRAFTS, A.-S., CURRIER, H., DAY, B.-E. — Response of several crop plants and weeds to maleic hydrazide. *Hilgardia* 20, 57, 1950.
14. CURRIER, H.-B., DAY, B.-E., CRAFTS, A.-S. — Some effects of maleic hydrazide on plants. *Bot. Gaz.* 112, 272, 1950.
15. DARLINGTON, C.-D., MC LEISH, J. — Action of maleic hydrazide on the cell. *Nature* 167, 407, 1951.

16. DEYSSON, G. — Contribution à l'étude du « syndrome mitoclasique ». Thèse, Paris, 1948.
17. — Sur les divers types d'action antimitotique. VIII<sup>e</sup> Congr. Intern. Bot. 9, 13, 1954.
18. — , ROLLEN, A. — Sur l'action antimitotique de l'hydrazide maléique. C. R. Ac. Sc. 233, 820, 1951.
19. DOLCHER, T. — Sulla costituzione cariologica dei tessuti differenziati delle Leguminose. *Caryologia* 2, 339, 1950.
20. DOXEY, D., RHODES, A. — The effect of the plant growth-regulator 4 — chloro — 2 methyloxyacetic acid on mitosis on the onion. *Ann. of Bot.* 13, 105, 1949.
21. DUHAMET, L. — Recherches sur l'action de l'hétéroauxine et de la colchicine sur la croissance des racines isolées de *Lupinus albus*. *Rev. de Cytol. et Cytophysiol. végét.* 8, 35, 1945.
22. DUSTIN, A. — Recherches sur le mode d'action des poisons stathmocinétiques. Action de la colchicine sur l'utérus de Lapine impubère sensibilisée par injection préalable d'urine de femme enceinte. *Arch. Biol.* 54, 111, 1943.
23. ERICKSON, L., PRICE, CH. — Some effects of maleic hydrazide on sugar beet plants. *Amer. Journ. of Bot.* 37, 657, 1950.
24. ESAU, K. — Plant anatomy. John Wiley & sons inc., New-York, 1953.
25. FOX, L. — Effects of sudden changes of temperature on elongation rate of primary root. *Bot. Gaz.* 99, 166, 1937.
26. FRIESNER, R.-C. — Daily rhythms of elongation and cell division in certain roots. *Amer. Journ. of Bot.* 7, 380, 1920.
27. GAGNEUX, A., LAISNE, G. — La pratique des méthodes rapides en cytologie végétale. Soc. d'édit. d'enseignement supérieur, Paris, 1949.
28. GAUTHERET, R.-J. — Action de l'acide  $\beta$ -indol-acétique sur les tissus de tubercule de Carotte. *C. R. Soc. Biol.* 130, 7, 1939.
29. — Sur le développement de fragments de tubercules de Chou-rave. *C. R. Soc. Biol.* 130, 244, 1939.
30. — Recherches sur l'action combinée de l'hydrazide maléique et de l'acide indol-acétique sur les cultures de tissus de Topinambour. *C. R. Ac. Sc.* 234, 2218, 1952.
31. — Recherches anatomiques sur la structure des tissus de rhizome de Topinambour et d'hybrides de Soleil et de Topinambour. *Rev. Gén. de Bot.* 60, 129, 1953.
32. GAVAUDAN, P. — Analogie de la réaction tropocinétique provoquée dans le méristème radiculaire de Blé par l'éther éthylique et les substances mito-inhibitrices de la série aromatique, rapport avec narcose. *C. R. Soc. Biol.* 136, 571, 1942.
33. — Essai d'explication du mécanisme de rotation de l'axe de caryocinèse et du plan de cytodierèse dans la cellule végétale soumise à l'action des substances modificatrices de la caryocinèse. *C. R. Soc. Biol.* 136, 419, 1942.



