

# Etude de l'inhibition de la croissance radriculaire par le DL-trytophane

Autor(en): **Pilet, Paul-Emile / Kobr, Michel**

Objekttyp: **Article**

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

Band (Jahr): **68 (1958)**

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-47917>

## **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.

# Etude de l'inhibition de la croissance racinaire par le DL-tryptophane

Par Paul-Emile Pilet et Michel Kobr

Laboratoire de Physiologie végétale (Université de Lausanne)

Manuscrit reçu le 6 mai 1958

## Avant-propos

Depuis les recherches d'un certain nombre d'auteurs, parmi lesquels nous nous bornerons à citer Skoog (27), Thimann (29), Avery et Berger (2), Link et Eggers (11), Wildman, Ferri et Bonner (31), Larsen et Bonde (9) et Libert (10), le tryptophane est considéré comme un des précurseurs essentiels de l'acide  $\beta$  indolyl-acétique (ABIA). Actuellement, on peut même se faire une idée relativement exacte des diverses étapes biochimiques qui du DL-tryptophane (DLT) mènent à l'ABIA (Jones, Metcalfe et Sexton [7], Kulescha [8], Reinert [25], Gordon [5], Wolf [32]). Par contre, on est encore très mal renseigné sur l'action physiologique exercée par le DLT sur les processus de croissance et, en particulier, on ne sait que fort peu de chose concernant le rôle joué par le DLT comme régulateur de l'allongement racinaire. Mentionnons pourtant les expériences de Terroine (28) portant sur les racines du haricot et celles de Pohl (24) basées sur l'emploi du test « racines de cresson » préconisé par Moewus. Dans ces deux publications, il est démontré que le DLT entraîne un arrêt de croissance de la pointe des racines traitées, une hypertrophie caractéristique de diverses régions et l'apparition accélérée de nombreuses racines secondaires. De tels symptômes, manifestement comparables à ceux qui furent observés lors d'un accroissement de la teneur en auxines endogènes (Pilet [15]), étaient bien la preuve que le DLT, *in vivo*, se transformait en hormones actives. C'est avec l'intention de préciser, entre autres, le mode d'action du DLT que nous avons étudié l'action combinée de l'ABIA, du DLT et de l'hydrazide maléique (Pilet [17]) sur la croissance des racines du Lens et sur les répercussions de tels traitements sur la teneur en hormones extractibles. Retenons de ce travail que l'application du DLT se traduit 1. par une inhibition de la croissance racinaire (le ralentissement de la vitesse d'élongation est d'autant plus élevé que la concentration en DLT est plus forte); 2. par un accroissement de la teneur en auxines endogènes.

Ce travail qui concerne le même matériel que nous avons précédemment utilisé, a pour but de préciser le rôle d'inhibiteur joué par le DLT et d'analyser les réactions de levée d'inhibition.

### Matériel et méthode

Les observations ont porté sur de jeunes plantules du *Lens culinaris* Med. La technique de culture est comparable à peu de choses près à celle habituellement utilisée pour ce matériel (Pilet [13/14], Pilet et Went [23]) et correspondant à un optimum des conditions de croissance. Nous en donnerons un bref résumé:

L'imbibition des graines se fait dans l'eau distillée décarbonatée, à raison de 100 ml de liquide pour 100 graines environ. Les semences sont maintenues en imbibition pendant 25 h à peu près, à une température de  $20,5^{\circ} \text{C} \pm 0,5$ . Les graines sont ensuite soigneusement rincées, puis mises en germination dans des boîtes de Petri (diamètre: 9,5 cm) dont le fond est garni d'un papier filtre imbibé de 4 ml de solution. Chaque boîte contient 10 graines. La germination se fait à l'obscurité et à  $20,5^{\circ} \text{C} \pm 0,5$ . Dans la série d'expériences comprenant des repiquages, ceux-ci sont précédés d'un lavage individuel préalable dans la solution qui servira de milieu de repiquage. Les mesures de longueurs se font en lumière rouge de faible intensité, elles sont immédiatement enregistrées sur bandes magnétiques (dictaphone) et les valeurs sont calculées en bloc.

