

Rôle de l'apex radicaire dans la croissance, le géotropisme et le transport des auxines

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

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **81 (1971)**

PDF erstellt am: **22.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-57125>

Nutzungsbedingungen

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

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

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

Haftungsausschluss

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

Rôle de l'apex radicaire dans la croissance, le géotropisme et le transport des auxines

Par Paul-Emile Pilet

(Institut de biologie et de physiologie végétales, Université de Lausanne)

Manuscrit reçu le 22 avril 1971

Introduction

Si de nombreux travaux ont été consacrés, ces dernières années, au géotropisme (Audus, 1969), la géoréaction des racines a suscité relativement peu de publications et, à ce sujet, les résultats demeurent souvent contradictoires (Rufelt, 1969). En fait, il existe plusieurs façons d'aborder le problème suivant que le comportement des racines, vis-à-vis de la pesanteur, est envisagé notamment sous l'angle de leur structure et de leur ultrastructure (Pilet et coll., 1969; Pilet et Nougarede, 1970), du rôle joué par leurs statolithes (Larsen, 1969; Iversen, 1969) et leur apex plus généralement (Schachar, 1967; Konings, 1968), du transport (Wilkins, 1968) et du catabolisme (Konings, 1954; Pilet, 1967) de leurs auxines.

Cette étude vise à mettre en évidence l'importance de l'apex, et plus précisément celle de la coiffe, dans la géoréaction des racines et le transport de l'acide β -indolyl-acétique (AIA) radioactif. Les essais ont porté sur deux types de matériel biologique distincts: les racines de Lentille dont l'apex a été sectionné et celles d'une variété de Maïs permettant aisément l'ablation de la coiffe seule. Par comparaison avec des lots témoins, les conséquences de la suppression de l'apex ou de la coiffe ont été examinées sur la croissance, la géoréaction et le mouvement transversal de l'AIA.

Matériel

1. Lentille

Après une imbibition de 4 h dans de l'eau déionisée et de nombreux lavages, les semences de *Lens culinaris* Med. (variété blonde, Vilmorin-Paris) sont mises à germer, en boîte de Petri sur papier-filtre et coton humides. Après 24 h (obscurité, 22 °C), les plantules sont sélectionnées et seules celles dont les racines mesurant $2,0 \text{ mm} \pm 0,5$ sont conservées (Pilet et Went, 1955). Lorsque ces racines ont atteint $15,0 \text{ mm} \pm 0,5$, elles sont décapitées (opération D) à $0,50 \text{ mm} \pm 0,04$ à l'aide d'une technique voisine de celle que Konings (1968) a mise au point pour les racines de *Pisum*. Le sommet de la racine de *Lens* ainsi enlevé correspond – pour des racines de cette longueur – non seulement à la coiffe, mais aussi au centre quiescent et à une partie du méristème (Pilet et Nougarede, 1965). Les racines intactes (témoins) seront représentées par le sigle ND.

2. Maïs

Les graines de *Zea Mays* L. (variété Kelvedon 33, Hurst Gunsons-London) sont imbibées 24 h dans de l'eau déionisée, puis – après lavages répétés – déposées entre des feuilles de papier-filtre humides (Hall, 1969) pour 24 h. Au bout de ce temps-là, seules les plantules dont les racines mesurent $3,0 \text{ mm} \pm 0,5$ sont conservées. Lorsque ces racines mesurent $15,0 \text{ mm} \pm 0,5$, on enlève –

sous la loupe binoculaire – leur coiffe, en faisant glisser en direction de l'apex et le long de l'axe longitudinal de la racine, un microscalpel (selon la technique communiquée personnellement par Juniper). Cette méthode (opération D') permet d'obtenir aisément des racines que nous appellerons «décoiffées» – pour traduire le «decapped roots» proposé par Juniper et coll. (1966) – où le centre quiescent, et le méristème sont conservés intacts (Clowes et Juniper, fig. 110, p. 268, 1968). Nous avons vérifié que, pour des racines de 15,0 mm, la longueur de la coiffe ainsi enlevée est à peu près de 0,45 mm – valeur qui correspond à celle que donnent Juniper et coll. (1966). Les racines intactes (témoins) seront désignées par le sigle ND'.

Méthodes

1. Croissance

Toutes les mesures d'allongement ont été faites sous la loupe binoculaire, sur papier-filtre humide et en lumière verte ($535 \text{ nm} \pm 35$) de faible intensité ($500 \text{ ergs} \pm 45 \text{ cm}^{-2} \text{ sec}^{-1}$).

2. Géoréaction

Les graines, auxquelles sont attachées des racines rigoureusement rectilignes et mesurant $10,0 \text{ mm} \pm 0,5$, sont alors piquées sur des plaques de sajex fixées verticalement dans des cuves de verre (Pilet, 1967) à l'intérieur desquelles on maintient une humidité de $90 \% \pm 4$ ($24 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0,4$). Une légère rotation de la semence permet d'amener la racine dans une position parfaitement horizontale, que des traits – tous les 3 mm sur le sajex – permettent de vérifier avec précision. Qu'il s'agisse de Lentille ou de Maïs, des observations préliminaires ont montré qu'une courbure positive (vers le bas) n'est rapidement et significativement observable, pour des racines intactes, que si l'expérience se déroule en présence d'un peu de lumière blanche ($900 \text{ ergs} \pm 60 \text{ cm}^2 \text{ sec}^{-1}$). Ceci est en plein accord avec les résultats obtenus par Scott et Wilkins (1969) pour des racines de Maïs (var. Giant Horse Tooth).

3. Transport de l'AIA radioactif

AIA marqué: de l'AIA-2- ^{14}C (radioactivité spécifique: 13,3 mC/mM) est utilisé; 1 ml d'une solution mère est, avant l'usage, évaporé sous vide. On y ajoute 10 ml d'eau déionisée et 150 mg d'agar (purifié, Merck) et l'on agite le tout au BM bouillant (3 min.). La solution chaude d'agar (1,5 %) – contenant $3 \cdot 10^{-5} \text{ M}$ d'AIA – est alors aspirée dans des tubes de verre calibrés qui seront ensuite fermés à l'aide de parafilm et ainsi conservés ($+2 \text{ }^\circ\text{C}$, obscurité). A l'aide d'une guillotine spéciale (Pilet, 1965), les cylindres d'agar sont découpés avant chaque essai en blocs de 2,55 mm de diamètre et de 1,78 mm d'épaisseur (Pilet et Pernet, 1970).

