

# Action de la kinétine sur la croissance des racines du Lens

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

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **75 (1965)**

PDF erstellt am: **27.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-52750>

## **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.

# Action de la kinétine sur la croissance des racines du *Lens*

Par *Paul-Emile Pilet*

Laboratoire de biologie et de physiologie végétale  
Université de Lausanne

Manuscrit reçu le 13 mars 1965

## Avant-propos

De nombreux travaux (v. Strong, 1958; Miller, 1961; Pilet, 1961a) ont été consacrés à l'étude des propriétés biologiques de la 6-furfuryl-aminopurine, connue aujourd'hui sous le nom de kinétine (Miller et coll., 1956). L'analyse de l'action que cette substance exerce sur la croissance des racines ou des fragments de racines a fait l'objet d'un certain nombre de publications (v. plus bas) aux résultats parfois contradictoires (voir Pilet, 1961b).

Nous nous proposons, dans ce travail, de comparer le comportement de racines entières d'une part, et de fragment de racine (test R), d'autre part, du *Lens culinaris Med.* à l'égard de la kinétine.

## Quelques observations

Les recherches relatives à l'action de la kinétine sur la croissance des racines ont porté essentiellement sur le matériel suivant:

*Allium cepa* (Guttman, 1957; McManus, 1960)

*Allium sativum* (Deysson, 1959)

*Brassica campestris* (Kuraishi et Okumura, 1956)

*Isatis tinctoria* (Danckwardt-Lillieström, 1957)

*Lactuca sativa* (Evenari et coll., 1958; Kahn, 1960)

*Lens culinaris* (Pilet, 1961b)

*Lupinus Hartwegii* (Fries, 1960)

*Solanum lycopersicum* (Skinner et Shive, 1955; Kemp et coll., 1957;  
Lee, 1959; Butcher et Street, 1960)

*Triticum sativum* (Burström, 1960)

Dans certains cas, la kinétine paraît stimuler la croissance alors que d'autres observations relèvent une inhibition constante. Cependant, et pour une gamme de concentrations étendue, la kinétine semble (v. notam-

ment Danckwardt-Lillieström, 1957, et Pilet, 1961b) assurer une élongation plus grande lorsqu'elle est administrée à de faibles doses et entraîne une caractéristique inhibition de l'allongement à des concentrations plus fortes. Il convient d'ajouter que les réactions dépendent non seulement du matériel, mais encore de l'état sous lequel la racine est employée (racine liée à la plante, racine sectionnée, fragments de racine).

### Matériel et méthode

Les essais ont porté, d'une part, sur des *plantules entières* pour lesquelles on étudie l'allongement de leurs racines et, d'autre part, sur des fragments de racine (test R).

Les semences du *Lens culinaris Med.* (Villmorin) sont imbibées quatre heures dans de l'eau déionisée (obscurité, 25 °C) puis déposées – après lavage – dans des boîtes de Petri sur papier-filtre imbibé d'eau déionisée. Ces boîtes sont conservées dans les mêmes conditions pendant vingt-quatre heures, après quoi on sélectionne les plantules pour ne conserver que celles dont la longueur est de  $6,5 \pm 1,5$  mm.

Essais sur plantules entières: on place alors ces plantules sur papier-filtre en présence de 4 ml d'eau déionisée contenant ou ne contenant pas de la kinétine. Les boîtes de Petri (diam. 8 cm) sont déposées à l'étuve (obscurité, 25 °C) et l'on mesure régulièrement – et en «repiquant chaque fois le matériel biologique (Pilet et Went, 1956) – l'allongement et la formation des racines latérales.

Essais sur fragments de racine (test R): après la sélection, les plantules sont cultivées quarante-quatre heures dans les mêmes conditions. On les sélectionne à nouveau pour ne conserver que celles dont les racines mesurent  $18,0 \pm 1,5$  mm. A l'aide d'une guillotine spéciale, on prélève le sommet ( $3,3 \pm 0,2$  mm) de ces racines dont on mesure exactement (microscope et échelle micrométrique) leur longueur initiale. Ces fragments sont alors déposés sur des supports portant un papier-filtre et placés dans des boîtes de Petri (diam. 8 cm) contenant 10 ml d'une solution-tampon ( $\text{Na}_2\text{HPO}_4\text{—KH}_2\text{PO}_4$ ; pH: 5,1) additionnée de saccharose (conc. finale: 1 %). La technique de ce test a été décrite en détail ailleurs (Pilet, 1958; Pilet, Kobr et Siegenthaler, 1960).

