# Polarité électrique, auxines et physiologie des racines du Lens culinaris Medikus

Autor(en): **Pilet, Paul-Emile / Meylan, Suzanne**

Objekttyp: **Article**

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

Band (Jahr): **63 (1953)**

PDF erstellt am: **16.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-44377

**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.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

**http://www.e-periodica.ch**

# Polarité électrique, auxines et physiologie des racines du Lens culinaris Medikus

Par *Paul-Emile Pilet* et *Suzanne Meylan*

(Institut de botanique, Université de Lausanne)

Manuscrit reçu le 23 juillet 1953

## Avant-propos

On ne met plus guère en doute l'existence d'une relation entre la polarité électrique de la plante et la croissance, mais la nature de cette relation demeure obscure. Sans aller déjà jusqu'à admettre avec Lund (41—46) que des champs électriques internes jouent un rôle essentiel dans la corrélation intercellulaire et fonctionnelle de l'organisme végétal, la plupart des physiologistes ont accepté l'hypothèse, présentée notamment par Went (90), que le transport polarisé des auxines serait un phénomène de cataphorèse lié à la polarité caractéristique de la plante vivante. Certains cependant, envisageant la relation inverse, ont voulu voir dans la polarité une conséquence, et non pas la cause, du mouvement des auxines (Czaja, 20); d'autres ont conclu de leurs observations qu'il n'existe pas de relation directe entre les deux phénomènes (Hellinga, 28; Clark, 18).

Les recherches les plus récentes (Lund, 46; Schrank, 83), qui n'apportent pas encore de résultats décisifs, tendent pourtant à confirmer l'hypothèse d'un transport lié à la polarité électrique, mais le mécanisme n'en saurait avoir la forme simple qu'on avait d'abord imaginée.

S'il a retenu l'attention plus que tout autre, le problème du transport n'épuise pas la question des rapports entre polarité électrique et croissance que nous abordons ici d'un point de départ nouveau: la comparaison entre la distribution des auxines dans la racine normale, étudiée déjà par l'un de nous (62—65; 67) et celle des potentiels bioélectriques, objet de la première partie du présent travail. Cette comparaison suggestive nous a amenés à étendre le champ de notre investigation plutôt qu'à approfondir déjà le point que nous avions d'abord en vue. Suivant l'orientation de nos travaux antérieurs, nous nous sommes attachés plus particulièrement l'un à l'étude de la polarité électrique, l'autre à l'examen de problèmes physiologiques en relation avec cette polarité et la distribution des auxines.

## I. Polarité électrique

### Introduction

La polarité électrique des racines est encore discutée. Nous ne pouvions étendre sans contrôle au *Lens culinaris,* sur lequel devait porter notre étude, les observations, trop sommaires d'ailleurs, faites sur d'autres genres de légumineuses: *Vicia* surtout, *Pisum, Lupinus.* Nous avons donc repris nous-mêmes l'étude de la polarité électrique longitudinale des racines du *Lens,* selon la méthode appliquée par l'un de nous à l'examen de la polarité d'autres organes végétaux (56). Avant d'exposer nos propres observations, nous résumons les données extraites des quelques travaux sur le sujet ou tirées de publications diverses.

### A. Analyse sommaire des travaux antérieurs[1]

Lund et Kenyon (45) les premiers ont mis en évidence une polarité électrique caractéristique dans les racines de l'*Allium cepa,* de l'*Eichhornia crassipes* et du *Narcissus,* chez lesquels ils constatent que la région apicale est positive[2] par rapport à la base. Plus exactement, chez l'*Allium,* la DP[3] mesurée entre un point mobile, déplacé de l'extrémité de la racine vers le collet, et un point fixe, mis à la terre, à 16 mm de l'extrémité, présente d'abord des valeurs positives élevées, passe à des valeurs négatives, puis remonte à des valeurs positives, le gradient de potentiel étant le plus élevé dans la région apicale. La polarité de la racine de l'*Allium cepa* a fait l'objet d'une étude systématique de Lund et de ses collaborateurs. Marsh (53—55) confirme que la FEM[3] mesurée sur un segment de racine est la somme algébrique des FEM des cellules de ce segment; il développe la théorie de Lund (42), selon qui les phénomènes bioélectriques observés ont pour origine des systèmes rédox en «flux equilibrium», liés à la respiration cellulaire. Berry et Lund (46) ont étudié les variations spontanées de polarité; plus marquées dans les premiers millimètres de la pointe de la racine, elles ont un caractère rythmique et une amplitude qui peut aller jusqu'au changement de signe. Marsh (54, p. 447), puis Berry et Hoyt (5, p. 372), enfin Lund et Berry (46), ont étudié l'effet de courants électriques: une FEM extérieure, appliquée en série avec la FEM propre de la racine, tend à la dépolariser; appliquée en opposition, elle la pola-

[1] Nous nous limitons à la période récente, renvoyant à des bibliographies étendues (28, 87, 92), notamment à la «Bibliography of continuous bioelectric currents» de H. Rosene, dans «Bioelectric fields and growth» (46).

[2] Ici, comme dans l'exposé de nos observations, nous indiquons la polarité par rapport au circuit extérieur, c'est-à-dire disons *positif* le point de l'organe d'où part le courant (du sens conventionnel) qui va au galvanomètre. Sauf indication, il s'agit de la polarité constatée à la surface de la racine.

[3] *DP:* Différence de potentiel. *FEM:* Force électromotrice.

rise, mais moins fortement. Du fait que ces effets sont largement indépendants de la polarité propre de la racine, ces derniers auteurs concluent à l'existence d'au moins deux systèmes électrochimiques à l'origine de la polarité constatée: un système lié aux ions libres dans les cellules et hors des cellules; un système rédox, lié à l'activité des cellules. Enfin Lund, Mahan et Hanzen (46) ont obtenu l'inhibition réversible de la croissance par des courants circulant de la pointe vers le collet et d'une intensité supérieure à celle qu'exige la simple polarisation. A l'appui de la théorie électrique du transport, ils remarquent que les FEM propres des racines peuvent y entretenir des courants capables et au-delà de les polariser, donc capables d'effectuer le transport d'ions supposé. En conclusion des travaux poursuivis dans son laboratoire, Lund compare la racine à «un réseau de Kirchhoff» très compliqué, dont le détail nous échappe, mais dont nous connaissons la polarité générale (46, p. 283).

Les données sur la polarité électrique des racines d'autres plantes sont fragmentaires et souvent peu précises. Jones (31) n'a pas constaté de DP régulières entre les extrémités des sections de racines du *Crambe maritima* dont il étudiait la régénération. Keller (34) dit avoir vérifié que, dans la règle, la surface de la racine est positive par rapport à celle des organes assimilateurs. Il cite des observations non publiées de Fürth et Pekarek qui ont constaté sur les racines du *Vicia Faba* et du *Zea Mays* la présence d'une zone négative un peu au-dessus du méristème, confirmant ainsi les observations de Lund et Kenyon et retrouvant par la méthode électrométrique la zone négative mise en évidence, chez de nombreuses espèces, par l'absorption d'éosine, dans les expériences de Popescu, zone par laquelle la racine absorberait l'eau. Marinesco (51, 52) observe qu'une électrode de platine enfoncée dans la racine d'un *Geranium* ou d'un *Araucaria* est positive par rapport à une autre placée dans la partie supérieure de la tige. Dans la théorie de Went (90), la racine représente le pôle positif de la plante, par rapport aux feuilles et à la tige dont le sommet serait négatif. Ramshorn (75) constate sur différentes espèces: *Vicia Faba, Lupinus, Helianthus...,* que l'extrémité des racines (comme des tiges) est positive par rapport à la base de l'organe, le maximum de la courbe de distribution de potentiel se situant très près de la pointe, observations que Drawert (22) confirme sur le *Vicia Faba.* Selon Amlong et Bünning (4), un point à la distance de 5 à 15 mm de l'extrémité d'une jeune racine d'*Helianthus* est négatif par rapport à un point de la région voisine du collet. Hellinga (28), qui passe en revue les données sur la polarité des organes aériens et souterrains, en attribue les contradictions aux méthodes utilisées plutôt qu'à la diversité des espèces et tient pour exact que, dans la racine, la région apicale est positive par rapport à la base. Selon Thomas (87),

l'extrême pointe des racines du *Vicia Faba* est fortement négative par rapport aux autres régions de l'organe, dont la plus positive est cependant très voisine de l'extrémité. Lundegardh (47, 48) constate que dans la région apicale des racines du blé, selon lui négative par rapport au milieu ambiant, le potentiel décroît de part et d'autre d'un maximum qui coïncide avec le milieu de la zone de croissance.

Plus rares sont les données sur les polarités internes. Keller (34, p. 294), résumant des observations faites par la méthode des colorants, indique que les assises internes de l'écorce de la racine sont plus négatives que les externes, l'endoderme positif et le péricycle négatif. Il signale (35) le caractère négatif prononcé du point végétatif de la racine d'*Allium,* où les files de cellules en mitose se colorent électivement par les colorants fluorescents. Amlong (2, 3) constate électrométriquement sur des racines du *Vicia Faba* coupées suivant l'axe, que l'écorce de la zone d'allongement est positive par rapport au tissu du point végétatif; la polarité interne serait ainsi opposée à la polarité superficielle.

La plupart des auteurs ont observé des *variations spontanées* de la polarité des racines; d'autres en ont étudié les *variations provoquées.* Marsh (54, p. 497) observe sur la racine d'*Allium* que la partie irritée mécaniquement devient plus négative, sans que cet effet se transmette. Amlong et Bünning (4) constatent que la région d'une racine d'*Helianthus* où se décharge une petite bobine d'induction devient plus négative, plus perméable, électriquement moins résistante, ce que Drawert (22) constate aussi sur le *Vicia Faba.* Selon Berry et Hoyt (5), un courant continu d'intensité suffisante et de brève durée, produit, dans la racine d'*Allium,* une variation brusque de la DP mesurée (la région irritée devient négative); l'extrémité de la racine est particulièrement irritable; l'effet est plus marqué à basse température et ne s'observe plus en atmosphère d'hydrogène; le courant alternatif a des effets analogues.

Amlong (1) fait apparaître une DP transversale sur des racines du *Vicia Faba* par application sur les faces opposées de solutions d'inégale concentration. Il observe aussi que l'apport unilatéral d'hétéroauxine à des racines décapitées rend plus négatif le côté traité (3). Thomas (87) modifie la polarité des racines du *Vicia Faba* en en immergeant la pointe dans des solutions diverses; après un séjour de deux à trois heures dans de l'eau, la pointe immergée dans une solution concentrée (électrolyte ou non électrolyte isotonique) devient plus négative (moins positive) par rapport à la base; une solution d'hétéroauxine atténue de façon durable la DP mesurée, d'où la conclusion que l'hormone agit directement sur les membranes et produit une variation des potentiels de diffusion; selon cet auteur, la polarité n'est pas liée à des phénomènes métaboliques, mais bien à la concentration ionique dans

les vacuoles. Lundegardh (47) observe que la DP mesurée à la surface d'une racine de blé varie selon la concentration du milieu ambiant en ions métalliques et $H^+$; une solution $10^{-4}$ *m* d'hétéroauxine produit une faible baisse immédiate de la DP.

Brauner (7—8) observe sur les racines couchées l'établissement d'une DP transversale de quelques millivolts, effet non vital, caractérisé par le fait que la face inférieure devient positive par rapport à la supérieure. Amlong (1) constate que cet effet dépend de la concentration du liquide des électrodes; ces auteurs (9) le rapportent à des phénomènes de diffusion sous l'action de la pesanteur. Par la méthode des colorants, De Haan (27) montre que le côté convexe d'une racine courbée géotropiquement devient positif, selon lui suite de croissance accrue. Lundegardh (48) décrit une réaction géoélectrique localisée dans les deux premiers millimètres de la racine (blé) et distincte de l'effet de Brauner (dont il conteste le signe [?]): le gradient de potentiel s'atténue sur la face supérieure et s'accentue sur l'inférieure, d'où l'établissement d'une DP transversale.

Ce rapprochement des données sur la polarité des racines publiées dans ces vingt-cinq dernières années, en fait apparaître les lacunes et les discordances et montre combien il importe de préciser les conditions dans lesquelles sont mesurées les DP, probablement d'origine multiple, qui permettent de caractériser cette polarité. Nous reviendrons plus loin sur les rapports établis par les auteurs cités entre la polarité et la physiologie de la racine (v. p. 444).

## B. Observations

### *a) Techniques*

*Méthode.* Pour déterminer la polarité longitudinale d'une racine, nous mesurons la DP entre un point de sa surface et son extrémité prise pour point de référence, les points examinés s'échelonnant à 2 mm d'intervalle jusqu'au collet. Lund et Kenyon (45), qui ont procédé de la même manière dans certaines de leurs mesures, objectent que l'extrémité de la racine en est la partie la plus irritable, d'où la préférence donnée au choix d'un point fixe, à 16 mm de l'extrémité. Il nous paraît au contraire que si l'on prend les précautions nécessaires pour éviter l'irritation, l'extrémité présente l'avantage de rester un point physiologiquement comparable pour les racines de toutes les longueurs (ce qui n'est pas le cas d'un point à distance fixe), de permettre l'examen de racines très courtes et une interprétation plus immédiate des mesures.

Nous avons adopté la méthode de compensation au potentiomètre, ce qui nous a permis d'utiliser avec un minimum de transformations [1]

[1] Le galvanomètre a dû être remplacé par un instrument du même type: Résistance 468 ohms; sensibilité: $0{,}67 \cdot 10^{-9}$A pour 1 mm à 1 m.

le dispositif décrit ailleurs (56) par l'un de nous et sur le détail duquel nous ne revenons pas ici. La variabilité individuelle des plantes, signalée par nos prédécesseurs, et le caractère fluctuant de la polarité étudiée, apparent dès nos essais préliminaires, nous ont dissuadés de rechercher une précision illusoire en recourant à des procédés plus sensibles [1].