Analyse du transport: les blocs donneurs sont déposés sur les racines horizontales à environ 10 mm (v. plus loin) du sommet. Seul, le mouvement acropète (en direction de l'apex) sera donc ici examiné. Il est d'ailleurs démontré, pour des racines de Lentille (Pilet, 1964, Kirk et Jacob, 1968) et pour celles de Maïs (Wilkins et Scott, 1968, Scott et Wilkins, 1968) que ce transport est bien plus important que le mouvement basipète. Au bout d'un temps donné, un fragment apical des racines intactes, décapitées (D) ou décoiffées (D') est alors prélevé pour la mesure de leur radioactivité (v. plus loin).

Mesure de la radioactivité: les mesures sont faites à l'aide d'un compteur à scintillation liquide (Nuclear Chicago, Mark 1). La solution scintillante est celle que Naqvi (1963) préconise. Les fragments de racine – comme les blocs donneurs – sont transférés directement (Pilet et Pernet, 1970) dans les flacons de scintillateur. Après une incubation de 16 h (obscurité, $\pm 5 \text{ }^\circ\text{C}$) – afin d'assurer une bonne extraction de l'AIA – ils sont comptés ($0 \text{ }^\circ\text{C}$, 20 min.). Le bruit de fond moyen est soustrait automatiquement. Le «quenching» est contrôlé par la méthode du rapport des canaux, à l'aide d'un standard externe. Les résultats sont donnés en désintégrations par minute (DPM) et le rendement du comptage est de l'ordre de 85 % (Pilet et Pernet, 1970).

Résultats et discussion

1. Croissance

Dans quelle mesure l'allongement est-il modifié par une décapitation (D) des racines de Lentille ou par le fait d'enlever la coiffe (D') de celles du Maïs? Pour répondre

à cette question, nous avons sélectionné des racines de 15 mm environ ($15,1 \pm 0,3$) et enlevé respectivement leur apex ou leur coiffe (D et D'). Les résultats donnés dans le *tableau 1* permettent les remarques suivantes:

1. Pour les racines de Lentille, il n'y a aucune différence de croissance durant les 8 premières heures qui suivent la décapitation. Par contre, dès la 12^e heure, une diminution significative de l'allongement des racines décapitées (D) peut être relevée.

2. Quant aux racines de Maïs, le fait d'enlever leur coiffe ne modifie en rien leur élongation et les quelques différences observées entre les témoins (ND') et les traités (D') ne sont jamais significatives.

Tableau 1

Allongement (en mm) de racines de Lentille décapitées (D) ou non (ND) et de Maïs décoiffées (D') ou non (ND'). Longueur moyenne au moment de l'opération (temps 0): $15,1 \text{ mm} \pm 0,3$

Temps: (heures)	Lentille		Maïs	
	ND	D	ND'	D'
0	15,4 $\pm 0,9$	14,8 $\pm 1,3$	15,0 $\pm 0,8$	15,3 $\pm 1,1$
4	19,1 $\pm 1,2$	18,0 $\pm 1,6$	24,2 $\pm 0,9$	23,5 $\pm 1,3$
8	22,5 $\pm 1,6$	21,1 $\pm 1,9$	29,4 $\pm 1,2$	29,0 $\pm 1,5$
12	26,9 $\pm 1,7$	22,0 $\pm 1,9$	33,7 $\pm 1,3$	31,6 $\pm 1,7$

Pour chaque essai, 60 racines ± 4 ont été employées (temps 0) et la mesure – pour chaque lot – a été répétée quatre fois

D'une façon générale, ces résultats sont en accord avec ceux qui ont été précédemment publiés, du moins en ce qui concerne les racines décoiffées. Sur le Maïs, en effet, Juniper et coll. (1966) et Schachar (1967) observent bien que cette opération (D') n'a aucun effet sur la croissance des racines. Les données concernant la décapitation sont par contre moins cohérentes. Pour certains auteurs, cette opération (D) paraît être sans effet sur l'allongement des racines. C'est du moins ce qu'observe Konings (1968) avec *Pisum*. Pour d'autres – et c'est le cas de Younis (1954) qui emploie *Vicia Faba* – une décapitation de plus de 1,5 mm réduit la croissance alors qu'elle ne la modifie pas pour des ablations de moindre importance. Pour d'autres chercheurs, plus anciens et plus nombreux aussi, la décapitation stimulerait l'allongement. C'est ce que rapportent Cholodny (1926) sur *Lupinus*, Bünning (1928) sur *Vicia Faba* et Syre (1938) sur *Lupinus luteus* et sur *Wea Mays*. Pour Pilet (1953), les effets de la décapitation dépendent de l'âge de la racine (*Lens culinaris*) employée. Ainsi, pour des racines jeunes, une décapitation réduit l'allongement alors qu'elle le stimule pour une racine âgée. Ces variations de réaction sont attribuées à la variation de la teneur en auxines endogènes (Pilet, 1961), ceci en accord avec la thèse notamment développée par Went et Thimann (1937).

Les contradictions relevées plus haut nous ont engagé à reprendre des essais de décapitation pour des racines de *Lens* rigoureusement sélectionnées à diverses longueurs. Les résultats reportés dans le *tableau 2* montrent clairement que:

1. De jeunes racines ($5,2 \pm 0,4$ mm) réagissent, dès la 8^e heure après la décapitation, par une significative réduction de leur allongement.

2. Des racines plus longues ($19,8 \pm 0,6$ mm) au moment où elles sont décapitées présentent, dès la 16^e heure après l'opération, une accélération significative de leur croissance.