### Résultats

#### *Essais sur des plantules entières*

Nous examinerons successivement les variations de la croissance des racines principales et la formation des racines latérales pour des plantules déposées dans des boîtes de Petri, en présence ou en absence de kinétine.

Pour cette série d'expériences, nous avons relevé parallèlement les longueurs des tiges de plantules traitées ou non. Mais l'extrême variabilité des résultats – déjà relevée par Fries (1960) qui analysa l'action de la kinétine sur des plantules de *Lupinus Hartwegii* – nous a amené à ne pas tenir compte des valeurs obtenues.

#### *Allongement des racines principales*

Pour des plantules traitées par de la kinétine à deux concentrations différentes ( $1,10^{-6}$  et  $1,10^{-4}\text{M}$ ), nous avons déterminé les variations de



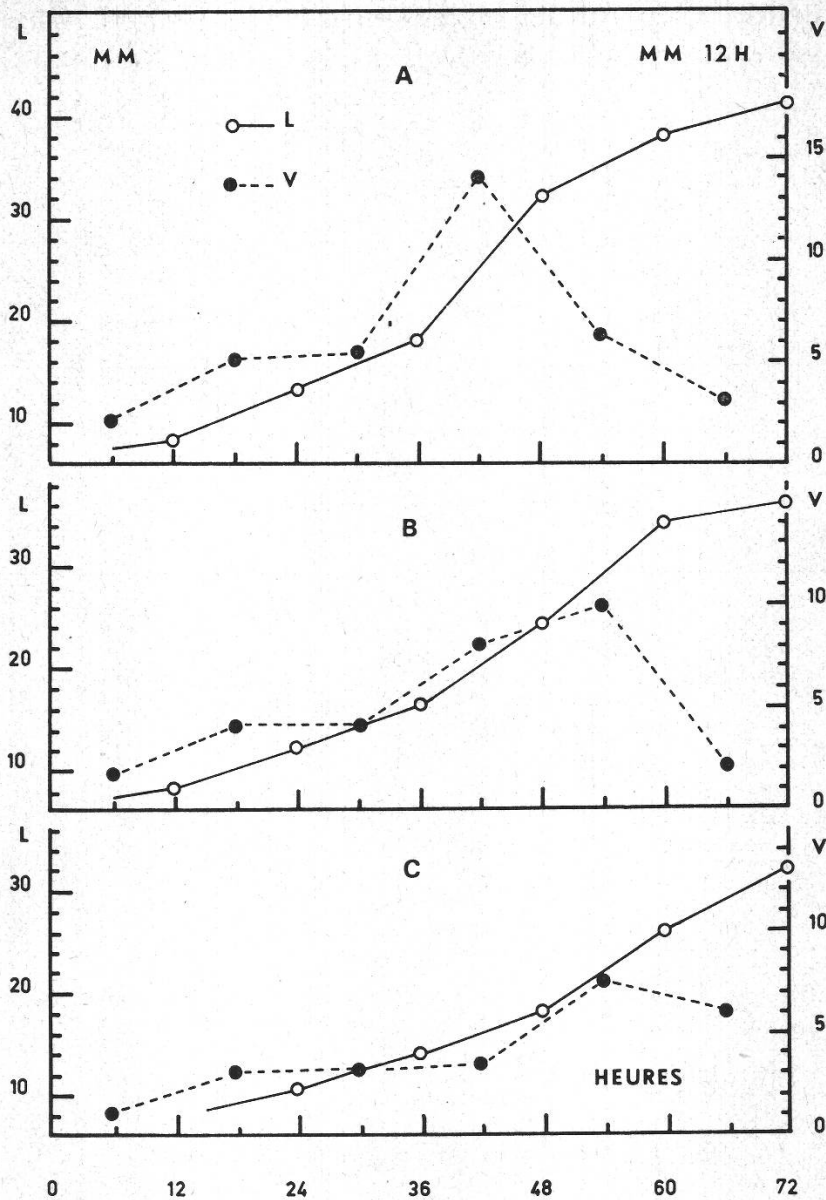


Figure 1

Variations de l'allongement (L) et de la vitesse de croissance (V) de racines intactes du *Lens* en fonction du temps (en heures)

- A. Lot témoin
  - B. Lot traité par de la kinétine ( $1,10^{-6}M$ )
  - C. Lot traité par de la kinétine ( $1,10^{-4}M$ )
- L en mm; V en mm/12 h

longueur des racines principales en fonction du temps. Les résultats, reportés dans la *figure 1*, permettent les remarques suivantes:

1. par rapport à celui du lot témoin, l'allongement des racines traitées par la kinétine est légèrement réduit;
2. la vitesse de croissance est également diminuée et l'optimum de vitesse d'allongement est «décalé» dans le temps.