34. — Etude quantitative de l'action mito-inhibitrice des substances aromatiques : définition et terminologie des effets cytologiques utilisés comme test. *C. R. Soc. Biol.* 137, 281, 1943.
35. — , GAVAUDAN, N. — Action sur la caryocinèse et la cytodièrese des végétaux, des isomères de l'apiol de Persil. *C. R. Ac. Sc.* 210, 576, 1940.
36. — , GAVAUDAN, N., DURAND, J.-F. — Sur les anomalies de la caryocinèse et de la cytodièrese provoquées par le naphthalène et les b - naphtyls-éthers. *C. R. Soc. Biol.* 130, 1234, 1939.
37. GORDON, S.-A. — Occurrence, formation and inactivation of auxins. *Ann. Rev. of Plant Physiol.* 5, 341, 1954.
38. GREENLEAF, W.-H. — Induction of polyploidy in *Nicotiana*. *Science* 86, 565, 1937.
39. GREULACH, V.-A. — The effect of maleic hydrazide on *Tomato* plants in relation to their age and the time of treatment. *Plant Physiol.* 26, 848, 1951.
40. — , ATCHISON, E. — Inhibition of growth and cell division in onion roots by maleic hydrazide. *Bull. Torrey Bot. Club* 77, 262, 1950.
41. — , ATCHISON, E. — Inhibition of mitosis in bean buds by maleic hydrazide. *Bot. Gaz.* 114, 478, 1953.
42. — , HASELOOP, J.-G. — Some effects of maleic hydrazide on internode elongation, cell enlargement and stem anatomy. *Amer. Journ. of Bot.* 41, 44, 1954.
43. GURWITSCH, A. — Das Problem der Zellteilung physiologisch betrachtet. Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere. Vol. 11. J. Springer, Berlin, 1926.
44. HEITZ, E. — Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich. I. *Zeitschr. f. Bot.* 18, 625, 1925.
45. HOLZER, K. — Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Wurzel. *Oesterr. Bot. Zeitschr.* 99, 118, 1952.
46. JACQUIOT, C. — Observations sur l'histogenèse et la lignification dans les cultures *in vitro* de tissu cambial de certains arbres forestiers. Influence de quelques hydrazides sur ces phénomènes. *C. R. Ac. Sc.* 256, 958, 1953.
47. JOHANSEN, D.-A. — Plant microtechnique. Mc Graw Hill Book Company Inc. New-York, 1940.
48. KANDLER, O. — Zur Frage einer endogenen Wachstumsrhythmik bei *in vitro* kultivierten Maiswurzeln. *Biol. Zentralblatt* 70, 64, 1951.
49. KAPLAN, R. — Ueber die Bildung der Stele aus dem Urmeristem von Pteridophyten und Spermatophyten. *Planta* 27, 224, 1937.
50. KARSTEN, G. — Ueber embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. *Zeitschr. f. Bot.* 7, 1, 1915.
51. — Ueber die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. *Zeitschr. f. Bot.* 10, 1, 1918.



52. KELLCOTT, W.-E. — The daily periodicity of cell division and of elongation in the root of *Allium*. *Bull. Torrey Bot. Club* 31, 529, 1904.
53. KULESCHA, Z. — Action de l'hydrazide maléique sur la prolifération des tissus de crown-gall de Scorsonère et sur leur teneur en auxines. *C. R. Ac. Sc.* 236, 958, 1953.
54. — Action de l'hydrazide maléique sur la teneur en auxines des tissus de Topinambour cultivés en présence de diverses substances de division. *Acta botanica neerlandica* 4, 404, 1955.
55. LA COUR, L.-F. — Acetic-orcein: a new stain-fixative for chromosomes. *Stain technol.* 16, 169, 1941.
56. LANCE, A. — Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Vicia Faba* L. *Ann. Sc. Nat.* 13, 301, 1952.
57. — Sur la variation nycthémerale de l'activité mitotique dans l'apex de *Vicia Faba* L. *C. R. Ac. Sc.* 236, 510, 1953.
58. LAUGHLIN, H. — Duration of the several mitotic stages in dividing root-tip cells of the common onion. *Carnegie Inst. of Washington. Public.* 265, 1919.
59. LEOPOLD, A.-C., KLEIN, W.-H. — Maleic hydrazide as an anti-auxin in plants. *Science* 114, 9, 1951.
60. LEVAN, A. — Cytological phenomena connected with the root swelling caused by growth substances. *Hereditas* 25, 87, 1939.
61. LEWIS, A.-C. — Contribution to the knowledge of the physiology of karyokinesis. *Bot. Gaz.* 32, 424, 1901.
62. MC ILRATH, W.-J. — Response of the cotton plant to maleic hydrazide. *Amer. Journ. of Bot.* 37, 816, 1950.
63. MC RAE, D.-H., BONNER, J. — Chemical structure and antiauxin action. *Physiol. Plant.* 5, 91, 1953.
64. MANGENOT, G. — Substances mitoclasiques et cellules végétales. *Rev. de Cytol. et Cytophysiol. végét.* 5, 169, 1941.
65. — Recherches sur l'action des substances mitoclasiques: L'action de la colchicine sur les racines d'*Allium Cepa*. *Actual. Scient. et Industr.* N° 915. 1 vol. Hermann & Cie, Paris, 1942.
66. — , CARPENTIER, S. — Le syndrome mitoclasique. *C. R. Soc. Biol.* 138, 105, 1944.
67. MEITES, M. — Sensibilité particulière de la zone de différenciation dans les méristèmes radiculaires de *Lupinus albus* L. et d'*Allium sativum* L. *C. R. Ac. Sc.* 217, 548, 1943.
68. — Action de l'eau et du benzène sur la structure de la cellule végétale. Thèse, Montpellier, 1944.
69. MELETTI, P. — Reazione cito-histologica ed effetti rizogeni in plantule di alcune Leguminose trattate con 2,4-D. *Nuov. Gior. Bot. Ital.* 57, 599, 1950.
70. MILOVIDOV, P.-F. — Durch Welken und Austrocknen künstlich hervorgerufene Mixoploidie bei Pflanzen. *Protoplasma* 30, 426, 1938.
71. MINOT, C.-S. — Age, Growth and Death. *Pop. Sci.* 71, 510, 1917.

