

Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 64 (1948-1950)
Heft: 277

Artikel: Quelques facteurs qui influencent la croissance des premières racines de *Triticum vulgare* VILL
Autor: Wurgler, W.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-273988>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 19.11.2024

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

Quelques facteurs qui influencent la croissance des premières racines de *Triticum vulgare* VILL.

PAR

W. WURGLER

(Séance du 17 mai 1950)

INTRODUCTION.

La croissance des racines est étudiée depuis fort longtemps. SACHS (34) détermina les zones d'allongement, ainsi que l'effet de la température et de la pesanteur sur le comportement de ces organes. D'autres ont complété ses résultats. Mais ces essais ne permettent pas de trouver les substances nutritives que la racine tire de l'endosperme ou des cotylédons. Pour préciser qualitativement et quantitativement les matières de construction dont la racine a besoin, il faut la séparer des organes de réserve et de la plantule entière, faire des cultures de racines. La racine est un organe hétérotrophe ne pouvant pas faire la synthèse élémentaire des hydrates de carbone; il faut les lui procurer sous forme de sucres, glucose ou saccharose p. ex. (45). Des solutions sucrées étant rapidement envahies par des micro-organismes, si on les laisse à l'air libre, les cultures de racines isolées doivent se faire dans des conditions strictement aseptiques.

KOTTE (23) et ROBBINS (31) ont été les premiers qui ont réussi à mettre des racines isolées en culture in vitro. ROBBINS a utilisé une solution minérale sucrée. Mais ses racines n'ont jamais prolongé leur croissance au delà de 6 semaines, même si les solutions de culture étaient renouvelées régulièrement. Des facteurs de caractère vitaminique fournis à la racine non détachée de la plantule par les feuilles vertes doivent entrer en jeu. ROBBINS (32) essaie d'ajouter divers extraits végétaux à la solution minérale, mais sans succès. Seul le peptone et l'extrait de levure autolysée permettent de prolonger la vie des racines jusqu'à 12 semaines.

Ce n'est que douze ans plus tard que WHITE (39) réussit à cultiver des méristèmes radiculaires de tomates de façon illimitée. Il utilise une solution minérale additionnée de saccharose et d'extrait de levure. Sa méthode consiste à repiquer à intervalles réguliers les méristèmes. Le repiquage correspond à un rajeunissement de la pointe. Des racines non repiquées vieillissent rapidement. « Le méristème », dit BOUILLENNE (11), « est soulevé par son travail et s'éloigne de plus en plus de son point de départ. Le méristème subit le ralentissement provoqué par la distance que doivent parcourir les matériaux ». Ce ralentissement existe chez les racines non détachées de la plante et d'une manière encore plus marquée chez les racines isolées cultivées *in vitro*. Le ralentissement supplémentaire dans le dernier cas pourrait être dû à l'absence de facteurs inconnus existant dans la plante entière.

GAUTHERET dit en parlant des racines cultivées *in vitro* (18) : « Il ne semble pas que l'arrêt de la croissance soit dû à l'épuisement du milieu nutritif, car le volume de celui-ci est considérable en comparaison de la taille des racines. Il se peut que le milieu devienne progressivement toxique, par suite de la sécrétion par les racines de substances nocives, mais cette sécrétion... n'a pas été précisée dans le cas des racines isolées. Enfin, le facteur le plus important de ce ralentissement de croissance paraît être l'influence inhibitrice qu'exercent les tissus différenciés sur la prolifération de la région méristématique, action d'autant plus marquée que la longueur de la racine est plus grande ».

Les recherches de WURGLER (45) semblent soutenir indirectement cette hypothèse. Il a transféré des racines cultivées isolément après le ralentissement de leur croissance dans un milieu nouveau sans pouvoir prolonger la vie des méristèmes au delà d'une certaine limite même en ajoutant du glucose, de l'aneurine et de l'hétéroauxine en doses optimales.

La possibilité de cultiver des racines *in vitro* ouvre la voie à des recherches dans différentes directions.

a) Certains auteurs essaient de déterminer les conditions idéales d'un milieu synthétique permettant la croissance illimitée des racines. Ils cherchent notamment à remplacer l'extrait de levure de composition inconnue par des substances définies, des vitamines du complexe B, certains acides aminés et des éléments oligo-dynamiques.

b) D'autres étudient des questions pathologiques telles que la conservation des virus.

c) D'autres encore s'attaquent à des problèmes physiologiques sur des racines cultivées dans un milieu bien défini.

Notons ici seulement quelques recherches physiologiques. WITHE (42) a étudié la pression des racines de tomates *in vitro* à l'aide d'un manomètre capillaire. GEIGER-HUBER et coll. (13, 21) ont étudié l'effet de la concentration des substances de croissance du type auxine dans le milieu sur l'allongement des racines de maïs cultivées *in vitro* ainsi que l'effet des hydrates de carbone. DELARGE (15) a fait des études de l'allongement et de la ramification de ces racines. BONNER et BUCHMANN (6) étudient le pouvoir de synthèse de l'aneurine et de ses constituants sur des racines isolées de *Pisum*. WEINTRAUB (38) détermine la synthèse de l'acide ascorbique par des racines de *Calonyction* à la lumière.

La racine isolée et cultivée aseptiquement dans un milieu bien défini est un objet d'étude physiologique très intéressant parce que les matières nutritives et d'autres facteurs inconnus provenant de l'endosperme ou des feuilles de la plantule sont exclus et remplacés par des facteurs connus.

Les variations individuelles de l'accroissement des racines isolées sont pourtant considérables, les chiffres de DELARGE (15) et de WURGLER (45) le montrent nettement. On pourrait donc objecter à la méthode une trop grande imprécision pour des études physiologiques. Mais GEIGER-HUBER et BURLET (21) ont réussi à éliminer les variations très grandes et ont obtenu des moyennes valables. Ils ne choisissent que des graines sélectionnées. Ils ne mettent en culture que des racines homogènes droites, de même longueur et présentant un géotropisme positif net. Ils vérifient après la mise en culture des racines leur accroissement quotidien pendant 2 ou 3 jours et éliminent les racines qui montrent des extrêmes avant de commencer l'essai proprement dit. Les écarts de la moyenne sont ainsi fortement réduits et en tous cas jamais supérieurs à ceux qu'on constate en général en expérimentant sur du matériel végétal.

Les variations observées n'étant apparemment pas dues aux conditions de culture *in vitro*, nous avons essayé de déterminer quelques-unes des causes de ces variations de la croissance des racines non détachées de la plantule. Nous avons aussi fait quelques essais sur des racines de blé isolées cultivées *in vitro* pour pouvoir comparer les résultats avec ceux que nous avons obtenus antérieurement avec des racines de maïs.

MÉTHODE.

Nous avons toujours utilisé des caryopses de *Triticum vulgare* VILL. var. Huron de la récolte précédente. Sauf pour les premiers essais, le matériel provient de la Station fédérale de Mont-Calme. Nous le devons à l'obligeance de M. Zweifel que nous remercions ici vivement.

a) Culture des plantules entières.

Bien que la culture aseptique de la plantule de *Triticum* puisse se faire dans des éprouvettes, nous y avons renoncé dans ces essais pour pouvoir mesurer plus facilement la croissance des différentes parties (racines, coléoptile, feuilles) simultanément et chaque jour.

Nous avons renoncé à cultiver les racines en position verticale pour pouvoir comparer les résultats avec ceux obtenus *in vitro* où les racines se développent horizontalement. La méthode de BORGSTRÖM (7) pour des bulbes d'*Allium* dont les racines plongent dans les solutions demanderait une bonne aération ou le renouvellement fréquent du liquide. La méthode de GAST (16), qui consiste à faire pousser les racines le long des rainures d'une tuile poreuse, est très utile si on a à faire à des plantules à une seule racine, mais elle ne permet pas de suivre facilement le développement de chacune des racines de la plantule de *Triticum*.