*Montage* (figure 1). On voit que la position des ponts du commutateur à deux voies *C* donne immédiatement le signe de la DP que le segment de racine examiné établit, par l'intermédiaire des électrodes *V* et *H*, entre les bornes 3 et 4: la liaison 3—1 indique H+; la liaison 3—2, H—.

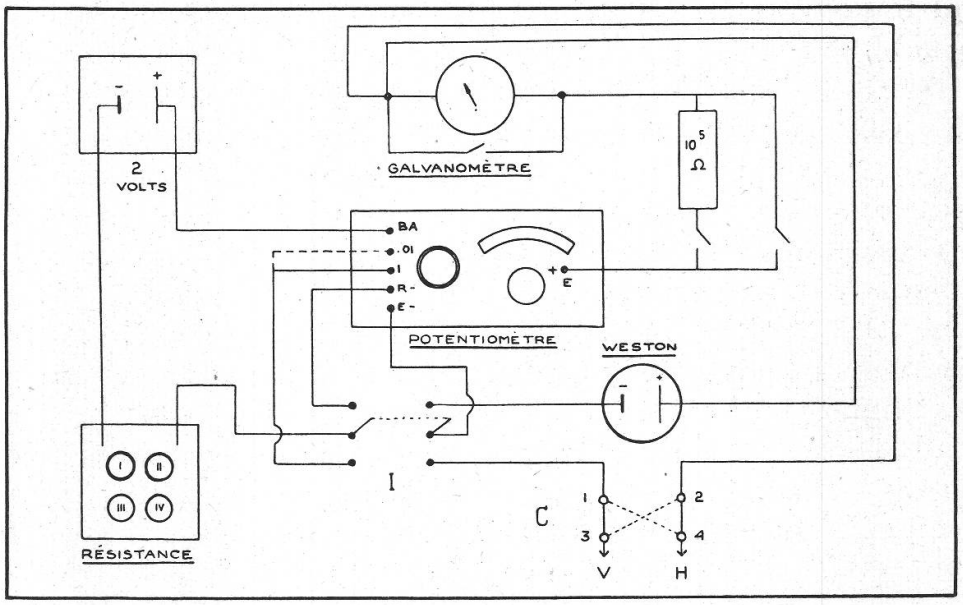


Figure 1
*Montage électrique*
*V* et *H:* Electrodes verticale et horizontale
*C:* Commutateur *I:* Interrupteur

*Electrodes* (figure 2). Le tube, de verre brun, est rempli d'une solution de KCl *n*/10 où baigne un fil d'argent fin chloruré sur toute la surface immergée; le tube est obturé par un bouchon de liège recouvert d'un vernis et par un tampon d'ouate étiré en pointe, par l'intermédiaire duquel s'établit le contact avec la racine; un piston de verre plein permet de maintenir le tube exactement rempli. Pour la chloruration, nous avons suivi le procédé de J a h n, recommandé par G i c k l h o r n (26). La DP propre des électrodes était le plus souvent de 1 à 3 mV

[1] Nous exprimons ici nos remerciements à M. A. P e r r i e r, qui a bien voulu mettre à notre disposition une pile Weston de son laboratoire, à M^lle T. K o u s m i n e et à M. J.-P. J a n pour les contrôles qu'ils ont aimablement faits pour nous, et à M. M. G a i l l o u d pour des renseignements pratiques qui nous ont été très utiles.

(jamais plus de 5 mV) ; sa variation au cours des mesures sur une même racine est restée de l'ordre de 0,5 mV (très exceptionnellement elle a dépassé 1 mV). Dans l'intervalle entre les mesures, les électrodes étaient mises en court-circuit, la pointe immergée dans la solution de KCl $n/10$ [1].

*Local.* Les appareils étaient installés dans le local même où se faisaient les cultures, ce qui avait l'avantage de réduire au minimum la variation des conditions ambiantes pour les racines étudiées; l'humidité relative élevée ($75 \pm 5$ %) n'a pas été gênante pour les mesures comme on aurait pu le craindre.

*Sujet d'expérience et culture.* Nos observations ont été faites sur le *Lens culinaris* Medikus exclusivement. Les graines, soigneusement triées et dont le pouvoir germinatif est régulièrement contrôlé selon la technique habituelle (62), sont trempées pendant 24 heures dans de l'eau tiède (30° C), à l'obscurité. On les dépose ensuite sur de la sciure humide où elles vont germer (température: 20° C $\pm 4$; humidité: $75 \pm 5$ %; obscurité). Au bout de quatre jours, les plantules sont prêtes pour les mesures; on choisit alors celles dont la racine est rectiligne et de longueur convenable, les place sur un filet de nylon et les laisse séjourner encore quatre heures au moins dans de l'eau à 20° avant de les utiliser.

Les plantules examinées avaient en moyenne quatre à cinq jours de culture. Dans l'analyse des résultats, nous ne tenons pas compte de leur âge exact, mais seulement de la longueur des racines (68).

Cultivées à l'obscurité, les plantules étaient exposées pendant les mesures à la lumière d'une ampoule électrique de 15 W, voilée. Nos observations étant relativement brèves, nous n'avons pas noté de perturbation systématique attribuable à l'effet de la lumière (66).

*Mesures.* La plantule est transportée, en position verticale, et fixée à la pince mobile du support (figure 2, *S*), auquel on donne avec précaution l'orientation convenable. On évite tout contact avec la racine, sauf celui du papier filtre utilisé pour enlever l'eau adhérente [2].

Nous mesurons d'abord la DP propre des électrodes, en contact direct. Nous établissons ensuite le contact entre l'électrode *V* et la pointe de la racine, élevons de 2 mm le bras qui porte l'électrode *H* que nous mettons en contact avec la racine, puis mesurons la DP entre *H* et *V;* la mesure se répète en élevant chaque fois *H* de 2 mm jusqu'au collet. La distance *H*—*V* se lit sur l'échelle millimétrique du support (figure 2, *P*). Enfin, nous mesurons à nouveau la DP propre des électrodes.

[1] Nous sommes revenus à ce type simple d'électrodes après de nombreux essais de formes différentes et de remplissage à l'agar qui ne donnaient pas de meilleurs résultats.

[2] On sait qu'un tissu irrité devient plus négatif. Des essais de contrôle, dans lesquels nous observions la DP entre deux points fixes, avant et après l'irritation produite par le choc répété d'une baguette de verre contre la pointe de la racine, n'ont pas montré de variations particulièrement fortes. Les précautions prises nous paraissent donc suffisantes.

Malgré un dispositif d'humidification dans leur voisinage immédiat, les racines ainsi suspendues dans l'air n'étaient utilisables que pendant un temps bref. Les mesures commençaient donc immédiatement après la mise en place de la plantule et s'effectuaient le plus rapidement possible. La durée d'observation d'une racine, variable selon la longueur, était en moyenne de quinze minutes.

*Précision des mesures.* Pour obtenir rapidement la compensation et éviter des perturbations dues aux courants établis pendant sa recherche[1], nous avons mesuré les DP le plus souvent avec l'échelle de moindre sensibilité du potentiomètre, soit à $10^{-4}$ V près (précision théo-

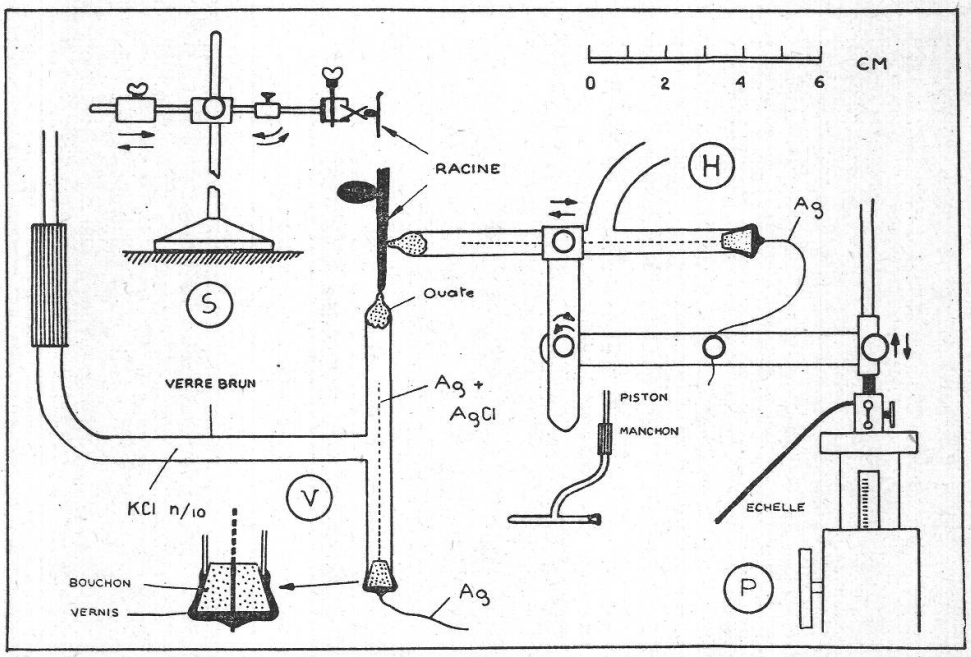


Figure 2
*Electrodes*
*V* et *H:* Electrodes verticale et horizontale
*P:* Support de l'électrode *H*
*S:* Support de la plantule

rique que les variations spontanées de la polarité ne nous ont pas permis d'assurer dans toutes nos mesures).

La DP propre des électrodes — elle était de 2 mV en moyenne — a été mesurée à $10^{-6}$ V près, donc avec une précision relative suffisante.

La longueur de la racine est donnée par la distance *H*—*V* quand l'électrode *H* est immédiatement voisine du collet. La dimension de la surface de contact et l'appréciation au juger de la position du collet entraînent une erreur que nous estimons de $\pm$ 1 mm.

[1] De tels effets sont à craindre lorsque le segment de racine entre les électrodes est très court (2—4 mm); la résistance devient alors assez faible pour que les courants établis avant la compensation produisent une variation de la DP mesurée, ce qui oblige à éliminer la racine en observation.

### *b) Résultats*

*Polarité des racines de différentes longueurs* (figure 3)

En accord avec les observations rapportées ici, de nombreux essais préliminaires montraient que, dans la racine étudiée, la distribution longitudinale des potentiels bioélectriques n'est pas linéaire; elle semblait dépendre de la longueur des racines. Nous avons donc réparti en cinq classes, suivant la longueur, les 192 racines de la série, le petit nombre des classes nous étant imposé par la grande variabilité individuelle des plantes, cultivées et observées pourtant dans les mêmes conditions.

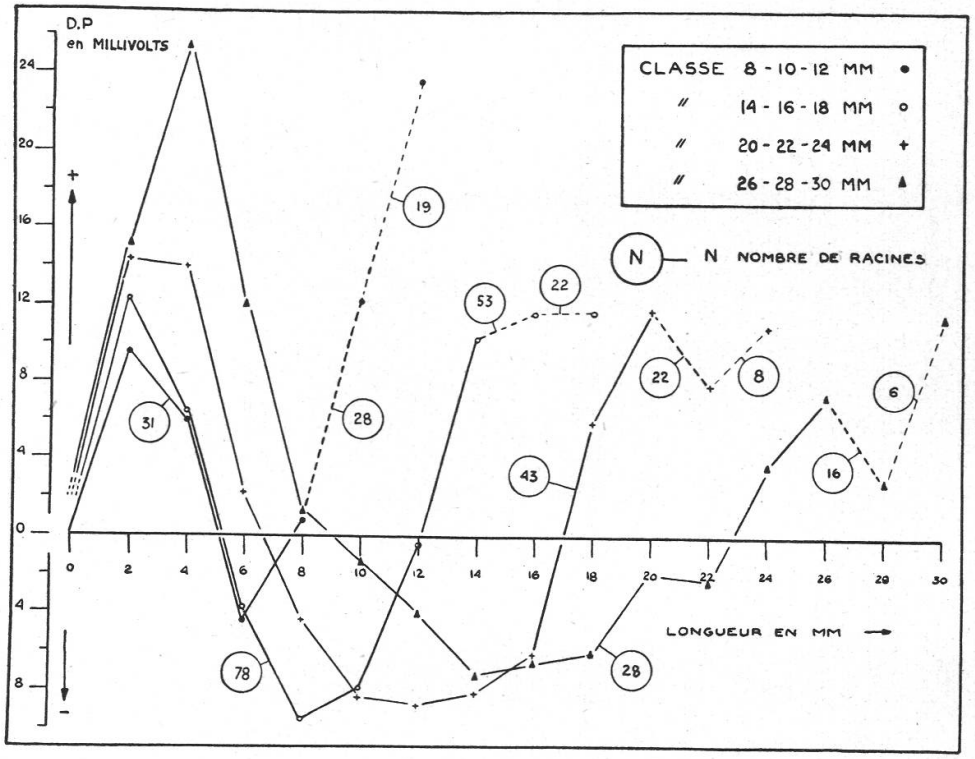


Figure 3
*Distribution longitudinale des potentiels bioélectriques*

| Classes | Longueurs en mm | Nombre |
|---|---|---|
| 1 | 8—12, soit $10 \pm 3$ mm | 31 |
| 2 | 14—18, » $16 \pm 3$ mm | 78 |
| 3 | 20—24, » $22 \pm 3$ mm | 43 |
| 4 | 26—30, » $28 \pm 3$ mm | 28 |
| (5) [1] | $> 30$ | (12) |

[1] Le nombre insuffisant des cas nous empêche de tenir compte de cette classe. Il faut aussi remarquer que, pour ces racines-là, le temps d'observation dépassait la durée pendant laquelle la racine pouvait être considérée comme inaltérée, d'où incertitude accrue des mesures.