Tableau 2

Allongement (en mm) de racines de Lentille décapitée (D) ou non (ND). Longueur moyenne (Lo) au moment de la décapitation (temps 0): $5,2 \text{ mm} \pm 0,4$ et $19,8 \pm 0,6$

Temps (heures)	Lo = $5,2 \pm 0,4$		Lo = $19,8 \pm 0,6$	
	ND	D	ND	D
0	5,6 $\pm 0,8$	4,8 $\pm 0,9$	19,3 $\pm 1,2$	20,4 $\pm 1,6$
8	9,2 $\pm 0,7$	6,4 $\pm 1,0$	26,7 $\pm 1,8$	29,2 $\pm 2,3$
16	15,4 $\pm 0,9$	9,9 $\pm 1,6$	29,2 $\pm 2,1$	36,5 $\pm 2,4$
24	24,7 $\pm 1,7$	13,8 $\pm 2,3$	30,5 $\pm 2,7$	39,9 $\pm 3,9$

Pour chaque essai, 40 racines ± 4 ont été employées (temps 0) et la mesure – pour chaque lot – a été répétée quatre fois

Il résulte donc de cette première série d'observations que la coiffe seule – ce que confirment les essais de Juniper et al. (1966) entre autres – n'a aucun effet sur l'allongement des racines. Une décapitation, par contre, modifie la croissance de la racine et ceci diversement – faits en accord avec nos précédentes conclusions (Pilet, 1961) – suivant l'âge du matériel utilisé. Les différences observées, relativement à la croissance des racines – entre les opérations D et D' – se justifient pleinement. En effet, en décoiffant les racines de Maïs, on ne leur enlève que la coiffe (Clowes et Juniper, 1968), alors qu'en décapitant celles de Lentille, on supprime non seulement la coiffe, mais encore le centre quiescent et une partie du méristème (Pilet et Nougarede, 1965).

2. Géoréaction

Examinons tout d'abord l'évolution de la réaction géotropique pour des racines de Lentille décapitées (D) ou non (ND). Les résultats (*fig. 1*) montrent que:

1. Après une phase de latence de l'ordre de 90 minutes, les racines se courbent rapidement (de 90 à 120 min.) puis plus lentement.

2. Les racines décapitées présentent d'abord une réaction négative significative (jusqu'à 150 minutes) puis positive mais très faible.

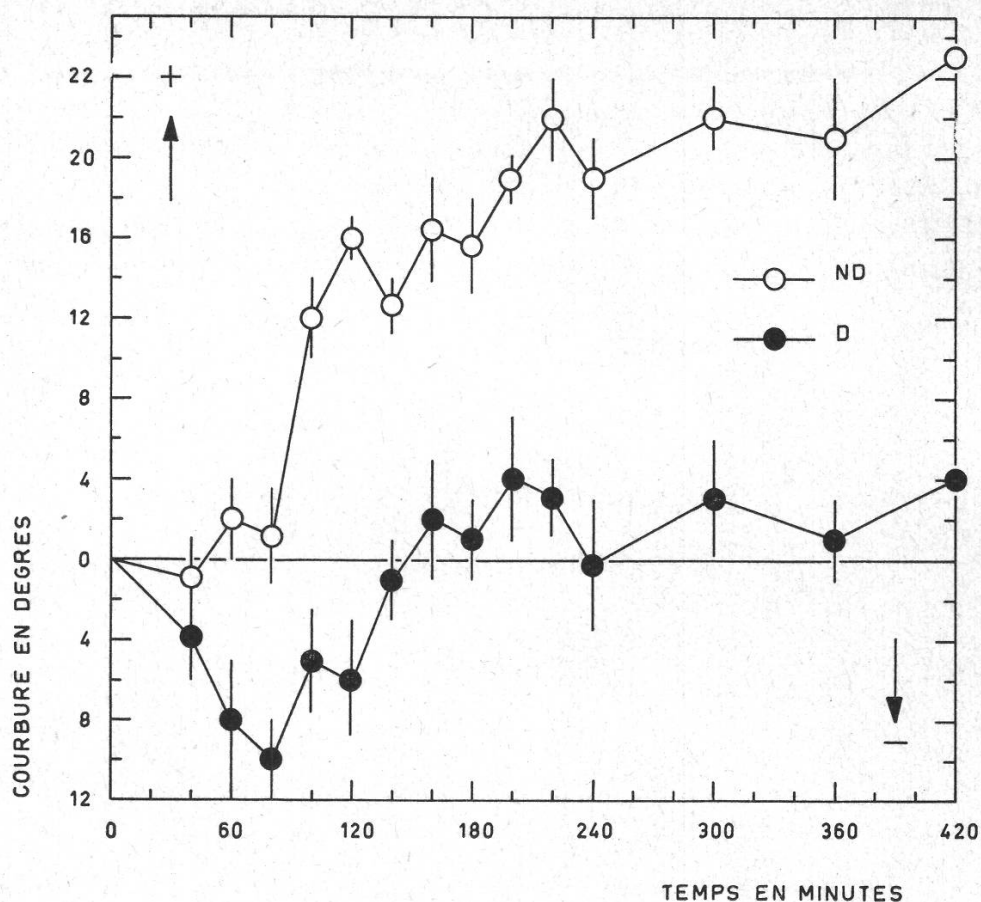


Figure 1

Réaction géotropique (courbure en degrés) en fonction du temps (minutes) d'exposition horizontale pour des racines de Lentille intactes (ND) ou décapitées (D) au temps 0. La ligne verticale correspond au double de la déviation standard. Réactions +: les racines se courbent vers le bas, réaction -: les racines se courbent vers le haut

Sans discuter de la réaction apogéotropique encore mal connue (Larsen, 1957), mais probablement liée à un état physiologique de la racine temporairement perturbé (Bennet-Clark et al., 1959), il est clair que la décapitation entraîne une suppression de la géoréaction. En laissant de côté les résultats déjà publiés sur les racines de Maïs et que nous discuterons plus loin, nous pouvons constater que ces observations sont généralement en accord avec celles d'autres chercheurs. Jost (1912), pour des racines de *Lupinus albus*, constate qu'une décapitation de plus de 0,7 mm retarde la géoréaction, fait que confirme Syre (1938) avec des racines de *Lupinus albus* et *luteus*. Konings (1968), sur des racines de *Pisum*, relève qu'une décapitation de moins de 0,2 mm n'affecte pas la géoréaction alors que celle-ci est retardée par une ablation supérieure à 0,4 mm. Cercek (1970), employant des racines d'*Hordeum vulgare* décapitées mais au méristème intact, note également une réduction de la courbure. Cependant, Gorter (1932) sur *Pisum*, et Younis (1954) sur *Vicia Faba* observent qu'une décapitation respectivement de 1 mm et de 0,5 mm n'entraîne aucune modification du comportement géotropique.