Le tryptophane utilisé est du DL-tryptophane (optiquement inactif) de la maison Merk, son PM est de 204,22. Les solutions employées sont des solutions aqueuses fraîchement préparées. Il a été démontré que le DLT dissous à chaud vers  $90^{\circ} \text{C}$  (Gordon et Wildman [6]) ou traité à l'autoclave (Roberts et Street [26]) donne naissance à une certaine quantité d'ABIA, aussi avons-nous préparé nos solutions à froid. Il n'est pas impossible toutefois qu'un peu de DLT ne se transforme en ABIA par action bactérienne (Bertelot et Amoureux [3]), dans ce cas il y aurait une erreur (faible sans doute) dans l'appréciation des concentrations de DLT administrées. Les expériences ont pour objet la mesure de la seule longueur des racines. Chaque valeur moyenne est établie sur la base de 100 déterminations approximativement. Chaque série de culture comprend un lot témoin. Les mesures d'allongement des autres lots sont rapportées à celles des racines témoins, ce qui permet de calculer les valeurs relatives de l'inhibition en appliquant les formules que nous utilisons habituellement (Pilet [12]).

$$\frac{L_{\text{TR}} - L_{\text{TE}}}{L_{\text{TE}}} \cdot 10^2 = \% \text{ d'action}$$

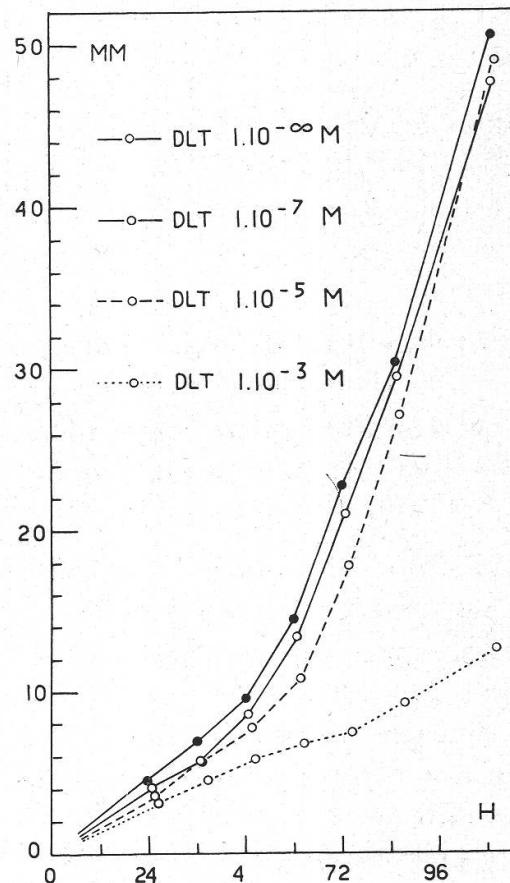
Ce % sera positif, si  $L_{\text{TR}}$  est supérieur à  $L_{\text{TE}}$ , ceci correspond à une stimulation. Il sera négatif dans le cas inverse.

## Résultats

### *Influence de la concentration de DLT*

Une première série d'essais avait pour propos de mettre en évidence l'importance de la concentration du DLT. Le traitement a lieu au moment de la mise en culture. Trois concentrations de DLT sont utilisées ( $1 \cdot 10^{-7}$ ,  $1 \cdot 10^{-5}$  et  $1 \cdot 10^{-3}$  M) et comme il est indiqué précédemment 4 ml de solution sont employés pour 10 semences et par boîte de Petri.

Figure 1  
Allongement (MM) de racines traitées au début de la germination par du DL-tryptophane (diverses concentrations), exprimé en fonction du temps (H: heures)



L'examen de la figure 1 et du tableau indique nettement que l'application immédiate du DLT entraîne une inhibition de l'allongement racinaire, inhibition qui est d'autant plus forte que la concentration du DLT est plus élevée.