Pour chaque classe, nous avons établi une courbe «moyenne» des DP brutes (DP des électrodes comprise, voir p. 437) mesurées entre *H* et *V* en fonction de la distance du point *H* à l'extrémité *V* de la racine. Chaque point de la courbe est la moyenne de valeurs dont la dispersion est grande, parfois même très grande. La variabilité individuelle se manifeste, en effet, dans la valeur absolue de la DP mesurée pour une même distance *H—V;* dans l'amplitude de la variation de la DP mesurée le long d'une même racine; enfin, mais beaucoup moins fortement, dans la position des points caractéristiques de la courbe. La «moyenne» obtenue ainsi ne renseigne donc guère sur la grandeur de la DP qu'on pourrait appeler «normale»; en revanche, elle indique nettement la forme générale de la distribution des potentiels le long de la racine.

1. La DP mesurée entre un point *H,* à distance croissante, et l'extrémité *V* de la racine (potentiel de référence) atteint rapidement un maximum en valeur positive, décroît rapidement, change de signe, passe par un minimum, puis croît et reprend son signe initial avec des valeurs plus ou moins élevées.
   Chez les jeunes racines (classes 1 et 2), la DP mesurée entre un point voisin du collet et l'extrémité dépasse souvent le maximum observé à 2 mm. (Chez les racines les plus longues, une nouvelle inflexion avec retour à des valeurs plus élevées s'observe fréquemment.)
2. Passant des racines les plus courtes à des racines plus longues, on voit que le maximum positif, localisé près de l'extrémité, s'élève et s'éloigne, sans dépasser toutefois la distance de 5 mm. Dans la zone d'inversion de polarité, le minimum paraît s'accuser d'abord, puis s'atténuer en même temps que cette zone s'étale. (Au lieu d'une zone d'inversion, les courbes individuelles obtenues de racines plus longues présentent souvent une inflexion plus ou moins forte.)

*Polarité des racines de 16 mm* (tableau et figure 4)

Nous donnons ici l'ensemble des mesures faites sur des racines de même longueur: $16 \pm 1$ mm. Ce choix est motivé par le nombre des cas relativement élevé ($N = 30$) et l'état physiologique particulièrement favorable des racines de cette taille.

Les valeurs numériques des DP consignées dans le tableau ont été corrigées pour tenir compte de la DP propre des électrodes, dont la variation (voir p. 436) a été considérée comme uniforme pendant la durée des mesures sur une même racine.

L'examen du tableau montre bien l'existence de la zone d'inversion de polarité déjà signalée; elle apparaît nettement dans 24 cas, dans deux autres la courbe s'infléchit seulement et dans un troisième elle présente

un maximum positif étalé et un minimum anormalement abrupt. Dans trois autres cas que nous considérons comme aberrants, mais n'avons pas voulu écarter faute d'en pouvoir expliquer l'anomalie, la DP oscille seulement autour d'une valeur positive élevée. Ces cas atténuent le minimum moyen, sans altérer la forme de la courbe moyenne.

Tableau

Distribution des potentiels bioélectriques sur des racines de 16 mm

DP en millivolts; en italique: valeurs négatives; M: moyenne

| Essais | Distances en mm entre les électrodes (HV) | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2 | 4 | 6 | 8 | 10 | 12 | 14 | 16 |
| 1 | 37,5 | 28,1 | 9,4 | *28,3* | *47,9* | *46,0* | 3,7 | 37,8 |
| 2 | 16,9 | *14,1* | *38,1* | *43,1* | *45,0* | *30,5* | *11,5* | *8,3* |
| 3 | 8,9 | *1,1* | *9,0* | *3,9* | *3,6* | *16,4* | *28,8* | 12,4 |
| 4 | 6,4 | 24,3 | 24,3 | 26,6 | 17,4 | 0,2 | 73,1 | 56,0 |
| 5 | 9,8 | 5,4 | *13,0* | *15,4* | *21,2* | *25,3* | *27,1* | 4,1 |
| 6 | *2,5* | *34,6* | *24,3* | *19,8* | *18,9* | *32,4* | 7,6 | 9,2 |
| 7 | 14,9 | *8,2* | *19,7* | *18,5* | *14,9* | *9,1* | *19,6* | *18,4* |
| 8 | 12,3 | 18,6 | 12,9 | *5,0* | *17,1* | *15,0* | 3,2 | 6,6 |
| 9 | 7,1 | 14,4 | *7,2* | *11,0* | *7,9* | 8,8 | 14,3 | 7,5 |
| 10 | *7,5* | *62,6* | *32,1* | *55,6* | *53,5* | 4,2 | 12,1 | 15,4 |
| 11 | 5,0 | *1,2* | *29,0* | *38,6* | *32,5* | 5,1 | 10,2 | 17,3 |
| 12 | 4,8 | *17,3* | *5,1* | *18,4* | *22,6* | *39,0* | *8,3* | *4,7* |
| 13 | 10,1 | 32,9 | 4,9 | *10,4* | *23,4* | *25,8* | *19,3* | *17,5* |
| 14 | 7,9 | 4,5 | *0,3* | 6,5 | *5,0* | *14,1* | 9,6 | 6,3 |
| 15 | 16,6 | 17,1 | 2,6 | *4,6* | *13,5* | 23,8 | 49,3 | 69,1 |
| 16 | 10,2 | 32,1 | 38,4 | 34,0 | 35,0 | 31,4 | 25,3 | 35,1 |
| 17 | 8,4 | *23,4* | 9,5 | *6,6* | *12,9* | 34,7 | 34,8 | 36,3 |
| 18 | 43,9 | 13,1 | *29,2* | *52,3* | *80,1* | 10,5 | 20,4 | 24,0 |
| 19 | 7,0 | 19,3 | 23,3 | 8,7 | 11,2 | 20,1 | 15,2 | 20,3 |
| 20 | 4,7 | *22,2* | *41,0* | *54,3* | *53,4* | *43,7* | *19,7* | *17,6* |
| 21 | 1,5 | *8,4* | *15,8* | *15,1* | *25,7* | *8,9* | 21,5 | 10,1 |
| 22 | 32,2 | 9,5 | *9,3* | *14,5* | *27,5* | *19,5* | 18,4 | 25,3 |
| 23 | 15,0 | *11,4* | *31,6* | *33,9* | *34,4* | *19,6* | 32,4 | 42,7 |
| 24 | 23,1 | 52,9 | 38,9 | 16,9 | 24,0 | 55,3 | 45,2 | 49,9 |
| 25 | 9,4 | 49,5 | 28,6 | 48,5 | 35,6 | 25,5 | 22,7 | 23,1 |
| 26 | 22,9 | 57,0 | 52,3 | 59,4 | 29,2 | 34,6 | 49,8 | 27,2 |
| 27 | 1,6 | *5,5* | *53,3* | *66,1* | *36,1* | *8,8* | *6,4* | 9,3 |
| 28 | 7,4 | *8,9* | *24,6* | *32,8* | *34,8* | *25,7* | 12,3 | 4,4 |
| 29 | 14,1 | *2,1* | *8,0* | *19,7* | *33,1* | *35,1* | *17,8* | *2,1* |
| 30 | 0,1 | *36,6* | *32,5* | *29,7* | *31,8* | *30,7* | 49,2 | 14,6 |
| M: | 11,7 | 4,0 | *5,9* | *13,2* | *18,1* | *6,4* | 12,4 | 16,5 |

On voit que l'amplitude des variations de la DP mesurée le long d'une racine selon la méthode utilisée varie fortement d'un cas à l'autre. Ainsi s'explique partiellement, pensons-nous, la dispersion considérable des valeurs individuelles de la DP mesurée sur une même longueur de

racine. Mais cette dispersion est certainement la conséquence d'un autre facteur gênant, physiologique lui aussi, qu'on ne peut donc éliminer: la variation spontanée de la polarité, sur laquelle plusieurs auteurs ont attiré l'attention (M a r s h , 54, p. 447; B e r r y et L u n d , 46). Sans l'avoir proprement étudiée, mentionnons que dans des essais de contrôle, où nous mesurions la DP entre deux points fixes, nous avons constaté des variations de l'ordre de 10 mV et plus au cours d'un quart d'heure. De telles variations pouvaient ainsi se produire pendant la

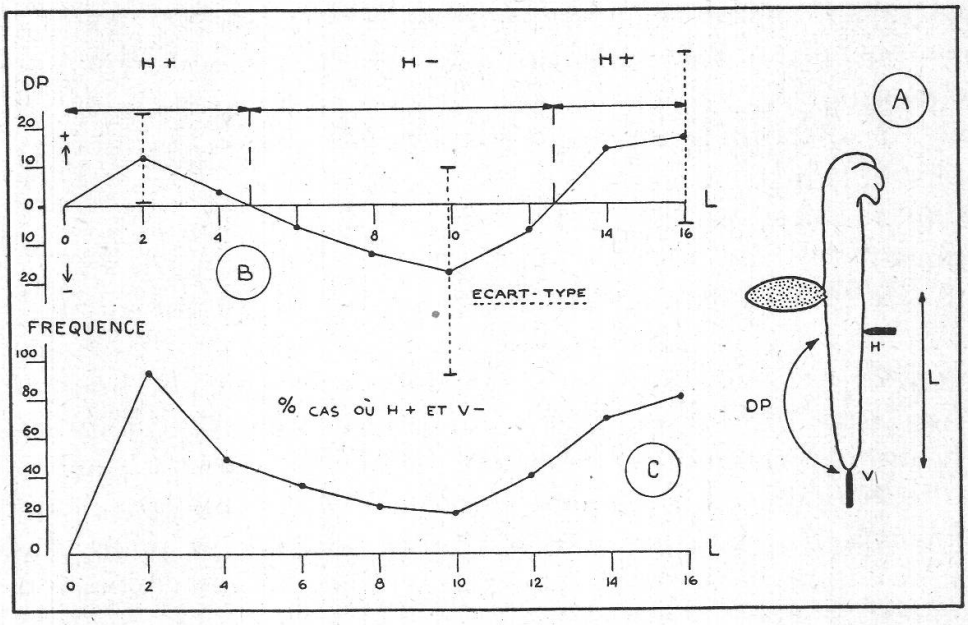


Figure 4

*Polarité des racines de 16 mm*

*A:* Plantule et position des électrodes

*B:* Courbe moyenne avec écart-type; DP en millivolts

*C:* Fréquence, en %, des DP positives

durée de nos observations et probablement ne sont-elles pas étrangères aux anomalies signalées.

Ces causes d'incertitude rappelées, il nous paraît d'autant plus remarquable que la courbe moyenne accuse un maximum et un minimum dont la position — à 2 mm de l'extrémité pour le maximum, à 10 mm pour le minimum — est confirmée par la courbe de fréquences, exprimant pour chaque point le pour-cent des cas où la DP mesurée entre *H* et *V* est positive. L'écart-type, mesure de la dispersion des valeurs individuelles, calculé pour ces points-là et pour le point extrême, précise la signification qu'il convient d'attribuer à la courbe moyenne.

En résumé:

1. La courbe de distribution des potentiels bioélectriques le long des racines de 16 mm confirme les conclusions tirées de l'examen de l'ensemble des courbes moyennes.
2. L'étroite concordance de la courbe moyenne établie pour cette catégorie avec la courbe de fréquences définie plus haut justifie la signification que nous attribuons aux courbes moyennes et leur interprétation.

## C. Discussion

En raison de la variabilité individuelle des plantes examinées, les auteurs qui ont étudié la polarité électrique des racines ont renoncé à établir des moyennes (45, 75); quelques courbes particulières de distribution des potentiels, illustrant l'exposé de leurs observations, sont les seuls éléments de comparaison dont nous disposions.

Remarquons tout d'abord l'analogie que présentent nos courbes moyennes de distribution des potentiels avec celles que Lund et Kenyon (45, p. 341) donnent pour l'*Allium* et auxquelles Lund et ses collaborateurs (46, p. 143) se réfèrent comme à des cas classiques. On y observe les trois zones que nous avons caractérisées plus haut: la première (la zone de division active selon ces auteurs) s'étend jusqu'au sixième millimètre environ; la deuxième (la zone d'allongement cellulaire) du septième au quinzième environ, limites qui coïncident assez exactement avec celles que nous obtenons en moyenne pour les racines de 8 à 24 mm, tandis que nos mesures montrent une extension de la deuxième zone chez les racines plus longues. Dans nos moyennes, la DP entre le maximum et l'extrémité est un peu plus forte, le maximum plus éloigné (2—4 mm au lieu de 1—1,5 mm), le relèvement de la partie terminale de la courbe plus marqué. S'agissant d'espèces différentes et de mesures faites selon une méthode différente aussi (voir p. 434), la ressemblance est frappante. La concordance est bonne aussi avec les deux exemples donnés par Ramshorn (75, p. 748), l'un pour le *Vicia,* l'autre pour le *Lupinus,* illustrant des observations faites selon une autre méthode encore [1].