Etudions maintenant le comportement des racines de Maïs dont la coiffe a été enlevée (D') en le comparant avec celui de racines intactes (ND'). Les résultats (fig. 2), nous permettent de conclure que:

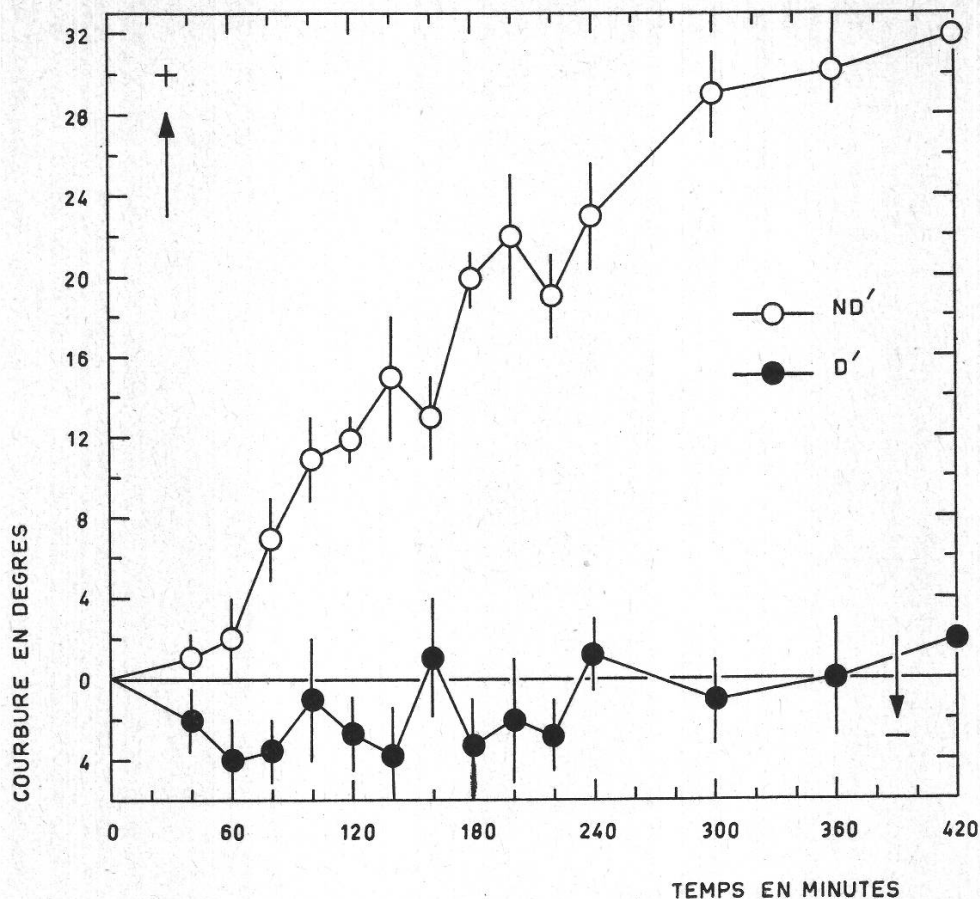


Figure 2

Réaction géotropique (courbure en degrés) en fonction du temps (minutes) pour des racines de Maïs intactes (ND') ou décoiffées (D') au temps 0 (v. légende fig. 1)

1. La réaction est quasi immédiate et se poursuit à un rythme comparable pendant les 300 premières minutes pour ralentir ensuite.
2. Les racines décoiffées ne montrent aucune courbure significative pendant toute la durée des essais.

Ces observations sont en accord avec celles de Juniper et al. (1966) qui, sur des racines décoiffées de Maïs, observaient l'absence totale de réaction géotropique. C'est également ce que notèrent Schachar (1967) et Gibbons et Wilkins (1970). Il faut cependant relever que certains auteurs, pratiquant la décapitation de racines de Maïs, n'obtiennent pas de semblables résultats. C'est notamment le cas de von Guttenberg (1933) qui ne note aucune variation dans la réaction géotropique après décapitation et Syre (1938) qui n'observe une diminution de la réponse que si l'ablation est inférieure à 0,4 mm.

La coiffe paraît donc bien être responsable de la géoréaction. Mais une fois supprimée, elle est capable de se reformer (Clowes et Juniper, 1968) et c'est pourquoi il n'est pas surprenant que Syre (1938) ait pu observer que des racines de Maïs décapitées pouvaient demeurer sans réactions plusieurs dizaines d'heures après la décapitation puis se courber ensuite. Juniper et al. (1966) notent d'ailleurs que la reprise de la géoréactivité de racines de Maïs décoiffées est d'autant plus longue que les racines sont plus grandes.

Pour des racines décoiffées (D') lorsqu'elles mesurent 15 mm, nous avons suivi pendant 20 h, leur comportement géotropique et il est aisé de constater (fig. 3) que vers la 11^e heure – après l'opération – elles commencent à se courber positivement. Les deux droites de régression calculées permettent de déterminer ce que nous appellerons le *temps de géorécupération* (TG).