Pour des essais de longue durée, il vaut mieux désinfecter les caryopses à l'hypochlorite de calcium pour éviter le développement de moisissures du genre *Penicillium* qui, par la sécrétion d'hétéroauxine ou de produits nocifs, pourraient altérer les résultats. Pour des essais de courte durée, un lavage à l'eau courante suffit en général. On met ensuite les caryopses dans de grandes plaques de Pétri sur papier humide pour les faire germer. Après un jour, les caryopses qui font apparaître la radicule sont repiqués dans d'autres boîtes de Pétri de 13,5 cm de diamètre et de 3 cm de hauteur. Un disque de papier filtre est placé au fond et on ajoute 15 cc d'eau distillée. 10 caryopses uniformes sont mis par plaque. L'allongement des racines est mesuré avec une petite règle millimétrée en verre. Les plantules sont transférées après chaque contrôle dans une nouvelle plaque de Pétri de mêmes dimensions. Les plaques se trouvent dans un thermostat à l'obscurité; les mesures se font à la lumière diffuse.

b) *Culture des racines isolées in vitro.*

Les caryopses de *Triticum* ne peuvent pas être désinfectés d'après la méthode de BURLET (12) qui nous a donné d'excellents résultats pour les caryopses de *Zea*, car l'eau bromée aux concentrations efficaces empêche nettement la germination du blé. Nous avons donc adopté la méthode à l'hypochlorite de calcium, d'après GAUTHERET (17, 18; p. 121).

On prélève les caryopses avec une aiguille flambée lorsque les racines atteignent en moyenne 2 cm. On sépare la racine principale en la cautérisant au moyen d'un fil de platine incandescent d'après la méthode de BURLET (13) pour la laisser tomber directement dans le récipient de culture contenant le milieu stérilisé. Cette opération se fait dans une cage désinfectée.

Tous les récipients en verre sont nettoyés avant chaque essai avec un mélange d'acide sulfurique concentré (3 litres) et de nitrate de sodium (50 gr dans un peu d'eau) réchauffé à 60 — 70° C. Nous nous sommes servi presque toujours d'éprouvettes dont la partie supérieure est recourbée ce qui permet de les fixer en position horizontale avec une pince à linge sur du papier millimétré. Chaque éprouvette contient 5 cc de solution nutritive qui se répartit en couche relativement mince ce qui est important pour la respiration de la racine. Nous n'avons mis qu'une racine principale de 1 cm (extrémité avec le méristème) par éprouvette, car deux racines dans le même récipient s'influenceraient mutuellement. On peut ainsi mesurer facilement la longueur de la racine à la lumière d'une faible lampe électrique. Les erreurs de mesure sont minimales au début de la culture d'après notre expérience sur des racines de maïs; elles atteignent plus tard — quand les racines commencent à se courber — environ 1 à 1,5 %.

Le milieu de culture est celui de ROBBINS (31) : $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 2 gr; KH_2PO_4 , 0,5 gr; KNO_3 , 0,5 gr; KCl 0,25 gr; MgSO_4 , 0,5 gr; FeCl_3 , 0,005 gr; eau distillée 6000 cc — additionné de saccharose à 1 %. Ce milieu réparti sur les éprouvettes de culture est stérilisé trois fois à la vapeur. Il accuse alors un pH de 5,2. Les racines de blé ne se développent pas longtemps dans ce milieu déficient qui pourtant s'est montré suffisant pour des racines de maïs. Les racines de blé se développent mieux en présence d'aneurine et d'autres facteurs. Mais sachant que ces substances ne font pas disparaître les variations de la croissance qui nous intéressent ici (14) nous avons renoncé à ajouter un de ces facteurs dans les essais cités dans cette étude.

VITESSE DE GERMINATION DU CARYOPSE ET CROISSANCE
DE LA RACINE PRINCIPALE.

On observe toujours, même sur un matériel très homogène, des caryopses qui germent plus vite que d'autres. Nous avons mis en culture séparément ceux dont la racine apparaît après 1 jour, 2 jours et 6 jours pour vérifier si la croissance des racines principales est influencée par ce facteur. Le tableau 1 nous montre que c'est bien le cas.

Tableau 1

Rapport entre la vitesse de germination des caryopses et l'allongement des racines principales de *Triticum vulgare* VILL. Température 20° C. (moyennes de 20 racines).

jour de culture	les racines principales apparaissent après		
	1 jour	2 jours	6 jours
1	1,0 mm \pm 0	0	0
2	5,5 mm \pm 0,3	0,8 mm \pm 0,2	0
4	23,5 mm \pm 1,4	7,2 mm \pm 0,8	0
5	34,9 mm \pm 2,2	12,7 mm \pm 1,6	0
6	44,5 mm \pm 2,8	18,3 mm \pm 2,4	0,7 mm \pm 0,05
7	53,4 mm \pm 3,3	26,6 mm \pm 4,0	—
8	64,1 mm \pm 3,4	34,9 mm \pm 4,8	—
9	74,1 mm \pm 3,9	40,9 mm \pm 5,8	6,4 mm \pm 1,2
11	87,8 mm \pm 5,3	48,9 mm \pm 7,1	12,0 mm \pm 2,1
12	100,4 mm \pm 6,9	52,7 mm \pm 7,3	16,9 mm \pm 3,6

Les racines sortant des caryopses qui germent les premières s'allongent plus rapidement et atteignent une longueur finale plus considérable que celles de caryopses germant plus tard. Chaque plantule a son potentiel de germination et de croissance déjà déterminé dans le caryopse. L'allongement de la racine principale est proportionnel à la vitesse de germination (fig. 1).

Il doit être influencé par le même facteur ou groupe de facteurs que la germination. Nous avons pensé d'abord que la présence en quantité plus ou moins grande d'une vitamine hydro-soluble dans le caryopse pourrait causer ces différences. D'après J. BONNER et ADDICOTT (5), ROBBINS (33), WHITE (41) les racines isolées de plusieurs plantes cultivées in vitro ont besoin pour leur croissance d'aneurine, d'acide nicotinique et d'autres vitamines.

GEIGER-HUBER et BURLET (21), se fondant sur la croissance des racines de maïs cultivées in vitro, déclarent que la substance de croissance du type auxine est nécessaire pour l'allongement

de la racine. Celle-ci s'allonge parce qu'elle contient l'auxine en quantité stimulatrice.

L'auxine a été isolée de l'endosperme du blé (1). Sa concentration pourrait jouer un certain rôle. Nous avons en effet pu stimuler la germination de *Triticum* en traitant des caryopses

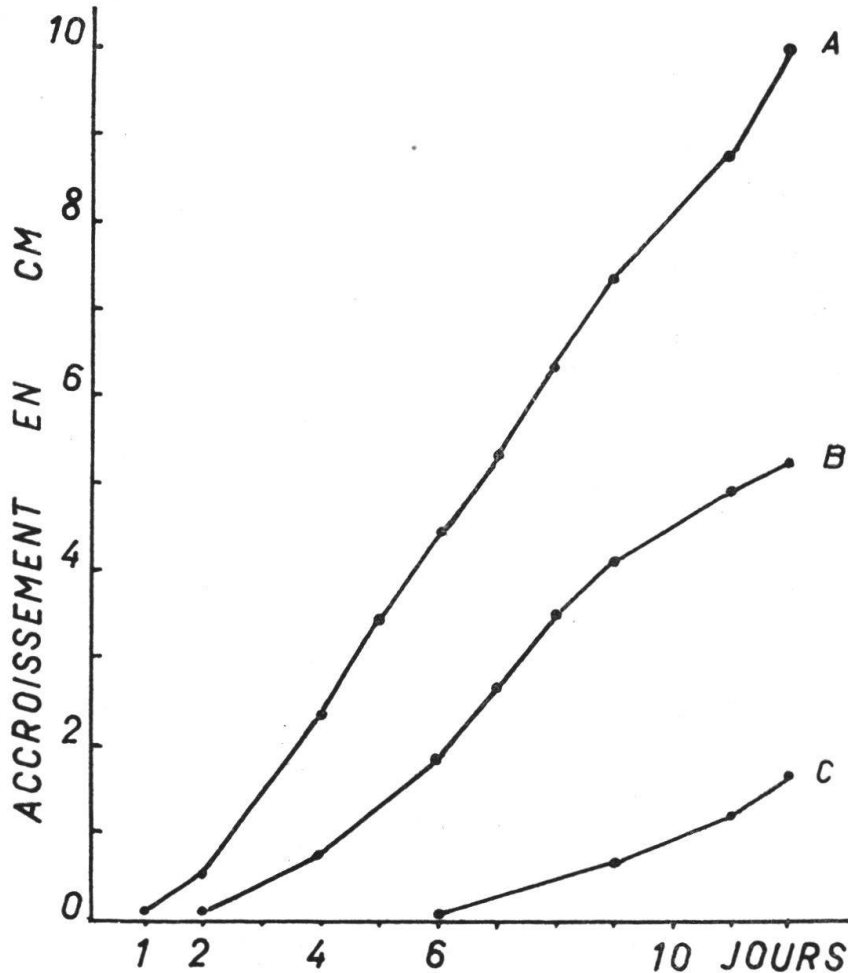


FIG. 1. — Croissance des racines principales de *Triticum vulgare* (moyennes de 20 racines par série).