Pour les racines de l'*Allium,* Lund et ses collaborateurs (46, p. 194) indiquent une moyenne de 50—70 mV pour la DP maximum observable sur le segment apical de 20 mm, avec un gradient moyen de 3 mV/mm (jusqu'à 10 mV). C'est aussi un gradient de l'ordre de 3 mV/mm qu'indiquent nos courbes moyennes, entre le maximum et le minimum, pour des racines de 8 à 24 mm. Dans l'ensemble de nos mesures, sur les quatre premiers millimètres de la région apicale, nous avons mesuré le

[1] La DP est mesurée à l'aide de deux électrodes à distance fixe, déplacées le long de la racine, le point de contact de l'une devenant point de contact de l'autre sur le segment qui suit.

plus souvent une DP inférieure à 30 mV et très exceptionnellement une DP supérieure à 70 mV; en moyenne — cas de polarité opposée exclus — cette DP était de 20 mV, donc le gradient de l'ordre de 5 mV/mm[1].

L'accord entre les observations que nous venons de rapprocher nous permet de penser que la contradiction avec d'autres est peut-être plus apparente que réelle. L'observation de Thomas (87, p. 410), par exemple, que l'extrême pointe des racines du *Vicia Faba* est fortement négative par rapport aux autres tissus, est vraisemblablement valable seulement pour les racines longues (4—7 cm) qu'il a utilisées; nous avons effectivement obtenu, avec des racines du *Lens* de 3 à 5 cm, des courbes analogues à celle qu'il donne pour exemple. En constatant sur les racines de l'*Helianthus annuus* qu'un point pris entre le cinquième et le quinzième millimètre dès la pointe est négatif par rapport à la base, Amlong et Bünning (4) n'ont-ils pas simplement retrouvé chez cette espèce la zone de négativité relative, qui se situe précisément dans ces limites chez le *Lens* comme chez l'*Allium*? Aussi peut-on s'étonner que Hellinga (28, p. 20) et Amlong (3, p. 440) lui-même opposent cette observation à celles de Lund et Kenyon.

Lundegardh (47—48) trouve, dans la région apicale des racines de diverses graminées, dont le blé, une distribution des potentiels de la forme que nous avons décrite: la courbe présente un maximum, à environ 2 mm de l'extrémité, au milieu, dit-il, de la zone de croissance (elle ne dépasserait pas ici le cinquième millimètre); mais l'interprétation qu'il en donne est en opposition complète avec celle que nous venons d'exposer. Il s'agirait de potentiels négatifs, les propriétés physico-chimiques du protoplasme et celles des solutions exigeant, selon lui, que se forme à la surface de la racine une couche double électrique, dont les charges négatives seraient localisées à la surface de la membrane protoplasmique des cellules épidermiques et les positives dans la solution à leur contact. Lundegardh conteste le signe attribué par ses prédécesseurs aux DP mesurées sur des racines, comme celui de la DP transversale qui caractérise l'effet géoélectrique (48), objectant qu'on a confondu la charge de l'électrode avec celle de la surface de l'organe examiné. Discuter les bases théoriques de son interprétation nous entraînerait trop loin. Bornons-nous à remarquer que les mesures incriminées déterminent des DP, non des charges. Dans nos déterminations, le segment de racine interposé entre les électrodes est assimilé à un générateur dont nous désignons les «pôles» d'après le sens du courant qu'il établit dans le circuit extérieur; cette désignation ne préjuge pas de la distribution des charges aux surfaces limites des milieux hétéro-

[1] Ces champs sont environ 100 fois plus faibles que le champ utilisé par Amlong (3) dans ses expériences de transport d'auxines à travers une membrane et qu'il cite à l'appui de l'hypothèse du transport électrique de ces hormones.

gènes dont le générateur complexe est formé. De plus, pensons-nous, la DP ainsi mesurée ne dépend pas seulement d'une distribution de charges superficielles, mais aussi de l'état électrique des cellules sous-jacentes. Remarquons enfin qu'en accord avec les auteurs dont les mesures lui paraissent affectées d'une erreur de signe, L u n d e g a r d h (47, p. 40) a observé qu'à une respiration plus active correspond une diminution de la charge négative superficielle de la racine; mais le signe qu'il attribue aux DP dans ses courbes de distribution l'oblige à faire, en opposition avec ces mêmes auteurs, la supposition que la respiration serait réduite (!) dans la région même de la racine (à 2—3 mm de la pointe), où la vitesse de croissance est, selon lui, la plus grande. Conservant donc notre position, nous pensons, comme L u n d e g a r d h paraît l'admettre aussi, que la polarité des racines des graminées n'est pas essentiellement différente de celle des racines d'autres plantes; la contradiction réside ici dans l'interprétation des faits, non dans les faits eux-mêmes.

De cet ensemble de données nous paraît se dégager la conclusion que les racines en pleine croissance présentent une même polarité, caractérisée par une certaine distribution des potentiels bioélectriques à leur surface, à laquelle correspond aussi vraisemblablement une distribution particulière interne. Nous n'avons pas abordé l'étude des polarités internes qui requerrait une technique beaucoup plus délicate. Notre propos n'était pas non plus d'aborder expérimentalement la question de l'origine des FEM dont la racine est le siège. Quelque hypothèse qu'on fasse à leur sujet (voir plus bas, p. 460), la polarité que nous constatons ne peut être envisagée que comme l'effet résultant de la présence d'un grand nombre d'éléments de FEM variable, associés en un réseau compliqué et en continuelle interaction.

La similitude du plan général de polarité électrique de la racine chez des espèces différentes, la tendance au maintien de cette polarité malgré des fluctuations parfois très grandes, sa liaison avec la croissance, que montre la variation de la courbe de distribution des potentiels avec la longueur des racines, confirment l'idée qu'il s'agit d'un phénomène d'importance physiologique. Les observations exposées dans la deuxième partie de ce travail en seront une nouvelle confirmation.

## II. Polarité et problèmes physiologiques

### Introduction

Sans vouloir donner une interprétation complète de la distribution particulière des potentiels bioélectriques dans les racines, nous nous proposons d'établir un parallèle entre nos observations précédentes et quelques faits relatifs à la distribution (répartition et circulation) des auxines des racines.

Comme nous le faisions remarquer plus haut, cette étude nous a entraînés plus loin que nous ne le pensions, et elle nous a amenés à comparer encore nos observations sur la polarité à celles concernant la croissance et la distribution des réserves glucidiques comme l'amidon et les sucres réducteurs (ces deux aspects du métabolisme des racines sont d'ailleurs placés sous la dépendance directe des auxines). Il peut paraître curieux aussi que, sans avoir déterminé, faute de techniques convenables, la polarité interne des tissus, nous établissions des comparaisons entre la polarité superficielle des racines et des processus qui concernent essentiellement les régions profondes (écorce). Mais il nous semble, étant donnée la structure homogène des jeunes racines, que la polarité externe que nous avons mesurée est bien le reflet de la polarité interne et les analogies proposées se trouvent ainsi justifiées.

Afin de clarifier les problèmes envisagés, nous nous attacherons uniquement au cas des racines verticales mesurant 17 mm $\pm$ 1 (dans les graphiques nous aurons ainsi des longueurs de 18 mm) développées dans les conditions habituelles (obscurité, température: 20° $\pm$ 2, humidité: 75 % $\pm$ 5).

## 1. Distribution des auxines

### *A. Quelques travaux* [1]

Beyer (6) entrevoit déjà les relations entre le déplacement des hormones de croissance et la polarité électrique des tissus végétaux, mais ses considérations sont plus théoriques qu'expérimentales. Brauner et Bünning (10), en étudiant l'effet géoélectrique et l'électrotropisme, mettent en évidence la répartition des charges électriques dans les coléoptiles et les racines. Ils montrent que si la coléoptile est couchée, elle se redresse (géotropisme —) et les charges + s'accumulent vers le bas, comme pour la racine qui est géotropiquement +; mais la face de celle-ci qui croît le plus est électro — alors que celle de la coléoptile est électro +. Placés dans un champ électrique (entre deux plateaux d'un condensateur chargé), ces organes réagissent aussi différemment: la coléoptile se dirige vers la plaque +, la racine vers l'autre. Pour Went (90—91), le transport des auxines s'effectue par cataphorèse dans un champ électrique dont la base de la plante (racine) est la région + par rapport aux feuilles [2]. Ce phénomène imaginé par Went ne peut se réaliser qu'en admettant la dissociation des auxines; il remarque de plus qu'il est placé sous la dépendance du métabolisme.

[1] Nous renvoyons à l'importante étude de Rietsema (77) pour les questions relatives au rôle des hormones de croissance sous forme ionisée ou non dans la plante.

[2] Dans un travail de synthèse, Hellinga (28) examine les diverses conceptions présentées par les chercheurs sur les «pôles» électriques dans une plante; nous nous référerons à cette publication.

Kögl (38) adopte la théorie électrique du transport des hormones de croissance de Went, et Dijkman (21) confirme cette thèse sur les hypocotyles du *Lupinus*. Pour ces auteurs, la polarité bioélectrique est un phénomène primaire et le déplacement des auxines en est la conséquence. Pourtant, Ramshorn (75) pense, à la suite de ses observations sur la croissance et la polarité des racines, que la variation de potentiel ne saurait entraîner une déviation du courant d'auxines. Il note toutefois l'analogie entre les courbes exprimant les variations de DP en fonction de la température et celles qui traduisent le transport des auxines, observées par Van der Weij (89). Pour Koch (37), les auxines se dirigent vers les zones électro + par phénomène électrolytique. Un tel déplacement retarderait ainsi les réactions géotropiques et phototropiques du végétal. Czaja (20) renverse le problème: la polarité n'est pas, selon lui, la cause du déplacement des auxines, mais la conséquence; c'est la circulation et la répartition de ces hormones qui entraînent l'apparition de potentiels bioélectriques. Bien que souscrivant à la thèse précédente, Hitchcock et Zimmermann (30) observent que de très grandes quantités d'auxines appliquées à la plante ne suivent plus le déplacement habituel lié à la polarité, ces substances adoptent alors le courant de la transpiration. De Haan (27) confirme les expériences de Brauner et Bünning (10) sur des racines placées dans un champ électrique et dont le comportement s'explique par un transport d'auxines. Etudiant les courbures mécaniques et géotropiques des racines du *Vicia Faba,* cet auteur, en accord avec les recherches de Ramshorn, pense que la croissance étant troublée, il apparaît une dissymétrie bioélectrique et par suite un déplacement d'auxines qui rétablirait ou accentuerait ce déséquilibre. Reprenant les observations de Brauner, Katunskij (33) montre que la croissance particulière d'organes dans un champ électrique peut être expliquée par l'action de ce champ sur le transport des hormones de croissance; en étudiant la circulation de ces corps dans des blocs d'agar polarisés, cet auteur confirme l'hypothèse de Went et montre que les auxines, en effet dissociées, sont attirées par le pôle +. Clark (17) pense au contraire que le déplacement des auxines dans les modèles est très différent de celui de ces mêmes corps dans les tissus vivants. Ainsi, pour cet auteur, le transport des hormones de croissance dans les cylindres de coléoptiles, aux extrémités desquels on applique une DP, est indépendant du sens du champ électrique ainsi créé; il n'y a donc pas de relation directe, *in vivo,* entre la polarité et le transport des auxines. Went et Thimann (92) notent que la polarité bioélectrique transversale des auxines s'établit avant que ne soit réalisée l'inégale distribution des auxines. La distribution des DP paraît donc indépendante des phénomènes métaboliques auxquels président les hormones de croissance. Une telle conception nous paraît en contradiction avec la thèse de

Czaja. DuBuy et Olson (14) pensent que la circulation du cytoplasme dépend directement de la polarité électrique des tissus; une modification externe ou interne a pour effet de troubler la polarité, donc la cyclose et par suite le transport des auxines qui, tout compte fait, est indirectement contrôlé par les DP bioélectriques. Amlong (2) attribue le déplacement des hormones de croissance dans la racine à des phénomènes électriques; il montre (3) que l'hétéroauxine traverse une paroi de parchemin pour se diriger, non dissociée, vers le pôle + si la DP varie entre 50 et 100 mV (ordre de grandeur des potentiels observés dans les racines); il confirme ainsi les observations de Katunskij et s'oppose à la thèse de Clark que celui-ci précise à nouveau (18). Wuhrmann-Meyer (93) établissent un parallèle entre le changement régulier des propriétés optiques de la membrane cellulosique, corrélatif d'une modification électrique de cette membrane, avec le changement de capacité de réaction à l'auxine appelé «Alterung». Amlong (3) constate, sur les racines du *Vicia Faba,* qu'une application d'hétéroauxine a pour effet de rendre la face traitée —; il note de plus que, dans un champ électrique, le b-indolylacétate de *K* se dirige sous forme de molécules non dissociées vers le pôle + (emploi de modèles). Thomas (87) observe, pour *Coleus,* qu'un traitement auxinique suffisant pour provoquer la rhizogenèse entraîne une augmentation de la polarité + des tissus, alors que chez les racines du *Vicia Faba,* l'application d'hétéroauxine ($10^{-6}$ Mol.) a pour effet d'atténuer d'une façon durable la polarité de ces organes. Oppenoorth (58) établit que la lumière entraîne des différences de polarité caractéristiques: ainsi le côté éclairé de coléoptiles d'*Avena* devient électro + par rapport à la face dans l'ombre. Cette dissymétrie bioélectrique établie, la courbure phototropique apparaît, comme si le déplacement et l'inactivation des auxines étaient la cause de ce changement de polarité. Pour Lundegardh (48), la polarité des racines est due à des déplacements de particules chargées (auxines); il appuie sa théorie par des observations réalisées sur des organes couchés. Schrank (79) observe que des coléoptiles placées dans un champ électrique se dirigent vers le pôle +. A la suite de Brauner et Bünning et De Haan, il attribue ce phénomène au déplacement des auxines placé sous le contrôle de la polarité des tissus, en notant cependant que ces phénomènes n'affectent pas la distribution de potentiel dans ces organes. En opposition avec les recherches de Brauner et Amlong (9), il estime que l'effet géoélectrique est un phénomène vital: des coléoptiles tuées à l'eau bouillante ne réagissent plus au changement de position. Schrank (80) encore, pense que la circulation des auxines dans un champ électrique et *in vivo* ne se fait pas par cataphorèse, mais par électroosmose. Reprenant l'étude de l'action de la lumière, le même auteur note (82) que le côté éclairé des coléoptiles d'*Avena* est électro —, s'opposant

ainsi aux observations d'Oppenoorth. Mais il lui paraît évident (83) que la polarité d'un organe est liée à la matière vivante et que la circulation des auxines est placée sous le contrôle de cette polarité.

