

Quelques rares cellules de la paroi des loges ovariennes forment des saillies coniques, peu proéminentes.

Du point de vue organographique, la comparaison du *L. ciliolata* et du *L. utilis* présente un grand intérêt.

Dans le *L. ciliolata*, la communication des loges ovariennes avec l'extérieur et la fertilité de chaque bord de la cloison placentaire représentent des caractères primitifs.

Dans le *L. utilis*, l'occlusion complète du canal et du pore extérieur, la stérilité et la disparition précoce de l'un des deux placentas, indique une division du travail déjà plus marquée et une analogie frappante avec l'évolution de l'obturateur qui accompagne l'ovule des vrais Caféiers, dans les premiers stades de son développement.

Les « Hormones » de croissance et leur emploi pratique, spécialement dans le bouturage.

Par M. Pierre CHOUARD.

Professeur au Conservatoire National des Arts et Métiers.

Sommaire. — Introduction. — I. *Partie théorique* : 1. Découverte des hormones végétales. — 2. Connaissance des auxines dans leur rôle sur le grandissement cellulaire : a) connaissance chimique des auxines ; b) tests biologiques de mesure de l'activité des auxines ; c) transport polarisé des auxines ; d) origine et formation des auxines ; e) action des auxines sur le grandissement cellulaire ; f) explication des tropismes par les auxines. — 3. Les phénomènes mis en jeu dans le bouturage et les rôles corrélatifs des auxines : a) les diverses sortes de bouturages ; b) facteurs intervenant dans la formation et la croissance des racines ; c) facteurs intervenant dans la formation et la croissance des bourgeons. — II. *Partie pratique* : 1. Principes des procédés applicables dans la pratique. — 2. Règles générales d'application. — 3. Traitements complémentaires. — 4. Plantes faciles et difficiles à bouturer par les auxines. — 5. Particularités pour le bouturage de certaines espèces. — 6. Bouturage des plantes tropicales par les auxines.

La découverte des « Auxines », ou « Hormones » de croissance végétales, a complètement transformé, depuis vingt ans, les conceptions sur le mécanisme du développement des plantes. Ces données théoriques ont été, immédiatement, transposées dans la pratique agricole et horticole.

Désormais, on possède des recettes d'une efficacité incroyable pour réussir certaines boutures considérées comme difficiles, pour en hâter d'autres qui sont d'ordinaire fort lentes. On commence, grâce à ces

mêmes substances, à pouvoir améliorer la reprise des greffes, à faire nouer les fruits sans fécondation, et même à fertiliser le sol par des traces impondérables.

Toute cette « sorcellerie » scientifique est très réelle ; dans certains cas, son emploi s'avère des plus pratiques ; dans d'autres, elle est encore du domaine des curiosités de laboratoire. Mais elle n'a pas attendu, pour se développer, que les mécanismes intimes de l'action des auxines soient dévoilés. Sur ce point, la « pratique » est très en avance sur la « théorie » : chaque année, chaque mois même, apporte des observations nouvelles qui compliquent, obscurcissent, ou reculent la solution explicative des problèmes scientifiques relatifs à la croissance. La succession des découvertes et des interprétations est telle qu'il faut se résigner à voir un texte déjà partiellement démodé dans le temps même qu'il est imprimé.

I. — Partie théorique.

I. — Découverte des Hormones végétales.

Le mot « Hormone », appliqué d'abord en physiologie animale, concerne des substances qui, produites en un point de l'organisme, sont transportées et exercent une action excitante (et non nutritive) sur certaines fonctions. L'exemple typique est celui de l'Insuline, hormone sécrétée par les îlots de Langerhans du Pancréas, transportée par le sang, et agissant sur l'utilisation du glucose.

Chez les plantes, cette notion, bien antérieure au mot qui la recouvre maintenant, avait été esquissée par DUHAMEL DE MONCEAU (1758). Tombée dans l'oubli, elle est reprise par SACHS (1880) comme une hypothèse de travail pour expliquer la formation des organes végétaux, et par DARWIN (1880) pour expliquer la courbure phototropique. Mais elle rentre alors dans un nouvel oubli : le rôle de la quantité et de la qualité des aliments paraît prépondérant : les migrations et les transformations des sucres, de l'azote, du phosphore, à travers l'organisme, semblent devoir tout expliquer, et attirent toutes les recherches.