### *Importance de la période de traitement*

Nous avons consacré un certain nombre de travaux à l'étude de la variation de la teneur en auxines endogènes des racines et nous avons pu établir le schéma suivant (Pilet [12, 13, 14, 16]):

- phase 1: départ de la germination, la racine est très jeune, sa croissance est faible, elle ne contient que très peu d'auxines actives;
- phase 2: la croissance augmente, le taux en auxines s'élève;

Tableau  
Variations de longueur de racines en présence du DLT

L: longueur moyenne (100 mesures) en mm

‰: ‰ d'inhibition rapporté au témoin

Temps <sup>1</sup>	Concentration en DLT en M						
	1·10 <sup>-∞</sup>	1·10 <sup>-7</sup>		1·10 <sup>-5</sup>		1·10 <sup>-3</sup>	
	L	L	‰	L	‰	L	‰
24	4,6	4,0	13,9	3,5	23,1	3,1	33,3
36	6,9	5,7	18,3	5,2	24,2	4,5	35,1
48	9,5	8,6	9,6	7,7	19,0	5,8	39,1
60	14,3	13,3	7,8	10,7	26,1	6,7	53,6
72	22,7	20,9	8,0	17,7	21,8	7,4	67,4
84	30,4	29,3	3,8	27,2	10,9	9,2	69,7
108	50,5	47,7	5,5	48,6	3,8	12,7	72,0

phase 3: la vitesse d'élongation passe par une valeur maxima et décroît, la teneur en hormones actives continue à s'accroître;

phase 4: la racine entre dans une phase d'inhibition, la dose auxinique est devenue susoptimale; l'assise péricyclique est excitée, les radicelles apparaissent.

Ces observations ont d'ailleurs été confirmées ou utilisées sur d'autres types de racines (Burström [4], Torrey [30], Aberg [1]).

Des considérations précédentes, on peut dire que l'«état auxinique» change avec l'âge des racines. Il paraît donc évident qu'un traitement par un facteur de croissance n'aura pas les mêmes conséquences s'il a lieu lorsque les racines se trouvent dans la phase 1 ou dans une autre des phases indiquées. En ce qui concerne l'ABIA, par exemple, nous avons montré que des doses très faibles sont susceptibles d'entraîner une stimulation d'allongement lorsque le traitement est précoce, alors qu'en général, ces mêmes concentrations inhibent la croissance radiculaire (Pilet [16, 20]). Qu'en est-il de l'action du DLT, appliqué à divers stades de développement des racines du *Lens* ?

Pour étudier ce problème, nous avons procédé ainsi: la mise en culture se fait sur eau distillée et papier filtre selon la technique décrite plus haut. Un lot est ensemencé directement sur DLT à 1·10<sup>-3</sup> M, les autres sur papier filtre sans DLT (1·10<sup>-∞</sup> M). Ces racines vont rester sur ce

<sup>1</sup> Nous avons reporté le temps moyen.

En effet lors d'une série de mesure, il n'a pas été possible de réaliser les observations au même moment. C'est d'ailleurs pourquoi, dans le graphique (voir fig. 1), les valeurs n'ont pas été reportées sur un même axe, on a mesuré très exactement le moment où la mesure a été faite.

milieu pendant un temps variable (24, 74 et 98 h) et seront alors repiquées sur un milieu contenant du DLT à  $1 \cdot 10^{-3}$  M. Les résultats exposés dans la figure 2 permettent les conclusions suivantes:

1. les conséquences d'un traitement par le DLT dépendent du moment où cette substance a été appliquée;
2. quelle que soit la période de traitement, le DLT entraîne toujours pour la concentration choisie ( $1 \cdot 10^{-3}$  M) une inhibition de la croissance raculaire;