Après ce rappel sommaire en regard des nombreuses publications parues sur ce sujet, il convient de relever deux points qui nous paraissent essentiels. Tout d'abord, et Lund (46) l'a clairement montré, il n'est pas fait mention dans la plupart des publications de polarité interne et externe, ces deux notions sont souvent confondues. Il semble, pour quelques auteurs, que la surface de la coléoptile peut être électro + alors que l'intérieur est électro —, mais là encore de nombreuses divergences sont à noter. Comme nous le relevions dans l'introduction, nos mesures n'ont porté que sur la détermination de la polarité externe; il nous est toutefois possible, nous basant sur la structure homogène des jeunes racines étudiées, d'établir une correspondance entre les polarités superficielle et profonde. Si on observe en surface une polarité +, il est probable que l'intérieur présente une polarité + plus faible ou, si l'on veut, une relative «négativité» [1].

Il n'en reste pas moins, nous aurons l'occasion de le relever maintes fois, que les problèmes sont très complexes et, comme le signalèrent déjà de nombreux auteurs, l'emploi de modèles ne peut que fausser en les simplifiant les phénomènes réels qui se passent *in vivo*. Il nous semble en outre que les chercheurs n'ont pas assez insisté sur les propriétés d'adsorption de particules ionisées dans la matière vivante: il n'est pas impossible en effet que les ions actifs ou les molécules mêmes des hormones de croissance soient liés à des supports chargés qui, par cataphorèse, se déplaceraient dans un champ électrique. Il ne paraît donc pas nécessaire de partir des molécules dissociées d'auxines, comme nous l'avions pensé (63), pour interpréter leur circulation.

Un certain nombre d'auteurs ont étudié les problèmes auxiniques que pose la physiologie des racines sans faire intervenir les questions relatives à la polarité. Comme nous nous proposons au contraire ce rapprochement, il nous paraît indiqué de nous référer à des travaux que l'un de nous a publiés sur ce sujet et dans lesquels on trouvera l'essentiel des publications concernant la distribution des auxines dans les racines (62, 64, 67, 70) et la circulation de ces hormones (62—64).

### *B. Observations*

Si nous dosons les auxines de racines longues de 17 mm $\pm$ 1 par nos techniques habituelles (60—62), nous constatons (figure 5 *B*) que la concentration de ces hormones passe par une valeur maximum autour

[1] Relevons une fois de plus que lorsqu'on parle de zones négatives, il s'agit toujours d'une négativité relative.

du quatrième millimètre à partir de la pointe, pour décroître ensuite jusqu'au collet et jusqu'à la coiffe.

Par des méthodes que nous avons décrites ailleurs (62, 63, 67), nous pouvons semblablement mettre en évidence la quantité d'auxines actives qui se déplacent dans la racine en adoptant la circulation latérale centripète. Nous observons (figure 5 *C*) que ce déplacement atteint sa plus grande valeur autour du troisième millimètre à partir de la

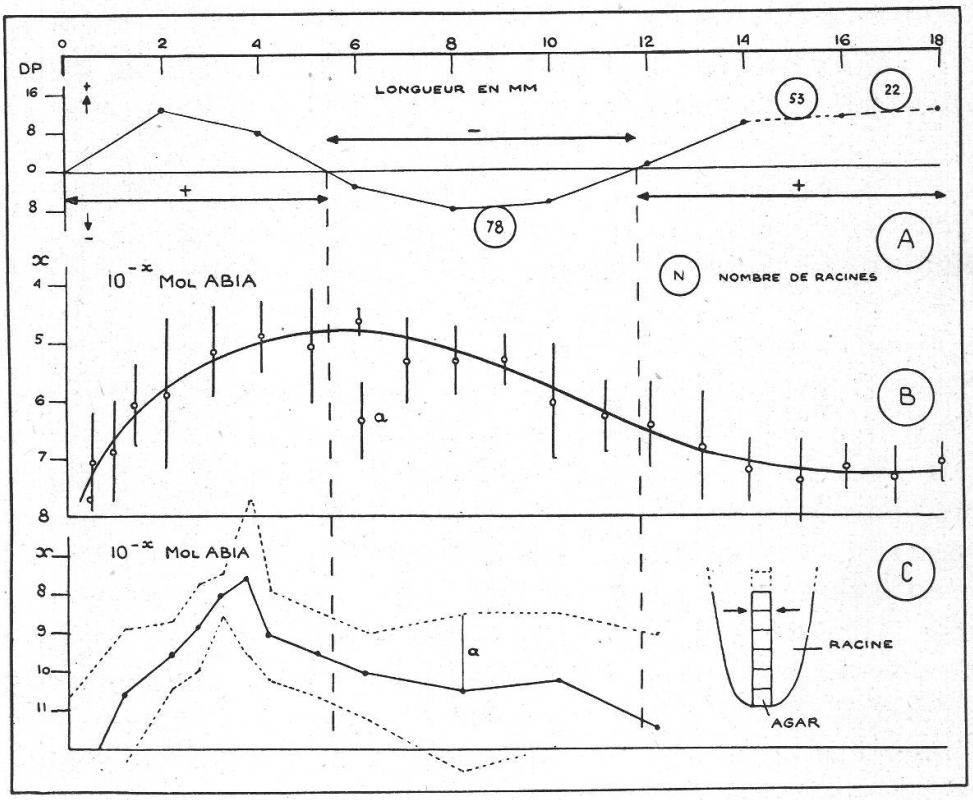


Figure 5

*Polarité et auxines*

*A:* Distribution des potentiels bioélectriques; DP en millivolts
*B:* Teneur en auxines suivant la longueur des racines
*C:* Circulation latérale centripète des auxines
*a:* Approximation

coiffe. Ainsi la zone électro + coïncide assez exactement avec la région où s'accumulent les auxines actives et où ces dernières présentent le maximum de déplacement latéral.

## *C. Discussion*

Il y a donc une relation entre la zone d'accumulation des auxines et la polarité + dans la racine. Relevons quelques-uns des travaux les plus caractéristiques. Ainsi T h o m a s (87), en traitant des tiges par des auxines (dose rhizogène), observe une augmentation de la polarité +

des tissus traités; Amlong (3) toutefois note qu'un tissu enrichi en hétéroauxine devient électro — (!). Kinoshita (36) voit dans le maximum de potentiel la preuve d'une forte production d'hormones de croissance. Les observations de Schrank (81—82) sur des coléoptiles éclairées confirment notre point de vue. Il note en effet que la face dans l'ombre est électro +; or si la lumière provoque une inactivation des auxines, elle entraîne aussi leur déviation; nos recherches sur le phototropisme des racines (66) l'ont nettement montré. La face non éclairée de la coléoptile, électro +, serait ainsi plus riche en auxines actives.

Un point demeure pourtant difficile à interpréter. Il s'agit de la zone + placée au voisinage du collet et qui contient relativement moins d'auxines. Comme nous le verrons plus loin (voir p. 454), cette région subit d'importantes modifications histophysiologiques (activation du péricycle) et il n'est pas improbable que l'activation de précurseurs d'auxines diffusant des régions supérieures modifie les «gradients» physiologiques de cette zone tout en assurant la formation des racines secondaires [1].

Nous avons vu en outre que la première zone électro + coïncide avec la région où le déplacement latéral des auxines actives est le plus prononcé. On peut alors se demander si ce transport latéral des auxines ionisées, par cataphorèse ou déplacement électrolytique (la question n'est pas résolue), ne serait pas dû à une DP entre les assises externes et le centre de la racine. Il convient de relever à ce sujet les essais de Keller (34) et ceux d'Amlong (3). Mais alors que le premier observe, à l'aide de colorants spéciaux, que les assises externes sont plus électro + que les assises internes, le second constate, par une technique d'ailleurs discutable, l'inverse. De telles données ne permettent pas encore de répondre à cette question, mais les observations d'Amlong semblent mieux en accord avec nos recherches sur la circulation latérale des auxines (62, 63, 67).

Il faudrait, pour être complet, faire intervenir la circulation longitudinale basifuge et basipète des auxines. Des essais préliminaires (traitements auxiniques de racines dont on étudie la polarité) nous ont montré que des variations de cette circulation entraînent des modifications dans la distribution des potentiels bioélectriques. On a pu noter, en effet, une diminution de l'écart entre les maxima et minima des courbes traduisant cette répartition des DP sur les racines. Ajoutons que les observations cytologiques relatives à la division des noyaux dans les racines semblent confirmer cette hypothèse. Nous avons pu remarquer en effet que, dans les racines normales, les fuseaux mitotiques sont parallèles à l'axe de la racine, alors que dans les racines traitées par des

[1] Des recherches sont en cours concernant cette délicate question de la formation des radicelles en relation avec les problèmes auxiniques.

auxines, ces fuseaux changent d'orientation. Un trouble électrique en est probablement la cause puisque, comme on sait, l'ascension des chromosomes dépendrait de charges électriques intranucléaires[1]. Il n'en reste pas moins que, malgré l'opinion de Clark (16—18), le déplacement longitudinal des auxines est lié à la distribution des potentiels bioélectriques de la racine. Si Went (90) et les auteurs qui l'ont suivi ont voulu placer cette circulation auxinique uniquement sous la dépendance directe de la polarité et si Czaja (20) a admis, en opposition avec eux, que la polarité résulte uniquement du transport de ces substances, il nous paraît que l'une et l'autre thèses sont trop exclusives; nous pensons que le déplacement des hormones de croissance est provoqué par une polarité de base (voir p. 460), mais qu'il entraîne, à son tour, une nouvelle polarité qui se «combine» à la précédente.

Il faut rappeler que les auxines qui adoptent le mode de circulation longitudinale se déplacent, ainsi que nous l'avons montré ailleurs (63), dans des éléments vasculaires et sont directement soumises à l'action de la pesanteur (elles descendent dans le liber) ou suivent le flux de la transpiration (elles montent dans le bois). Le transport longitudinal lié aux potentiels bioélectriques serait différent et il faudrait supposer, en plus des courants généralement admis, qu'une partie des auxines circulent de cellule à cellule, sans emprunter les canaux de sève. Un déplacement d'éléments ionisés dans les vaisseaux ne nous paraît en effet pas lié à des DP observables dans les régions superficielles[2]. Ainsi, d'accord avec Lund (46), nous pensons, étant donnée l'extrême complexité des champs électriques internes, qu'il existe, dans la racine, un nombre élevé de circuits locaux et restreints et de forces électromotrices élémentaires dont nous ne pouvons que déterminer les résultantes. On comprend donc combien il serait imprudent d'envisager déjà un schéma électrique du transport des auxines alors que nous n'avons fait aucune mesure de polarité interne. Il nous a paru toutefois possible, en admettant que les DP entre la surface et les régions profondes sont étroitement liées (voir p. 448), d'établir des relations entre ces potentiels superficiels et les phénomènes physiologiques. En résumé, la polarité des racines est liée à une répartition hormonale particulière; les auxines, par leur accumulation et leur circulation, agissent vraisemblablement sur la polarité bioélectrique (potentiel de concentration et de diffusion), mais le transport de ces corps semble dû à une polarité initiale dont nous examinerons plus loin (voir p. 460) les origines probables.

---

[1] Cette question fera l'objet d'une publication ultérieure.

[2] Une telle remarque ne s'oppose pas du tout aux conclusions de Marinesco (50—52) qui explique l'ascension de la sève par la présence de FEM de filtration dans les vaisseaux.