A	caryopses germés après 1 jour
B	» » 2 jours
C	» » 6 jours.

pendant 24 heures par des solutions d'acide alpha-naphthylacétique 1.10^{-5} mol. et en les mettant ensuite sur du papier filtre humide sans substance de croissance (46). Il est donc probable que le taux en auxine (et peut-être en aneurine) est un des facteurs influençant la vitesse de germination.

Il est difficile d'en apporter la preuve, car on est obligé

d'avoir recours à des méthodes indirectes sur un matériel nombreux. Les caryopses germant vite ne se distinguent pas extérieurement de ceux germant lentement, une analyse préalable exclut de suivre le développement de la même plantule.

Nous trouvons ici chez *Triticum* le même phénomène que nous avons décrit chez *Zea* (45). Si l'on fait germer des caryopses de maïs le même jour, on constate que les racines

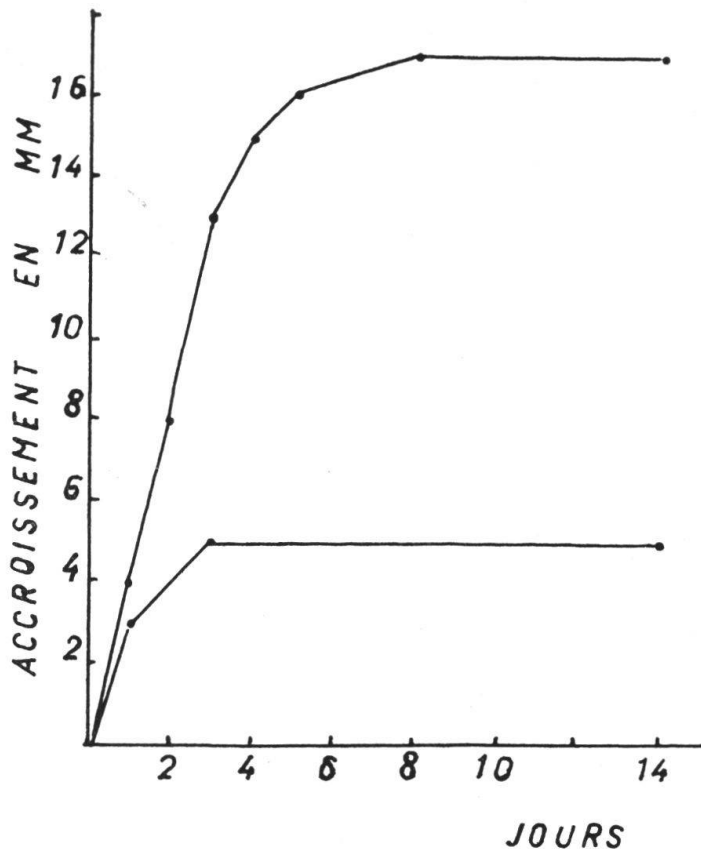


FIG. 2. — Accroissement de racines isolées de *Triticum* en milieu minéral sucré prélevées après 2 jours de germination (courbe supérieure) et après 14 jours de germination (courbe inférieure).

n'apparaissent pas en même temps et qu'à un moment donné on trouve des racines longues sur une partie des plantules, des courtes sur les autres. Si l'on met en culture *in vitro* des extrémités de longueur identique renfermant le méristème terminal, les fragments provenant des racines longues se développent plus rapidement et atteignent une longueur finale plus considérable que les fragments provenant de racines courtes (p. 260, fig. 12). DELARGE (15) ayant fait la même constatation parle de la différence de l'âge physiologique des racines de maïs.

Nous comprenons à présent que cet auteur n'ait pas pu déceler ce phénomène sur les racines de blé, si nous comparons ses chiffres avec notre fig. 1. Les méristèmes de racines longues de 2-4 cm qu'il a prélevés au troisième jour de germination doivent probablement être classés tous dans la même catégorie de vigueur. Nos résultats sur des racines de blé in vitro étant identiques, nous nous dispensons de les présenter ici.

Nous avons déjà dit pour *Zea* que la mise en culture des racines ne change pas le sens de leur croissance, même dans les meilleures conditions de nutrition. Nous avons pu montrer que cette règle est aussi valable pour *Triticum*. Des racines

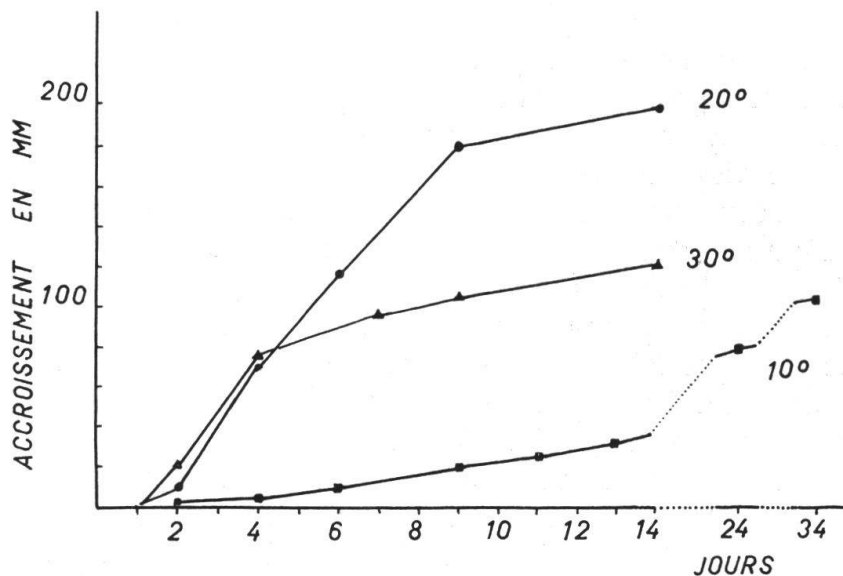


FIG. 3. — Effet de la température ambiante sur l'accroissement des racines principales de *Triticum*.

principales de blé de 1 cm furent prélevées le deuxième et le quatorzième jour de germination. Nous les avons mises en culture séparément dans des éprouvettes contenant 5 cc de solution minérale additionnée de 1 % de saccharose (à l'obscurité à 20° C, fig. 2). La courbe de croissance des racines âgées ressemble à la partie supérieure de la courbe des racines jeunes. Leur vigueur est déjà diminuée au moment de la mise en culture. Elles ont passé la période d'allongement régulier quand elles étaient encore attachées à la plante. DELARGE (15) qui a mis en culture des extrémités de 2 mm et qui a travaillé à 26,5° C, a observé le même phénomène même après avoir ajouté au milieu nutritif de l'extrait de levure.

Le pouvoir de croissance du méristème terminal de la racine de blé est déjà déterminé dans le caryopse et se manifeste

dès la germination. Il ne peut pas être changé lors de la mise en culture, exactement comme celui de la racine de maïs. Il s'agit d'un fait valable pour les racines de graminées.

TEMPÉRATURE ET CROISSANCE DE LA RACINE PRINCIPALE.

Des caryopses de *Triticum* sont mis à germer de la manière décrite plus haut, mais les boîtes de Pétri sont mises au thermostat à 10, 20 et 30° C. Pour les deux températures supérieures, seuls les caryopses germant après un jour sont inclus dans l'essai. A 10° C, la germination étant plus lente, les plantules furent choisies après deux jours. La croissance se fait au thermostat aux mêmes températures (fig. 3).

L'allongement des racines principales à 30° C est très rapide pendant les quatre premiers jours pour diminuer ensuite. Les racines atteignent 121 mm \pm 6,1 en moyenne après 14 jours, puis la croissance de la racine principale cesse.

Au début légèrement plus lent, l'allongement à 20° C est très régulier du deuxième au neuvième jour pour diminuer ensuite. Les racines atteignent 197 mm \pm 7,6 après 14 jours. La méthode ne permet pas de suivre la croissance plus longtemps avec précision, car les plantules devraient être transvasées dans des récipients plus grands où les conditions d'humidité et d'aération seraient différentes.