72. MIRANDA, F. — Observaciones citologicas en la lenteja (*Lens esculenta* MOENCH). *Boletín Sociedad Española de Hist. Nat.* 31, 403, 1931.
73. NAYLOR, A.-W., DAVIS, E.-A. — Maleic hydrazide as a plant growth inhibitor. *Bol. Gaz.* 112, 112, 1950.
74. — — — Respiration response of root tips to maleic hydrazide. *Bull. Torrey Bot. Club.* 78, 73, 1951.
75. NAYLOR, J., SANDER, G., SKOOG, F. — Mitosis and cell enlargement without cell division in excised Tobacco pith tissue. *Physiol. Plant.* 7, 25, 1954.
76. NETIEN, G., BRIFFAZ, M. — Recherches sur l'hydrazide maléique, inhibiteur de croissance. *Bull. Mens. Soc. Linn. de Lyon*, 20<sup>e</sup> année, 179, 1951.
77. NICKELL, L.-G. — Effect of maleic hydrazide on normal and atypical growth of *Rumex acetosa*. *Amer. Journ. of Bot.* 40, 1, 1953.
78. ONO, H. — Periodicity of the nuclear divisions in *Crepis capillaris*. *Tokyo Bot. Magaz.* p. 554, 1937.
79. PATTERSON KNIGHT, E. — The photodynamical action of neutral red on root tips seedlings. I: the effect on frequency of cell division. *Amer. Journ. of Bot.* 28, 628, 1941.
80. PILET, P.-E. — Contribution à l'étude des hormones de croissance (auxines) dans la racine de *Lens culinaris* MED. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 10, 137, 1951.
81. — Etude de la circulation des auxines dans la racine de *Lens culinaris* MEDIKUS. *Bull. Soc. Bot. suisse* 61, 410, 1951.
82. — Répartition et variation des auxines dans les racines de *Lens culinaris* MED. *Experientia* 7, 262, 1951.
83. — Distribution auxinique dans les rhizomes et les racines d'*Iris Pseudacorus* L. *Bull. Soc. Bot. suisse* 61, 471, 1951.
84. — Le phototropisme des racines de *Lens culinaris* MED. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 65, 197, 1952.
85. — Physiologie des racines du *Lens culinaris* MED. et hormones de croissance. *Phyton (Austria)* 4, 247, 1953.
86. — Variations histophysiologiques des racines du *Lens culinaris* MED., à la suite de traitements auxiniques. *C. R. Ac. Sc.* 257, 1352, 1953.
87. — Etude de l'action de l'hydrazide maléique sur le développement et la teneur en auxines des racines du *Lens culinaris* MED. *C. R. Ac. Sc.* 237, 1430, 1953.
88. — Croissance et rhizogenèse des racines de plantules vernalisées et rôle du froid sur les auxines et leurs précurseurs dans les graines et les racines. *Rev. Gén. de Bot.* 61, 637, 1954.
89. — Auxines et gradients physiologiques dans les racines. VIII<sup>e</sup> Congr. intern. Bot. Paris 8, 297, 1954.
90. — Rôle de l'hétéroauxine et de l'hydrazide maléique dans la rhizogenèse des pointes de racines de Carotte. *C. R. Ac. Sc.* 239, 1412, 1954.

