

Gradients biochimiques et respiratoires

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **13 (1963)**

Heft 2

PDF erstellt am: **15.08.2024**

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.

nous dispenser d'en calculer l'erreur statistique. Nous admettons une erreur de 3 % environ sur les valeurs de la croissance, de 5 % en moyenne sur celles de la respiration. Les cas limites seront signalés.

CHAPITRE II : GRADIENTS BIOCHIMIQUES ET RESPIRATOIRES

1. GÉNÉRALITÉS

Chaque partie de la racine présente des propriétés caractéristiques. Il en résulte une grande variété dans les grandeurs biochimiques et biophysiques qui reflètent son métabolisme.

Dans un organe aussi hétérogène, il n'y a guère d'intérêt à comparer les taux locaux des divers facteurs mesurés ; seul, l'examen des *variations* de ces facteurs le long d'un même axe, sera instructif. Si l'on choisit d'exprimer la valeur d'une grandeur en fonction de la position du point de mesure, on établit un gradient.

La connaissance de la répartition d'un seul facteur n'est que de peu d'utilité ; elle devra être confrontée avec d'autres propriétés connues des régions où il a été mesuré : histologiques (zones de division, d'élongation, de différenciation), histochimiques (teneurs en sucres, en protéines, en auxines), ou encore histophysiques (absorption d'eau, polarité électrique, échanges gazeux, activités enzymatiques).

L'étude des gradients présente de nombreux avantages. Avant tout, évidemment, le fait que les facteurs sont déterminés sur un organe physiologiquement intact. De plus, ce fait que les résultats de leur comparaison sont indépendants du critère de référence choisi, à condition qu'il soit toujours le même ; les gradients sont ainsi ramenés à un dénominateur commun et peuvent être comparés.

La confrontation des gradients peut nous mettre sur la piste de corrélations entre divers facteurs. Une symétrie de répartition suggère un antagonisme entre les facteurs. Une identité de répartition indique peut-être une relation mutuelle ; ou la dépendance commune à l'égard d'un autre facteur.

Malheureusement, la comparaison des gradients ne fournit jamais que des indications, pas de preuve décisive, des corrélations soupçonnées. Seule la variation provoquée d'un facteur pourra montrer quelles sont les autres grandeurs qui en dépendent.

2. QUELQUES GRADIENTS

2.1. Etude histologique et cytologique

Une étude histologique et cytologique sommaire de la racine du *Lens* a été entreprise pour mieux connaître les caractéristiques des tissus qui la composent. Il importe de déterminer :

- 1° la délimitation exacte de la zone de croissance par division en opposition à celle où prédomine l'élongation cellulaire ;
- 2° de quel type de croissance, division ou élongation, l'allongement radicaire dépend.

2.1.1. TECHNIQUE

Des racines de lentille de 18 mm de longueur sont fixées au Navaschine pendant 24 heures, incluses et découpées longitudinalement. L'observation se fait en contraste de phase. Seules les coupes axiales sont retenues.

2.1.2. DESCRIPTION HISTOLOGIQUE

L'histologie des cinq premiers millimètres de la racine du *Lens culinaris* correspond assez bien à celle du *Lupinus elegans* décrite par VON GUTTENBERG (1940).

Au-delà de la coiffe qui s'étend sur 0,25 mm, on trouve un point végétatif assez bien localisé. A son niveau, l'épiderme est déjà apparent. A 0,40 mm de l'extrémité, se différencient les zones médullaires et corticales ; $\frac{1}{10}$ de millimètre plus haut, on distingue nettement l'épiderme, le protoderme, le cortex et le cylindre central. A partir de 1,5 mm de la pointe se dessinent les travées qui correspondront à l'assise rhizogénique et à l'endoderme.

Aucune formation lignifiée n'apparaît dans les cinq premiers millimètres.

2.1.3. DESCRIPTION CYTOLOGIQUE

Nous bornerons notre examen à l'étude des tissus en voie de division et à ceux en voie d'élongation.

a) *Tissus en division*

Il convient de distinguer entre « méristème » et « zone de division ». La définition du méristème est difficile à donner, comme le souligne MARGOT (1956). A sa suite, nous entendons « le tissu en voie de division, dérivé des initiales et comprenant des cellules isodiamétriques ».

Ainsi envisagé, le méristème ne se confond pas avec l'ensemble des tissus en voie de multiplication.

Des travées cellulaires répondant à cette définition s'étendent dans le cortex jusqu'à environ 1,2 mm de la pointe. Les cellules qui les composent possèdent un rapport nucléoplasmique élevé, un nucléole dense et un cytoplasme uniformément réparti. La région du point végétatif ne montre pas d'initiales séparées ; elles sont au contraire dépourvues d'arrangement défini. Un tel type de méristème apical, commun à certaines Légumineuses, rappelle par sa disposition celui de l'*Allium* (ESAU, 1953).

La zone de division comprend l'ensemble des tissus dont les cellules manifestent de fréquentes mitoses. La *figure 3 B* donne la répartition des cinèses le long de l'axe radicaire. Elles se trouvent en plus grande fréquence dans la région comprise entre 0,4 et 0,8 mm à partir de la pointe. Pourtant leur

dispersion est assez grande, leur fréquence maximum ne dépassant pas 10 % (région de 0,7 à 0,8 mm). Elles ne se rencontrent qu'exceptionnellement au-delà de 2,5 mm.

b) Tissus en élongation

La *figure 3 A* indique la variation de la longueur moyenne des cellules méristématiques, puis corticales, suivant l'axe radulaire. On remarque tout d'abord une diminution de cette longueur dans la région comprise entre 0,0 et 0,75 mm. Elle est liée au passage des cellules de la coiffe à celles du méristème. Les valeurs approximativement constantes rencontrées jusqu'à 1,2 mm correspondent au méristème proprement dit, puis à des cellules aplaties transversalement à l'axe de la racine (jusqu'à 2,3 mm environ). Immédiatement après, la remontée progressive de la longueur moyenne dénote un allongement longitudinal marqué. La répartition de ces longueurs cellulaires moyennes rappelle celles obtenues sur le *Phleum* par GODDWIN et STEPKA (1945), sur le *Triticum* par ERICKSON et GODDARD (1951), et sur le *Zea* par BALDOVINOS (1953).

En fait, une distension cellulaire se manifeste dans trois régions distinctes :

1° en passant du méristème à la coiffe, les cellules grandissent surtout dans le sens longitudinal ;

2° dans le cylindre central où, à 0,40 mm de l'extrémité, des cellules isodiamétriques entament brusquement une élongation qui se poursuivra tout au long de l'axe radulaire. Cet allongement s'accompagne même d'un amincissement très prononcé. Des mitoses obliques sont parfois visibles ;

3° dans le cortex, à 1,2 mm de la pointe, on passe d'une région de cellules isodiamétriques à un groupe de cellules rectangulaires, aplaties, dont le grand côté est orienté perpendiculairement à l'axe de la racine. La distension est rendue nettement visible par le fait que ces cellules ont un volume supérieur à celui des cellules méristématiques. Cette configuration s'étend jusqu'à environ 2,3 mm de l'extrémité ; passé cette région, les cellules présentent une section longitudinale carrée, puis nettement rectangulaire ; mais leur grand côté est cette fois-ci parallèle à l'axe de la racine.

2.1.4. DISCUSSION

a) Délimitation de la multiplication et de l'élongation

Il ressort de nos observations que ni l'élongation, ni la division ne se trouvent cantonnées à un niveau particulier de la racine : une élongation précoce et continue se développe dans le cylindre central, débutant au niveau du méristème ; une distension cellulaire se manifeste dans un tissu encore riche en cinèses (*fig. 3*).