A 10° C la croissance est assez régulière, mais très lente; les racines atteignent après 34 jours en moyenne 104 mm \pm 8,0.

La température qui détermine la vitesse de beaucoup de réactions vitales modifie aussi le rythme de la croissance. La longueur finale des racines se développant à une température trop élevée ou trop basse est inférieure à celle des racines s'allongeant dans des conditions s'approchant de l'optimum (env. 20° C).

RACINES SECONDAIRES.

Si l'on fait germer des caryopses de *Triticum* à 20° C, la racine principale perce le lendemain de la mise en culture. Le jour suivant deux nouvelles racines apparaissent, une de chaque côté de la racine principale. Les trois racines se développant parallèlement, leurs méristèmes cessent de proliférer en même temps; elles atteignent à peu près la même longueur finale.

Le cinquième jour les caryopses possèdent déjà cinq racines; les dernières venues ne s'allongent que peu jusqu'au moment où la croissance des trois premières racines diminue. Les méristèmes actifs exercent un effet inhibiteur sur le travail méristématique des racines qui apparaissent plus tard.

Cette inhibition ne se manifeste que très peu à la température de 10° C, parce que les trois premières racines ne s'allongent que lentement. L'activité méristématique des premières racines étant faible, leur action retardatrice se marque beaucoup moins. Il s'agit probablement d'une répartition plus homogène des auxines dans tout le système racinaire.

A 30° C l'allongement des trois premières racines cessant assez rapidement, les suivantes se développent aussi plus vite.

Nous nous trouvons ici peut-être devant un phénomène semblable à celui de l'inhibition corrélative des bourgeons axillaires chez de nombreux végétaux.

Les deux racines latérales accélèrent leur allongement si le méristème de la racine principale arrête pour une cause ou une autre son activité.

D'autre part, si l'on ampute les racines secondaires, la racine principale croît un peu plus vite que sur des plantules intactes dans des conditions de culture identiques.

Exemples :

a) *Dominance de la racine principale* (20° C).

longueur moyenne de la racine principale	le 4 ^e jour	42 mm ± 2,0
	le 5 ^e jour	68 mm ± 2,3
longueur moyenne des racines secondaires	le 4 ^e jour	33 mm ± 1,6
	le 5 ^e jour	63 mm ± 0,96

Retard de la racine principale (20° C).

longueur moyenne de la racine principale	le 4 ^e jour	24 mm ± 2,6
	le 5 ^e jour	45 mm ± 3,5
longueur moyenne des racines secondaires	le 4 ^e jour	40 mm ± 2,2
	le 5 ^e jour	62 mm ± 3,5

b) Allongement de la racine principale sur des plantules entières ou sur des plantules sans racines secondaires.

Racines secondaires intactes

du 3 ^e au 5 ^e jour :	15 mm ± 1,4
pendant les 8 premiers jours :	86 mm ± 6,0

Racines secondaires amputées

du 3 ^e au 5 ^e jour :	34 mm ± 2,8
pendant les 8 premiers jours :	102 mm ± 4,7

* * *

Cette accélération dure environ une semaine, cependant la longueur atteinte finalement est à peine supérieure à celle de racines subissant la concurrence d'autres méristèmes sur des plantules intactes. Il y a des caractères qui sont donnés à la

racine par la plantule et qui ne peuvent être modifiés que si les conditions extérieures (température p. ex.) s'éloignent de l'optimum.

COLÉOPTILE ET PREMIÈRE FEUILLE.

Il est peut-être intéressant de comparer la croissance des coléoptiles et des premières feuilles de *Triticum* avec celle des racines. Le mésocotyle ou premier entrenœud de la tige reste toujours insignifiant chez le blé, quelles que soient les conditions de culture. Il n'a jamais dépassé 1 mm dans nos essais. Nous n'étudierons pas cet organe qui, chez d'autres graminées telles que l'avoine et le maïs, peut prendre un développement considérable.

La coléoptile étant très sensible à la lumière, le faible éclairage lors des contrôles peut déjà en diminuer la croissance. Toutefois à l'obscurité on peut remarquer une influence de la température. Rapide au début à 30° C, la croissance cesse quand la longueur a dépassé 45 mm, c'est-à-dire 5 à 7 jours après la germination. A 20° C la longueur finale peut atteindre 65 à 75 mm. A 10° C la croissance de la coléoptile étant un peu plus rapide que celle de la racine principale, cette dernière est dépassée par la coléoptile entre le 11^e et le 16^e jour; cependant la longueur finale de la coléoptile atteint souvent 70-85 mm.

La première feuille — d'abord renfermée dans le cylindre de la coléoptile — perce cette dernière le troisième jour à 30° C, le quatrième jour à 20° C et entre le 14^e et le 16^e jour à 10° C. Il n'est pas possible de suivre le développement des feuilles jusqu'au bout et de déterminer la longueur finale d'après notre méthode.

Nous n'avons pas observé d'effet net de la première feuille sur l'allongement de la racine principale, car même en amputant la feuille, les différences de croissance chez la racine n'étaient pas significatives.

FACTEURS VITAMINIQUES.

Aneurine et acide nicotinique : KÖGL et HAAGEN-SMIT (22), BONNER (3, 4), ROBBINS (33), WHITE (41) et d'autres ont montré que des racines isolées ne peuvent être cultivées qu'en présence de ces substances. La racine étant un organe hétérotrophe (c'est-à-dire à pouvoir de synthèse limité) a besoin de l'apport de nombreux facteurs provenant des parties supérieures. Elle se comporte dans une certaine mesure comme les organismes inférieurs, les bactéries et les champignons, chez lesquels SCHÖPFER (35) a déterminé les degrés de dépendance à l'égard

de l'aneurine ou de ses constituants. Les racines de blé ne se développent pratiquement pas *in vitro* sans aneurine, WHITE (41), DELARGE (15).

Le caryopse de *Triticum* pourrait contenir l'aneurine en quantités sous-optimales. L'apport supplémentaire de cette substance pourrait alors stimuler les phénomènes de croissance.

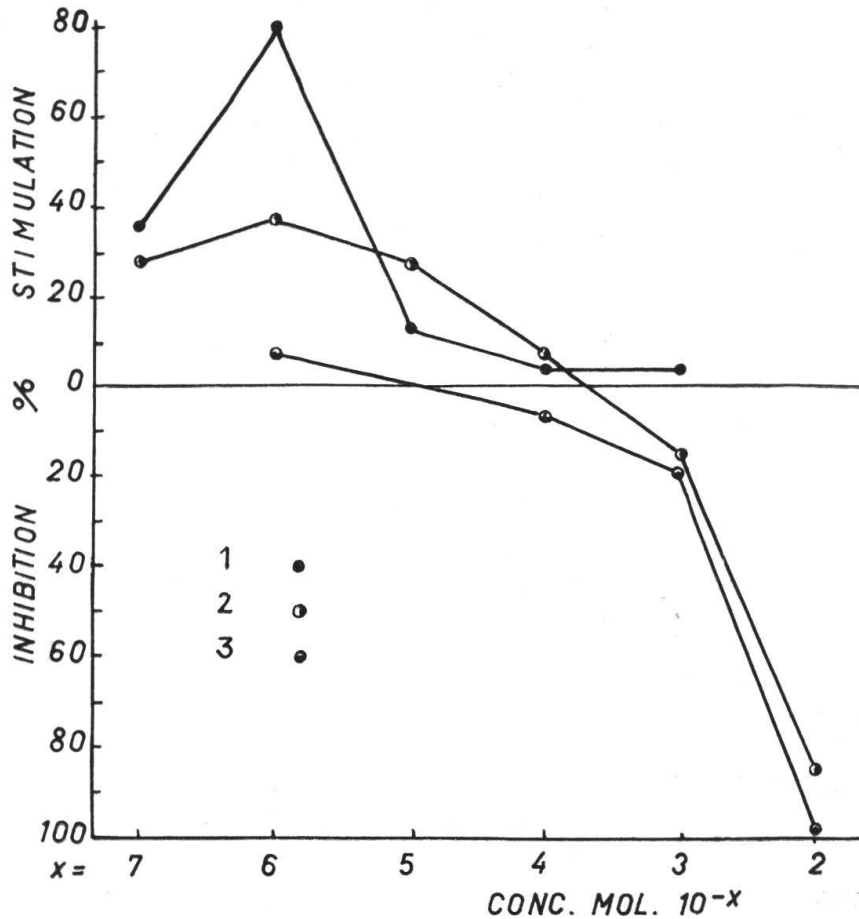


FIG. 4. — Effet de la concentration de quelques facteurs vitaminiques sur la croissance des racines principales de *Triticum*.