Néanmoins, à partir de 1907-1910, la notion d'« Hormones » (avec le mot cette fois !), est reprise activement et s'impose de plus en plus pour expliquer les tropismes. Le corps de doctrine, fondé sur les expériences de FITTING, BOYSEN-JENSEN, PAAL, STARK, SÖDING, SEUBERT, CHOLODNY, etc., est tel qu'il devient classique dès 1925. Néanmoins, pour faire pénétrer ces notions en France, il faut encore les expérien-

ces démonstratives de F. W. WENT (1926-1928), parvenant à extraire la substance active dans des cubes d'agar, et la faire agir ensuite à sa guise ; il faut surtout les exposés et les conférences de son père F. A. F. C. WENT, pour entraîner, vers 1933, une conviction unanime. Le dernier coup est porté, en 1934, par la magnifique découverte de KÜGL et de ses collaborateurs, HAAGEN-SMIT, EXRLIBEN, etc, parvenant à isoler la substance active, l'« auxine », à l'état de pureté, à préciser sa formule sur quelques centaines de milligrammes, et à reproduire tous les effets biologiques avec le corps pur.

A ce moment, la question des « hormones » végétales semble claire et simple : ce sont des substances chimiquement définies, élaborées à l'extrémité apicale des organes, diffusant de là vers leur base, et produisant exclusivement le grandissement des cellules jeunes. Il en résulte l'allongement des organes en voie de croissance ; et, si une cause étrangère, comme l'éclairage latéral, ou la pesanteur s'exerçant de côté, vient à déranger le cours de la diffusion de l'auxine, une face de l'organe grandira plus vite que l'autre, et les courbures géotropiques et phototropiques seront ainsi expliquées.

Néanmoins, c'est l'instant même où la question va, en quelques mois, se compliquer de façon extrême, et s'obscurcir d'autant plus que les recherches vont devenir plus nombreuses.

En effet, la question des Hormones avait été attaquée, simultanément, par d'autres voies d'approche. Il s'agissait de tous les phénomènes de « corrélations de croissance » autres que les tropismes. Par exemple, HABERLANDT, en étudiant les cals et les cicatrifications (1913-1915), pensait démontrer que le tissu libérien intact, ou bien un tissu quelconque mais blessé, contenaient des substances diffusibles capables d'exciter la division cellulaire.

Ailleurs, FITTING (1909) montrait que le pollen des Orchidées secrète une substance extractible qui excite le développement de l'ovaire ; et, dans la suite, s'échafaudaient des théories hormonales de la nouaison des fruits. SNOW (1925) montrait que l'activité des divisions du cambium (ou assise génératrice) était sous la dépendance de substances excitantes et transportées dans la sève. Et surtout, c'était la masse de travaux posés par les problèmes de polarité et de corrélation dans l'apparition et le développement d'organes, qui bientôt posait avec urgence la question des Hormones. D'ailleurs, chaque savant, selon l'heure ou les circonstances, y répondait par l'affirmative ou la négative : VÖCHTING (1878-98), GÖBEL (1880-1910), ERRERA et MASSART, etc., étudiant la polarité du bouturage, la dépendance que la flèche exerce

sur les rameaux secondaires, etc., entrevoyaient des corrélations humorales du type des hormones, et cependant insistaient sur le rôle de la masse des aliments nutritifs. Jacques LOEB (1917-1921) étudiant le bouturage des feuilles de *Bryophyllum*, concluait d'abord au rôle d'hormones agissant spécialement sur la formation des racines ou des bourgeons, reprenant ainsi l'hypothèse de SACHS. Mais, dans la suite, il changeait d'avis, et croyait tout expliquer par les inégales répartitions des masses d'aliments. Son second exposé, très séduisant, traduit en français, et largement diffusé, contribua beaucoup à retarder, en France, l'éclosion de recherches sur les hormones végétales.

Cependant, dès 1925, VAN DER LEK établissait nettement que, dans le bouturage, il y a une corrélation entre la présence du bourgeon, dormant ou poussant, et la formation des racines, et que cette corrélation dépend de substances excitantes ou inhibitrices plutôt que de la masse des aliments. BOUILLENNE et WENT (1932) donnaient bientôt une démonstration de l'existence probable de substances spécialement destinées à appeler la formation des racines, et leur attribuaient le nom de « rhizocalines ».

Par ailleurs, d'autres « hormones » devenaient évidentes : chez les organismes inférieurs, et notamment les Levures, après une discussion entre PASTEUR et LIEBIG (1858-1871), WILDIERS, en 1901, avait déjà démontré la nécessité de traces impondérables de substances organiques inconnues pour entretenir la formation de nouvelles cellules. C'était le point de départ de la notion de « Bios », et de tout le groupe des substances capables de catalyser l'assimilation, et, par là l'augmentation de masse de matière vivante.