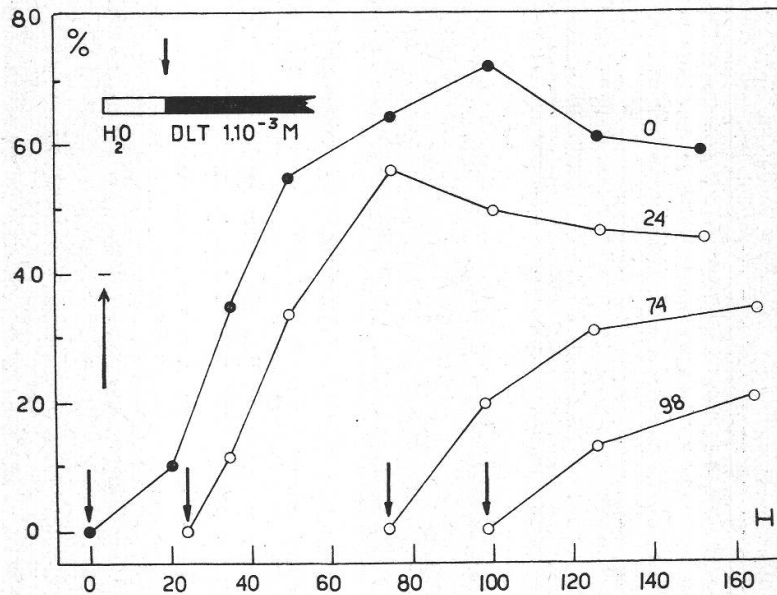


Figure 2

% d'inhibition de l'allongement de racines qui, avant d'être traitées par du DLT ( $1 \cdot 10^{-3}$  M) ont été cultivées pendant un certain temps (0, 24, 74 et 98 h) sur un milieu dépourvu de DLT

3. la valeur absolue de cette inhibition est d'autant plus forte que le traitement est plus précoce;
4. la rapidité de la manifestation de l'action inhibitrice, mesurée par la pente de la courbe traduisant le % d'inhibition, à l'origine, est faible pour un traitement précoce, elle s'accroît rapidement, puis diminue lentement au fur et à mesure que le traitement est plus tardif.

Nous discuterons plus loin le sens de ces observations et les possibilités d'interprétation qu'on en peut donner.

#### *Etude de la levée d'inhibition*

Dans les essais précédents, les plantules étaient placées, pendant un certain temps, sur du papier filtre imprégné d'eau distillée, puis elles étaient traitées par du DLT. Nous allons réaliser l'expérience inverse,

c'est-à-dire que nous laisserons les racines en contact avec le DLT pendant un temps variable, puis nous les placerons dans un milieu dépourvu de DLT (filtre et eau distillée). Toutes les semences sont déposées dans des boîtes de Petri contenant  $1 \cdot 10^{-3}$  M de DLT, concentration que nous savons être fortement inhibitrice. Après 24, 48 et 74 h, on lève l'inhibition par repiquage sur des filtres sans DLT. Les résultats sont donnés dans la figure 3 et permettent les conclusions suivantes:

1. le passage d'un milieu riche en DLT à un milieu qui en est dépourvu se traduit toujours par une levée de l'inhibition de croissance;

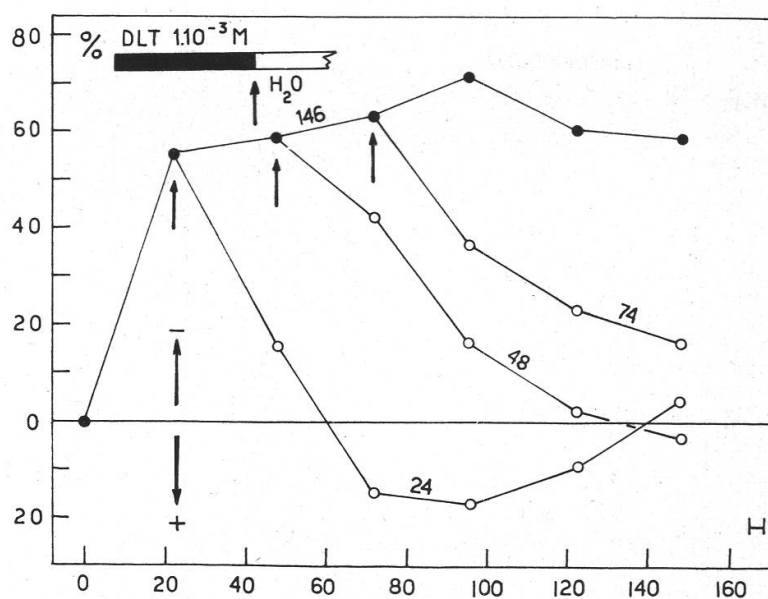


Figure 3

% d'inhibition (—) ou de stimulation (+) de l'allongement de racines cultivées sur un milieu contenant du DLT ( $1 \cdot 10^{-3}$  M), puis repiquées après 74, 48 et 24 h sur un milieu dépourvu de DLT

2. cette levée d'inhibition est d'autant plus efficace que le traitement est plus précoce;
3. elle peut même aboutir à une activation de la croissance (plus de 15%), si le repiquage se fait très tôt (soit après 24 h de culture en contact avec du DLT);
4. l'inhibition peut d'ailleurs diminuer, voire disparaître si le repiquage se fait après 48 h;
5. si le repiquage est plus tardif encore, l'inhibition n'est alors jamais levée totalement, du moins dans le cadre de la durée de nos essais présentés ici.