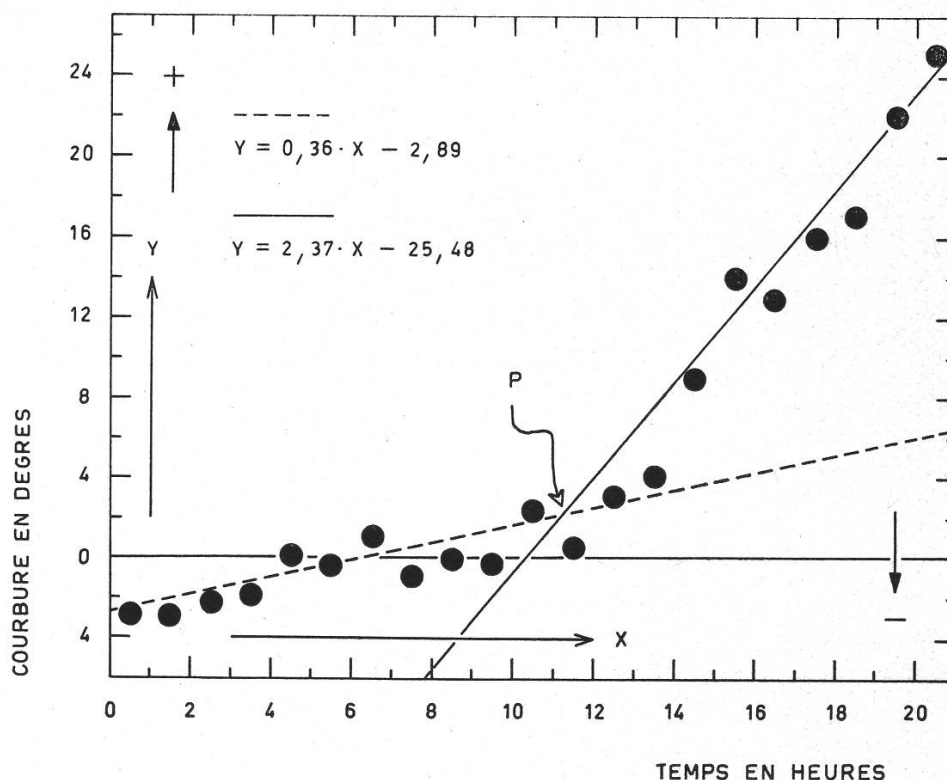


Figure 3

Réaction géotropique (courbure en degrés) en fonction du temps (heures) pour des racines, décoiffées au temps 0, de Maïs (longueur moyenne: 15 mm). P: point d'intersection des deux droites de régression ($y = mx + h$) et x_p correspond au *temps de géorécupération*

D'une façon plus générale, si ces droites correspondent respectivement aux équations:

$$y = m_1 \cdot x + h_1 \quad \text{et} \quad y = m_2 \cdot x + h_2$$

on pourra calculer la valeur de TG en constatant que ces deux droites se coupent en un point (P) dont les coordonnées sont x_p et y_p . Or x_p est précisément la valeur cherchée.

$$Y_p = m_1 \cdot x_p + h_1 = m_2 \cdot x_p + h_2$$

d'où

$$x_p = \text{TG} = \frac{h_2 - h_1}{m_1 - m_2}$$

Dans l'exemple donné (fig. 3), on a :

$$TG = \frac{-25,48 - (-2,89)}{0,36 - 2,37} = 11,23 \text{ heures}$$

Nous avons alors déterminé, pour des racines de diverses longueurs, les valeurs de TG (tableau 3). Nous pouvons constater, confirmant ainsi des observations de Juniper et al. (1966) et de Schachar (1967), que le temps de géorécupération est d'autant plus grand que les racines décoiffées sont plus longues.

Tableau 3

Recherche du temps de géorécupération de racines de Maïs décoiffées (opération D') en fonction de leur longueur

Essais:	Longuer (mm)				
	5	10	15	20	30
I	1,02	8,64	11,23 ¹	18,74	26,25
II	2,90	6,02	15,06	18,41	30,47
III	4,10	9,10	10,41	25,02	24,19
Moyenne	2,67	7,92	12,23	20,71	26,97
±	1,65	1,90	2,83	4,31	3,50

¹ Figure 3

Chaque essai porte sur l'emploi de 80 racines ± 5

3. Transport de l'AIA-2-¹⁴C

Qu'il s'agisse de racines de Lentille ou de Maïs, la technique de préparation du matériel pour l'étude du transport longitudinal reste la même. A titre indicatif, examinons la méthode (fig. 4) utilisée pour des racines intactes de Lentille (ND). Le bloc d'agar, enrichi d'AIA marqué, est déposé à 1 cm du sommet de la racine placée horizontalement (1). Après 240 minutes, le sommet est coupé à 0,5 mm – afin de permettre une comparaison avec les racines préalablement décapitées (D) – et une incision longitudinale de 5 mm environ est alors pratiquée (2). A 4 mm de la section apicale, les racines sont alors coupées transversalement (3), ce qui permet d'obtenir deux fragments de 4 mm de longueur, l'un correspondant à la position supérieure (S) et l'autre à la position inférieure (I) de la racine. La radioactivité de ces fragments est alors testée selon la technique discutée plus haut.

Les résultats, donnés dans le tableau 4, permettent de comparer l'importance du transport acropète et de la redistribution de l'AIA-¹⁴C pour des racines intactes et décapitées de Lentille. On peut constater que :

1. Un déplacement acropète de l'AIA est parfaitement observable.
2. La pénétration de l'AIA, à partir de blocs donneurs, est significativement plus forte lorsque les racines ont été décapitées, et il y en a davantage, pour ces racines, dans leur extrémité.

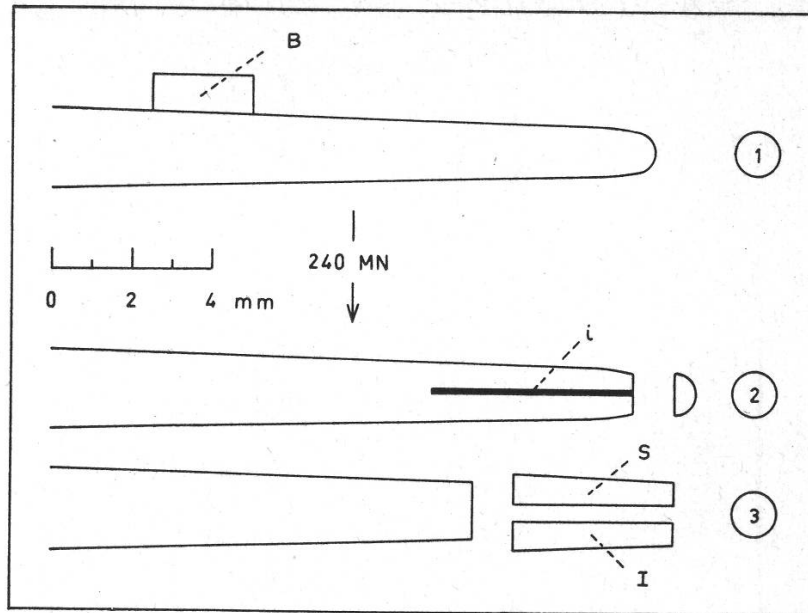


Figure 4

Schéma montrant les 3 étapes de la technique de préparation (pour des racines de Lentille intactes) des deux fragments apicaux supérieur (S) et inférieur (I) employés pour le dosage de la radioactivité. B: bloc d'agar contenant l'AIA- ^{14}C , i: incision longitudinale suivant la décapitation