## 2. Croissance des racines

### *A. Quelques travaux*

Dans leurs recherches consacrées à l'effet géoélectrique et à l'électrotropisme des végétaux, Brauner et Bünning (10) observent que les faces de plus grande croissance sont électro + pour les coléoptiles et électro — pour les racines. Ramshorn (75) montre qu'il existe une relation entre la distribution des DP et la croissance. En opposition avec Went (90), cet auteur observe que la plante est tripolaire, la pointe de la racine et l'extrémité de la tige (régions de plus grande croissance) sont les plus électro +. En utilisant la technique des colorants, De Haan (27) montre sur les racines du *Vicia Faba* que les zones de grande courbure (donc de croissance plus forte) sont bien électro + par rapport aux zones plus faiblement allongées (géotropisme). Il semblerait alors que la dissymétrie de croissance entraînerait une dissymétrie bioélectrique. Clark (17), partisan de l'hypothèse de Went, conteste les observations de Ramshorn et de De Haan. Drawert (22) observe que l'augmentation de la vitesse de croissance se traduit toujours, dans un tissu, par l'apparition d'une polarité +; il note de plus dans ces régions électro + un accroissement de la respiration et une élévation de la température. Pour Du Buy et Olson (14), la division et l'élongation des cellules seraient placées sous le contrôle direct de la polarité bioélectrique. Amlong (2—3) observe que l'écorce de la pointe des racines du *Vicia Faba* est — par rapport à celle de la zone d'allongement. Thomas (87) constate qu'une élévation du taux en auxine, donc une perturbation dans l'évolution morphologique des tissus, a pour effet d'en modifier la polarité. Il note, de plus, chez le *Coleus,* que la formation des ébauches radiculaires (division) est accompagnée d'une polarité —, alors que la poussée des racines (élongation) se manifeste par l'apparition d'une polarité +. Kinoshita (36) observe pour le *Pisum* et l'*Helianthus* que le maximum de potentiel correspond à la région où la croissance est maxima, et aussi, comme nous l'avons déjà noté, à celle où la production d'hormones de croissance est la plus forte, enfin à la zone où les réserves sont les plus abondantes. Lundegardh (47, 48) note un parallélisme entre les courbes de potentiel bioélectrique et les courbes de croissance; il constate en outre que des régions dont la croissance est nulle (inhibition) ne présentent plus de polarité appréciable et note de plus que la croissance est la conséquence et non la cause de variations de DP. En étudiant le phototropisme, Schrank (83) constate que les zones de forte courbure de la coléoptile, donc de croissance élevée, sont électro +, alors qu'Oppenoorth (58) les avait trouvées électro —. Keller (35) observe pour les racines d'*Allium* que les régions à cellules en voie de division sont fortement électro —. Jones, Kivel et Bless (32) établissent une correspondance entre

les variations de la polarité de jeunes plantules de céréales et leur croissance: ainsi la polarité, faible au début, s'accroît avec l'allongement accéléré de la coléoptile; les variétés de blé à fort rendement ont un potentiel élevé. Un traitement aux rayons X a pour effet de diminuer la vitalité des plantules et par suite abaisse leur potentiel bioélectrique. Mills et Schrank (57) observent par contre, par des expériences de décapitation qui modifient la teneur en auxines des tissus, que la grandeur, le sens et la variabilité caractéristiques de la polarité longitudinale des coléoptiles d'*Avena* sont sans liaison avec les phénomènes d'élongation réglés par les auxines. Schrank (83) en montrant pourtant que des racines géotropiquement + ont leur face de grande croissance électro +, confirme ainsi les travaux de De Haan et s'oppose aux premières observations de Brauner et Bünning.

On trouve dans la littérature un très grand nombre de travaux concernant la croissance des racines. Nous ne saurions les citer dans ce travail, où nous nous proposons d'établir un parallèle entre les zones de croissance et la distribution des potentiels bioélectriques; nous nous référerons à des publications de l'un de nous (62, 64—67), dans lesquelles on trouvera des historiques détaillés relatifs à ces questions. Mentionnons toutefois les recherches de Wanner (88) sur l'*Allium cepa,* de Wurgler (94) sur le *Triticum,* de Bürström (12, 13) sur les mêmes organes et de Seiler (84) sur le *Zea Mays* qui confirment les travaux antérieurs sur le développement des racines et dans lesquelles sont mis en évidence ces «gradients» physiologiques qui nous permettront d'établir des correspondances significatives entre ces phénomènes et la polarité électrique des racines.

### *B. Observations*

Examinons, comme nous l'avons fait dans d'autres travaux (62, 67), la vitesse de croissance des racines de 17 mm $\pm$ 1 dans les conditions habituelles. Les résultats (figure 6 *B*) confirment les recherches antérieures: la vitesse de croissance est particulièrement élevée dans les cinq premiers millimètres comptés à partir de la coiffe, elle atteint sa valeur maximum entre le premier et le deuxième.

En étudiant le nombre total des cellules (figure 6 *C*) présentes dans les diverses régions de la racine (le graphique donne pour chaque fragment de 0,5 mm toutes les cellules de ce cylindre [1], on peut observer que c'est dans les quatre premiers millimètres que les cellules sont les plus abondantes, le maximum des divisions correspondant au fragment compris entre 0,5 et 1 mm à partir de la coiffe. Ces observations nous permettent de distinguer, comme l'ont déjà fait un certain nombre

[1] La plupart des coupes utilisées pour la numération des cellules ont été faites par E. Cornu, préparateur de l'institut, que nous remercions ici.

d'auteurs, trois zones différentes: une zone de division qui part de la pointe et finit autour du quatrième millimètre, une zone d'allongement cellulaire («Streckungszone») qui débute au quatrième millimètre et s'étend jusqu'au douzième millimètre, enfin une zone particulière qui coïncide avec l'activation du péricycle et la division de cette assise rhizogène.

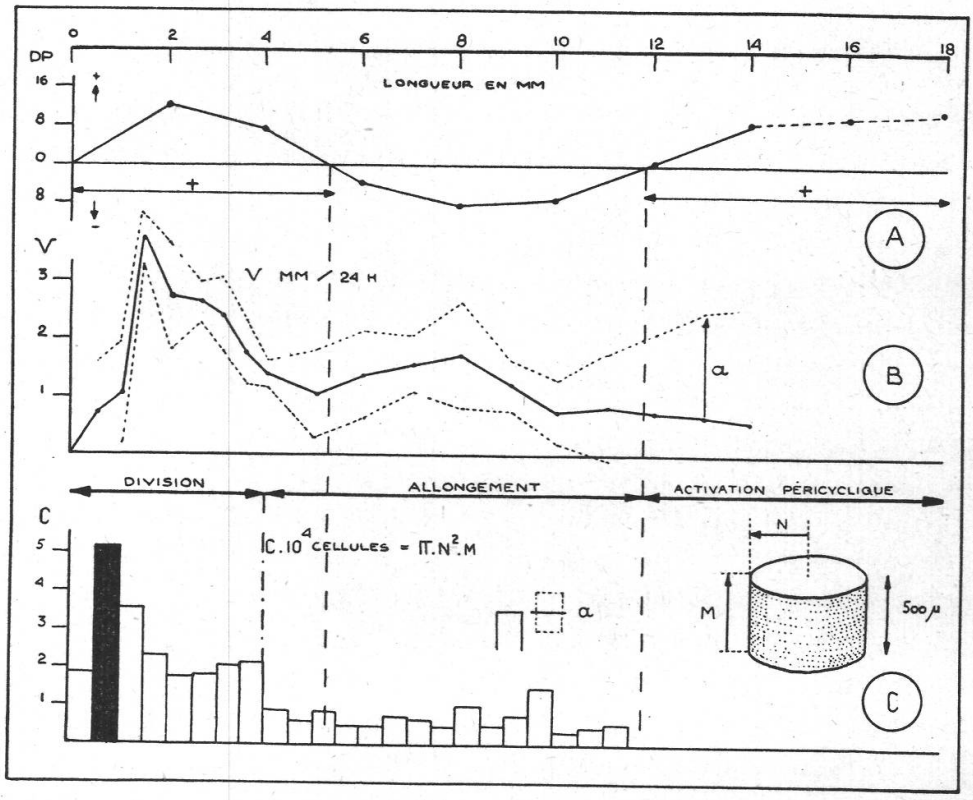


Figure 6

*Polarité et croissance*

*A:* (voir légende fig. 5 *A*)

*B:* V, vitesse de croissance

*C:* Nombre total des cellules pour des fragments de 500 $\mu$. *N* et *M* nombre moyen de cellules par rayon et hauteur

*a:* Approximation

Ainsi, la racine, divisée en trois régions du point de vue électrique, l'est aussi du point de vue physiologique, et il se trouve que ces régions coïncident très exactement. La première zone + correspond à la région de grande croissance et de division, la zone — est celle où les cellules s'allongent plus qu'elles ne se divisent, et la deuxième zone +, située au voisinage du collet, est celle où le péricycle est activé[1].

[1] Signalons encore le travail de R.-G. Goodwin et W. Stepka (Amer. J. Bot., **32,** 36, 1945) dans lequel sont examinés divers gradients histologiques, pour les racines du *Phleum pratense,* qui correspondent, dans les grandes lignes, aux courbes que nous donnons ci-dessus.

A propos de gradients, relevons aussi les travaux de H. Prat (Histo-Physiological Gradients and Plant Organogenesis, The Bot. Beview, **17,** 693, 1951).

### *C. Discussion*

Ainsi que nous l'avons vu, la région de grande croissance coïncide avec la zone électro +. En opposition avec les recherches de Brauner et Bünning (10), pour qui la face de plus grande croissance est bien électro + pour les coléoptiles mais — pour les racines, et l'étude de Mills et Schrank (57) qui semble indiquer l'absence de relation entre la polarité longitudinale des coléoptiles et les phénomènes d'élongation réglés par les auxines, nos recherches ne peuvent que donner raison à De Haan (27), qui montre que, pour des racines soumises à l'action de la pesanteur, la zone de croissance est +, de Drawert (22), pour qui l'augmentation de la vitesse de croissance correspond à l'apparition de polarité +, de Lundegardh (47), qui constate qu'un arrêt de croissance entraîne une nette diminution de la polarité, et de Jones et coll. (32) qui indiquent qu'un allongement accéléré de la coléoptile s'accompagne d'une forte augmentation de la polarité.

Nous avons remarqué de plus que la zone + correspond à la zone de division; cette observation peut paraître en contradiction avec celle de Keller (35), pour qui les cellules en voie de division sont électro — par rapport à des régions voisines. Or nous pouvons noter que le maximum de divisions (entre 0,5 et 1 mm) est loin de coïncider avec le maximum de polarité + (vers le deuxième millimètre); il est alors évident que cette zone est électro — (négativité relative) par rapport à celle qui présente un maximum de potentiel +.

Nous avons pu relever en outre une stricte correspondance entre la zone électro — et la zone d'allongement cellulaire. Une étude bibliographique nous a montré de nombreuses divergences concernant cette «Streckungszone». En effet, si Lund et Kenyon (45) observent que la «Streckungszone» est bien — par rapport à d'autres régions de la racine, ce que confirme Keller (34), Ramshorn (75) objecte que le maximum + des courbes de Lund est déjà dans la «Streckungszone». Lundegardh (47, 48) observe, au contraire, un maximum — dans la «Streckungszone» qu'il localise toutefois à la pointe de la racine de blé; la zone de croissance qu'il observe ne dépasse, il est vrai, guère 4 mm; la «Streckungszone» est donc aussi, pour lui, le «maximum of elongation». Il apparaît donc nettement que l'emploi de ce mot en usage partout, prête à confusion; certains auteurs paraissent en effet l'appliquer à toute la zone de croissance sans distinguer la région de division de celle d'allongement cellulaire.

Reste enfin la dernière région, à nouveau électro +, et dans laquelle le péricycle commence à se diviser. Il se passe, dans cette zone, des phénomènes complexes dont nous avons déjà relevé l'importance plus haut (voir p. 450). Ramshorn (75) attribuait déjà la remontée de la courbe des DP dans cette région à l'apparition des radicelles. Si dans le matériel utilisé, les racines secondaires n'apparaissaient pas encore, une

étude histologique rapide nous a nettement indiqué que le péricycle commençait déjà à se diviser.

Ces quelques remarques nous permettent donc d'établir une étroite relation entre les divers gradients physiologiques et la distribution des potentiels bioélectriques des racines. Il convient de noter que ces phénomènes de croissance (division, allongement, activation péricyclique, etc.) sont évidemment placés sous le contrôle immédiat des auxines, hormones dont l'accumulation et la circulation sont liées à leur tour à une distribution particulière des potentiels.

## 3. Réserves glucidiques

### *A. Quelques travaux*

Il n'existe que peu de publications mettant en évidence les relations entre la répartition des réserves et la polarité bioélectrique des tissus végétaux. Mentionnons toutefois quelques travaux qui traitent de ce problème ou s'en approchent. Lund et Kenyon (45) observent à l'aide de la technique utilisant la réduction du bleu de méthylène que la région électro + des racines d'*Allium* correspond à la zone de réduction maximum du BM et à celle où la respiration est la plus active. Ils notent de plus que les courbes atypiques de DP coïncident aussi avec les courbes atypiques traduisant le pour-cent de réduction du BM. Pekarek (59) note sur des fleurs, il est vrai, que le transport des sucres se fait par cataphorèse vers les nectaires anodiques. Henderson (29), en montrant que la pointe des racines absorbe plus d'oxygène que tout le reste de ces organes, met en évidence le rôle du potentiel rédox lié à la polarité. Sans parler directement de potentiels bioélectriques, Sweeney et Thimann (86) constatent qu'une application d'auxines entraîne, pour un tissu végétal, une forte augmentation de la respiration, donc de la dégradation des réserves et, comme le pensait Henderson, l'apparition de systèmes rédox parfaitement localisés. Kinoshita (36) relève, pour l'hypocotyle de l'*Helianthus,* que la zone de polarité maxima correspond à celle où s'accumulent les réserves, c'est aussi là que cet auteur voit la zone de plus forte production d'hormones de croissance. Confirmant les recherches de Lund et d'Henderson, Drawert (22) observe que les tissus électro + présentent toujours une respiration plus forte que celle des autres régions moins électro + (donc à relative négativité). Lundegardh (47) rappelle que dans une précédente note (que nous n'avons pu nous procurer) il avait montré qu'une augmentation de la respiration coïncide toujours avec l'élévation de la polarité + des tissus. Ses recherches confirment donc sur ce point les travaux précédemment cités. Keller (34), utilisant la technique des colorants, constate que la forte polarité observable

dans les racines permet le transport des réserves et en explique ainsi l'accumulation dans des régions privilégiées.