Si l'on exprime ces résultats en valeurs relatives (pour-cent calculé par rapport au lot témoin), l'action de la kinétine est aisément mise en évidence.

Tableau I

Action de la kinétine sur l'allongement (L: valeurs absolues; %: valeurs relatives)<sup>1</sup> des racines intactes du *Lens*

Début du traitement:  $L_0 = 6,5 \pm 1,5$  mm

Durée du traitement (heures)	Concentration (M)				
	1,10 <sup>-∞</sup>	1,10 <sup>-6</sup>		1,10 <sup>-4</sup>	
	L	L	% <sup>2</sup>	L	% <sup>2</sup>
12	8,9	8,6	— 3,4	7,4	—16,8
24	13,6	12,7	— 6,6	11,8	—13,2
36	18,5	16,9	— 8,6	14,6	—21,0
48	32,7	25,0	—23,5	18,7	—42,8
60	38,4	34,6	— 9,9	26,9	—29,9
72	41,8	36,8	—11,9	32,5	—22,2

<sup>1</sup> Chaque chiffre correspond à la moyenne de 4 séries de mesure; chaque mesure portant sur 120 plantules.

<sup>2</sup> % =  $100 \cdot \left( \frac{TR-TE}{TE} \right)$  % > 0 : stimulation % < 0 : inhibition

Variations du lot témoin:  $\pm 1,15$  %

On constate (v. *tableau 1*) en effet que:

1. la kinétine exerce une faible action inhibitrice sur l'allongement des racines;
2. cette inhibition augmente si la dose de kinétine s'accroît;
3. pour des concentrations élevées (par ex. 1,10<sup>-4</sup>M), l'effet inhibiteur est maximum après quarante-huit heures de traitement puis diminue sensiblement.

Des essais semblables ont été répétés (pour une durée de traitement de quarante-huit et de septante-deux heures) mais en utilisant une plus large gamme de concentrations. Les résultats qui figurent dans le *tableau 2* autorisent les remarques suivantes:

1. l'inhibition de l'allongement des racines principales est d'autant plus élevée que la concentration de la kinétine est plus grande;

2. si le traitement se prolonge, l'effet inhibiteur est réduit; dans certains cas – et pour de faibles concentrations – on peut observer même une légère stimulation.

Tableau 2

Action de la kinétine sur l'allongement (valeurs relatives)  
des racines intactes du *Lens*

Début du traitement:  $L_0 = 6,5 \pm 1,5$  mm

Durée du traitement (heures)	Concentration (M)				
	$1,10^{-7}$	$1,10^{-6}$	$1,10^{-5}$	$1,10^{-4}$	$1,10^{-3}$
48 <sup>1</sup>	— 5,1	— 23,5	— 30,2	— 42,8	— 51,4
72	+ 1,7	— 11,9	— 16,4	— 22,2	— 30,5

<sup>1</sup> (V. fig. 4).

Variations du lot témoin:  $\pm 1,15$  %

### *Formation des racines latérales*

On peut déterminer le nombre des racines secondaires qui apparaissent sur les racines principales. Pour rendre plus facile l'expression des résultats, nous conviendrons – comme cela a été fait dans un précédent travail (Pilet, 1957) – de rapporter le nombre moyen des radicelles formées par

Tableau 3

Action de la kinétine sur la formation des racines latérales du *Lens*

Conditions expérimentales: v. tableau 1

NR: nombre moyen des racines latérales formées pour une racine principale<sup>1</sup>

%: valeur relative calculée à partir des résultats fournis par le lot témoin

Durée du traitement (jours)	Concentration (M)				
	$1,10^{-8}$	$1,10^{-6}$		$1,10^{-4}$	
	NR	NR	%	NR	%
4	8,1	10,0	+ 23,4	21,7	+ 167,9
5	14,4	19,7	+ 36,8	25,8	+ 79,1
6	19,7	27,5	+ 39,6	30,0	+ 52,3