Tableau 4

Transport acropète et redistribution de l'AIA- ^{14}C ($13,3 \text{ mC/mM}$, $3 \cdot 10^{-5} \text{ M}$) appliqué sur la partie supérieure de racines de Lentille placées horizontalement, à 10 mm de leur sommet. Les portions supérieures (S) et inférieures (I), longues de 4 mm (fig. 4) de racines décapitées (D) ou intactes (ND) sont analysées après 240 minutes

	Radioactivité en DPM ¹	
	ND	D
Blocs donneurs		
D_0	12 360	12 360
D_{240}	10 146	9 428
$\Delta D = D_0 - D_{240}$	$2 214 \pm 207$	$2 932 \pm 243$
Fragments de racines		
S	134 ± 15	239 ± 19
I	233 ± 21	247 ± 24
S+I	367 ± 36	486 ± 43
% DPM pour S	36,6	49,2
% DPM pour I	63,4	50,8

¹ Par bloc ou par fragment

Pour chaque série d'essais, 50 racines ± 5 ont été utilisées

3. Pour des racines intactes, le taux en AIA est plus élevé dans les fragments inférieurs alors que, pour les racines décapitées, la redistribution de l'AIA est homogène.

Des résultats comparables et tout aussi significatifs encore que de plus faible amplitude, ont été obtenus pour des racines de Maïs (*tableau 5*). On constate que le fait d'enlever la coiffe augmente sensiblement le déplacement acropète et supprime toute dissymétrie dans la redistribution latérale de l'AIA.

Ainsi, la décapitation de la racine de Lentille et le fait d'enlever la coiffe à la racine de Maïs entraîne une accélération du transport acropète de l'AIA. Celui-ci se répartit d'une façon symétrique dans les deux portions, inférieures et supérieures, des racines. Dans les racines intactes, au contraire, le mouvement latéral de l'AIA est accentué vers le bas et la concentration de l'auxine y est plus élevée que dans la portion supérieure.

Le transport polaire de l'AIA, dans les racines, a donné lieu à un certain nombre de recherches (Faber, 1936; Pilet, 1951). Nous ne retiendrons ici que celles qui concernent l'emploi d'AIA-¹⁴C. Certains auteurs, comme Hertel et Leopold (1963) sur le Maïs et Nagao et Ohwaki (1968) sur la Fève, observent que l'AIA se transporte davantage dans la direction basipète. D'autres, comme Yeomans et Audus (1964), ne décèlent aucun transport chez *Vicia Faba*. La plupart des travaux récents montrent cependant que l'AIA a un mouvement préférentiellement acropète. C'est ce qu'ont observé Wilkins et Scott (1968) et Scott et Wilkins (1968) chez le Maïs, Pilet (1964) et Kirk et Jacobs (1968) chez la Lentille et Bonnett et Torrey (1965) sur les fragments de racines de *Convolvulus*. Les présentes observations confirment donc celles présentées dans ces dernières publications.

Tableau 5

Transport acropète et redistribution de l'AIA-2-¹⁴C (13,3 mC/mM, $3 \cdot 10^{-5}$ M) appliqué sur la partie supérieure de racines de Maïs placées horizontalement, à 10 mm de leur sommet. Les portions supérieures (S) et inférieures (I), longues de 4 mm (fig. 4) de racines décoiffées (D') ou intactes (ND') sont analysées après 240 minutes

	Radioactivité en DPM ¹	
	ND'	D'
Blocs donneurs		
D ₀	13 407	13 407
D ₂₄₀	11 702	11 082
ΔD = D ₀ -D ₂₄₀	1 705 ± 194	2 325 ± 212
Fragments de racines		
S	94 ± 10	175 ± 17
I	182 ± 15	165 ± 14
S + I	276 ± 25	340 ± 31
% DPM pour S	34,1	51,4
% DPM pour I	65,9	48,6

¹ Par bloc ou par fragment

Pour chaque série d'essais, 40 racines ± 3 ont été utilisées

La redistribution des auxines, sous l'effet de la pesanteur, dans les racines a été étudiée systématiquement dans des travaux relativement anciens. Tous ont montré, sans exception, que l'auxine s'accumulait sur la face inférieure des racines (Cho-

lodny, 1924, Hawker, 1932; Boysen-Jensen, 1933; Navez, 1933; Amlong, 1936; van Raalte, 1937). Ching et Fang (1958), après avoir submergé dans une solution d'AIA-¹⁴C et placé des racines horizontalement, n'observent aucun transport latéral de l'auxine. Une mention doit être faite des observations de Konings (1967, 1968), sur des racines de *Pisum*, et qui sont en tous points comparables aux nôtres. Après avoir constaté que l'AIA radioactif s'accumule sur la face inférieure de la racine, cet auteur relève que la décapitation – si elle correspond à l'ablation du sommet à 0,5 mm au moins – entraîne une disparition de la circulation latérale préférentielle. Ces observations démontrent donc, comme celles qui ont été rapportées ici, que l'apex contrôle la redistribution de l'auxine.

Conclusions

La coiffe n'a donc pas d'effet sur la croissance, ce que prouvent les essais qui consistent à enlever cette partie de la racine, opération possible lorsqu'on utilise du *Zea mays* (var. Kelvedon 33). Par contre, l'ablation de l'apex (coiffe, centre quiescent et quelques cellules méristématiques) par décapitation modifie l'allongement des racines du *Lens culinaris*.