- 1 = aneurine
2 = acide nicotinique
3 = acide p-aminobenzoïque.

Le traitement des caryopses ou des plantules au moment où la première racine apparaît ne nous a donné que des résultats inconstants. Si par contre les plantes ont été mises sur les solutions d'aneurine le troisième jour de germination, l'allongement des racines est nettement stimulé à la concentration molaire de 10^{-6} pendant le premier jour qui suit l'application (jusqu'à 80 %). Cette stimulation disparaît plus tard. Un effet inhibiteur de l'aneurine n'a pas été observé.

L'acide nicotinique ajouté dès le premier jour de germination cause une légère stimulation aux concentrations comprises entre 10^{-7} et 10^{-5} mol. La forte concentration de 10^{-2} mol. inhibe fortement la croissance des racines (fig. 4).

L'acide para-aminobenzoïque, antagoniste des sulfamidés chez des microorganismes, semble influencer la croissance de *Pisum* d'après WIEDLING (43). Nous avons examiné l'effet de cette substance sur la première croissance des racines de blé. Les concentrations fortes inhibent l'allongement tandis que les doses faibles ne donnent pas de stimulation nette. L'acide para-aminobenzoïque ne semble pas jouer un rôle essentiel sur la croissance des jeunes racines de *Triticum*, au moins dans les conditions de nos essais.

SUBSTANCES DE CROISSANCE DU TYPE AUXINE.

Les auxines ont été extraites des racines de maïs par BOYSEN-JENSEN (9), de pois par THIMANN (36), et d'autres espèces. Elles y sont très probablement synthétisées ou transformées d'un précurseur d'après les déterminations de NAGAO (26), VAN OVERBEEK (27), WURGLER (45) et d'autres, sur des racines cultivées *in vitro*.

GEIGER-HUBER et BURLET (21) ont prouvé les premiers que la croissance de racines isolées de *Zea* dépend de la concentration de l'hétéroauxine dans le milieu nutritif. Les concentrations molaires d'environ 10^{-12} à 10^{-9} stimulent l'allongement, les concentrations plus fortes l'inhibent. Ils déduisent de la courbe à optimum (à 3 à 10^{-11} mol.) qu'ils ont obtenue que l'auxine est nécessaire pour l'allongement des racines. D'après WURGLER (45) d'autres substances du type auxine donnent la même réaction sur l'allongement des racines de maïs *in vitro*. THIMANN (37) a élargi cette loi pour la croissance des tiges et des bourgeons, GEIGER-HUBER (20) pour la formation de racines sur les boutures de tiges et PILET (30) pour la rhizogenèse sur des boutures de feuilles; récemment LÉOPOLD et THIMANN (24) l'ont prouvé aussi pour la formation d'ébauches florales sur l'orge d'hiver; PILET (28) l'a montré pour l'allongement des nervures de la feuille aquatique de *Salvinia* et WURGLER (48) pour la croissance des germes de pommes de terre. Il semble donc qu'il s'agit là d'une loi générale des processus vitaux dans lesquels l'auxine est impliquée.

Nous avons cultivé des racines de blé *in vitro* en partant d'extrémités de 1 cm. Le milieu ne contient que des sels minéraux et du saccharose à 1 %. La température de la chambre

obscur est maintenue à 20° C. Au deuxième jour de culture nous avons ajouté avec des pipettes stérilisées de l'alpha-naphthylacétate de sodium à différentes concentrations à des racines ayant accusé un allongement de 11 mm durant les deux premiers jours; les autres sont éliminées. La croissance étant

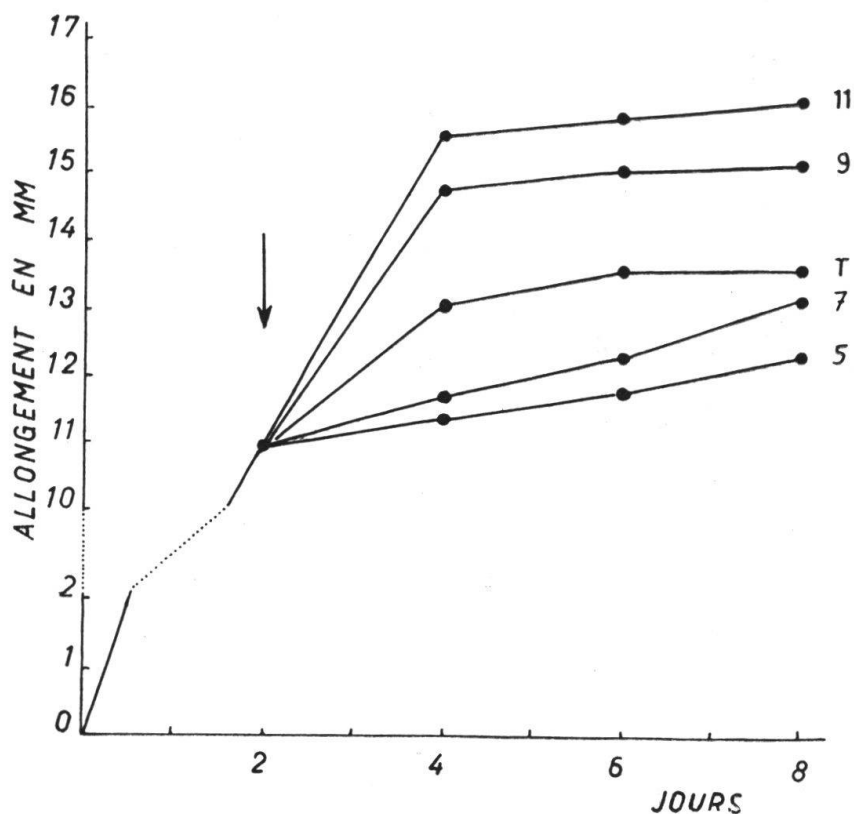


FIG. 5. — Effet de la concentration de l'alpha-naphthylacétate de sodium sur l'accroissement de racines isolées de *Triticum* cultivées in vitro en milieu minéral sucré. La substance a été donnée au moment indiqué par la flèche.
concentrations :

- 11 = 2,4 · 10⁻¹¹ mol.
- 9 = 2,4 · 10⁻⁹ mol.
- 7 = 2,4 · 10⁻⁷ mol.
- 5 = 2,4 · 10⁻⁵ mol.
- T = témoin.

diminuée à partir du 3^e jour, nous ne pouvons pas comparer l'effet sur la croissance de la même racine avant et après l'adjonction de la substance. Nous devons le comparer avec l'allongement d'une série témoin, fig. 5, tabl. 2.

Tableau 2

Effet de l'alpha-naphthylacétate de sodium sur la croissance des racines de *Triticum* cultivées in vitro.

concentration molaire	après 2 jours	après 6 jours
8×10^{-11}	+ 119 %	+ 92 %
8×10^{-9}	+ 81 %	+ 61 %
8×10^{-7}	- 38 %	- 23 %
8×10^{-5}	- 72 %	- 50 %

$$E \% = \pm \frac{C_s - C_t}{C_t} \times 100.$$

C_s = accroissement en présence de la substance
 C_t = accroissement des témoins.