<sup>1</sup> Chaque chiffre correspond à la moyenne de 6 séries de mesure; chaque mesure portant sur 60 racines principales.



racine. Chaque valeur correspond à la moyenne de six séries de mesures qui portent chacune sur 60 racines principales. Si nous étudions en fonction du temps, la formation des racines secondaires (*fig. 2; tableau 3*), nous constatons que:

1. la kinétine accroît la formation des radicelles et ceci d'autant plus qu'elle est utilisée à de fortes concentrations;
2. pour de faibles doses, cette stimulation paraît augmenter avec la durée du traitement alors que des concentrations plus fortes ont un effet immédiat très élevé qui diminue avec le temps.

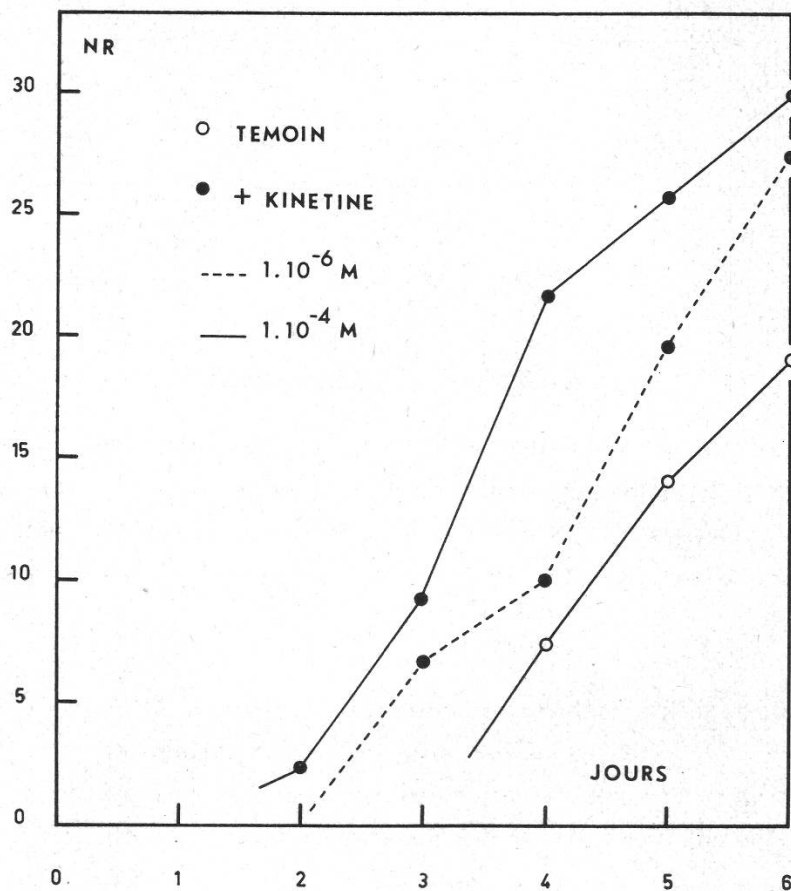


Figure 2

Formation des racines latérales (NR) en fonction du temps (jours) et en présence ou non de kinétine

NR: nombre moyen de racines secondaires formées par racine

Des essais identiques ont été réalisés (pour une durée de traitement de quatre et de six jours) mais en utilisant une plus large gamme de concentrations. Les résultats sont donnés dans le *tableau 4*; ils montrent que:

1. la stimulation de la formation des radicelles augmente avec la concentration;

2. toutefois, pour des doses élevées ( $1,10^{-3}M$ ), une inhibition dans la genèse des racines secondaires est observable;
3. si le traitement se prolonge, l'effet de stimulation est plus prononcé pour de faibles doses alors qu'il est réduit pour des concentrations plus élevées.

Tableau 4  
Action de la kinétine sur la formation des racines latérales  
(valeurs relatives) du *Lens*  
(v. tableau 3)

Durée du traitement (jours)	Concentration (M)				
	$1,10^{-7}$	$1,10^{-6}$	$1,10^{-5}$	$1,10^{-4}$	$1,10^{-3}$
4	+ 2,5	+ 23,4	+ 40,3	+ 167,9	— 10,5
6 <sup>1</sup>	+ 15,0	+ 39,6	+ 70,2	+ 52,3	— 64,6

<sup>1</sup> (V. fig. 4).