Que l'on procède à l'ablation de la coiffe pour le Maïs ou à la décapitation du sommet des racines de Lentille, on constate que la géoréaction est supprimée. Ces essais semblent donc bien indiquer que la coiffe est le lieu de la «géoperception». Mais une racine décoiffée de Maïs a le pouvoir de régénérer sa coiffe. Dans ce cas, on constate qu'elle redevient géotropiquement active. Cette observation confirme les faits précédents.

Enfin, si pour des racines intactes et horizontales, l'AIA-¹⁴C s'accumule préférentiellement sur la face inférieure, il n'en est plus de même lorsque les racines sont décoiffées ou décapitées. Ces faits indiquent clairement que la coiffe contrôle la redistribution latérale des auxines. Comme ces hormones sont également réparties sur les deux faces de racines ne présentant plus de réaction géotropique, il est logique d'admettre que cette redistribution est, dans une large mesure, responsable de la géoréaction des racines.

Sans vouloir entrer dans la discussion du rôle que la coiffe est appelée à jouer dans la géoperception et de l'intervention probable des statolithes (Wilkins, 1966; Audus, 1969) dans la mise en place de ces mécanismes, on peut se demander par quel processus elle contrôle la géoréaction. Peu d'observations ont, jusqu'à maintenant, porté sur cette question précise. Mentionnons toutefois les recherches de Gibbons et Wilkins (1970) qui montrent que la coiffe de Maïs est le siège de la production de substances inhibitrices, et celles de Pilet (1971) qui constate que cette même coiffe est la source d'un complexe de nature hydrosoluble diffusant acropétalement vers la zone de géoréaction.

Par ailleurs, il n'est pas exclu que le transport latéral de l'AIA et sa redistribution dans des racines horizontales ne soit pas lui aussi dépendant de l'action qu'exerce la pesanteur sur le mouvement des statolithes de la coiffe (Pilet, 1953; Audus, 1969). Il convient, à ce propos, de citer les observations de Ouitrakul et Hertel (1969). Ces auteurs constatent que l'inversion de fragments de coléoptile de Maïs entraîne une nette inhibition du transport basipète de l'auxine. Cette inhibition est cependant ré-

duite pour des mutants contenant des amyloplastés plus petits et à sédimentation plus lente. Ces faits indiquent que le mouvement des amyloplastés, contrôlé par la pesanteur, n'est pas sans rapport avec celui des auxines.

Summary

When the root cap of *Zea mays* is taken away (decapped roots), the growth in length of the roots is not altered, which is not exactly the case for decapitated roots of *Lens culinaris*. On the other hand, when the apex is suppressed, the *georeaction* was completely abolished for both decapped and decapitated roots. This indicates clearly that the root cap can be considered as the site of the *geoperception*. IAA-2-¹⁴C applied on the intact roots placed horizontally, moves in acropetal direction and accumulates in the lower parts of the root. In the absence of a root cap, the auxin uptake and the intensity of acropetal transport were increased, but the IAA concentration was found to be practically the same in both parts. The root cap, consequently, has something to do with the *redistribution of auxins* under the effect of gravity.

Zusammenfassung

Die Entfernung der Wurzelspitze beeinflusst das Längenwachstum der Wurzeln (Versuche mit *Lens culinaris*); wird lediglich die Wurzelhaube entfernt, bleibt das Längenwachstum unverändert (Versuche mit *Zea mays*). Im Unterschied dazu wird die geotropische Reaktion nach Entfernung der Wurzelspitze oder der Wurzelhaube unterdrückt. Dies weist auf die Wurzelhaube als Ort der geotropischen Reaktion hin. In intakten, horizontal gelagerten Wurzeln wandert mit ¹⁴C markierte Indolyl-essigsäure in akropetaler Richtung und reichert sich auf der unteren Seite der Wurzel an. Die Entfernung der Wurzelhaube bewirkt eine Intensivierung von Wuchsstoffaufnahme und akropetalem Transport, doch ist die Konzentration auf der oberen und der unteren Seite der Wurzel gleich. Die Wurzelhaube ist somit an der Verteilung der Indolyl-essigsäure in der Wurzel unter dem Einfluss der Schwerkraft beteiligt.