L'origine des cellules à grand axe transversal appelle quelques commentaires. JENSEN (1955), étudiant la racine du *Vicia faba*, invoque un allongement

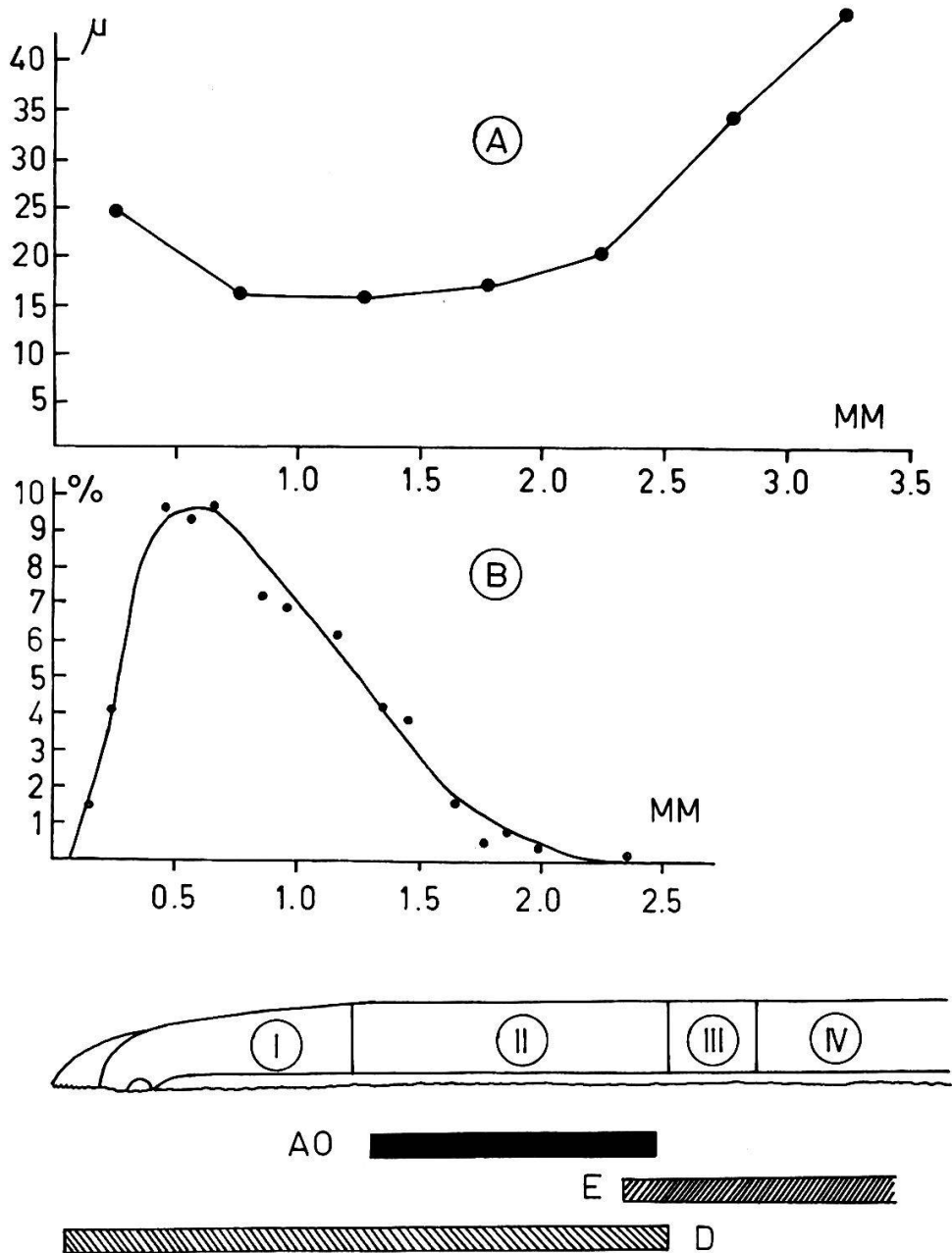


FIGURE 3

Répartition des zones de croissance le long de l'axe racinaire
(en millimètres comptés depuis la pointe).

- A. Longueur moyenne (en μ) des cellules étrangères au cylindre central.
B. Fréquence (%) des mitoses.

Délimitation des zones de croissance :

- I : Méristème.
II : Zone des cellules dont le grand axe est perpendiculaire à celui de la racine.
III : Zone des cellules à section longitudinale carrée.
IV : Zone des cellules dont le grand axe est parallèle à celui de la racine.

AO : Accroissement omnidirectionnel.

E : Elongation.

D : Division.

préférentiel perpendiculaire à l'axe radulaire. Nous interprétons différemment cette configuration ; elle serait la résultante de deux processus :

1° un accroissement général du volume cellulaire, omnidirectionnel : une cellule cubique garde cette forme après l'augmentation générale de volume qu'elle subit.

Cette distension s'accompagne d'ailleurs de modifications cytologiques profondes : apparition d'une grande vacuole, rassemblement du cytoplasme en un phragmosome, épaissement de la paroi cellulaire.

2° une mitose orientée longitudinalement. Un tel type de cinèse peut intervenir même dans une cellule fortement vacuolisée, comme il est facile de s'en rendre compte sur la lentille. SINNOT et BLOCH (1941) la signalent chez de nombreuses plantes vasculaires.

La disposition particulière de ces cellules peut s'expliquer comme le résultat de la superposition d'un accroissement volumique omnidirectionnel et d'une mitose orientée longitudinalement ; la cellule cubique est remplacée par deux cellules parallépipédiques, dont le grand côté est perpendiculaire à l'axe de la racine.

Cette disposition particulière des cellules disparaît avec la cessation des mitoses. Les cellules subissent une élongation préférentielle longitudinale ; elles reconstituent temporairement une cellule à section carrée, qui se transforme rapidement en une cellule allongée dans le sens de l'axe radulaire.

b) *Croissance par division ou par élongation ?*

Comme il est impossible, sur une racine entière, de séparer une zone de division d'une région d'élongation, puisque ces deux processus s'interpénètrent largement, il faut bien admettre que, dans les 2,3 premiers millimètres du moins, division et élongation participent de concert à l'allongement radulaire. Au-delà cependant, seule l'élongation cellulaire est responsable de la croissance en longueur.

Il peut être intéressant de comparer des caractéristiques de division et d'élongation cellulaires avec le gradient de croissance de la racine.

Il ressort des travaux de GOODWIN et STEPKA (1945), BALDOVINOS (1953), WANNER (1953), TREZZI, PEROGARDO et VACCARI (1959), que le maximum de la vitesse de croissance se situe dans la région subapicale de la racine. Certains de ces auteurs montrent qu'il s'agit précisément de la zone où les mitoses sont les plus fréquentes et où la vitesse d'élongation cellulaire est la plus élevée. Cependant PILET (1960), sur les mêmes racines de lentille, ayant atteint la même longueur de 18 mm, situe le maximum de la vitesse d'allongement au-delà du troisième millimètre ; soit dans une zone manifestement dépourvue de cinèses. Cette observation rejoint celle d'ERICKSON et GODDARD (1951), qui montrent que la vitesse maximum de croissance de la racine de blé se rencontre aux alentours du quatrième millimètre, dans une zone amitotique, mais où le taux d'élongation cellulaire est maximum.

2.1.5. CONCLUSION

En définitive, le taux de croissance radiculaire dépend surtout du taux d'élongation cellulaire. Si les maxima de fréquence mitotique et de vitesse d'élongation coïncident, alors la croissance sera très rapide, car le stock de cellules susceptibles de s'allonger sera constamment renouvelé. Par contre, la seule division cellulaire ne sera qu'un facteur secondaire de la croissance d'une racine, car les cellules nouvellement formées se contentent de restaurer les dimensions de la cellule mère.

2.2. Gradient protéinique

Un certain nombre d'auteurs ont entrepris la détermination du gradient d'azote, et plus particulièrement de l'azote protéinique, le long de l'axe radiculaire. En outre, il est particulièrement intéressant de connaître les taux respectifs des cellules du méristème et de la zone d'élongation.