### *Essais sur des fragments de racine (test R)*

Nous avons repris une série d'analyses réalisées sur le test R (v. Pilet, 1961 b) en examinant successivement l'action de la kinétine administrée à diverses concentrations (de  $1,10^{-7}M$  à  $1,10^{-3}M$ ) et ceci pour des durées

Tableau 5  
Action de la kinétine sur l'allongement de fragments apicaux (test R)  
des racines du *Lens*  
Valeurs relatives<sup>1</sup>

Heures	Concentration (M)				
	$1,10^{-7}$	$1,10^{-6}$	$1,10^{-5}$	$1,10^{-4}$	$1,10^{-3}$
4	+ 13,1	+ 5,4	— 18,2	— 48,3	— 61,2
8 <sup>2</sup>	+ 20,2	+ 10,1	— 18,0	— 50,4	— 65,7
16	+ 19,6	+ 8,4	— 22,1	— 63,7	— 71,5
24	+ 11,8	— 4,2	— 19,4	— 47,0	— 73,7

<sup>1</sup> Chaque chiffre correspond à la moyenne de 12 séries d'essais et chaque essai porte sur 20 fragments de racine.

<sup>2</sup> (V. fig. 4).



d'incubation variable (de quatre à vingt-quatre heures). Les résultats reportés dans le *tableau 5* et dans la *figure 3* autorisent les remarques suivantes :

1. à faibles concentrations, et pour une brève incubation, la kinétine stimule l'allongement des fragments de racine ;
2. l'inhibition d'allongement, observée pour des doses plus élevées, est d'autant plus forte que la concentration est plus grande ;
3. s'il y a stimulation de croissance pour une incubation prolongée, cet effet passe par un optimum lorsque l'incubation est plus longue ;
4. s'il y a inhibition de croissance, elle augmente avec la durée de l'incubation pour diminuer ensuite.

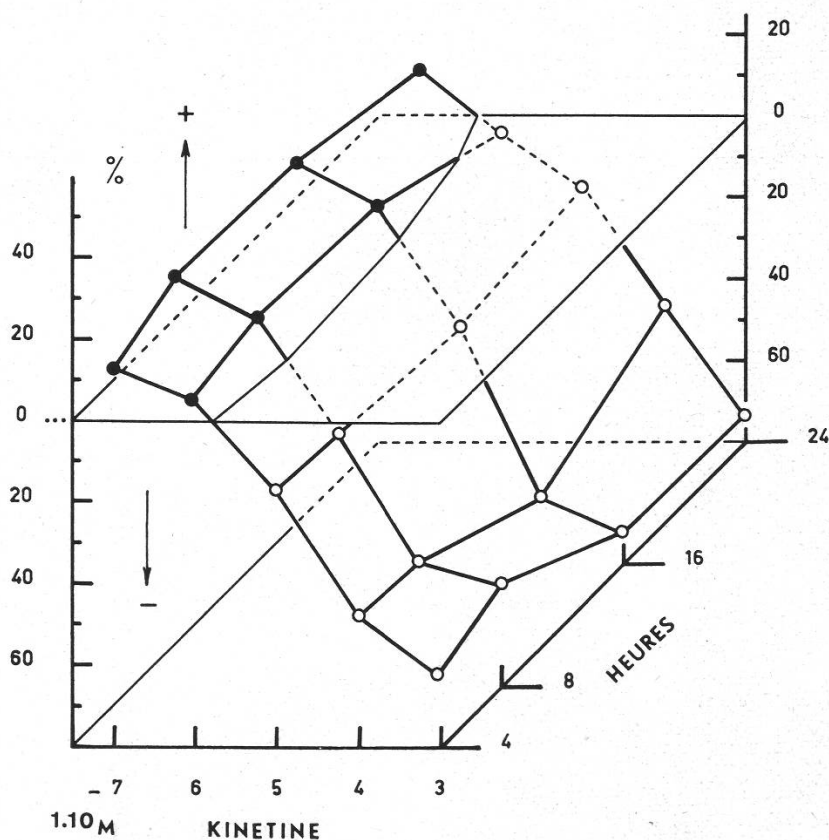


Figure 3

Action de la kinétine, à diverses concentrations ( $1,10^{-7}$  à  $1,10^{-3}M$ ) et en fonction du temps (heures) sur l'allongement de segments apicaux de racines du *Lens* (test R)