Les travaux établissant des relations entre la distribution des réserves et les auxines sont plus abondants et plus précis. Nous les grouperons en deux catégories: ceux qui mettent en évidence les rapports entre l'amidon et les auxines[1] d'une part, et ceux qui traitent des relations entre les sucres réducteurs et ces mêmes hormones d'autre part. Van Raalte (73) pense qu'il y a, dans les racines du *Vicia Faba,* une relation entre la production d'auxines et la teneur en sucres des tissus: une racine fabrique davantage d'auxines en présence de dextrose et un traitement auxinique a pour effet d'élever le taux en glucides de ces organes. Il relève (74) en outre qu'un traitement de glucose a pour effet de diminuer l'intensité respiratoire et d'élever la production d'hormones de croissance; un abaissement du potentiel rédox a le même effet. Bürström (12) observe que des racines traitées par de l'hétéroauxine ont un taux en sucres qui s'élève fortement, et Lachaux (39), sur des cultures de tissus, fait remarquer qu'un traitement auxinique a pour effet d'accélérer la respiration, donc la dégradation des réserves; mais il se demande si l'hétéroauxine a pour action de stimuler les oxydations ou si l'augmentation de l'oxygène consommé n'est pas consécutive à l'accélération de croissance. De Roubaix et Lazar (78) constatent qu'un traitement de glomérules du *Beta vulgaris* par des hormones de croissance entraîne une forte élévation du taux en sucres.

Il apparaît donc nettement, à la suite de ces publications et d'autres travaux que nous ne pouvons citer ici, qu'une relation lie les auxines aux réserves glucidiques. D'ailleurs les recherches de Smith (85) sur le *Phaseolus,* de Lee (40) sur le *Lycopersicon,* de Frohberger (24) qui consacre un travail important à l'action du 2.4.D. sur les enzymes, les sucres et la respiration, de Pilet et coll. (68—69, 72) sur le *Lens,* confirment nettement ce point de vue: un tissu riche en auxines l'est aussi en sucres, mais il est par contre pauvre en amidon. Pilet et Turian (71) montrent l'action des auxines sur des complexes enzymatiques entraînant la transformation de l'amidon en sucres réducteurs; les auxines n'agissant pas directement ni sur l'amidon, ni sur les amylases. Signalons encore le travail de Wanner (88), dans lequel cet auteur, sans s'occuper de la polarité électrique et des problèmes auxiniques, aborde l'étude de la répartition des sucres dans les racines du *Pisum sativum.* Il constate qu'il y a plus de sucres dans la pointe (région de division) que dans la zone voisine (région d'allongement).

---

[1] L'un de nous a publié récemment, avec MM. W. Wurgler, G. Turian et L. Margot quelques notes relatives à cette question (72, 71, 69). On trouvera dans ces travaux une étude bibliographique détaillée concernant les rapports entre l'amidon et les auxines; nous n'y reviendrons pas.

### *B. Observations*

Nous déterminerons tout d'abord la distribution de l'amidon dans les racines du *Lens* en utilisant une technique histologique décrite ailleurs (69). Nous observons (figure 7 *B*) que la quantité d'amidon (exprimée ici par le produit du nombre moyen de grains par cellule par le diamètre moyen de ces grains) augmente jusqu'au deuxième milli-

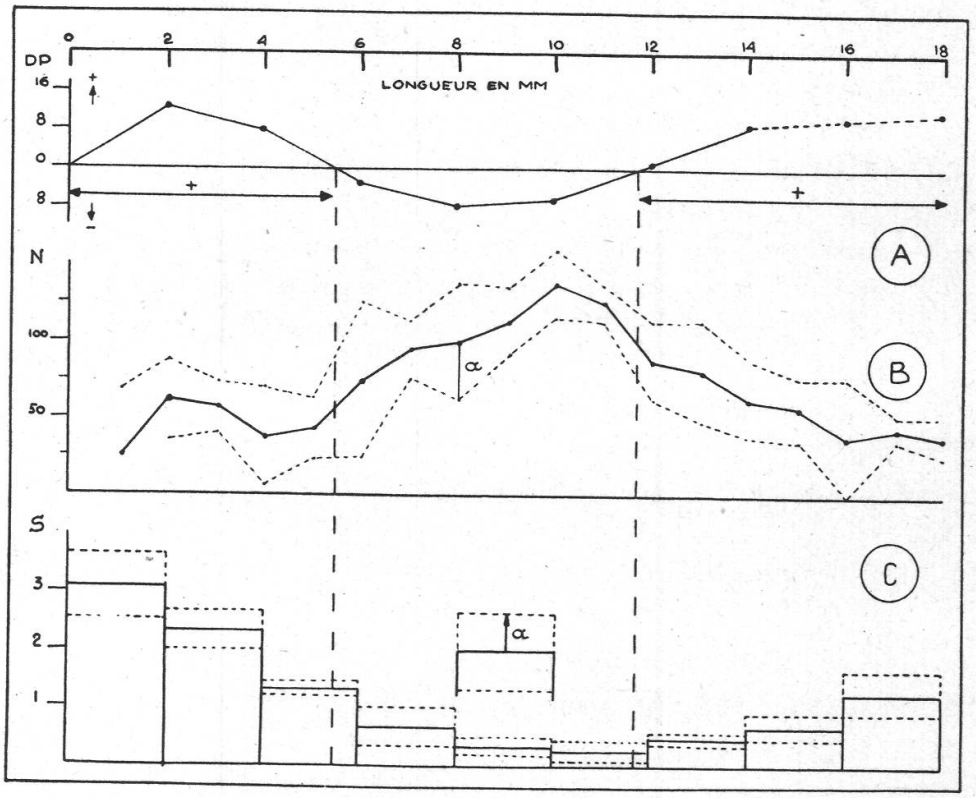


Figure 7

*Polarité et réserves glucidiques*

*A:* (voir légende fig. 5 *A*)

*B:* $N$ = nombre moyen des grains d'amidon par cellule × diamètre moyen de ces grains

*C:* $S$ = mg de sucres réducteurs (calculés en mg de glucose) par 100 mg d'eau

*a:* Approximation

mètre (zone des statolithes), diminue, puis s'élève de nouveau pour atteindre son maximum au dixième millimètre et décroître ensuite.

L'étude de la distribution des sucres réducteurs a été faite par la technique proposée par Carles (15) basée sur le principe suivant: une partie du Cu de la liqueur cuprotartrique ayant été réduite par les oses à l'état de $Cu^2O$, ce corps est solubilisé par la liqueur phosphomolybdique dont le Mo réduit est dosé par du $KMnO_4$ $n/140$; son titre

est vérifié par une solution d'oxalate d'$NH_4$ *n*/70. L'extraction est faite, pour des fragments de 2 mm de longueur, par de l'alcool 80°, à chaud[1].

La distribution des sucres réducteurs (figure 7 *C*) est caractéristique: la concentration de ces corps est relativement forte à la pointe de la racine ainsi que vers le collet, alors que la zone intermédiaire en contient beaucoup moins[2]. Nous pouvons relever que cette distribution confirme les résultats obtenus par Wanner sur un autre matériel (racine du *Pisum*) et à l'aide d'une technique différente (méthode de Hagedorn-Jensen).

En résumé, nous voyons que les zones bioélectriques des racines coïncident nettement avec des régions particulières de distribution des réserves; ainsi les zones électro + sont caractérisées par l'abondance de sucres réducteurs et les zones électro — par la présence d'une forte quantité d'amidon.

### *C. Discussion*

Comme nous l'avons déjà noté, les relations entre le taux d'amidon et celui des sucres réducteurs sont établies par les auxines, ces hormones assurant l'activation de complexes enzymatiques qui stimulent le «travail» des amylases et par suite la dégradation de l'amidon en sucres réducteurs. Comme la distribution des auxines dépend de la polarité des tissus, on pouvait s'attendre à une distribution particulière des réserves glucidiques en relation avec la répartition des potentiels bioélectriques. Sweeney et Thimann (86) avaient déjà relevé que là où il y a beaucoup d'auxines, la respiration est forte et par suite la dégradation des réserves (amidon) importante. D'ailleurs Henderson (29) observe que c'est la pointe de la racine qui consomme le plus d'oxygène, précisément là où nous avons noté une forte quantité de sucres réducteurs et d'auxines, faits que les observations de Drawert (22) confirment, puisque cet auteur note que les régions électro + respirent davantage que les autres parties de la racine. Ces remarques sont donc en accord avec les recherches de Keller (34), qui note une forte polarité là où s'accumulent les réserves. Relevons enfin que cette distribution particulière des sucres réducteurs n'est pas sans influencer la polarité; la présence de potentiels rédox liés à la teneur en sucres peut expliquer l'apparition de potentiels secondaires dont la valeur se combinerait à celle de la polarité initiale.

---

[1] Nous tenons à remercier MM. Wanner et Carles pour les renseignements pratiques qu'ils ont bien voulu nous communiquer et qui nous furent d'une grande utilité.

[2] De nouveaux essais, sur le même matériel, établissant une relation entre la répartition des sucres réducteurs, la teneur en eau et la distribution des auxines feront l'objet d'une publication ultérieure.

## 4. Sur une polarité initiale

Il ressort nettement de ce qui précède que la distribution des potentiels bioélectriques est liée à des «gradients» physiologiques dépendant en somme de la distribution des auxines. Ainsi le déplacement des hormones de croissance entraîne l'apparition de potentiels secondaires. Mais il faut mettre en branle ce système et nous nous refusons à voir dans la circulation des auxines, comme beaucoup de chercheurs l'ont fait, la cause unique des potentiels bioélectriques ou le résultat de cette polarité. Il nous semble que cette polarité observable est double, elle résulte d'une polarité initiale, laquelle, en influençant le transport des auxines et les phénomènes physiologiques qui en sont dépendants, assure la naissance d'une polarité secondaire qui a fait l'objet de nos observations. Bien que n'ayant fait aucune mesure concernant cette polarité initiale dont la source doit être cherchée dans la cellule même, il nous a paru intéressant d'examiner rapidement les diverses hypothèses relatives à son origine.

Parmi les études complètes que nous avons consultées sur ce sujet, nous relèverons deux publications particulièrement instructives, celles de Dubuisson (23) et de Fürth (25), dans lesquelles les divers aspects de la polarité initiale sont examinés et où se trouvent mentionnés les travaux qui suivent [1]. Les recherches de Beutner ont mis en évidence le rôle des *potentiels diphasiques* dans l'épiderme des fruits du *Pirus malus,* ces potentiels étant établis à la suite d'une différence de phase entre les membranes et le cytoplasme. Michaelis, sur le même matériel, signale l'existence de *potentiels de diffusion* qu'Osterhout confirme chez les algues *Nitella* et *Valonia.* Marsh (54) toutefois remarque, à propos d'une étude sur la polarité des racines, combien ces potentiels sont faibles et le rôle limité qu'ils sont appelés à jouer dans les phénomènes bioélectriques. L'étude de la perméabilité a montré que, lorsque l'équilibre de Donnan est réalisé, la différence de concentration entre les ions disposés de part et d'autre de la membrane (*potentiel de* Donnan-Nernst) entraîne une DP appréciable. Les recherches de Lund (42) ont mis en évidence les relations entre les DP cellulaires et les coefficients d'oxydation, montrant ainsi que la polarité est liée au *potentiel rédox.* Cet auteur indique donc l'existence, dans les tissus, non d'un équilibre électrique, mais d'un *flux equilibrium* constant. Les travaux d'Adam enfin, se basant sur la présence de films moléculaires intracellulaires découverts par Devaux et Langmuir, montrent le rôle possible des *potentiels dipolaires* dans l'apparition de la polarité initiale. Les recherches de Wuhrmann-Meyer (93),

[1] Nous remercions M. Flatt pour les suggestions intéressantes qu'il nous a communiquées concernant les problèmes physico-chimiques relatifs à la polarité électrique.

en insistant sur les changements d'orientation des micelles localisées dans les membranes, font entrevoir, semble-t-il, une nouvelle source de potentiels, à vrai dire proche de la précédente, qui résulterait de la structure particulière des membranes cellulosiques primaires et secondaires.

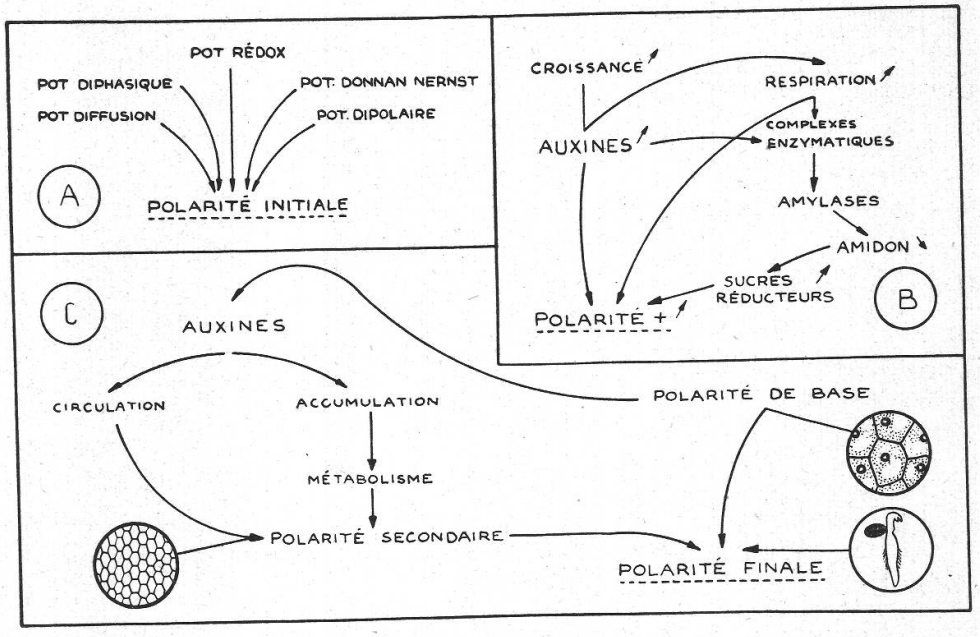


Figure 8

*Hypothèses relatives à la polarité bioélectrique*

*A:* Origine de la polarité initiale
*B:* Relations entre la polarité + et le métabolisme
*C:* Origine de la polarité finale

L'existence d'une polarité initiale, dont l'origine multiple est à chercher dans la cellule même, paraît certaine (figure 8 *A*) et il ne fait pas de doute que cette polarité de base doit bien être considérée comme le point de départ des potentiels bioélectriques directement observables.