De l'ensemble des travaux de REID (1941), BROWN et BROADBENT (1950), WANNER (1950), ERICKSON et GODDARD (1951), ROBINSON et BROWN (1952), BALDOVINOS (1953) et JENSEN (1955), il ressort que l'azote cellulaire augmente entre la pointe et la région médiane de la racine. On note généralement, mais pas constamment (REID, WANNER), une diminution ultérieure au voisinage du collet. La fraction protéinique de l'azote cellulaire total est toujours plus faible dans la région méristématique que dans la zone d'élongation.

Les résultats de PILET et SIEGENTHALER (1959) méritent une attention particulière, car ils ont été établis sur le même matériel que celui que nous utilisons, soumis aux mêmes conditions de culture.

Il ressort des résultats de ces auteurs (*tableau I*) que la teneur en protéines augmente quand on s'adresse à des fragments de plus en plus éloignés de la pointe.

TABLEAU I

Gradients azotés le long de l'axe radiculaire. Valeurs du rapport NP/NT dans les différentes régions de la racine.

(D'après PILET et SIEGENTHALER, 1959.)

Azote protéinique, pour 50 fragments, en μg : NP
 Azote total, pour 50 fragments, en μg : NT
 Azote soluble, pour 50 fragments, en μg : NS

Grandeurs	Zones radiculaires, en mm					
	0 - 3	3 - 6	6 - 9	9 - 12	12 - 15	15 - 18
NP	489,6	177,9	182,3	202,7	210,2	293,5
NT	748,1	380,9	373,8	461,4	544,5	788,1
NS	258,5	203,0	191,5	258,7	334,3	494,6
NP/NT	0,655	0,467	0,488	0,439	0,386	0,372

2.3. Gradient glucidique

2.3.1. GLUCIDES SIMPLES

WANNER (1950), sur la racine du *Pisum*, signale le parallélisme des gradients des sucres réducteurs et du saccharose. Ces glucides se trouvent en majeure partie dans la pointe, et leur taux s'abaisse progressivement, jusque dans le voisinage du collet.

Sur la racine du *Vicia faba*, JENSEN (1955) note que le taux des glucides totaux, comme celui du glucose, s'accroît depuis le méristème jusque dans les régions basales. Mais ces sucres accusent une baisse brutale dès que l'on quitte la coiffe pour atteindre le méristème.

Sur le *Lens culinaris*, PILET et MEYLAN (1953) trouvent aussi une teneur en glucides plus forte dans la pointe de la racine que dans les régions médianes. Par contre, ils déterminent une teneur moyenne dans les zones proches du collet.

2.3.2. AMIDON

La répartition de l'amidon à l'intérieur des racines de soja a été décrite par YIN et SUN (1949), et par DYAR (1950) dans celles du pois.

D'une façon générale, l'amidon apparaît clairement sous forme de grains dans les cellules de la coiffe. Dans le méristème, le degré de polymérisation des maillons glucidiques est plus élevé à l'intérieur qu'à l'extérieur de la racine. La distribution de l'activité de la phosphorylase, étudiée aussi par ces auteurs, comporte son maximum dans la coiffe ; encore forte dans le méristème, l'activité de cette enzyme diminue dans le cortex.

PILET et MARGOT (1953), sur la lentille, comptent le nombre et mesurent la taille des grains d'amidon visibles dans une racine de 8 mm. Ils constatent « que le nombre des grains d'amidon par cellule, le nombre des cellules à amidon et la taille des grains augmentent lorsqu'on s'approche du collet et lorsqu'on va de l'extérieur à l'intérieur ». Ces auteurs notent aussi une diminution du nombre des cellules à amidon et de l'amidon par cellule dans des racines âgées.

Une certaine abondance d'amidon correspondrait, sur des racines de 18 mm, à la région du statenchyme ; un fort maximum se situe dans le dixième millimètre à partir de la pointe (PILET et MEYLAN, 1953).

2.3.3. REMARQUES

La comparaison des deux gradients envisagés permet de constater que, *grosso modo*, ils varient en sens inverse : la zone médiane, pauvre en sucres réducteurs, est par contre riche en amidon ; l'inverse est vrai pour les régions adjacentes au collet. Mais la correspondance est prise en défaut dans la région comprise entre 1 et 3 mm à partir de la pointe : une teneur moyenne en amidon s'accompagne d'une très forte concentration en sucres réducteurs.

2.4. Gradient auxinique

Malgré l'importance de la question, il semble que l'étude du gradient des auxines présentes dans le matériel qu'ils étudient n'ait guère tenté les chercheurs.

BOYSEN JENSEN (1933) montre que la « substance de croissance » (Wuchsstoff) est confinée dans les six premiers millimètres de la racine du *Vicia faba* et du *Zea*

caragua ; de plus, la teneur en auxines décroît rapidement de l'extrémité jusque dans les régions moyennes. THIMANN (1934, in : PILET, 1961 c) a déterminé le taux auxinique en cinq régions de la coléoptile, et en trois régions de la racine de l'*Avena* ; la pointe (10 mm) fournit le maximum de produit actif, la base, le minimum.

Sur le *Lens culinaris*, PILET (1951, 1958, 1960) et PILET et MEYLAN (1953) ont établi à plusieurs reprises le gradient auxinique le long de l'axe racinaire.

Nous retiendrons la répartition biochromatographique donnée dans le travail de 1958 ; la biochromatographie assure la spécificité du dosage de l'ABIA, contrairement au test *Avena*, qui réagit aussi aux effecteurs de croissance (accélérateur α , inhibiteur β) extraits en même temps que l'ABIA.

Le gradient d'ABIA endogène montre un net maximum dans la région de 0 à 3 mm, si la teneur est ramenée à l'unité de poids frais. Recalculé par unité de segment, le taux maximum est atteint dans la zone d'élongation.

3. GRADIENT DE RESPIRATION

3.1. Généralités

L'étude histologique a mis en évidence la diversité des tissus formant la pointe de la racine. Cette diversité est la manifestation d'une évolution cytologique, conduisant d'un tissu en division fréquente à une région où prédomine le processus d'élongation.

Ces changements cytologiques s'accompagnent de modifications histo-chimiques ; la synthèse des protéines qui accompagne la division cellulaire, la mobilisation des glucides destinés à l'édification de la paroi cellulaire, déterminent au premier chef la demande d'énergie à laquelle doit subvenir la respiration. D'autres processus secondaires, dont certains au moins sont de nature métabolique comme la pénétration de l'eau et des sels minéraux, vont contribuer à différencier les caractéristiques de la respiration dans chaque zone de la racine.

3.2. Quelques travaux

3.2.1. INTENSITÉ RESPIRATOIRE

LUND et KENYON (1927), puis PREVOT et STEWARD (1936), sur la base d'observations faites avec le bleu de méthylène, attribuent à la pointe des racines une respiration plus intense qu'à n'importe quelle autre partie. GREGORY et WOODFORD (1939) montrent que la partie terminale (10 mm) de la racine de haricot respire davantage que les tissus plus âgés. RUHLAND et RAMSHORN (1938) travaillent sur la racine de fève ; ils constatent que la consommation d'oxygène par unité de poids frais est inférieure dans le méristème à ce qu'elle est dans la zone d'élongation. Par contre WANNER (1944) attribue à la pointe de la racine de radis une respiration supérieure à celle de la zone suivante (5-10 mm) ; et ceci, tant en valeur absolue que relativement au poids frais. MACHLIS (1944), sur l'orge, décèle une intensité respiratoire progressivement décroissante à partir de la pointe. BERRY et BROCK (1946) sur l'oignon, WANNER et LEUPOLD (1947) sur le maïs, montrent que la zone de respiration maximale n'est pas située dans l'apex, mais bien dans la région subterminale.