Valeurs relatives exprimées en pour-cent par rapport au lot témoin

### Comparaison des résultats

Il pouvait être intéressant de discuter les effets que la kinétine, aux diverses concentrations testées, entraînait sur l'allongement des racines (plan-

tules entières ou fragments) et sur la formation des radicelles. Il est clair – et les résultats précédemment discutés l'ont bien montré – que l'effet de cette substance dépend non seulement de la concentration sous laquelle on la fait agir, mais de la durée du traitement. Pour simplifier la comparaison des résultats obtenus, nous avons choisi, pour chacun des processus envisagés, un unique temps d'incubation, celui qui donnait, pour chaque série de mesures, les résultats les plus significatifs.

Ainsi, pour l'allongement des racines principales, nous avons relevé les valeurs pour une incubation de quarante-huit heures; pour celui des

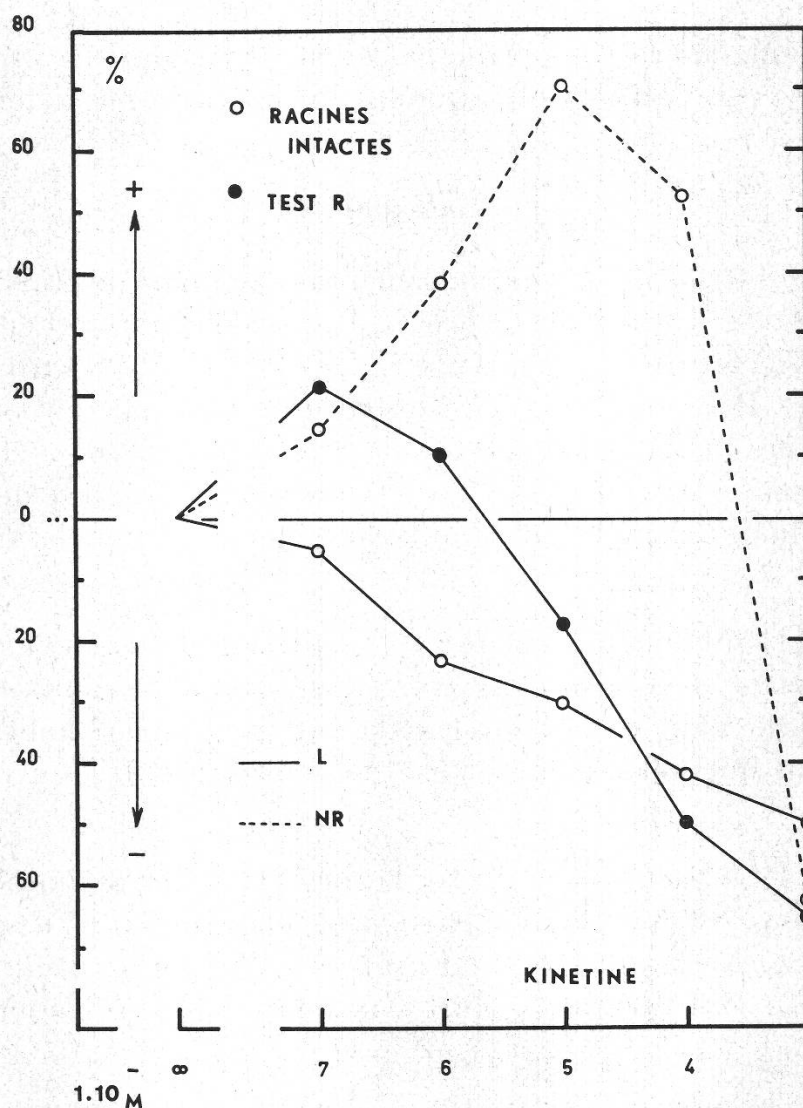


Figure 4

- Action comparée de la kinétine à diverses concentrations ( $1,10^{-\infty}$  à  $1,10^{-7}M$ ) sur :
- l'allongement (L) de racines intactes après quarante-huit heures de traitement
  - l'allongement (L) de fragments apicaux de racines pour une incubation de huit heures
  - formation des racines secondaires (NR) après six jours de traitement

Valeurs relatives exprimées en pour-cent par rapport au lot témoin

fragments de racine, l'incubation était de huit heures, et pour la formation des radicelles, nous n'avons conservé que les résultats relevés pour un traitement de six jours.