## Discussion

Les observations dont il est fait mention dans ce travail concordent avec celles de Terroine (28) et de Pohl (24) réalisées sur un matériel différent, elles vérifient complètement les résultats précédemment obtenus sur un matériel identique (Pilet [17]). Le DLT inhibe la croissance des racines et ceci d'autant plus que sa concentration est plus élevée. Ainsi que nous le disions plus haut, cette observation prouve que le DLT est converti, partiellement du moins en ABIA.

On pouvait alors penser que la période de traitement au DLT devait influencer fortement le sens de la réponse des organes traités, puisque, ainsi que nous le démontrions, l'état auxinique des racines varie avec l'âge (Pilet [16]) et nous aurions pu nous attendre à obtenir des résultats comparables avec ceux correspondant à l'action de l'ABIA appliqué à diverses phases de la croissance radriculaire (Pilet [16, 20]). Sans doute devons-nous préciser que les traitements sont très rapprochés et se situent presque tous en phase primaire de la croissance des racines. Mais, puisqu'une concentration de DLT de  $1 \cdot 10^{-3}$  M entraînait immédiatement au départ une inhibition de l'allongement radriculaire, l'application de ce corps devrait se traduire par une inhibition d'autant plus forte que le moment du traitement était moins précoce.

Or ce n'est pas ce que nous avons observé, puisque nous avons montré que l'inhibition décroît sensiblement pendant qu'augmente la période que nous pourrions appeler d'«attente». Plusieurs hypothèses paraissent devoir être retenues pour interpréter ce phénomène à première vue en contradiction avec les données précédemment rassemblées relatives aux variations métaboliques des auxines de racines d'âge différent. Nous sommes en droit de supposer tout d'abord que des racines prises à des stades différents ne vont pas absorber de la même façon les substances qu'on leur donne, la pénétration du DLT peut fort bien être ralentie et par conséquent, ce que nous dosons finalement par une mesure d'action sur l'allongement, c'est une quantité de DLT plus faible mise à la disposition des organes traités. Ce que l'on sait sur la variation rapide, au cours de la croissance, de la structure d'une part et du métabolisme d'autre part des racines, nous autorise à conserver cette hypothèse. Un second argument peut venir expliquer le phénomène décrit plus haut. S'il paraît aujourd'hui certain que le DLT se transforme en ABIA, il n'est pas sûr que ces processus biochimiques se réalisent toujours de la même façon et avec la même vitesse. Il paraît plausible d'admettre que la conversion des précurseurs soit liée à l'état de sénescence d'un tissu, comme nous l'avons démontré, par exemple en ce qui concerne l'activité auxines-oxydasique (Pilet [18, 19, 21], Pilet et Galston [22]), la transformation du tryptophane en auxines se faisant vraisemblablement par voie enzymatique (Wildman, Ferri et Bonner [31]), une telle comparaison



nous semble parfaitement valable. Ainsi donc ces deux premières hypothèses nous permettraient de comprendre la diminution d'«efficacité» du DLT lorsque cette substance est appliquée à des phases différentes de la croissance racinaire<sup>1</sup>.

Mais on peut encore supposer que le DLT se manifeste par des actions indirectes sur la croissance, en agissant par exemple sur le métabolisme respiratoire. Or, avec l'âge, les racines présentent d'importantes modifications dans leurs échanges d'oxygène et de gaz carbonique. L'action du DLT sera par conséquent également modifiée. Nous reprendrons plus loin cet aspect du problème.