## III. Discussion générale

La distribution des potentiels bioélectriques des racines est donc liée à divers phénomènes physiologiques et chaque «zone électrique» de ces organes correspond à des régions physiologiquement différentes. Ainsi, en partant de la coiffe de la racine, nous rencontrons les zones suivantes:

Première zone +: concentration en auxines forte
(figure 8 *B*) circulation latérale des auxines maxima
vitesse de croissance élevée
cellules plus abondantes qu'ailleurs
grande quantité de sucres réducteurs

| | |
|---|---|
| Zone —: | allongement des cellules très marqué<br>abondance d'amidon |
| Seconde zone +: | activation du péricycle (zone rhizogène)<br>abondance des sucres réducteurs |

Mais nous savons aussi que les régions électro + respirent davantage que les zones — et que les tissus particulièrement riches en auxines ont une consommation en oxygène forte; il est normal, et nous l'avons observé, de trouver que les tissus électro + sont particulièrement riches en hormones de croissance. Nous pouvons même aller plus loin. Là où la respiration est forte, nous savons que la désintégration des réserves l'est aussi, d'où abondance, si nous partons de l'amidon, de sucres réducteurs. Enfin, dans les régions où s'accumulent les auxines, la croissance, à moins qu'il n'y ait inhibition, s'accélère aussi. Il nous paraît alors possible de schématiser ces divers phénomènes tous liés à la polarité bioélectrique des tissus (figure 8 *c*).

Or il a été démontré que les auxines règlent ces divers gradients qu'on a observés dans la racine. Ces corps, en effet, agissent sur la division et l'allongement des cellules, donc sur la croissance partielle et totale des racines; ils provoquent la dégradation des réserves glucidiques et par suite la migration et l'accumulation, en des régions bien déterminées, des sucres réducteurs. Enfin les auxines qui paraissent agir sous forme ionisée, dans la plante, peuvent, en se déplaçant, entraîner des dissymétries de potentiels bioélectriques.

Il nous semble toutefois exagéré d'affirmer que les hormones de croissance sont seules à provoquer cette polarité des tissus végétaux. La distribution des sucres, placée, il est vrai, sous le contrôle des auxines, permettrait d'expliquer l'apparition de courants électriques, si l'on fait intervenir les potentiels d'oxydo-réduction. Mais il doit exister de plus, dans les cellules, une polarité initiale, liée à la dissymétrie même de la matière vivante. Cette polarité de base dépendant de phénomènes biophysiques qui caractérisent la membrane assurerait, en fin de compte, la mise en branle des déplacements auxiniques et l'apparition d'une polarité secondaire, dont la valeur dépasserait de beaucoup celle de la polarité primaire.

La polarité électrique des racines semble avoir des causes multiples, qui demeurent d'ailleurs dépendantes les unes des autres sans qu'on puisse nettement en saisir les rapports. Il faut donc, pour le moment du moins, se garder de s'en faire une représentation trop schématique sous peine de fausser le véritable sens des problèmes envisagés.

## Résumé

(Figure 8)

1. Des mesures potentiométriques (méthode de compensation) ont permis d'établir la distribution longitudinale des potentiels bioélectriques sur les racines du *Lens culinaris*.
2. Les courbes de distribution — qui expriment la variation de la différence de potentiel mesurée, à la surface de la racine, entre un point mobile le long de l'organe et l'extrémité prise pour référence — présentent deux régions positives (la première avec maximum accusé) séparées par une zone de relative négativité, auxquelles semblent bien correspondre trois zones distinctes dans la racine.
3. Les mesures ont mis en évidence une variation de la courbe de distribution longitudinale des potentiels bioélectriques en fonction de la longueur des racines.
4. Des relations très nettes ont été établies entre les trois zones à caractère bioélectrique différent et les gradients physiologiques de la racine:
   *a)* la première zone positive est particulièrement riche en auxines et la circulation de ces hormones y est maximum; la vitesse de croissance y est forte et le nombre des cellules plus élevé qu'ailleurs; cette zone contient en outre une grande quantité de sucres réducteurs;
   *b)* la zone négative est caractérisée surtout par des cellules qui s'allongent plus qu'elles ne se divisent et par l'accumulation d'amidon;
   *c)* la deuxième zone positive correspond à la région d'activation du péricycle et d'augmentation du taux en sucres réducteurs.
5. Il convient de remarquer que ces divers phénomènes sont intimement liés et que la distribution particulière des auxines y joue un rôle important.
6. L'existence d'une polarité initiale, point de départ des polarités secondaires, est probable. Diverses hypothèses sont examinées.



## Summary

(Figure 8)

1. The longitudinal distribution of bioelectric potentials on the roots of *Lens culinaris* has been established by means of potentiometric measurements.
2. The curves—which represent the variation of the potential difference between a moving point on the root surface and the apex—show two parts with positive potential values (the first one with a sharp peak) on both sides of another part of relative negativity.

These three parts correspond apparently to three distinct zones of the root.

3. A variation of the curve of longitudinal distribution of bioelectric potentials with the length of the roots has been established.
4. The three bioelectrically differing root zones have been clearly related to physiological gradients:
   *a)* the first positive zone, which is richly provided with auxins, shows the most active circulation of these hormones, high growth rate, greatest cell number and a high amount of reducing sugars;
   *b)* the negative zone is chiefly characterized by elongating rather than dividing cells and by starch accumulation;
   *c)* the second positive zone is the one of pericycle activation and raising amount of reducing sugars.
5. All these phenomena are closely connected and depend on the auxin distribution.
6. It is pointed out to the probable existence of an initial polarity, from which secondary polarities could proceed. Some hypothetical suggestions are examined.

---

**Bibliographie**


1. Amlong, H.-U. Planta, **21,** 211, 1933.
2. — Ber. d. D. Bot. Ges., **56,** 17, 1938.
3. — J. f. wiss. Bot., **88,** 421, 1939.
4. — et Bünning, E. Ber. d. D. Bot. Ges., **52,** 445, 1934.
5. Berry, L.-J., et Hoyt, R.-C. Plant Physiol., **18,** 372, 570, 1943.
6. Beyer, A. Zschr. f. Bot., **20,** 321, 1928.
7. Brauner, L. J. f. wiss. Bot., **66,** 380, 1927.
8. — J. f. wiss. Bot., **67,** 711, 1928.
9. — et Amlong, H.-U. Protoplasma, **20,** 279, 1933.
10. — et Bünning, E. Ber. d. D. Bot. Ges., **48,** 470, 1930.
11. Bünning, E. Planta, **5,** 635, 1928.
12. Bürström, H. Lantbr. Högsk. Ann. Uppsala, **10,** 209, 1942.
13. — Physiol. Plant., **4,** 199, 1951.
14. DuBuy, H.-G. et Olson, R.-A. Biodynamica, **2,** 1, 1938.
15. Carles, J. Bull. Soc. chim. biol., **35,** 365, 1953.
16. Clark, W.-G. Proc. Nat. Acad. Sc. Washington, **21,** 681, 1935.
17. — Plant Physiol., **12,** 409, 737, 1937.
18. — Plant Physiol., **13,** 529, 1938.
19. Czaja, A.-Th. Ber. d. D. Bot. Ges., **49,** 67, 1931.
20. — Ber. d. D. Bot. Ges., **53,** 197, 221, 1935.
21. Dijkman, M.-J. Rec. trav. bot. néerl., **31,** 391, 1934.
22. Drawert, H. Planta, **26,** 391, 1937.
23. Dubuisson, M. Act. scient. et industr., Paris, 100, 1934.
24. Frohberger, E. Thèse, Köln, 1951.

25. Fürth, R. Koll. Chem. Beihefte, **28,** 235, 1929.
26. Gicklhorn, J. Koll. Chem. Beihefte, **28,** 252, 1929.
27. De Haan, I. Rec. trav. bot. néerl., **33,** 292, 1936.
28. Hellinga, G. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool, **41,** 1, 1937.
29. Henderson, L.-M. Thèse Univ. Texas, 1932.
30. Hitchcock, A.-E. et Zimmermann, P.-W. Contr. Boyce Thompson Inst., **7,** 447, 1935.
31. Jones, M.-W. Ann. of Bot., **39,** 359, 1925.
32. — Kivel, B., et Bless, A.-A. Plant Physiol., **26,** 19, 1951.
33. Katunskij, V. C. R. Acad. sc. URSS, **2,** 295, 1936.
34. Keller, R. Julius Kittls Nachfolger, Mährisch-Ostrau, 1932.
35. — Österr. Bot. Zschr., **97,** 105, 1950.
36. Kinoshita, S. The Bot. Magazine (Tokio), **54,** 102, 231, 1940.
37. Koch, K. Planta, **22,** 190, 1934.
38. Kögl, F. Angew. Chemie, **46,** 469, 1933.
39. Lachaux, M. C. R. Acad. sc., **219,** 244, 1944.
40. Lee, A.-A. Amer. J. Bot., **37,** 528, 1950.
41. Lund, E.-J. J. of exper. Zool., **41,** 155, 1925.
42. — J. of exper. Zool., **51,** 265, 1928.
43. — Plant Physiol., **7,** 297, 1932.
44. — Plant Physiol., **7,** 505, 1932.
45. — et Kenyon, W.-A. J. of exper. Zool., **48,** 333, 1927.
46. — et collaborateurs. Austin, Univ. of Texas Press, 1947.
47. Lundegardh, H. Lantbr. Högsk. Ann. Uppsala, **10,** 31, 1942.
48. — Naturwiss., **30,** 144, 1942.
49. — Zschr. f. Bot., **38,** 401, 1942/43.
50. Marinesco, N. C. R. Acad. sc., **193,** 89, 1931.
51. — C. R. Soc. biol., **108,** 682, 1931.
52. — Act. scient. et industr. Paris, **37,** 1932.
53. Marsh, G. J. of exper. Zool., **51,** 309, 1928.
54. — Protoplasma, **11,** 447, 497, 1930.
55. — Plant Physiol., **12,** 861, 1937.
56. Meylan, S. Bull. Soc. vaud. sc. nat., **61,** 37, 1940.
57. Mills, K.-S. et Schrank, A.-R. Plant Pysiol., **26,** 343, 1951.
58. Oppenoorth, W.-F.-F. Rec. trav. bot. néerl., **28,** 287, 1941.
59. Pekarek, J. Koll. Chem. Beihefte, **28,** 280, 1929.
60. Pilet, P.-E. Bull. Soc. vaud. sc. nat., **64,** 185, 1949.
61. — Bull. Soc. bot. suisse, **60,** 5, 1950.
62. — Mém. Soc. vaud. sc. nat., **10,** 137, 1951.
63. — Bull. Soc. bot. suisse, **61,** 410, 1951.
64. — Experientia, VII/7, 262, 1951.
65. — Bull. Soc. bot. suisse, **61,** 471, 1951.
66. — Bull. Soc. vaud. sc. nat., **65,** 197, 1952.
67. — Phyton, **4,** 247, 1953.
68. — Bull. Soc. vaud. sc. nat., **65,** 409, 1953.
69. — et Margot, L. Bull. Soc. vaud. sc. nat., **65,** 391, 1953.
70. — et Pfister, Ch. Bull. Soc. bot. suisse, **61,** 461, 1951.
71. — et Turian, G. Bull. Soc. vaud. sc. nat., **65,** 403, 1953.
72. — et Wurgler, W. Bull. Soc. vaud. sc. nat., **65,** 397, 1953.
73. Van Raalte, M.-H. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, **39,** 261, 1936.
74. — Rec. trav. bot. néerl., **34,** 378, 1937.
75. Ramshorn, K. Planta, **22,** 737, 1934.
76. — Planta, **27,** 219, 1937.

77. Rietsema, J. Druckkerij F. Schot. Utrecht, 1950.
78. De Roubaix, J. et Lazar, O. Publ. Inst. Belg. A. Bett., **6,** 702, 1944.
79. Schrank, A.-R. Plant Physiol., **20,** 133, 344, 1945.
80. — Plant Physiol., **21,** 362, 467, 1946.
81. — Jour. Cell. Comp. Physiol., **32,** 143, 1948.
82. — Plant Physiol., **23,** 188, 1948.
83. — Univ. of Wisconsin Press. Ed. Skoog, 1951.
84. Seiler, L. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., **61,** 622, 1951.
85. Smith, F.-G. Plant Physiol., **23,** 70, 1948.
86. Sweeney, B.-M. et Thimann, K.-V. J. of. gen. physiol., **21,** 439, 1937.
87. Thomas, J.-B. Rec. trav. bot. néerl., **36,** 373, 1939.
88. Wanner, H. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., **60,** 404, 426, 1950.
89. Van der Weij, H.-G. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, **36,** 760, 1933
90. Went, F.-W. Jahrb. f. wiss. Bot., **76,** 528, 1932.
91. — Plant Physiol., **14,** 365, 1939.
92. — et Thimann, K.-V. Macmillan, New-York 1937.
93. Wuhrmann-Meyer, K. et H. Jahrb. f. wiss. Bot., **87,** 642, 1939.
94. Wurgler, W. Bull. Soc. vaud. sc. nat., **64,** 493, 1950.