La règle générale est confirmée pour l'allongement des racines de blé cultivées in vitro. Mais le tableau 2 montre que l'effet de l'alpha-naphthylacétate de sodium diminue au fur

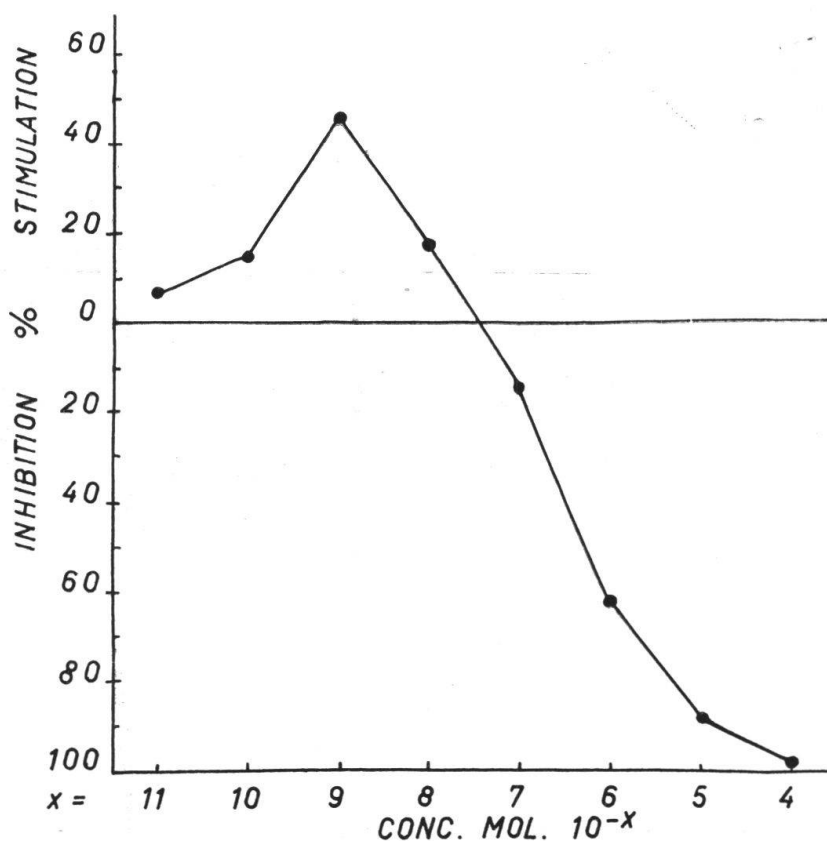


FIG. 6. — Effet de la concentration de l'alpha-naphthylacétate de sodium sur la croissance des racines principales de *Triticum* non détachées de la plantule.

et à mesure que se prolonge l'essai. C'est probablement à cause du ralentissement général de la croissance, ce qui prouve que la substance de croissance bien que stimulant encore dans une certaine mesure, ne présente pas le facteur limitant l'activité de racines vieillissantes. Ce facteur inhérent au protoplasme nous reste encore inconnu.

Nous avons fait les mêmes essais sur des plantules entières de *Triticum* en comparant l'effet de l'alpha-naphthylacétate de

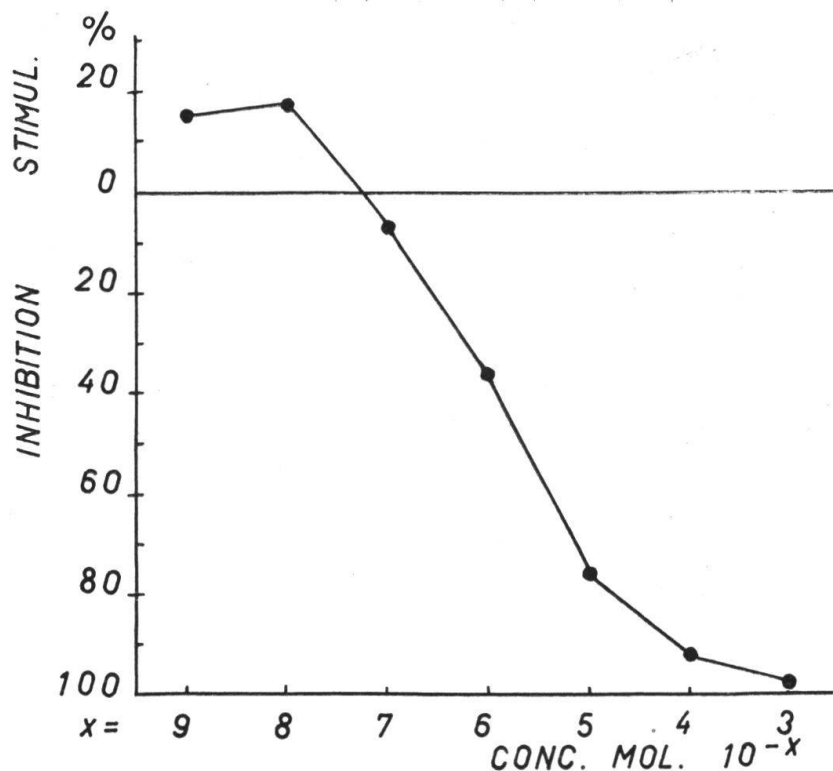


FIG. 7. — Effet de la concentration du 2,4-dichlorophénoxyacétate de sodium sur la croissance des racines principales de *Triticum* non détachées de la plantule.

sodium et du 2,4 dichlorophénoxyacétate de sodium. Nous avons choisi cette dernière substance parce qu'elle fait actuellement l'objet de nombreuses recherches et parce que BEIN et SCHOPFER (2) ont montré qu'elle agit sur les racines de maïs cultivées in vitro d'une façon semblable à celle de l'hétéroauxine.

Les plantules sont mesurées le 2^e jour; elles croissent sur du papier filtre humecté à l'eau distillée pendant 2 jours encore, ensuite elles sont transférées après un nouveau contrôle dans des boîtes de Pétri de même grandeur, mais dont le

papier est humecté avec 15 cc d'une solution de la substance à examiner. Le dernier contrôle se fait après le 6^e jour. L'allongement pendant les deux derniers jours est comparé avec l'allongement pendant les deux jours qui précèdent l'application de la substance si la croissance est homogène, autrement nous comparons l'accroissement des racines traitées avec celui de racines témoins, fig. 6 et 7.

Il est intéressant de noter ici l'apparition des poils absorbants sur les racines. Chez les témoins et chez les plantules se développant à des concentrations faibles de 2,4-D jusqu'à 10^{-8} mol., les poils apparaissent sur toute la longueur de la racine. A 10^{-7} mol. les poils sont limités à la moitié, à 10^{-6} mol. au quart distal de la racine. A 10^{-5} , à 10^{-4} mol. ils restent confinés juste derrière le méristème. A 10^{-3} mol. il n'y a pas de poils. BORGSTRÖM (8) a déjà noté que la formation des poils absorbants sur les racines est réglée par quelques processus auxiniques.

La courbe de la fig. 6 qui indique l'effet de l'alpha-naphthylacétate de sodium sur la croissance de la racine principale ressemble à celle que nous avons obtenue pour des racines de maïs isolées (voir 45, fig. 5, p. 250) sauf que l'optimum de la stimulation est déplacé vers une concentration plus forte. Elle montre que les résultats obtenus sur des racines de plantules entières cultivées dans des boîtes de Pétri sont comparables à ceux qu'on obtient sur des racines isolées cultivées in vitro.

Tableau 3

Effet de l'alpha-naphthylacétate de sodium (NA) et du 2,4-dichlorophénoxyacétate de sodium (2,4-D) appliqués le troisième jour de germination sur l'accroissement des racines principales de *Triticum* pendant les deux jours qui suivent. Température 20° C.

concentr. mol.	NA	2,4-D
0	294 mm	318 mm
10^{-11}	314 mm	—
10^{-10}	337 mm	342 mm
10^{-9}	429 mm	385 mm
10^{-8}	345 mm	326 mm
10^{-7}	273 mm	287 mm
10^{-6}	111 mm	171 mm
10^{-5}	36 mm	62 mm
10^{-4}	5 mm	19 mm
10^{-3}	—	9 mm

(accroissement de 10 racines dans chaque série).

La forme de la courbe indique aussi que les racines de blé même attachées à la plantule, donc en communication avec les centres de réserves ou de production, ne contiennent pas les auxines en dose optimale. Une faible quantité supplémentaire d'une substance de croissance du même type physiologique peut en accélérer l'allongement.

Les valeurs obtenues dans ces essais sont toujours le résultat d'une action combinée de l'auxine autochtone de la racine et de la substance de croissance administrée.

Le 2,4-dichlorophénoxyacétate de sodium inhibe la racine de blé aux concentrations comprises entre 10^{-7} et 10^{-3} mol. La pente de la courbe est à peu près la même que celle produite par de l'alpha-naphthylacétate de sodium. La stimulation par contre est moins marquée; un optimum net fait défaut. Les points de la courbe ont pourtant été calculés sur l'allongement de cinq séries de 30 racines, donc 150 racines chacun. Est-ce une caractéristique de l'action de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique semblable à la stimulation faible et sporadique de l'acide phénylacétique (45, fig. 11, p. 258) chez la racine de maïs? BEIN et SCHOPFER (2) ont obtenu avec le 2,4-D chez la racine de cette même espèce une stimulation entre 10^{-12} et 10^{-7} mol.