Les courbes obtenues sont données dans la *figure 4* qui montre que :

1. à de faibles concentrations, la kinétine stimule la formation des racines latérales et l'allongement des fragments de racines ;
2. à des concentrations plus fortes, elle active encore plus nettement la genèse des radicelles ;
3. à de très fortes concentrations, la formation des racines secondaires est inhibée ;
4. l'allongement des racines principales est constamment inhibée par la kinétine et ceci d'autant plus que la concentration est plus élevée.

### Discussion

L'action inhibitrice de la kinétine sur l'allongement des racines intactes a déjà été relevée à plusieurs reprises. Rappelons notamment les observations de Guttman (1957), Deysson (1959), McManus (1960) et Pilet (1961 b). Peu nombreux sont les résultats qui portent sur des fragments de racines, mais les recherches de Skinner et Shive (1955) sur les racines de tomate, et celles de Pilet (1961 b) sur les apex de racines de lentille, indiquent les effets de stimulation exercés par de la kinétine à de faibles doses.

Deysson (1959), sur des racines d'*Allium sativum*, relève que l'application de kinétine a notamment pour conséquence de réduire faiblement l'index mitotique alors que la durée de la mitose est sensiblement augmentée. Il est vrai que cet auteur utilise des doses très faibles (de  $1,10^{-8}$  à  $1,10^{-16}$ M).

Si la kinétine ne paraît pas affecter la formation des racines latérales du *Pisum* (Torrey, 1956), elle agit par contre en stimulant l'apparition des radicelles du *Lupinus Hartwegii* (Fries, 1960), et les résultats obtenus sur cette plante sont donc en accord avec ceux que nous venons de discuter.

Sans doute, le mécanisme d'action de la kinétine demeure encore peu clair (v. Miller, 1961). Sur des racines d'*Allium cepa*, Guttman (1957) observe que la kinétine a pour effet d'accroître rapidement le taux en ARN du noyau. Sur le même matériel, Jensen et Pollock (1958) relèvent également une élévation du taux en ARN et trouvent que la concentration en ADN est aussi plus forte, alors qu'ils n'observent aucune variation de la teneur en protéines.



Il n'est pas exclu, d'autre part, que les propriétés particulières de la kinétine puissent être, partiellement du moins, rapportées à l'action qu'elle semble exercer sur les auxines. Des essais sont en cours, dans notre laboratoire, relativement au rôle que la kinétine paraît jouer sur la dégradation auxines-oxydasique. De plus, la kinétine intervient dans le transport de l'acide  $\beta$ -indolylacétique (Pilet, 1965), comme l'avait indiqué déjà, dans quelques essais préliminaires sur des tiges de *Pisum*, Wickson et Thimann (1960). On peut noter que la kinétine, par contre, ne paraît pas se déplacer dans les organes végétaux (Thimann, 1963).

### Résumé

1. La kinétine entraîne, dans la plupart des cas, une inhibition de l'allongement des racines intactes du *Lens*; cet effet inhibiteur, qui augmente avec la concentration, dépend de la durée du traitement.
2. La kinétine stimule la formation des racines latérales excepté pour des doses très fortes où une inhibition légère peut être observée.
3. A faibles concentrations et pour une brève incubation, la kinétine accélère la croissance des segments apicaux (test R) des racines.

### Summary

1. In most cases kinetin causes an inhibition of growth in intact roots of *Lens*. Such an effect, increasing with an increasing concentration, depends on the time of incubation.
2. Kinetin stimulates the formation of lateral roots except for high concentrations where a slight inhibition occurred.
3. At short incubation and at small levels kinetin stimulates the growth of apical segments in roots.

### Zusammenfassung

1. Kinetin hemmt in den meisten Fällen das Längenwachstum von *Lens culinaris*; die Wirkung nimmt mit steigender Konzentration zu und hängt von der Behandlungsdauer ab.
2. Kinetin fördert die Bildung von Seitenwurzeln (mit Ausnahme sehr hoher Dosen, welche eine leichte Hemmung verursachen).
3. Bei geringen Konzentrationen und kurzer Anwendungsdauer stimuliert Kinetin das Wachstum apikaler Wurzelsegmente.