Toute une série d'auteurs signalent l'importance du critère de référence dans la compréhension du problème. BALDOVINOS (1950) et GODDARD et MEEUSE (1950) sur le maïs, BROWN et BROADBENT (1950) sur le pois, WANNER (1950) sur l'oignon, ELIASSON (1955) sur le blé, trouvent la solution correcte : le méristème respire davantage que la zone d'élongation si les valeurs d'oxygène consommé sont rapportées au nombre de fragments ou à l'unité de poids frais ; la respiration est plus intense dans la zone d'élongation si l'absorption d'oxygène est exprimée en fonction du nombre des cellules ou de la teneur en azote.

Malgré tout, certaines contradictions subsistent. TREZZI, PEGORARO et VACCARI (1959), travaillant sur la racine de pois, trouvent que l'absorption d'oxygène est maximale dans le segment compris entre 2 et 4 mm, correspondant à la région de croissance maximale. Leurs résultats indiquent d'ailleurs une forte variation de l'intensité respiratoire avec le temps, ce qui laisse à penser que les conditions de diffusion gazeuse n'étaient pas favorables. Quant à MERTZ (1961), étudiant la racine de maïs, il détermine une intensité respiratoire croissant régulièrement de la pointe jusque dans les régions basales.

3.2.2. QUOTIENT RESPIRATOIRE

RUHLAND et ULLRICH (1936) montrent que les tissus en pleine croissance (feuilles, fleurs, cambiums, etc.) présentent un QR supérieur à 1. Des tissus ayant par contre achevé leur développement ont un QR inférieur à l'unité. RUHLAND et RAMSHORN (1938), sur le *Vicia faba*, déterminent un QR de 1,40 dans la zone méristématique, de 1,03 dans la zone d'élongation. WANNER (1944) ne peut mettre en évidence une nette fermentation aérobie dans les racines de blé. BALDOVINOS (1950), sur le maïs, trouve un QR plus élevé dans la zone d'élongation que dans celle de division. KARLSSON et ELIASSON (1955), étudiant de façon systématique la racine de blé, aboutissent à un résultat semblable. BETZ (1955) trouve par contre, dans les méristèmes radiculaires du maïs et du pois, des valeurs de QR supérieures à celles caractérisant les régions subméristématiques. BETZ (1957) confirme ses déterminations sur le pois et montre que la fermentation aérobie du méristème radiculaire n'est pas conditionnée entièrement par une limitation dans la diffusion de l'oxygène, comme le pensait KANDLER (1953).

Nous constatons là des divergences d'autant plus difficiles à concilier que les valeurs du QR sont indépendantes du critère de référence.

3.3 Résultats

3.3.1. RESPIRATION EXOGÈNE

Ces résultats reprennent et complètent ceux de PILET et KOBR (1959).

Le *tableau II* rassemble les gradients d'oxygène absorbé, rapporté à divers critères de référence. L'hétérogénéité des tissus de la pointe (PILET 1957 *b, c*) nous a engagé à la diviser en deux parties analysées séparément.

a) Gradient global

S'il est vrai que le fragment apical respire plus intensément que les deux zones qui lui font suite, on constate que les parties basales de la racine (12-15 mm et 15-18 mm) respirent plus intensément que la pointe.

Parallèlement, une cellule de la pointe respire moins qu'une autre, prise dans l'une des deux zones suivantes.

TABLEAU II

Gradient de l'intensité respiratoire (Q_{O_2} en $\mu\text{l}/60$ minutes)
rapporté à divers critères de référence.

Pour 10 segments : FR
 Pour 10^3 cellules : NC
 Pour 10 mg de poids frais : PF
 Pour 10 μg d'azote protéinique : NP
 Pour 10 μg d'azote total : NT

Zones mm	FR	NC	PF	NP	NT
0,0-0,5	1,0	0,155	13,4	1,5	0,7
0,5-3,0	17,0	0,667	10,0	2,1	1,0
0-3	15,6	0,486	12,0	1,58	0,997
3-6	13,9	1,186	7,0	4,20	1,57
6-9	14,0	1,619	5,9	3,83	1,49
9-12	15,5	—	5,4	3,83	1,38
12-15	15,8	—	4,9	3,75	1,15
15-18	16,1	—	4,1	2,74	0,842

Rapportée au poids frais par contre, la respiration des tissus apicaux dépasse largement celle de toutes les autres parties de la racine ; l'intensité de la respiration baisse au fur et à mesure que l'on se rapproche du collet.

Rapportée à l'azote protéinique, la respiration est maximale dans le segment subapical. Elle se maintient constante dans la région médiane, pour diminuer au voisinage du collet.

Rapportée à l'azote total, l'absorption d'oxygène dessine un gradient qualitativement identique au précédent, quoique beaucoup moins marqué.

b) Gradient apical

La grande différence d'intensité respiratoire entre le segment de 0,0-0,5 mm et celui de 0,5-3,0 mm n'est pas à prendre en considération, ces deux sections ayant des dimensions non comparables.

Une cellule de la zone subterminale respire davantage qu'une cellule du fragment terminal.

Si la respiration est rapportée au poids frais, le fragment terminal consomme davantage d'oxygène que le segment qui lui fait suite ; un résultat inverse, quoique moins net, se déduit de la comparaison faite sur la base des protéines.

Exprimées en fonction de l'azote total, les intensités respiratoires de ces deux zones ne sont guère différentes.

L'analyse histologique ayant montré que l'extension réelle de la coiffe est de 0,25 mm en moyenne, nous devons chercher à déterminer la participation de ce tissu à la respiration du fragment apical.

On prépare deux lots. L'un (A), comprend des fragments de 0-3 mm dont la coiffe a été excisée sous le microscope. L'autre (B), comprend des fragments identiques, mais non décapités. L'expérience montre que l'intensité respiratoire du lot A égale celle du lot B.

3.3.2. RESPIRATION ENDOGÈNE

Le gradient respiratoire de fragments carencés en glucides pendant 15 heures est comparé à celui obtenu en respiration exogène (*fig. 4*).

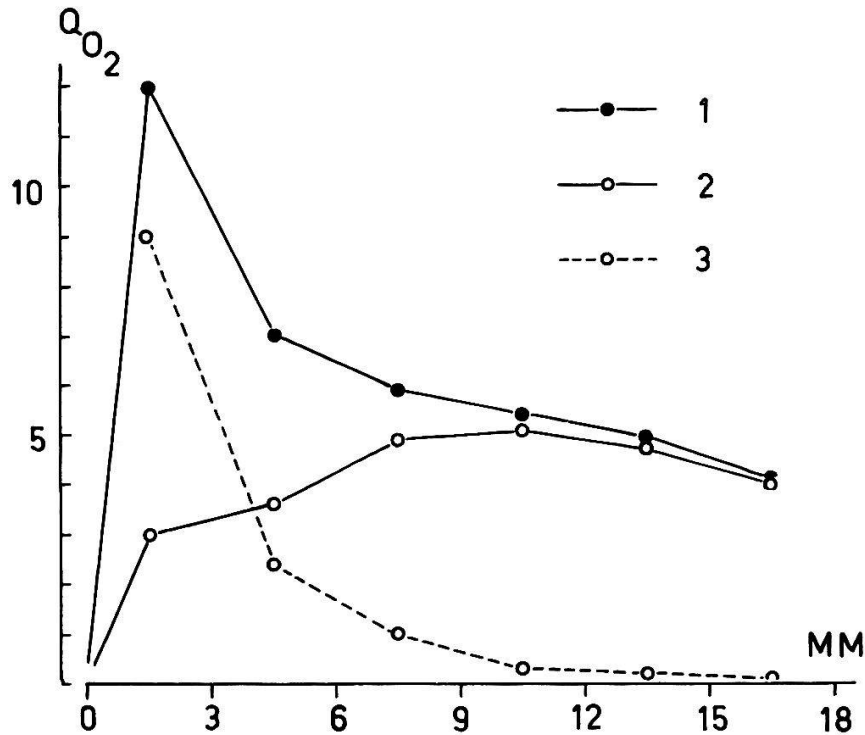


FIGURE 4

Effet de la carence en glucides sur l'intensité respiratoire (Q_{O_2} en $\mu\text{l}/60 \text{ mn. pour } 10 \text{ mg}$ de poids frais) des diverses régions radiculaires (en millimètres comptés depuis la pointe).