D'autre part, la floraison des plantes supérieures donnait matière à observer d'autres corrélations : GARNER et ALLARD montraient (1920-1922) que chez beaucoup de plantes, la floraison dépend avant tout de la durée de l'éclairement quotidien reçu, notion à laquelle est attachée le nom de « Photopériodisme ». Bientôt, ils établissaient que, si une plante fleurissant sous 8 h. d'éclairement quotidien (plante « de journée courte », comme le *Cosmos sulphureus*) après avoir été entourée par un écran horizontal, était soumise à 8 h. d'éclairement en bas, et à 0 ou 16 h. d'éclairement en haut, la mise à fleurs avait lieu nécessairement en bas, et avait lieu aussi en haut, dans l'obscurité, mais pas sous 16 h. d'éclairement. L'expérience inverse, en éclairant le haut par 8 h. d'éclairement et le bas par 0 ou 16 h., ne provoquait la floraison qu'en haut et non en bas. Une telle expérience suggère, de façon presque irréfutable, l'existence d'« hormones de floraison », transportées

de bas en haut, élaborées sous 8 h. d'éclairement, et détruites par 16 h. d'éclairement. Depuis lors, j'ai pu démontrer que, chez la Reine-Marguerite, la dihydrofolliculine animale agit exactement comme l'hormone hypothétique de floraison. D'autres phénomènes hormonaux de sexualité sont mis en évidence chez les champignons *Neurospora* par M. Fd. MOREAU.

En résumé, il y avait en 1934, une multitude d'autres hormones, pressenties dans tous les domaines de la biologie végétale, et un groupe d'hormones chimiquement et physiologiquement définies, les « auxines », agissant sur le grandissement cellulaire seul.

Les complications allaient naître aussitôt : dès 1935, au Congrès international d'Amsterdam, SNOW annonce que l'auxine est l'hormone de division cellulaire du tissu cambial, et par conséquent, des cals et cicatrices. Et F. W. WENT annonce que l'auxine est aussi l'organisateur des ébauches de racines, et, par conséquent, identique à la « rhizocaline » hypothétique de BOUILLENNE et de lui-même.

Désormais, les expériences se multiplient dans toutes les voies, par l'emploi d'auxines naturelles ou artificielles, appliquées à tous les phénomènes de croissance : avec FITTING et LAIBACH, on voit les auxines jouer le rôle d'hormones pour la nouaison des fruits et le gonflement des ovaires d'Orchidées. Elles agissent chez les galles, et dans tous les cas de tubérisation, naturelle ou provoquée.

Avec WENT, THIMANN, CROOKER, LAIBACH et surtout ZIMMERMANN, HITCHCOCK et WILCOXON, et THINCKER, on les voit favoriser le bouturage, régler sa polarité, faire pousser les racines, et passer dans la pratique des jardiniers. Elles excitent la division cellulaire, favorisent éventuellement la reprise des greffes, servent d'appoint dans les cultures de tissus de R. GAUTHIERET. On les croit de plus en plus identiques aux rhizocalines, d'autant que THIMANN et SKOOG, et M^{lle} LE FANIC, montrent avec évidence leur rôle inhibiteur sur la croissance des bourgeons, et leur action certaine comme hormones de corrélation entre la flèche et les rameaux latéraux qu'elles inhibent. Mais voici déjà que BEAL et A. VEGIS (1937) montrent que, dans d'autres cas, elles excitent le développement de bourgeons dormants. Leur action sur la polarité du bouturage de rameaux ou de racines apparaît beaucoup plus complexe dans les expériences de Joseph LEFÈVRE. Enfin, dans les boutures de feuilles, PRÉVOT, et moi-même, séparément, montrons qu'elles peuvent être aussi bien organisatrices de bourgeons que de racines. Dans mes expériences, je peux même faire pousser à volonté racines ou bourgeons, seuls ou ensemble, les unes avant ou après les autres,

et en un point quelconque, selon la dose d'auxine appliquée. Leur rôle de « rhizocalines » est ainsi remis en question, sans que leur action sur le bouturage soit controuvée.