Est-ce un effet secondaire provenant d'un facteur inconnu du caryopse ou est-ce l'influence du milieu? Nous avons pensé à la réaction du milieu. Nos solutions diluées présentent un pH d'environ 5,6 mais ne sont pas tamponnées. LUNDEGARD (25) indique que la croissance de la racine de *Triticum* est meilleure à pH 5 si des ions métalliques font défaut. En 1936, lors d'une série d'essais non publiés (44) sur la tension des tissus chez l'hypocotyle de *Lupinus albus* L. en milieu tamponné avec un mélange de phosphates nous avons constaté que la croissance déclenchée par l'adjonction d'hétéroauxine est plus forte en milieu acide qu'en milieu alcalin. Cependant la réaction débute toujours en milieu alcalin.

Des plantules de blé ayant germé sur des solutions 1/300 mol. de KH_2PO_4 (pH 4,5) ou de Na_2HPO_4 (pH 8,3) sont transférées le troisième jour de germination dans des boîtes contenant 15 cc des mêmes solutions phosphatées additionnées d'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique en concentrations variables. L'accroissement des trois premières racines a été mesuré un jour plus tard. Les résultats de ces essais préliminaires sont consignés dans le tableau 4.

Tableau 4.

Effet de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique sur l'allongement des racines de blé après 1 jour, en milieu acide et alcalin. 30 racines par série, température 20° C.

pH	concentrations mol. de 2,4-D ($4,5 \times 10^{-x}$)				
	10^{-6}	10^{-7}	10^{-8}	10^{-9}	10^{-10}
4,5	— 35 %	0	+ 15 %	+ 9 %	+ 7 %
5,6*	— 36 %	— 6 %	+ 17 %	+ 15 %	—
8,3	— 39 %	— 10 %	+ 23 %	+ 14 %	—

* sans phosphate, 150 racines par série.

Il est intéressant de noter que soit l'inhibition soit la stimulation sont plus accentuées en milieu alcalin. Il semble d'après ces chiffres que la réaction du 2,4-D débute aussi en milieu alcalin. Ces essais seront poursuivis pour déceler l'effet de la réaction du milieu en en prolongeant la durée¹.

Quoi qu'il en soit, la faible stimulation des racines de blé par l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique et son sel de sodium en solutions diluées ne peut pas encore être expliquée d'après les essais qui précèdent. De nouvelles recherches seront nécessaires. C. WILSKE et H. BURSTRÖM (43a) étudiant l'effet du 2,4-D et de quelques dérivés sur la croissance des racines d'avoine constatent que l'inhibition de l'allongement des cellules épidermiques de ces racines varie relativement peu durant les trois jours d'expérience. La valeur de cette inhibition oscille autour d'une moyenne déterminée par la concentration du 2,4-D dans le milieu ambiant. Ils en déduisent que l'inhibition est rapide et plus ou moins constante pour une concentration donnée de 2,4-D. A 10^{-8} mol. ils n'ont pas trouvé d'effet statistiquement significatif sur l'allongement. Le 2,4-D est assez fortement dissocié par rapport aux autres substances de croissance auxiniques. La concentration de l'acide non dissocié dans les solutions physiologiquement actives doit en tout cas être très faible. Il serait donc, d'après les auteurs, à peine possible d'attribuer l'action de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique uniquement à sa forme non dissociée.

DISCUSSION.

Nous avons étudié successivement plusieurs facteurs influençant l'allongement des premières racines de *Triticum*. Nous

¹ L.-J. AUDUS (*New Phytol.* 48, 97, 1949) montre que l'effet tampon des solutions phosphatées diluées n'est pas stable à proximité des racines et surtout vers les pH extrêmes.

n'avons fait varier qu'un seul facteur dans la même série d'essais. Les racines des plantules entières reçoivent des matières non contrôlées de l'endosperme et — après quelques jours — aussi des feuilles développées. Cependant les racines isolées et cultivées dans un milieu bien défini présentent des variations semblables.

Le facteur extérieur qui modifie le plus la vitesse de croissance est la température dont dépend la vitesse de nombreux processus métaboliques. Les facteurs internes essentiels doivent être recherchés dans le caryopse. Ils déterminent le moment de la germination et le sens du développement des racines. La germination du caryopse peut être stimulée dans une certaine mesure par l'aneurine et par des substances de croissance du type auxine très actives telles que l'acide alpha-naphthylacétique. Ces mêmes substances stimulent également la croissance des racines à des doses faibles. Si les racines de blé sont isolées et cultivées *in vitro*, l'aneurine est indispensable pour un développement convenable. Il semble que les racines de blé ne sont pas en mesure de faire la synthèse de cette vitamine. Les racines de maïs par contre s'allongent très bien en milieu dépourvu d'aneurine.

La forte stimulation à doses faibles et l'inhibition relativement faible à fortes doses causées par l'acide alpha-naphthylacétique sur des racines de blé cultivées en milieu sans aneurine semble nous autoriser à déduire que la synthèse d'auxine dans la racine ne se fait pas dans ces conditions.

La racine n'ayant plus de source d'auxine disponible, parce qu'elle n'est plus en communication avec l'endosperme ou avec les feuilles, s'appauvrit rapidement en auxine et cesse de s'accroître. L'apport d'une substance auxinique permet ainsi une reprise de la croissance pour une durée limitée.

Une racine isolée de maïs cultivée en solution sucrée synthétise elle-même de l'auxine et s'accroît plus longtemps. Si le sucre lui fait défaut elle arrête son allongement. Dans ce cas l'apport d'hydrate de carbone et d'une substance auxinique stimule la croissance pendant un certain temps. Le pouvoir de synthèse d'auxine dépend d'une nutrition suffisante de la racine, celle du blé étant plus exigeante à ce point de vue que celle du maïs.

L'auxine et l'aneurine font certainement partie du groupe de facteurs du caryopse qui déterminent le sens du développement des premières racines. Leur absence dans les racines isolées cause le ralentissement précoce et l'arrêt de la croissance, mais elles n'en sont pas les seuls facteurs parce que des racines

non détachées de la plantule ne montrent pas non plus une croissance illimitée¹.

L'étude simultanée de deux ou de plusieurs des facteurs examinés nous avancerait peut-être dans nos connaissances du mécanisme de la croissance de la racine. Pourtant le vieillissement plus ou moins rapide des racines de blé ou de maïs ne peut pas être supprimé par les facteurs connus jusqu'à présent.

RÉSUMÉ.

1. Des plantules de *Triticum vulgare* VILL. var. Huron sont élevées dans des boîtes de Pétri sur papier filtre imbibé de 15 cc d'eau ou d'une solution à examiner.

2. Des racines de blé isolées sont cultivées en solution minérale sucrée dans des éprouvettes à col recourbé fixées sur du papier millimétré. La culture se fait à l'obscurité à 20° C.

3. Les racines de blé issues de caryopses germant rapidement croissent plus vite que celles provenant de caryopses germant lentement.

4. Les racines de blé plus âgées mises en culture in vitro s'allongent moins longtemps que des racines jeunes.

5. Les racines principales atteignent une longueur finale plus considérable à la température de 20° C qu'à 10° C ou 30° C.

6. Les racines secondaires influencent quelque peu l'allongement de la racine principale.

7. L'aneurine stimule la croissance des jeunes racines de blé avec un optimum à la concentration de $1 \cdot 10^{-6}$ mol. L'acide nicotinique stimule légèrement les racines aux concentrations comprises entre $1 \cdot 10^{-7}$ et $1 \cdot 10^{-5}$ mol.

8. L'alpha-naphthylacétate de sodium stimule les racines isolées de blé cultivées en milieu déficient aux concentrations de $2,4 \cdot 10^{-11}$ — 10^{-9} mol. sans pourtant pouvoir prolonger la durée de la culture.

9. L'effet de l'alpha-naphthylacétate de sodium sur des racines de blé attachées à la plantule dépend de la concentration de cette substance dans le milieu. De faibles concentrations stimulent la croissance avec un optimum à $4,8 \cdot 10^{-9}$ mol., des doses fortes l'inhibent.

¹ P.-E. PILET, dans un travail qui paraîtra dans les *Mémoires Soc. vaud. Sc., nat.*, montre que les auxines s'accumulent dans les racines de *Lens* au fur et à mesure qu'elles vieillissent; les racines âgées ralentiraient leur croissance parce qu'elles sont inhibées par une concentration sus-optimale d'auxines dans leurs tissus.