1. Avec saccharose.
2. Sans saccharose.
3. Valeurs de (1. — 2.) : sensibilité.

Rapportée au poids frais, la respiration est minimale dans la pointe, atteint sa valeur maximale dans la région médiane, pour diminuer ensuite dans les régions basales.

La différence en chaque point entre l'intensité de respiration exogène et celle de la respiration endogène est la mesure de la sensibilité du tissu à la carence en glucides. On constate que cette sensibilité est maximale dans la pointe, et diminue asymptotiquement au fur et à mesure que l'on se rapproche du collet.

3.3.3. QUOTIENT RESPIRATOIRE

Nous mesurons le QR pour trois zones caractéristiques de la racine : 0-3 mm, 3-6 mm, 15-18 mm.

Les valeurs du QR de ces trois régions, ainsi que ses variations au cours du temps, sont portées dans le *tableau III*.

On constate que :

- 1° Le QR des régions apicales est quelque peu supérieur à 1,0.
- 2° Les QR des zones de 3-6 mm et de 15-18 mm sont presque égaux et se situent en dessous de l'unité.
- 3° Le QR varie en fonction du temps ; il se stabilise après 2 heures environ.

TABLEAU III

Variation avec le temps (minutes) du quotient respiratoire mesuré dans trois régions différentes de la racine.

Action de l'oxygène pur sur le quotient respiratoire du fragment apical.

Zones mm	Gaz	Temps en minutes								
		30	90	120	150	180	210	240	270	390
0-3	Air	1,11	1,12	1,17	1,13	1,14	1,10	1,09	1,08	1,09
	O ₂	0,86	1,00	1,04	1,01	1,02	1,04	1,11	1,08	1,07
3-6	Air	1,05	1,00	0,98	0,98	0,96	0,97	0,97	0,96	0,95
15-18	Air	0,95	0,89	0,96	0,97	0,95	0,96	0,96	0,95	0,95

Dans une seconde série d'expériences, le QR du fragment apical est mesuré sous deux concentrations différentes d'oxygène : à l'air (environ 20 %), en oxygène pur (100 %).

Les valeurs en fonction du temps sont portées dans le *tableau III*.

Nous pouvons remarquer à ce propos :

1° dans les 4 premières heures d'expérience, la fermentation aérobie des fragments sous oxygène pur est nettement plus basse que celle des segments en contact avec l'air ;

2° plus tard, aucune différence significative ne peut être discernée entre les deux lots.

Notons que, dans cette dernière expérience, la durée de la phase d'équilibration a été ramenée à 5 minutes, pour permettre de suivre la variation dès ses premières manifestations.

3.4. Discussion

3.4.1. REMARQUES PRÉLIMINAIRES

Une discussion des résultats obtenus dans l'étude des gradients respiratoires doit considérer simultanément les valeurs d'intensité et de quotient respiratoires.

En effet, le quotient respiratoire est le reflet des processus métaboliques fondamentaux d'oxydation et de réduction. En respiration aérobie, l'oxygène est la substance réduite ; le QR égalera 1 si le substrat oxydé est un glucide ; il sera supérieur à 1 s'il s'agit d'une substance plus riche en oxygène qu'un glucide, inférieur à 1 dans le cas contraire.

A côté de l'oxygène, d'autres composés peuvent jouer le rôle d'accepteur final d'hydrogène. La valeur du QR sera donc modifiée par la biosynthèse des lipides et des protéines.

On comprend alors que la valeur du QR varie en fonction du taux et du type de croissance du tissu considéré.

3.4.2. INTENSITÉ RESPIRATOIRE ET PHASE DE CROISSANCE

A la question de savoir si la respiration est plus intense dans le méristème ou dans la zone d'élongation, nos résultats donnent deux réponses apparemment contradictoires. Mais la contradiction tient, une fois de plus, au fait de l'utilisation de différents critères de référence. Nous ne voulons pas les discuter ici de façon générale (voir : PILET et SIEGENTHALER 1961 ; SIEGENTHALER 1962). Nous nous contenterons de voir lequel d'entre eux convient le mieux à la représentation de l'intensité respiratoire.

C'est un fait que le segment constituant les 3 premiers millimètres respire davantage que celui qui lui fait suite. En d'autres termes, la partie de la racine qui est en voie de division respire davantage que celle qui est en élongation.

Cette constatation se confirme à l'examen du gradient d'intensité respiratoire ramenée au poids frais. Comme l'eau constitue environ 90 % du poids total d'un tissu, ce critère est une bonne mesure d'un volume tissulaire.

Mais il ne faut pas oublier que la respiration totale d'un volume donné de tissu est la somme de la respiration de chacune des cellules qui le constituent ; un même volume contient beaucoup plus de cellules s'il est choisi dans la zone de division plutôt que dans celle d'élongation. L'emploi du critère « nombre de cellules » permet de dire qu'une cellule prise dans la zone de division respire moins activement qu'une autre, en élongation.

Cette notion se confirme à l'examen du gradient apical : le segment compris entre 0,0 et 0,5 mm contient le méristème ; ses cellules respirent moins activement que celles du segment compris entre 0,5 et 3,0 mm, où coexistent des cellules en division et d'autres au premier stade de leur extension.

Quant à la coiffe (0,00-0,25 mm), elle n'intervient pratiquement pas dans la respiration du fragment terminal. Les cellules qui la composent sont beaucoup moins nombreuses que celles du méristème, et ceci, pour deux raisons :

1° parce qu'elles sont de taille supérieure ;

2° parce que l'amincissement de la racine à son extrémité ne laisse place qu'à une quinzaine de cellules au plus, le long de la plus grande dimension.

En première conclusion, nous pouvons admettre que :

1° si un volume donné de tissu en voie de division respire plus que le même volume de tissu en voie d'élongation, c'est parce que le premier contient davantage de cellules que le second ;

2° l'élongation d'une cellule s'accompagne d'une augmentation de son intensité respiratoire.

Il faut cependant remarquer que la mitose est un phénomène fréquent mais temporaire ; alors que l'élongation est un phénomène continu. Même si, au cours de la mitose, la cellule respire plus activement que pendant l'élongation, il est bien probable que les cellules en interphase consomment moins d'oxygène. Etant plus nombreuses que les cellules en mitose, la respiration *moyenne* des cellules de la zone de division s'en trouvera amoindrie.

3.4.3. RESPIRATION ET PROTÉINES

PILET et SIEGENTHALER (1959) ont constaté que le taux en protéines augmentait au fur et à mesure que l'on s'adressait à des régions plus proches du collet.

C'est probablement à cette augmentation progressive qu'il faut attribuer l'accroissement de l'intensité respiratoire noté dans les régions proximales de la racine.

Ce fait suggère une certaine proportionnalité entre la teneur en protéines et la respiration.

Si cette proportionnalité paraît étroite dans les régions médianes où l'intensité respiratoire exprimée par unité de protéine, se maintient constante, elle ne se manifeste plus aussi stricte dans le segment adjacent au collet, ni surtout dans les zones de division et d'élongation. L'« efficacité respiratoire » d'un taux protéinique donné est maximale dans le segment subapical, c'est-à-dire dans la zone d'élongation ; elle tend au contraire à diminuer quand la différenciation prend le pas sur l'élongation.

En conclusion :

1° la respiration n'est pas toujours strictement proportionnelle à la quantité de protéines ;

2° la forte intensité respiratoire des cellules en voie d'élongation est liée à une propriété du cytoplasme, non à sa concentration dans la cellule.