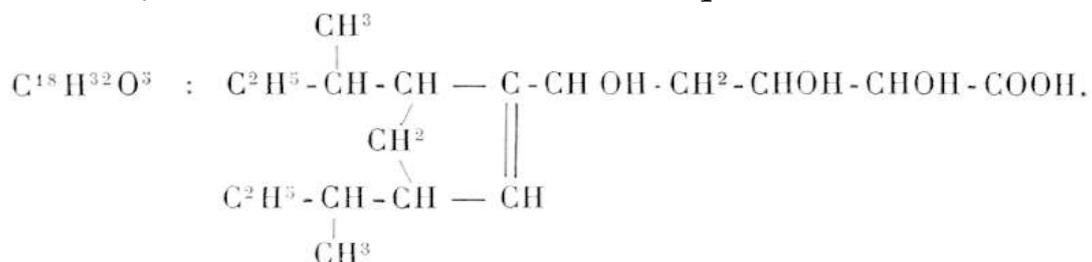
Nous en sommes là, maintenant. Cet exposé, réduit à quelques faits seulement, montre pourtant la complexité de la matière qu'il s'agit d'interpréter, qu'il est impossible de faire rentrer, en ce moment, dans un ensemble explicatif et cohérent, et qu'il faut pourtant se hâter d'utiliser pour nos besoins pratiques, parce que nous disposons de substances singulièrement actives sur les phénomènes de croissance qui nous intéressent. Nous allons donc exposer d'abord l'essentiel des connaissances sur les auxines à l'occasion de leur rôle dans le grandissement cellulaire, car c'est là qu'elles sont le mieux connues. Nous montrerons ensuite la complexité des phénomènes de bouturage, et les substances diverses qui rentrent en jeu, concurremment avec les auxines. Nous pourrions alors donner les indications pratiques qui permettent de s'assurer, en technique culturale, certains succès fort appréciables, et d'en espérer d'autres, beaucoup plus importants, pour un avenir plus ou moins lointain.

2. Connaissance des Auxines dans leur rôle sur le grandissement cellulaire.

a) CONNAISSANCE CHIMIQUE DES AUXINES :

Les auxines isolées par WENT dans des plaques de gélose à partir d'organes végétaux posés dessus, et y laissant diffuser leurs substances de croissance, se sont révélées, par leur vitesse de diffusion dans la gélose, avoir un poids moléculaire de l'ordre de 350. Jusqu'ici, il a été impossible de retirer des plantes elles-mêmes des quantités suffisantes de ces auxines à l'état de pureté chimique, pour en faire un contrôle rigoureux. C'est à partir de l'urine que KÖGL a réussi à extraire deux substances très voisines, les *auxines a* et *b*, de poids moléculaire 328 et 310, et qui se sont révélées physiologiquement identiques aux auxines naturelles des plantes elles-mêmes. Il s'agit certainement des auxines apportées par l'alimentation végétale, et réunies dans l'urine.

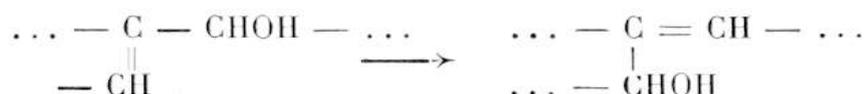
L'une, l'*auxine a*, ou *acide auxentriolique*, a la formule :



L'autre, l'*auxine b*, ou *acide auxœnolonique*, a la formule :

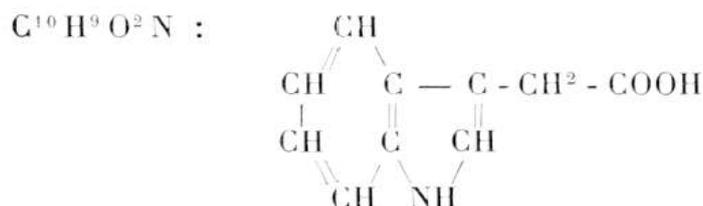


Leur synthèse n'est pas connue. Leur conservation est impossible parce qu'elles s'inactivent spontanément, en un à deux mois par une transposition moléculaire en pseudo-auxine :



La difficulté d'extraction, jointe à ces particularités, explique la quasi impossibilité pour la plupart des chercheurs, et l'impossibilité absolue pour les praticiens, de travailler avec les auxines *a* et *b*.

Mais KÖGL a découvert dans l'urine une autre substance active au même titre que ces deux auxines. On l'a d'abord appelée *auxine c* ou *hétéro-auxine*; son poids moléculaire est environ la moitié de celui des auxines *a* ou *b*. Elle s'est révélée être tout simplement l'*acide 3-indol-acétique* (on dit encore *acide β-indol-acétique* ou *indolyl-acétique*), de formule :



Ce corps est identique à la *Rhizopine* étudiée par NIELSEN, substance produite abondamment par beaucoup de champignons (comme le *Rhizopus sumus*), sans action sur leur croissance, mais très active sur les plantes supérieures comme l'auxine elle-même. Chez les Champignons, les Bactéries, ou dans l'urine, sa signification n'est rien autre que celle d'un produit d'altération du Tryptophane (ou *indol-alanine*), l'un des acides-aminés constitutifs des matières albuminoïdes.