Références

- Amlong H.U. 1936. Zur Frage der Wuchsstoffwirkung auf das Wurzelwachstum. *Jahrb. Bot.*, 83, 773-780.
- Audus L.J. 1969. Geotropism. In «Physiology of Plant Growth and Development». Ed. M.B. Wilkins, McGraw-Hill, London 207-242.
- Bennet-Clark T.A., Younis A.F. et R. Esnault. 1959. Geotropic Behaviour of Roots. *J. exp. Bot.* 10, 69-86.
- Bonnett H.T. et J.G. Torrey. 1965. Auxin transport in *Convolvulus* roots cultured in vitro. *Plant Physiol.* 40, 813-818.
- Boysen-Jensen P. 1933. Die Bedeutung des Wuchsstoffes für das Wachstum und die geotropische Krümmung der Wurzeln von *Vicia faba*. *Planta* 20, 688-698.
- Bünning E. 1928. Zur Physiologie des Wachstums und der Reizbewegungen der Wurzeln. *Planta* 5, 635-659.
- Cercek L. 1970. Effect of X-ray irradiation on regeneration and geotropic function of barley root caps. *Int. J. Radiat. Biol.* 17, 187-194.
- Ching T.M. et S.C. Fang. 1958. The redistribution of radioactivity in geotropically stimulated plants pretreated with radioactive indoleacetic acid. *Physiol. Plant.* 11, 722-727.
- Cholodny N. 1924. Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. *Ber. d. bot. Ges.* 42, 356-362.
- Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. Bot.* 65, 447-459, 1926.
- Clowes F.A.L. et B.E. Juniper. 1968. *Plant cells*. Blackwell Ed. Oxford
- Faber E.R. 1936. Wuchsstoffversuche in Keimwurzeln. *Jahrb. wiss. Bot.* 83, 439-469.
- Gibbons G.S.B. et M.B. Wilkins. 1970. Growth inhibitor production by root caps in relation to geotropic response. *Nature* 226, 558-559.
- Gorter C.J. 1932. *Groeistofproblemen bij wortels*. Thesis.
- Guttenberg von H. 1968. Der primäre Bau der Angiospermen Wurzel. In *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Vol. VIII, 138-141, Gebrüder Borntraeger.
- Hall J.L. 1969. Localization of cell surface adenosine triphosphatase activity in maize roots. *Planta* 85, 105-107.
- Hawker L. 1932. Experiments on the perception of gravity by roots. *New Phytol.* 31, 321-328.
- Hertel R. et A.C. Leopold. 1963. Versuche zur Analyse des Auxintransportes in der Koleoptile von *Zea mays* L. *Planta* 59, 535-562.
- Iversen T.H. 1969. Elimination of geotropic responsiveness in roots of Cress (*Lepidium sativum*) by removal of statolith starch. *Physiol. Plant* 22, 1251-1262.
- Jost L. 1912. Studien über Geotropismus. L. Die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzelspitze. *Zeitschr. Bot.* 4, 161-205.
- Juniper B.E., S. Groves, Landau-Schachar et L.J. Audus. 1966. Root cap and the perception of gravity. *Nature* 209, 93-94.
- Kirk S.C. et W.P. Jacobs. 1968. Polar movement of indole-3-acetic acid-¹⁴C in roots of *Lens* and *Phaseolus*. *Plant Physiol.* 43, 765-682.
- Konings H. 1964. On the indoleacetic acid converting enzyme of pea roots and its relation to geotropism, straight growth and cell wall properties. *Acta Bot. Neerl.* 13, 566-622.
- 1967. On the mechanism of the transverse distribution of auxin in geotropically exposed pea roots. *Acta Bot. Neerl.* 16, 161-176.
- 1968. The significance of the root cap for geotropism. *Acta Bot. Neerl.* 17, 203-211.
- Larsen P. 1957. The development of geotropic and spontaneous curvature in roots. *Physiol. Plant.* 10, 127-163.
- 1969. The optimum angle of geotropism stimulation and its relation to the starch statolith hypothesis. *Physiol. Plant.* 22, 469-488.
- Nagad M. et Y. Ohwaki. 1968. Auxin transport in the elongation zone of *Vicia* roots. *Bot. Mag.* 81, 44-45.
- Naqvi S.M. 1963. Transport studies with ¹⁴C-2,4-dichlorophenoxyacetic acid in *Coleus* stems. Ph. D Thesis, Princeton Univ.
- Navez A.E. 1933. Growth-promoting substance and elongation of roots. *J. Gen. Physiol.* 16, 733-739.
- Ouitrakul R. et R. Hertel. 1969. Effect of gravity and centrifugal acceleration on auxin transport in corn coleoptiles. *Planta* 88, 233-243.

- Pilet P.E. 1951. Etude de la circulation des auxines dans les racines du *Lens culinaris*. Bull. Soc. Bot. suisse 61, 410-424.
- 1953. Essais d'interprétation du géotropisme des racines de *Lens culinaris*. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 65, 409-421.
- 1961. L'action des auxines sur la croissance des cellules. Handbuch der Pflanzenphysiologie (W. Ruhland, Ed.) vol. XIV. Springer Verlag, Berlin, 784-806.
- Auxin transport in roots: *Lens culinaris*. Nature 204, 559-562. 1964.
- 1965. Polar transport of radioactivity from ¹⁴C-labelled- β -indolylacetic acid in stems of *Lens culinaris*. Physiol. Plant. 18, 687-702.
- 1967. Effet de l'.-naphtylphthalamate sur le géotropisme et le catabolisme auxinique des racines de *Lens*. C.R. Acad. Sc. 265, 745-747.
- 1971. Root cap and geoperception. Nature S 233, 115-116
- et A. Nougarede. 1965. Quelques caractéristiques structurales et physiologiques du méristème radiculaire du *Lens culinaris*. Bull. Soc. fr. Physiol. vég. 11, 187-201.
- et A. Nougarede 1970. RNA, structure, infrastructure et géotropisme radiculaires. Physiol. vég. 8, 277-300.
- et A. Nougarede 1971. Action de l'acide gibberellique sur la croissance et le géotropisme radiculaires. C.R. Acad. Sc. 272, 418-421.
- A. Nougarede et G. Perbal. 1969. Modifications cytochimiques et infrastructurales des cellules de la zone de courbure au cours de la réaction géotropique de la racine du *Lens*. C.R. Acad. Sci. 268, 2056-2059.
- et J.J. Pernet. 1970. Polarité de transport *in vitro* de l'auxine radioactive (tige de *Lens*). Bull. Soc. Bot. suisse 80, 5-16.
- et F.W. Went. 1956. Control of growth of *Lens culinaris* by temperature and light. Amer. J. Bot. 43, 190-198.
- Raalte van M.H. 1937. On factors determining the auxin content of the root tip. Rec. Trav. bot. néerl. 34, 278-332.
- Rufelt H. 1969. Geo and hydrotropic responses of roots. In «Root Growth». Ed. W.J. Whittington, Butterworths, London. 54-64.
- Schachar B. 1967. The root cap and its significance in graviperception. Thesis Univ. London, Bedford College, p. 6.
- Scott T.K. et M.B. Wilkins. 1968. Auxin transport in roots. II. Polar flux of IAA in *Zea* roots. Planta 83, 323-334.
- 1969. Auxin transport in roots. IV. Effects of light on IAA movement and geotropic responsiveness in *Zea* roots. Planta 87, 249-258.
- Syre H. 1938. Untersuchungen über Statolithenstärke und Wuchsstoff an vorbehandelten Wurzeln. Zeitschr. Bot. 33, 129-182.
- Went F.W. et K.V. Thimann. 1937. Phytohormones, Macmillan Co. New York.
- Wilkins M.B. 1966. Geotropism. Ann. Rev. Plant Physiol. 17, 379-408.
- 1968. Hormone movements in geotropism. In «Gravity and the organism». Symp. NASA, Tuxedo, New York.
- et T.K. Scott. 1968. Auxin transport in roots. Nature 219, 1388-1389.
- Yeomans L.M. et L.J. Audus. 1964. Auxin transport in roots: *Vicia faba*. Nature 204, 559-562.
- Younis A.F. 1954. Experiments on the growth and geotropism of roots. J. Exp. Bot. 5, 357-372.

Prof. Dr P.-E. Pilet
 Institut de biologie et de physiologie
 végétales de l'Université
 1005 Lausanne