Ainsi, les différences entre les intensités respiratoires mesurées dans chaque région dépendent, non seulement du taux protéinique, mais aussi de l'efficacité des enzymes en cause ; des variations d'activité enzymatique le long de l'axe racinaire ont été constatées par ROBINSON et BROWN (1952) pour la dipeptidase, la glycine-oxydase, la phosphatase et l'invertase. Pour AUDUS et GARRARD (1953), la variation de la respiration accompagnant la croissance en longueur d'un fragment racinaire est liée à la synthèse d'enzymes. ELIASSON (1955) fait dépendre l'activité d'un taux enzymatique donné de la façon dont les molécules de l'enzyme sont disposées dans le cytoplasme. On comprend qu'un changement dans sa structure, tel qu'il s'en produit lors de l'élongation, s'accompagne d'une modification du métabolisme. BROWN, REITH et ROBINSON (1952) pensent que la croissance cellulaire va de pair avec des modifications d'un groupe particulier d'enzymes, dont l'activité serait déterminée par divers facteurs, dont la concentration des substrats.

Il faut retenir le fait suivant : le passage d'une cellule en division au stade de cellule en élongation s'accompagne d'une augmentation du rapport surface/volume du cytoplasme. La mise en contact des enzymes avec leur substrat en est certainement facilitée. Dans les cellules basales cependant, cet effet favorable serait contrecarré par l'épaississement des parois, ralentissant la pénétration des métabolites et l'élimination des produits de déchet.

S'il est possible de relier l'intensité respiratoire d'une cellule à la quantité et à la structure de son cytoplasme, il ne faut pas oublier que l'entrée de l'eau, l'accumulation de matériel osmotiquement actif et la distension de la membrane, interviennent dans la balance réglant l'intensité métabolique des différentes régions de la racine.

3.4.4. QUOTIENT RESPIRATOIRE ET PROTÉOSYNTÈSE

Dans ce paragraphe, nous tentons d'interpréter la valeur du QR, supérieure à l'unité, qui caractérise le fragment apical.

Si la plupart des auteurs s'accordent à noter une fermentation aérobie dans les racines, nous avons vu (voir p. 152) qu'ils divergent souvent d'avis sur son amplitude et sa localisation.

Les résultats de FORWARD (1961, communication personnelle) posent la question de savoir dans quelle mesure il s'agit d'un artefact. Cet auteur étudie le QR de jeunes racines de maïs.

A 22°C, en respiration exogène, la zone d'élongation respire avec un QR fortement supérieur à l'unité ; à 30°C, on observe que son QR est le même qu'à 22°C, mais alors, le QR du segment correspondant au méristème est de 1,94.

Les QR de ces deux régions s'égalisent autour de 0,90 lorsque la tension d'oxygène atteint 100 % ; ils s'élèvent à 2 ou 3 si la concentration d'oxygène tombe à 5 %.

Ces faits permettent de penser que la diffusion des gaz dans les tissus est entravée dans les conditions normales de température et de pression d'oxygène ; ce serait la carence d'oxygène dans les tissus qui, en atmosphère normale, induirait la fermentation aérobie.

JENSEN (1961), travaillant sur la racine de tomate, mesure simultanément la vitesse de dégagement du gaz carbonique et celle de l'absorption d'oxygène. Il constate que celle-ci reste constante, alors que celle-là est beaucoup plus forte au début qu'à la fin de l'expérience. Il avance l'hypothèse que le « extra-CO₂ » produit résulte de l'accumulation de ce gaz dans les tissus, avant le début des mesures.

Nous pensons que les valeurs du QR mesurées sur le fragment apical de la racine de lentille ne sont pas le résultat d'un artifice expérimental ; le QR garde en effet une valeur supérieure à l'unité même en présence d'oxygène pur. Mesuré à l'air, il est vrai, il atteint après 3 heures des valeurs nettement supérieures à celles autour desquelles il se stabilise finalement ; ce phénomène ne se manifeste pas en présence d'oxygène pur. Une certaine limitation

existe donc à la pénétration de l'oxygène à pression normale, mais elle ne détermine pas à elle seule la fermentation aérobie que nous avons mesurée.

A la suite de BETZ (1957) qui, sur la racine de pois, trouve des résultats comparables aux nôtres, nous pensons que la fermentation aérobie des méristèmes radiculaires est une propriété de ces tissus.

Si nous voyons dans un QR supérieur à l'unité l'indice d'une protéosynthèse active, encore faut-il démontrer qu'elle se produit dans la même région radiculaire.

KOPP (1948), sur la racine de blé, interprète ses résultats en situant un foyer de protéosynthèse dans la zone d'élongation ; celle-ci s'accompagne d'une respiration intense. BROWN et BROADBENT (1950) admettent un parallélisme entre teneur en protéines et respiration cellulaire ; le taux de protéines par cellule augmente régulièrement dans les 5 premiers millimètres de la racine de pois. Mais, en l'absence d'indication sur les vitesses de croissance respectives des zones de division et d'élongation, il est impossible de savoir dans laquelle s'effectue la synthèse la plus active. D'après ERICKSON et GODDARD (1951), qui travaillent sur la racine de blé, une synthèse de protéines va de pair avec l'élongation, du moins dans la moitié distale de la zone d'allongement ; dans la partie proximale, on constate une dégradation des protéines telle, que les cellules ayant achevé leur croissance n'en contiennent pas plus que celles de la région du méristème. Ces auteurs font justement remarquer que la forte respiration observable dans la zone d'élongation est liée à un *taux* protéinique élevé, et non pas obligatoirement à une *synthèse* active des protéines.

Il est un autre moyen d'estimer la capacité de protéosynthèse de la racine. Au lieu d'étudier la variation du taux protéinique, examinons la variation du rapport entre ce taux et celui de l'azote total. Ce rapport permet de connaître la part des protéines dans la quantité totale d'azote. Si ce rapport augmente en passant d'une région à l'autre, il faut conclure à une protéosynthèse ; s'il diminue, c'est l'indice d'une protéolyse.

Sur la base des chiffres de PILET et SIEGENTHALER (1959), établis sur un matériel identique, nous avons calculé la variation du rapport NP/NT le long de l'axe radiculaire. Remarquons que le critère de référence utilisé (en l'occurrence, le nombre de segments), n'a plus aucune importance dans la discussion, puisqu'il est le même pour les deux types de réserves azotées.

L'examen du *tableau I* montre que le rapport NP/NT part de sa valeur maximale dans la zone comprise entre 0,0 et 3,0 mm, puis décroît brusquement, pour se stabiliser dans les régions médianes.

Nous constatons qu'en aucun endroit nous n'avons d'augmentation de la fraction protéinique de l'azote total.

Cette argumentation peut être critiquée, en disant qu'un éventuel apport d'azote soluble aurait pour effet d'augmenter la valeur de NT et par là, de diminuer le rapport NP/NT, même si la protéosynthèse l'emportait sur la protéolyse. Mais le tableau montre qu'il n'en est rien, du moins dans les deux régions qui nous intéressent.

Nous pouvons donc admettre comme faits certains :

- 1° la protéosynthèse se déroule dans le fragment apical de 3 mm ;
- 2° la protéosynthèse n'est pas forcément liée à une intense respiration cellulaire.

Nous pouvons retenir comme fait probable, que la valeur de QR supérieure à l'unité, caractérisant le fragment apical, est liée à cette protéosynthèse.

Il n'est pas exclu que les valeurs de QR inférieures à l'unité que l'on mesure dans le segment subapical soient explicables par la combustion des résidus de la protéolyse qui se manifeste entre le troisième et le sixième millimètre ; mais rien ne nous permet de l'affirmer.

3.4.5. RESPIRATION ET GLUCIDES

Il suffit de comparer le gradient de la respiration exogène des différentes régions de la racine (*tableau II*) avec la courbe de répartition de l'amidon (*fig. 5 D*) pour se convaincre de l'absence de relation entre ces deux grandeurs ; à aucun moment la teneur en amidon ne paraît limiter l'intensité respiratoire.