Les essais concernant la levée d'inhibition doivent être également discutés. Ils indiquent nettement que les racines, primitivement inhibées dans leur croissance par des doses élevées de DLT, présentent dès l'instant où elles sont privées de ce précurseur une stimulation de leur allongement par rapport à celles qui sont demeurées en contact avec le DLT. Cette observation indique que l'ABIA, accumulé dans les tissus et provenant du DLT fourni, est très rapidement dégradé. En effet, la levée d'inhibition est quasi instantanée. Nous pouvons nous expliquer facilement ce phénomène en faisant intervenir les systèmes auxines-oxydasiques. Ces enzymes assurent la dégradation rapide des auxines endogènes et, dans les racines du *Lens* et pour différentes régions tout particulièrement, elles sont très actives (Pilet [18], Pilet et Galston [22]). On comprend ainsi que dès l'instant où l'on supprime une source de précurseurs et par conséquent d'auxines, la teneur des hormones internes va très rapidement baisser. Le phénomène de levée d'inhibition apporte une preuve supplémentaire à l'existence des auxines-oxydases racinaires. Mais dans cette étude, nous n'avons considéré l'action du DLT que dans ses relations avec l'ABIA, comme précurseur actif de ces hormones de croissance et nous avons interprété les divers aspects des traitements au DLT, en tenant compte des variations subies *in vivo* par les auxines endogènes. Il est incontestable que les conséquences de traitements des racines par le DLT atteignent d'abord les processus métaboliques caractérisant les hormones de croissance. Pourtant, et quelques expériences préliminaires l'ont nettement montré, il paraît certain que le DLT soit capable d'entraîner d'autres perturbations que celles qui jusqu'à maintenant ont été discutées. Par exemple cette substance peut modifier sensiblement le métabolisme respiratoire des tissus traités et agir ainsi, mais d'une façon indirecte, sur la croissance

<sup>1</sup> L'emploi du DLT, marqué par du radio-carbone nous permettra de mieux situer ce problème et d'apprécier ainsi la valeur des hypothèses précédentes. Cette étude actuellement en cours fera l'objet d'une publication ultérieure en collaboration avec MM. Lerch et Kobr.

D'autre part, l'analyse radiochromatographique d'extraits racinaires, en collaboration avec M<sup>lle</sup> Mercanton et M. Siegenthaler, nous apportera des renseignements complémentaires précis quant aux relations entre l'âge des organes traités et l'importance de la conversion en ABIA de précurseurs actifs.

radiculaire. Des expériences, basées entre autres sur l'emploi de l'appareil de Warburg sont en cours pour préciser le plus exactement possible, le mécanisme d'action du DLT sur le métabolisme général des racines<sup>1</sup>.

### Résumé

Du DLT ( $1 \cdot 10^{-7}$  à  $1 \cdot 10^{-3}$  M), appliqué au départ de la germination de graines du *Lens culinaris* Med., entraîne une inhibition de la croissance des racines d'autant plus forte que sa concentration est plus élevée. Ce ralentissement de l'allongement radiculaire par du DLT est également d'autant plus grand que le traitement est plus précoce. Le passage de racines d'un milieu riche en DLT à un milieu qui en est dépourvu se traduit toujours par une levée de l'inhibition de croissance. Ces résultats sont discutés et le rôle du DLT est interprété, en s'appuyant sur les variations de la teneur en auxines endogènes d'une part et sur celles de l'activité de systèmes auxines-oxydasiques d'autre part, en fonction de l'âge des racines utilisées.

### Summary

Tryptophane (DLT), applied at a concentration of  $1 \cdot 10^{-7}$  to  $1 \cdot 10^{-3}$  M (start of germination of seeds of *Lens culinaris* Med.) produces an inhibition of root growth which increases with increasing concentrations of DLT. This inhibition is connected with the period of the treatment (growth inhibition decreases if treatments were later). If, after culture with DLT, roots are placed in free DLT medium, there is a reduced inhibition which even turns into stimulation. These observations are discussed in relation to previous results on the variations of endogenous auxins and auxins-oxidases activity (related with aging) in the same test material.

### Bibliographie

1. Aberg, B. Auxin relation in roots. *Ann. Rev. of Plant Physiol.* 8, 153, 1957.
2. Avery, G. S., and Berger, J. Tryptophane and phytohormone precursors. *Science* 98, 513, 1943.
3. Berthelot, A., et Amoureux, G. Sur la formation d'acide indole-3-acétique dans l'action du *Bacterium tumefaciens* sur le tryptophane. *C. R. Acad. Sc.* 206, 537, 1938.
4. Burström, H. Physiology of root growth. *Ann. Rev. of Plant Physiol.* 4, 237, 1953.
5. Gordon, S. A. The biogenesis of natural auxins. In "The chemistry and mode of action of plant growth substances." *Proc. Wye Coll., London* 65, 1955.
6. — and Wildman, S. G. The conversion of tryptophane to a plant growth substance by condition of mild alkalinity. *J. Biol. Chem.*, 147, 389, 1943.
7. Jones, R. L., Metcalfe, T.P., and Sexton, W. A. The relation-ship between the constitution and the effect of chemical compounds on plant growth. *The biochem. J.*, 45, 143, 1949.