Ce produit peut être fabriqué de synthèse. Il se trouve dans les drogues. C'est avec lui que la plupart des Auteurs ont travaillé. On a d'abord objecté que les expériences faites avec l'acide indol-acétique, corps étranger au métabolisme de la plante supérieure, n'avaient rien de physiologique et ne relevaient que de la pharmacodynamie. Mais cette objection n'est pas fondée, parce que : 1° l'acide indol-acétique exerce sur la plante la quasi totalité des actions exercées par les auxi-

nes *a* ou *b*, à des différences de degré près ; 2° l'acide indol-acétique est probablement ou certainement le corps actif dans une série d'actions naturelles de croissance : gonflement des ovaires d'Orchidées sous l'effet de la pollinisation, tubérisation sous l'action de bactéries cancérigènes ou de champignons cécidogènes ; 3° l'acide indol-acétique, selon les indications de J. LEFÈVRE, est très probablement présent chez les plantes supérieures elles-mêmes, et agent naturel de croissance ou de tubérisation, parfois à dose énorme, notamment chez le Rutabaga, le Chou-Rave, etc.

Bientôt, d'autres substances de l'arsenal pharmaco-dynamique se sont révélées avoir une action analogue à celle des trois premières auxines :

Acide 3-indol-propionique.

Acide 3-indol-butyrique.

Acide 3-indol-pyruvique.

Acide 3-indol-valérique.

Acide 3-indol-iso-propionique.

Acides 1, 2 ou 5, méthyl-(ou-éthyl)-3-indol-acétiques.

Acides α et β -naphthalène-acétique.

Acide anthracène-acétique.

Acide phényl-acétique.

Acide fluorène acétique.

Acide acénaphthène-5-acétique.

Acide coumaryl-acétique.

Acide cis-méthoxy-cinnamique.

Acide 3-indène acétique.

L'activité de ces corps est parfois égale ou comparable à celle des véritables auxines (ac. indol-acétique, indol-butyrique, naphthalène-acétique), et souvent beaucoup plus faible, quoique très nette. Par contre, l'activité semble bien liée à certaines fonctions ou groupements chimiques : l'estérification de la fonction acide annule toute activité chez l'auxine *a*, et la réduit chez l'auxine *c*, d'autant plus que le radical ajouté est plus lourd. La position 3 sur le groupe indol est fondamentale ; en 2, l'activité est nulle. L'*acide cis-méthoxy-cinnamique* est actif, le même acide *trans* est inactif. En résumé, l'activité semble liée à la présence d'une fonction acide libre (ou facilement libérable), au voisinage d'un noyau cyclique muni d'une ou plusieurs doubles liaisons, mais ni située immédiatement sur le noyau, ni trop éloignée.

De plus, d'autres substances, non saturées, et notamment les gaz *éthylène* et *oxyde de carbone*, ont parfois des actions partiellement comparables à ces auxines et hétéro-auxines, mais jamais entièrement analogues.

b) TESTS BIOLOGIQUES DE MESURE DE L'ACTIVITÉ DES AUXINES :

Le matériel le plus favorable pour évaluer l'activité des substances supposées douées du pouvoir d'agir comme auxines, est la plantule d'Avoine. C'est d'ailleurs sur ce matériel que les Auteurs ont découvert l'auxine elle-même.

En effet, chez la plantule d'Avoine, la tigelle est d'abord enveloppée dans une première feuille en forme de longue gaine, à peine munie d'un pore étroit situé un peu sous le sommet : c'est la « coléoptile ». Durant les premiers jours de la germination, elle cesse très tôt de produire de nouvelles cellules pour n'être plus que le siège d'un allongement intense des cellules préexistantes. De FITTING à WEST, les Auteurs ont établi que la cause de cet allongement réside dans la production d'auxine par l'apex de la coléoptile. En diffusant vers le bas, l'auxine fait allonger les cellules, et la croissance se manifeste jusqu'à épuisement.

Si on *décapite* la pointe d'une coléoptile, on supprime la région productrice d'auxine et la croissance s'arrête presque aussitôt. Mais, quelques heures plus tard, elle reprend, à la faveur d'une régénération physiologique de la production d'auxine vers le sommet coupé. Si on renouvelle alors la décapitation, la croissance est arrêtée pour un temps prolongé. En remplaçant une pointe fraîchement coupée sur une coléoptile décapitée, on voit la croissance reprendre presque normalement sous l'effet de la production d'auxine par la pointe remise en place.