La confrontation du gradient des glucides réducteurs (*fig. 5 C*) avec celui de la respiration exogène (*fig. 4*) suggère une certaine relation mutuelle entre ces deux grandeurs, en tout cas dans les régions distales et moyennes. Cette relation ne se vérifie plus dans les parties basales.

La sensibilité de la respiration dans les diverses régions radiculaires, à l'égard de la carence en glucides, se traduit, sur la lentille, par une courbe asymptotiquement décroissante, avec un maximum dans les parties jeunes de la racine. Ce résultat (*fig. 4*) corrobore celui de JENSEN (1955), obtenu sur la racine de fève. BALDOVINOS (1950), sur le maïs, constate aussi une forte sensibilité du méristème ; mais elle est encore plus accentuée dans la zone d'élongation ; les régions en voie de différenciation ne répondent que faiblement à l'addition de saccharose. KARLSSON et ELIASSON (1955), sur la racine de blé, signalent la nette action activatrice du glucose sur la respiration du méristème carencé ; alors que la zone d'élongation n'est que peu sensible à l'addition de glucides, les régions basales accusent une réactivité encore plus prononcée que le méristème.

Il est logique de relier la sensibilité que manifeste la respiration à l'égard de la carence en glucides, et le taux des sucres endogènes. Plus cette réserve est abondante dans une région donnée, moins cette région aura à souffrir d'une carence en glucides exogènes.

Ce raisonnement s'applique mal au cas de la racine de lentille. Si l'on examine la répartition des sucres réducteurs telle qu'elle a été établie par PILET et MEYLAN (1953) (*fig. 5 C*), on voit qu'il n'y a pas de correspondance étroite entre ce gradient et celui de la sensibilité à la carence en glucides ; la partie apicale, pourtant dotée d'une réserve abondante, présente la sensibilité la plus forte. On comprend mieux, par contre, la sensibilité négligeable des régions basales, dont le stock glucidique est appréciable.

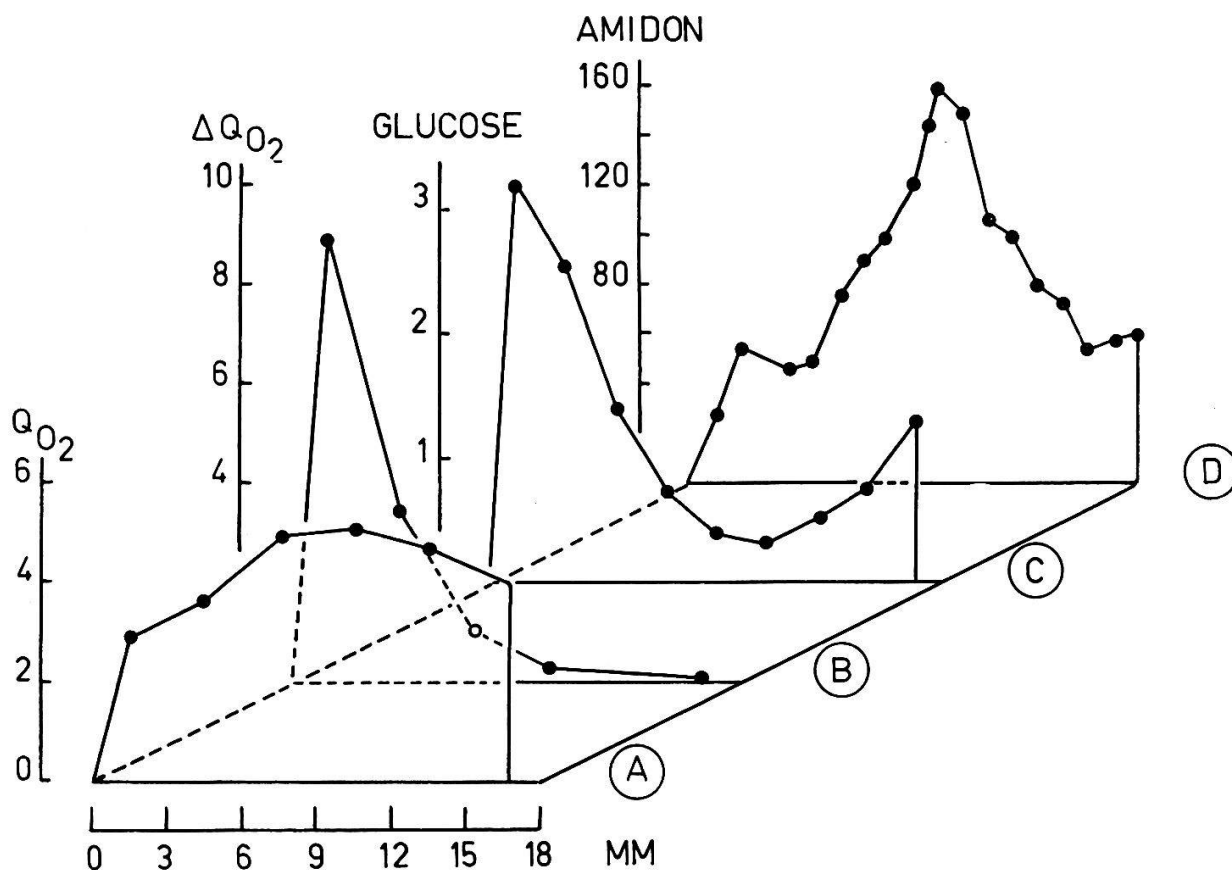


FIGURE 5

Gradients de l'intensité de la respiration endogène (A) et de la sensibilité de la respiration à la carence glucidique (B : voir *fig. 4*).

Distribution des sucres réducteurs (C) et de l'amidon (D)

A : Q_{O_2} en $\mu\text{l}/60$ mn. pour 10 mg de poids frais.

B : Intensité de la respiration exogène — intensité de la respiration endogène.

C : Glucose : en équivalents de glucose en mg pour 100 mg d'eau.

D : Amidon : nombre moyen des grains d'amidon par cellule multiplié par le diamètre de ces grains.

(Les distributions C et D sont empruntées à PILET et MEYLAN, 1953.)

Ainsi, la seule valeur de la réserve en sucres n'est pas déterminante de la sensibilité d'un tissu à la carence en substrat glucidique ; il faut aussi compter avec la vitesse à laquelle cette réserve est consommée, autrement dit, avec l'intensité respiratoire du tissu et sa capacité biosynthétique.

On peut admettre, avec ALBAUM et EICHEL (1943), que le substrat respiratoire des racines est constitué dans une large mesure par des glucides transportés à partir de l'endosperme ; on comprend que, dans certaines conditions, le taux de glucides endogènes puisse limiter l'intensité respiratoire. Mais CHANCE et HESS (1959) remarquent que l'augmentation de l'intensité respiratoire provoquée par l'addition de glucides doit être attribuée à une augmentation

du taux d'ADP endogène, et non à un accroissement de la quantité de substrat disponible.

En conclusion :

1° ni la teneur en amidon, ni celle en sucres réducteurs ne limitent efficacement la respiration racinaire ;

2° la sensibilité de la respiration racinaire à une carence en glucides n'est pas directement dépendante du taux initial en sucres réducteurs.

Mais il faut remarquer que la pénétration est aussi un facteur qui doit intervenir dans la détermination de la réponse d'une zone racinaire à une variation de l'apport glucidique. Cette pénétration est d'autant plus restreinte que la paroi cellulaire est plus épaisse. Or nous savons que l'élongation, et surtout la différenciation, s'accompagnent d'un épaissement de ces parois. D'autre part, la mise en contact d'un substrat glucidique avec les systèmes enzymatiques correspondants est très probablement dépendante du rapport entre le volume du cytoplasme et sa surface de contact avec le suc vacuolaire.

C'est à l'ensemble de ces facteurs qu'il faut faire appel pour comprendre la relation entre l'intensité respiratoire et les taux glucidiques endogènes.