<sup>1</sup> L'ensemble de ces recherches fait présentement l'objet d'une partie d'un travail de doctorat que poursuit M. Kobr dans notre laboratoire.

8. Kulescha, Z. Recherches sur la transformation du tryptophane sous l'action des tissus de topinambour. C. R. Acad. Sc., **228**, 1304, 1949.
9. Larsen, P., and Bonde, E. Auxins and auxin precursors in plants. Nature, **171**, 180, 1953.
10. Libbert, E. Pflanzeneigene Hemmstoffe und fermentative IES-Bildung aus Tryptophan *in vitro*. Naturw., **44**, 540, 1957.
11. Link, G., and Eggers, V. Enhanced auxin activity of tomato tissues in presence of l-tryptophane. Bot. Gaz., **105**, 282, 1943.
12. Pilet, P. E. Contribution à l'étude des hormones de croissance (auxines) dans la racine du *Lens culinaris* Med. Mém. Soc. vaud. Sc. nat., **10**, 137, 1951.
13. — Répartition et variations des auxines dans les racines du *Lens*. Experientia, VII/7, **262**, 1951.
14. — Physiologie des racines du *Lens* et hormones de croissance *Phyton* (Austria), **4**, 247, 1953.
15. — Variations histophysiologiques des racines du *Lens* à la suite de traitements auxiniques. C. R. Acad. Sc., **237**, 1352, 1953.
16. — Variations de croissance des racines et phénomènes auxiniques. VIII<sup>e</sup> Congr. intern. Bot., Paris, **11**, 178, 1954.
17. — Action de l'acide  $\beta$  indolyl-acétique, du DL-tryptophane et de l'hydrazide maléique sur la croissance et la teneur en auxines des racines. Bull. Soc. bot. suisse, **66**, 26, 1956.
18. — Variations de l'activité des auxines-oxydases dans les racines du *Lens*. Experientia, XIII/1, **35**, 1957.
19. — Activité des auxines-oxydases et vieillissement des tissus. C. R. Acad. Sc., **245**, 371, 1957.
20. — Action de l'acide  $\beta$  indolyl-acétique, à diverses températures sur la croissance des racines et la formation des radicules du *Lens*. *Phyton* (Argentina), **8**, 13, 1957.
21. — Aspect biochimique du vieillissement des tissus végétaux. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., **66**, 473, 1957.
22. — and Galston, A. W. Auxin destruction, peroxidase activity and peroxide genesis in the roots of *Lens culinaris*. *Physiol. Plantarum*, **8**, 888, 1955.
23. — and Went, F. W. Control of growth of *Lens culinaris* by temperature and light. *Amer. J. Bot.*, **43** 190, 1956.
24. Pohl, R. Die Kressewurzel als Testobjekt für Wuchs- und Hemmstoffe. *Zeitschr. f. Bot.*, **40**, 307, 1952.
25. Reinert, J. Wachstum. *Fortschr. Bot.*, **16**, 330, 1954.
26. Roberts, E. H., and Street, H. E. The continuous culture of excised Rye roots. *Physiol. Plantarum*, **8**, 238, 1955.
27. Skoog, F. A deseeded *Avena* testmethod for small amounts of auxin and auxin precursors. *Journ. gen. Physiol.*, **20**, 311, 1937.
28. Terroine, Th. Action rhizogène du tryptophane dans les phases initiales de la germination. *Rev. gén. Bot.*, **55**, 247, 1948.
29. Thimann, K. V. The physiology of nodule formation. Third. Comm. Intern. Soc. Soil Sci., Trans. A, **24**, 1939.
30. Torrey, J. G. Physiology of root elongation. *Ann. Rev. of Plant Physiol.*, **7**, 237, 1956.
31. Wildman, S. G., Ferri, M., and Bonner, J. The enzymatic conversion of tryptophane to auxin by Spinach leaves. *Arch. Biochem.*, **13**, 131, 1947.
32. Wolf, F. T. The production of indole acetic acid by the cedar apple fungus, and its identification by paper chromatography. *Phytopathol. Zeitschr.*, **26**, 219, 1956.