La coléoptile décapitée est donc un test convenable pour éprouver l'activité des auxines supposées. Mais le test sera rendu plus sensible encore si la « recapitation », au lieu d'être faite d'aplomb, est faite excentriquement : alors, l'auxine, s'il y en a, diffusera d'un seul côté, qui s'allongera seul aussi. Il en résultera aussitôt une courbure, beaucoup plus facile à apprécier qu'une reprise d'allongement rectiligne.

Enfin, l'auxine peut diffuser à travers les substances inertes et gélinées, gélatine et gélose notamment : en interposant une lame de gélose entre la pointe « recapitée » et le sommet décapité d'une coléoptile, la croissance reprend normalement, ou seulement avec un faible retard. En posant des pointes de coléoptiles sur une plaque de gélose,

on les amène à y accumuler l'auxine qu'elles élaborent, et en replaçant des cubes de cette gélose sur une coléoptile décapitée, on fait repartir la croissance.

En pratique, pour éprouver une substance inconnue, on la fera dissoudre ou diffuser à titre connu, dans une solution de gélose à 3%. Puis, des blocs de 2 mm.³ de cette gélose seront placés sur le côté d'une coléoptile d'Avoine décapitée deux fois et saisie à la phase optimale de sa croissance, à 25° C, à 85-90 % d'humidité, à l'obscurité ou en lumière rouge sombre. Une heure plus tard, on observe la courbure : elle est, pour les doses faibles, proportionnelle à la quantité de substance active apportée par la gélose.

On appelle *Unité-Avoine* (*Avena-Einheit* = \mathcal{A}), la quantité qui, dans ces conditions expérimentales, provoque une courbure de 10°.

L'auxine *a* ou *b*, pure, vaut environ 100 milliards d' \mathcal{A} par gramme ! L'auxine *c* vaut environ 50 milliards d' \mathcal{A} par gramme.

Le Pois donne un autre test, d'emploi moins précis mais plus facile. Des graines de Pois var. *Alaska* (appelée encore *Express*), sont trempées 6 h. dans l'eau, mises à germer à l'obscurité, et recueillies à l'âge de sept jours, alors qu'elles ont 10 à 12 cm. de long et deux nœuds foliaires, l'entrenœud subterminal mesurant alors à peine 5 mm. On coupe cet entrenœud, puis on fissure le moignon, par un plan axial, sur 3 cm. de long., et on tranche le morceau quelques mm. plus bas. Sous l'effet des tensions entre tissus, les deux brins fissurés s'écartent. Des morceaux d'entrenœuds ainsi préparés sont plongés 1 h. dans l'eau, puis immergées dans la solution de la substance à essayer. Si cette substance est active, au bout de 6 à 24 h., elle aura déterminé, par allongement des cellules corticales externes, une courbure des deux brins l'un vers l'autre.

On peut encore dissoudre la substance à essayer dans une pâte de lanoline, et l'appliquer sur la face supérieure de la nervure médiane d'une feuille de Tabac, intacte sur la plante. Si la substance est active, elle détermine un allongement des cellules de la face supérieure du pétiole, et, par conséquent, une courbure de la feuille vers le bas (mouvement d'épinastie).

On peut encore essayer la substance sur des boutures de Pois étioilé pour mesurer son activité sur la formation des racines, etc.

Tous ces tests, et surtout le test-avoine, qui répond très rapidement, ont une sensibilité variable d'un jour et d'une heure à l'autre. La variation diurne subit un rythme en rapport avec l'ionisation de l'air. Le mécanisme de cette variation est incertaine. Pour les con-

trôles d'activité, on en évite les effets en comparant toujours les substances à essayer, avec une solution titrée d'auxine *c* (acide 3-indol-acétique), chimiquement pure.

c). TRANSPORT POLARISÉ DES AUXINES :

L'emploi des blocs d'agar pour apporter ou recueillir l'auxine, et du test-Avoine pour mesurer les quantités présentes, permet d'étudier les conditions de transport des auxines dans des organes entiers ou fragmentés. Une autre technique consiste à apporter les auxines sur une face d'un organe, et à juger de leur transport par l'accomplissement des réactions de croissance en un point à observer.

J'ai le sentiment qu'on a trop généralisé les règles de polarité étudiées sur certains exemples commodes : en réalité, d'espèce à espèce, il doit y avoir des différences importantes.