3.4.6. RESPIRATION ET TENEUR AUXINIQUE

La *figure 6* montre le parallélisme étroit qui existe entre la répartition de l'auxine et celle de l'intensité respiratoire. Une telle concordance suggère la possibilité d'une dépendance, au moins partielle, de la respiration à l'égard du contenu hormonal des cellules.

L'examen de l'action de l'auxine sur la respiration sera repris dans la suite du travail ; nous nous bornons à situer le problème dans son cadre général, à la faveur de la comparaison entre gradients auxinique et respiratoire.

En parlant de teneur en auxine, on sous-entend essentiellement « teneur en ABIA ». Or la croissance, et peut-être la respiration, peuvent bien ne pas dépendre uniquement du taux en ABIA, mais aussi d'une partie au moins des produits de dérivation de l'hormone. De plus, l'ABIA endogène est sous une forme qui le rend particulièrement efficace comme facteur de détermination métabolique. Et enfin, rien ne prouve que l'ABIA que l'on peut extraire d'un tissu est sous cette forme active ; il nous est pratiquement impossible de déterminer quelle portion de l'hormone participe effectivement à la détermination du métabolisme, quelle fraction est au contraire stockée sous une forme inactive.

Ces quelques observations nous entraînent à éviter des conclusions trop hâtives et nous empêchent de relier de façon trop étroite le taux auxinique à l'intensité respiratoire.

L'auxine exerce de multiples actions dans la cellule (PILET, 1961 *a*) ; il serait étonnant que le métabolisme respiratoire échappât à son influence. Mais il est évident que les effets que l'auxine pourrait exercer sur la respiration sont de deux ordres : directs ou indirects.

Par effet direct, il faut entendre une intervention immédiate sur l'une des étapes fondamentales qui constituent l'ensemble du processus respiratoire : glycolyse, cycle citrique, « phosphate turnover ». Un tel effet peut s'exercer au niveau enzymatique (déshydrogénases, oxydases, phosphatases) ou directement au niveau d'un métabolite (formation d'auxinyl-CoA).

Un effet indirect de l'ABIA sur la respiration peut se comprendre comme le résultat d'une modification enzymatique provoquant une variation de la disponibilité

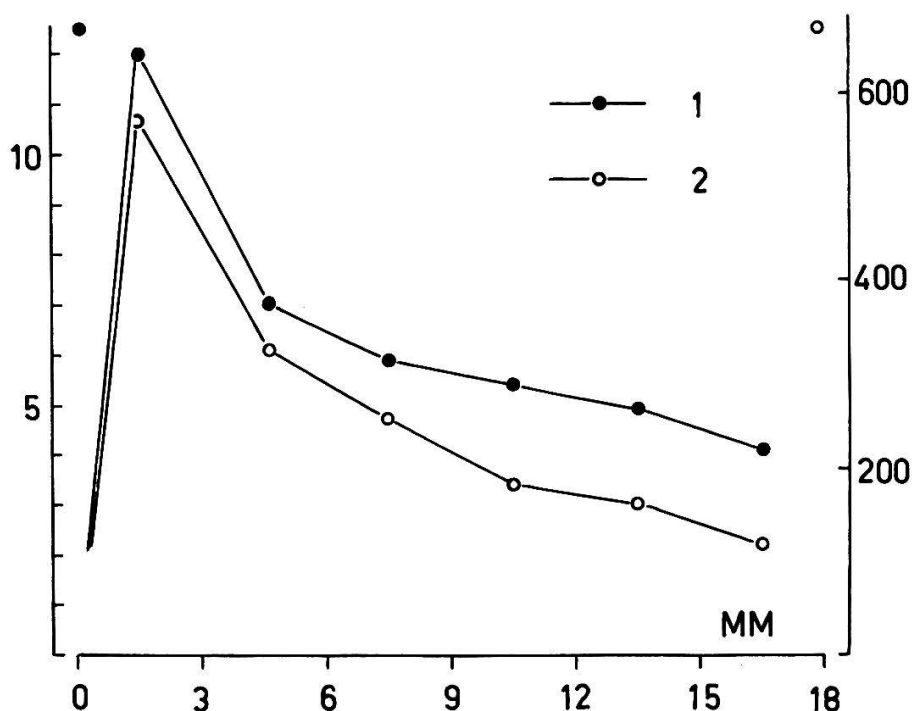


FIGURE 6

Comparaison des gradients d'intensité respiratoire et de teneur auxinique.

1 : Q_{O_2} en $\mu\text{l}/60$ minutes pour 10 mg de poids frais.

2 : ABIA en $\mu\text{g} \cdot 10^{-3}/5$ g de poids frais (valeurs données par PILET (1958)).

des substrats respiratoires ; ou un changement physico-chimique de la perméabilité des membranes influençant l'entrée de l'eau et, par là, la demande d'énergie.

Ce sont des mécanismes de ce type que l'on a invoqués pour expliquer un couplage entre l'auxine et la respiration. Il est probable que l'ensemble de ces mécanismes, et bien d'autres encore, interviennent dans la détermination de l'intensité respiratoire ; mais il est certain qu'ils n'ont pas tous la même importance : quelques-uns sont essentiels, d'autres secondaires. La similitude des gradients ne nous donne que l'indication d'une possibilité de corrélation entre l'auxine et la respiration.

4. CONCLUSION

L'observation microscopique nous renseigne sur la diversité des tissus de la racine, ainsi que sur leur importance relative dans le phénomène de l'allongement radiculaire. Celui-ci est principalement conditionné par l'élongation cellulaire.

De la confrontation de cette topographie avec le gradient respiratoire, on peut conclure que le *tissu* en voie de multiplication respire plus intensément que celui qui manifeste l'élongation. Mais une *cellule* prise dans la zone de division respire, en moyenne, moins qu'une cellule en élongation.

C'est dans la zone de division que se réalise la synthèse protéinique, ou plus probablement, que la synthèse l'emporte largement sur la protéolyse ; une valeur de QR supérieure à l'unité est l'indice de ce fait.

Mais, ni la teneur en protéines, ni celle des glucides réducteurs ou de l'amidon, ne limitent strictement la respiration.

Une correspondance étroite se dégage de la confrontation des gradients auxinique et respiratoire. Si l'on ajoute le fait que la vitesse maximale de la croissance radriculaire est précisément liée à une teneur hormonale maximale (PILET 1960), on doit se poser le problème suivant :

1° quelle est la relation entre la croissance et la respiration ?

2° l'auxine opère-t-elle la régulation de la croissance par l'intermédiaire de la respiration ?

CHAPITRE III : ACTION DE L'ABIA SUR LA CROISSANCE ET LA RESPIRATION

1. INTRODUCTION

L'étude des gradients radiculaires a montré le parallélisme qui existe entre les gradients d'intensité respiratoire et de taux d'auxine endogène. Nous avons remarqué de plus que les cellules qui manifestent l'allongement le plus rapide sont justement celles qui respirent le plus intensément.

Le problème de la relation entre la croissance et la respiration peut se poser schématiquement ainsi :

1° l'auxine détermine directement, et le taux de la croissance, et l'intensité de la respiration ;

2° ou bien, elle exerce son effet primaire sur la croissance, et la respiration ne fait que répondre à une modification de la croissance ;

3° ou bien encore, l'auxine agit directement sur la respiration qui, par contre-coup, détermine la vitesse de la croissance.

Pour résoudre ce problème, deux possibilités se présentent :

1° modifier la croissance, et observer les changements éventuels de la respiration ;

2° perturber la respiration, et étudier les réponses de la croissance.

Ce chapitre est consacré à l'application du premier type d'expérience.

Il est évidemment possible de modifier la croissance de diverses manières. Parmi tous les effecteurs de croissance disponibles, celui qui paraît le plus approprié est précisément la substance hormonale par excellence : l'acide β -indolyl-acétique. Le traitement par ce composé naturel provoquera des réactions physiologiques, analogues à celles qu'entraînerait une variation du taux d'hormone endogène.