## Bibliographie

- Burström H. 1960. Influence of iron and gibberellic acid on the light sensitivity of roots. *Physiol. Plant.* **13**, 597.
- Butcher D.N. et Street H.E. 1960. Effects of kinetin on the growth of excised tomato roots. *Physiol. Plant.* **13**, 46.
- Danckwardt-Lillieström C. 1957. Kinetin induced shoot formation isolated roots of *Isatis tinctoria*. *Physiol. Plant.* **10**, 794.
- Deysson G. 1959. Action de la kinétine et de la thiokinétine sur la division et l'élongation cellulaires dans les racines d'*Allium sativum* L. *C.R. Acad. Sci.* **248**, 1214.
- Evenari M., Neumann G., Blumenthal-Goldschmidt S., Mayer A.M. et Poljakoff-Mayber A. 1958. The influence of gibberellic acid and kinetin on germination and seedling growth of lettuce. *Bull. Res. Counc. Israël.* **6 D**, 65.
- Fries N. 1960. The effect of Adenine and kinetin on growth and differentiation of *Lupinus*. *Physiol. Plant.* **13**, 468.
- Guttman R. 1957. Alterations in nuclear RNA metabolism induced by kinetin. *J. Biochem. Cytol.* **3**, 129.
- Jensen W.A. et Pollock E.G. 1958. Effect of kinetin on the protein and nucleic acid content of root tip cells. *Plant Physiol.* **33**, Suppl. XV.
- Kahn A. 1960. Promotion of lettuce seed germination by gibberellin. *Physiol. Plant.* **35**, 333.
- Kemp H.T., Fuller R.G. et Davidson R.S. 1957. Inhibition of plant growth by root-drench applications of kinetin. *Science* **126**, 1182.
- Kuraishi S. et Okumura F.S. 1956. The effect of kinetin on leaf growth. *Bot. Mag. Tokyo* **69**, 300.
- Lee A.E. 1959. The effects of various substances on the comparative growth of excised tomato roots of clones carrying dwarf and normal alleles. *Amer. J. Bot.* **46**, 16.
- McManus A. 1960. Certain mitotic effects of kinetin, GA, ABIA and HM on the root of *Allium cepa*. *Nature* **185**, 44.
- Miller C.O. 1961. Kinetin and related compounds in plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **12**, 395.
- Skoog F., Okumura F.S., Von Saltza M.H. et Strong F.M. 1956. Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division. *J. Amer. Chem. Soc.* **78**, 1375.
- Pilet P.E. 1957. Action de l'acide  $\beta$ -indolylacétique, à diverses températures, sur la croissance des racines et la formation des radicules du *Lens*. *Phyton (Argentina)* **8**, 13.
- 1958. Etude chromatographique des facteurs de croissance radiculaires. *C.R. Acad. Sci.* **246**, 2399.
- 1961 a. Les phytohormones de croissance. Masson Ed., Paris.
- 1961 b. Interaction entre la 6-furfurylaminopurine (kinétine) et l'acide  $\beta$ -indolylacétique. *Rev. gén. Bot.* **68**, 345.
- 1965. Action de la kinétine sur le transport de l'acide  $\beta$ -indolylacétique. (En préparation).
- Kobr M. et Siegenthaler P.A. 1960. Proposition d'un test «racine» (*Lens*) pour le dosage auxinique (méthode et applications). *Rev. gén. Bot.* **67**, 573.
- et Went F.W. 1956. Control of growth of *Lens culinaris* by temperature and light. *Amer. J. Bot.* **43**, 190.

- Skinner C.G. et Shive W. 1955. Synthesis of some 6-(substituted) amino purines. *J. Am. Chem. Soc.* **77**, 6692.
- Strong F.M. 1958. Topics in microbial chemistry. Antimycin, coenzyme A, kinetin and kinins. *J. Wiley*, New York.
- Thimann K.V. 1963. Plant growth substances; past present and future. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **14**, 1.
- Torrey J.G. 1956. Chemical factors limiting lateral root formation in isolated pea roots. *Physiol. Plant.* **9**, 370.
- Wickson M. et Thimann K.V. 1960. The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. II. The transport of IAA in Pea stems in relation to apical dominance. *Physiol. Plant.* **13**, 539.