Voici d'abord les règles générales, observées notamment sur la coléoptile d'Avoine (une feuille), la plantule de Pois (une tige), la racine de Fève (une racine).

Chez les tiges et les feuilles, l'auxine circule du pôle distal au pôle proximal (autrement dit de la pointe à la base). La vitesse (15 mm. heure chez la Coléoptile d'Avoine) est à peu près indépendante de la température. Le débit, par contre, est directement fonction de la température. L'éther suspend cette polarité : il ne subsiste plus que de la diffusion physique ordinaire pendant le temps d'anesthésie.

La polarité, en vie normale, est si rigoureuse que le transport peut même s'effectuer à contre-concentration : un moignon de coléoptile intercalé entre deux blocs de gélose, chargés d'auxine, transportera l'auxine de l'un (du pôle distal) *vers* l'autre bloc (au pôle basal, jusqu'à vider l'un et enrichir l'autre. Le phénomène n'est pas altéré qualitativement par l'influence de la pesanteur. Il est comparable (simple analogie) au transport par un tapis roulant à vitesse constante.

Au contraire, dans la racine, le transport n'est pas polarisé.

Il est certain que le mécanisme du transport est autre que la diffusion. On suppose que l'auxine circule de cellule à cellule, aux interfaces entre le cytoplasme et les membranes. Quelques-uns pensent qu'il s'agit de phénomènes de l'ordre de l'électro-osmose.

Mais à ces règles, il faut ajouter les corrections ou exceptions suivantes :

Le pompage d'une solution d'auxine par un organe sectionné peut entraîner dans les vaisseaux la substance avec le courant d'eau aspiré par transpiration. De l'auxine peut être ainsi introduite à contre-pola-

rité. Mais il s'agit d'un phénomène purement physique. L'auxine, ainsi entraînée, diffuse ensuite selon les règles de sa polarité.

Cependant, en cas d'apport d'une concentration élevée en auxine, le transport polarisé peut être bloqué, et l'auxine reste alors où elle se trouve, ou ne diffuse qu'au voisinage. De plus, certaines hétéro-auxines (comme les acides coumaryl-acétique ou indène-acétique) ne diffusent pas ou peu, et restent là où elles ont été appliquées.

Enfin, il y a de réelles exceptions aux règles de polarité énoncées ci-dessus :

Les racines peuvent avoir une circulation polarisée d'auxine. C'est le cas des moignons de Carotte étudiés par GAUTHERET, où l'auxine semble n'être transportée que de la pointe vers la face tournée vers le collet.

Chez beaucoup de feuilles, la pesanteur peut agir pour composer son action avec la polarité normale, et même éventuellement, inverser le sens du transport. C'était le cas dans les expériences de LOEB sur le *Bryophyllum*, où les auxines, sans être nommément citées (puisqu'on les ignorait alors) interviennent cependant. C'est le cas aussi chez les feuilles d'*Alloplectus Lynchei* (Gesnéracées) où j'ai montré que les petites doses d'auxine *c* appliquées à la pointe, étaient toujours transportées vers la base, tandis que les doses moyennes étaient transportées selon le sens de la pesanteur.

d) ORIGINE ET FORMATION DES AUXINES :

Dans la plante, les auxines se forment évidemment à partir d'une substance-mère, ou précurseur, dont le transport n'est pas polarisé. On comprend ainsi — et seulement par cette hypothèse nécessaire — que, chez l'avoine, le précurseur, accumulé dans le grain, et transporté avec la sève nourricière jusqu'à la pointe de la coléoptile, y est transformé en auxine, qui prend aussitôt son cours strictement polarisé vers la base. Il y a des chances pour que le précurseur des auxines *a* ou *b* soit un ester de ces substances.

L'auxine se forme, à partir du précurseur, dans la pointe de la coléoptile, dans le bourgeon apical des tiges, dans les extrémités des jeunes feuilles, dans les pointes de racines.

Le précurseur s'accumule dans les graines et organes de réserve. Sa formation est en rapport nécessaire avec la photosynthèse, au moins dans la majorité des cas.

Dans les moisissures, microbes et tissus animaux, l'auxine *c*, et les hétéro-auxines diverses, ne sont que des déchets du métabolisme.

e) ACTION DES AUXINES SUR LE GRANDISSEMENT CELLULAIRE :

Nous savons déjà que les auxines ont la propriété de provoquer le grandissement des cellules, puisque c'est même à ce test qu'on les a découvertes et qu'on dose leur activité.