10. Le 2,4-dichlorophénoxyacétate de sodium inhibe dans les mêmes proportions, mais sa stimulation à faible dose n'est que peu prononcée.

11. La concentration du 2,4-dichlorophénoxyacétate de sodium détermine la localisation des poils absorbants sur les racines de plantules de blé.

*Stations fédérales d'essais,
Montagibert, Lausanne.*

BIBLIOGRAPHIE

1. G.-S. AVERY JR., J. BERGER, et B. SHALUCHA. — Total auxin extraction from wheat. *Amer. J. Bot.* 22, 612, 1942.
2. M. BEIN et W.-H. SCHÖPFER. — Sur l'action de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique sur la croissance des racines de *Zea mays* et de *Pisum* cultivées in vitro. *Exper.* 4, 222, 1948.
3. J. BONNER. — Vitamin B₁, a growth factor for higher plants. *Science* 85, 183, 1937.
4. J. BONNER. — Thiamin (vitamin B₁) and the growth of roots : the relation of chemical structure to physiological activity. *Amer. J. Bot.* 25, 543, 1938.
5. J. BONNER et FR. ADDICOTT. — Cultivation in vitro of excised pea roots. *Bot. Gaz.* 99, 144, 1937.
6. J. BONNER et E.-R. BUCHMAN. — Synthesis carried out in vivo by isolated pea roots I. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 24, 431, 1938.
7. G. BORGSTRÖM. — Influence of growth-promoting chemicals on roots of *Allium* I. *Botaniske Notiser*, 1939, p. 207.
8. G. BORGSTRÖM. — Root hair formation as an auxin response. *Kungl. Fysiogr. Sällskapets i Lund Förhandl.* 9, n° 19, 1939.
9. P. BOYSEN-JENSEN. — Ueber den Nachweis von Wuchsstoff in Wurzeln. *Planta* 19, 345, 1933.
10. P. BOYSEN-JENSEN. — Ueber die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. *Biologische Medelser* 13, 1, 1936.
11. R. BOUILLENNE. — Phytobiologie. Vaillant-Carmanne, Liège et Masson, Paris, 1946.
12. E. BURLET. — Zur Methodik der pflanzlichen Organkultur. *Verh. Schweiz. Natf. Ges.*, Solothurn 1936, p. 312.
13. E. BURLET. — Ueber die pflanzliche Organkultur und ihre Anwendungen bei physiologischen Untersuchungen. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 50, 519, 1940.
14. L. DELARGE. — Cultures de méristèmes radiculaires in vitro. Les variations individuelles et leur signification physiologique. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 71, 73, 1938.
15. L. DELARGE. — Etude de la croissance et de la ramification des racines in vitro. *Mém. Soc. Roy. Sci. Liège*, 2^e série (5), 1941.

16. A. GAST. — Ueber den Einfluss der Dauer der Wuchsstoffeinwirkung auf das Wurzelwachstum. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 52, 441, 1942.
17. R.-J. GAUTHERET. — Remarques sur la stérilisation des graines par l'hypochlorite de calcium. *C. R. Soc. Biol.* 126, 408, 1937.
18. R.-J. GAUTHERET. — La culture des tissus végétaux. Masson, Paris, 1942.
19. M. GEIGER-HUBER. — Der Einfluss des Wuchshormons (Heteroauxin) auf das Wurzelwachstum. *Verh. Schweiz. Natf. Ges.*, Solothurn 1936, p. 313.
20. M. GEIGER-HUBER. — Die Bewurzelung von Stecklingen als hormonphysiologisches Problem. *Verh. Schweiz. Natf. Ges.*, Chur 1938, p. 183.
21. M. GEIGER et E. BURLET. — Ueber den hormonalen Einfluss der beta-Indolyllessigsäure auf das Wachstum isolierter Wurzeln in keimfreier Organkultur. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 84, 233, 1936.
22. F. KÖGL et A.-J. HAAGEN-SMITH. — Biotin und Aneurin als Phytohormone. *Zeitschr. Physiol. Chemie* 243, 209, 1936.
23. W. KOTTE. — Wurzelmeristem in Gewebekultur. *Ber. dtsh. Bot. Ges.* 40, 269, 1922.
24. A.-C. LÉOPOLD et K.-V. THIMANN. — The effect of auxin on flower inhibition. *Amer. J. Bot.* 36, 342, 1949.
25. H. LUNDEGARD. — The growth of roots as influenced by pH and salt content of the medium. A contribution to the theory of growth. *Lantbr. Högsk. Ann. Uppsala* 10, 31, 1942.
26. M. NAGAO. — Studies on the growth hormone of plants IV : Further experiments on the production of growth substance in root-tips. *Sci. Rep. Sendai (Japon)* 13, 221, 1938.
27. J. VAN OVERBEEK. — Evidence for auxin production in isolated roots growing in vitro. *Bot. Gaz.* 101, 450, 1939.
28. P.-E. PILET. — Etude de l'action de l'alpha-naphtacétylglycinate de potassium sur le développement de *Salvinia natans* (L.) ALL. *Exper.* 5, 119, 1949.
29. P.-E. PILET. — Rhizogénèse chez *Thuja occidentalis* L. *Rev. Hort. Suisse* 22, 330, 1949.
30. P.-E. PILET. — Enracinement des feuilles du *Ramonda Myconi* L. à l'aide d'un sel de l'hétéroauxine. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 64, N° 276, 433, 1950.
31. W.-J. ROBBINS. — Cultivation of excised root-tips and stem-tips under sterile conditions. *Bot. Gaz.* 73, 376, 1922.
32. W.-J. ROBBINS. — Effect of autolysed yeast and peptone on the growth of excised corn root-tips in the dark. *Bot. Gaz.* 74, 59, 1922.
33. W.-J. ROBBINS et M.-B. SCHMIDT. — Vitamin B₆, a growth substance for excised pea roots. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 25, 1, 1939.
34. J. SACHS. — Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. W. Engelmann, Leipzig, 1865.

35. W.-H. SCHOPFER. — Aneurine et hétérotrophie chez les micro-organismes. *Arch. f. Mikrobiologie* 9, 116, 1938.
 36. K.-V. THIMANN. — Studies on the growth hormone of plants VI. The distribution of the growth substance in plant tissues. *J. general Physiol.* 18, 23, 1934.
 37. K.-V. THIMANN. — On the nature of inhibitions caused by auxin. *Amer. J. Bot.* 24, 407, 1937.
 38. R.-L. WEINTRAUB. — Plant-tissue cultures. *Smithsonian Rep.* for 1940, 357, 1941.
 39. P.-R. WHITE. — Potentially unlimited growth of excised tomato root-tips in a liquid medium. *Plant Physiol.* 9, 585, 1934.
 40. P.-R. WHITE. — Amino acids in the nutrition of excised tomato roots. *Plant Physiol.* 12, 793, 1937.
 41. P.-R. WHITE. — Vitamin B₁ in the nutrition of excised tomato roots. *Plant Physiol.* 12, 803, 1937.
 42. P.-R. WITHE. — « Root pressure » — an unappreciated force in sap movement. *Amer. J. Bot.* 25, 223, 1938.
 43. ST. WIEDLING. — Antagonismus zwischen Sulfanilamiden und p-Aminobenzoesäure bei *Pisum*. *Naturwiss.* 31, 114, 1943.
 - 43a C. WILSKE et H. BURSTRÖM. — The growth-inhibiting action of thiophenoxyacetic acids. *Physiologia Plantarum* 3, 58, 1950.
 44. W. WURGLER. — Etude sur la tension des tissus chez l'hypocotyle de *Lupinus albus* L. Rapport 1936 (non publié).
 45. W. WURGLER. — Ueber das Wachstum der Wurzeln von *Zea Mays* in Organkultur und seine Beeinflussung durch Wirkstoffe. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 52, 239, 1942.
 46. W. WURGLER. — La croissance de la plante et les phyto-hormones. *Rev. Hort. Suisse* 20, 145, 1947.
 47. W. WURGLER. — Traitement des graines aux substances de croissance dit « hormonisation », dans rapport 1948 des Stat. féd. d'essais, *Annuaire agric. Suisse* 50, 805, 1949.
 48. W. WURGLER. — Inhibition des germes de pommes de terre par des substances de croissance. *Rev. Hort. Suisse* 23, 2, 1950.
-