91. PILET, P.-E. — Auxines-oxydases et peroxydases, dans les racines du *Lens culinaris* MED. *Actes Soc. helv. Sc. nat.* (Porrentruy) 135, 133, 1955.
92. — Emploi de l'hydrazide maléique (1,2 - dihydropyridazine - 3,6 - dione) en physiologie végétale. *Phyton (Austria)* 6, 275, 1955.
93. — Action de l'acide  $\beta$ -indolyl-acétique, du DL tryptophane et de l'hydrazide maléique sur la croissance et la teneur en auxines des racines. *Bull. Soc. Bot. suisse* 66, 26, 1956.
94. — , GALSTON, A.-W. — Auxin destruction, peroxydase activity and peroxyde genesis in the root of *Lens culinaris* MED. *Physiol. Plant.* 8, 888, 1955.
95. — , MARGOT, L. — Application d'hétéroauxine et d'hydrazide maléique, contenues dans de la lanoline, sur les racines du *Lens culinaris*, et répercussions sur leur croissance, leur rhizogenèse et leur morphologie. *Bull. Soc. Bot. suisse* 65, 47, 1955.
96. — , MEYLAN, S. — Polarité électrique, auxines et physiologie des racines du *Lens culinaris* MED. *Bull. Soc. Bot. suisse* 63, 430, 1953.
97. — , — . — Polarité électrique de fragments de Carotte cultivés *in vitro*. *Experientia* XI, 147, 1954.
98. — , WENT, F.-A. — Control of growth of *Lens culinaris* by temperature and light. *Amer. Journ. of Bot.* 43, 190, 1956.
99. PIRES SOARES, J. — L'index caryocinétique des cultures de testicules du Cobaye en rapport avec la constitution des milieux de culture. *C. R. Assoc. Anat. Lisbonne* 61, 9, 1933.
100. RAO, S.-N., WITTEWER, S.-H. — Some morphological studies of maleic hydrazide induced dormancy in onion and potatoes. Paper before *Amer. Soc. Hort.* Ithaca, N-Y.
101. ROTTA, H. — Untersuchungen über tagesperiodische Vorgänge in Spross- und Wurzelvegetationspunkten. *Planta* 37, 399, 1949.
102. SAARNIJOCKI, S. — Ueber die tägliche Periodizität der Kernteilung in den Keimwurzelspitzen von *Brassica oleracea*. *Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo*, Helsinki, 4, 10, 1933.
103. SCHOENE, D.-L., HOFFMANN, O.-L. — Maleic hydrazide, a unique growth regulant. *Science* 109, 588, 1949.
104. SEILER, L. — Ueber das Wurzelwachstum und eine Methode zur quantitativen Untersuchung des Einflusses von Wirkstoffen. *Bull. Soc. Bot. suisse* 61, 622, 1951.
105. SENN, H.-A. — Chromosome number relationships in the Leguminosae. *Bibliographia genetica* 12, 175, 1931.
106. SOLACOLU, TH., CONSTANTINESCO, D et M. — Etude anatomique et cytologique des modifications provoquées par les substances organo-formatrices sur les tiges décapitées de *Vicia Faba* L. *C. R. Ac. Sc.* 206, 1985, 1938.

107. SOSSOUNTZOV, I. — Le développement *in vitro* des germinations et des prothalles de *Gymnogramme calomelanos* (Filicinée polypodiacee), en présence d'hydrazide maléique. *Phyton* 3, 1, 1953.
  108. STALFELT, M.-G. — Ein neuer Fall vom tagesperiodischen Rhythmus. *Svensk. Bot. Tidskrift*. 14, 186, 1920.
  109. STOPPEL, R. — Tagesperiodische Erscheinungen in Pflanzen. *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie* 17, 659, Berlin, 1925.
  110. STRUCKMEYER, B.-E. — The effect of maleic hydrazide on the anatomical structure of croft easter Lilies. *Amer. Journ. of Bot.* 40, 25, 1953.
  111. WAGNER, N. — Ueber die Mitosenverteilung im Meristem der Wurzelspitzen. *Planta* 10, 1, 1930.
  112. WATSON, D.-P. — Retardation in cell development in leaf and flower of *Phaseolus vulgaris* L., from foliar applications of maleic hydrazide. *Bull. Torrey Bot. Club* 79, 235, 1952.
  113. ZIMMERMANN, H. — Untersuchungen zur Tagesperiodizität der Meiosis. *Zeitschr. f. Bot.* 42, 283, 1954.
-

## TABLE DES MATIERES

	Pages
AVANT-PROPOS . . . . .	277
PREMIÈRE PARTIE : <i>Techniques</i> . . . . .	279
DEUXIÈME PARTIE : <i>Le rythme des mitoses</i> . . . . .	289
TROISIÈME PARTIE : <i>Action de l'ABIA sur les racines du Lens</i> <i>culinaris</i> . . . . .	301
Chapitre 1 : Observations préliminaires . . . . .	302
Chapitre 2 : Action de l'acide $\beta$ -indolyl-acétique sur la ciné- tique mitotique . . . . .	308
Chapitre 2 : Action de l'ABIA sur la cinétique mitotique . . . . .	308
QUATRIÈME PARTIE : <i>Action de l'Hydrazide maléique sur les ra-</i> <i>cines du Lens culinaris</i> . . . . .	325
Chapitre 1 : Influence de l'hydrazide maléique sur la crois- sance et les mitoses méristématiques . . . . .	325
Chapitre 2 : Action de l'hydrazide maléique sur la structure des tissus de jeunes racines . . . . .	334
RÉSUMÉ . . . . .	341
BIBLIOGRAPHIE . . . . .	343