Mais cette action mérite d'être discutée un instant :

Tout d'abord, c'est dans les tissus de tiges et de feuilles que se manifeste seulement cette propriété : chez ces organes, la règle admise est : « pas de croissance sans auxines ». Mais chez les tissus de la racine, c'est l'inverse : les auxines inhibent l'allongement, qui ne s'accomplit qu'en leur absence. Il y a là une différence brutale qui choque l'esprit. On pense avoir tourné la difficulté en disant, et en démontrant approximativement, que les tissus de la racine sont beaucoup plus sensibles à l'auxine que les tissus de la tige ou de la feuille : pour eux la croissance s'accomplit avec des doses absolument infimes. Toute dose supplémentaire dépasse l'optimum d'activité, et inhibe le grandissement, comme le ferait, sur une tige, une dose qui serait, elle aussi, et toutes proportions gardées, excessive.

Il reste que cette extraordinaire différence de susceptibilité est sans explication. Mais il y a bien d'autres différences analogues, d'espèce à espèce : le Chou-rave réagit par tubérisation à des concentrations d'acide indol-acétique de l'ordre du millième (J. LEFÈVRE) ; la feuille de Jacinthe des bois est déjà intoxiquée par des concentrations de l'ordre du 1/2 cent-millième (CHOUARD) ; et les cultures de cambium de tige de Saule de GAUTHERET semblent ne réagir à l'auxine par aucun grandissement, exactement comme les filaments des champignons (NIELSEN).

Néanmoins, il reste que, dans l'immense majorité des cas, la réaction la plus rapide, la plus frappante aux auxines, chez une *cellule jeune* de tige ou de feuille, est le grandissement.

Celui-ci s'exerce, chez certains tissus, de façon privilégiée sur certaines faces de la cellule : chez la coléoptile d'Avoine, l'hypocotyle de Melon, etc..., c'est de préférence dans le sens de l'axe de l'organe : les faces latérales des cellules s'allongent beaucoup plus que les faces transversales, d'où résulte l'allongement de tout l'organe. On a prétendu que ce sens privilégié dépendait du sens du courant d'auxine (CZAJA). Il n'en est rien : c'est une propriété constitutive de ces tissus d'avoir les faces latérales plus sensibles. En augmentant la dose d'auxine, ou en remplaçant l'auxine normale par l'hétéro-auxine, même circulant toujours dans le même sens, on peut arriver à provo-

quer le grandissement équivalent de toutes les faces (CHOUARD et CASTAN).

Le mécanisme intime du grandissement est très obscur : la seule chose certaine est que la *plasticité de la membrane* est augmentée de façon irréversible : la cellule, toujours sous tension par ses forces osmotiques et de succion, se gonfle d'eau, et occupe l'espace qui lui est offert par cette membrane plus extensible.

Mais en même temps, il y a apport de nouvelles micelles de cellulose dans la membrane en grandissement ; on évalue à environ 300.000 molécules de glucose l'apport fait à l'occasion de chaque molécule d'auxine employée.

L'extensibilité des membranes cellulosiques est provoquée par les auxines même sur les membranes mortes, comme les fibres de coton, ou la soie artificielle, mais dans des proportions tellement plus faibles qu'on peut difficilement croire qu'il s'agisse des mêmes phénomènes.

La sensibilité des plantes à l'auxine est altérée par des facteurs externes. Nous savons déjà que l'heure intervient, même à l'obscurité, en rapport avec l'état d'ionisation de l'air. L'éclairement a une grosse influence : en général il diminue beaucoup la sensibilité à l'auxine (c'est pourquoi les tests se font à l'obscurité ou en lumière rouge sombre).

De plus, la lumière ultra-violette (230-330 m μ) et peut-être même la lumière bleue et violette inactivent plus ou moins rapidement l'auxine α . Cependant, à la lumière naturelle, ce n'est pas là le phénomène essentiel : le plus important est la réduction de sensibilité des tissus à l'auxine.

Tous ces résultats expliquent une multitude de faits naturels : le nanisme des plantes de haute montagne est en rapport avec la luminosité intense qu'elles reçoivent et qui, à la fois, inactive partiellement l'auxine et diminue la sensibilité à son action. Chez certaines variétés naines de Maïs, le nanisme s'explique par la présence de peroxydases qui inactivent l'auxine. Chez d'autres variétés naines d'Epilobes, le nanisme est dû à une inaptitude à produire les quantités normales d'auxine. L'étiollement des longues tiges de Pomme de terre, à l'obscurité, s'explique par l'action maxima de l'auxine à l'obscurité, auxine qui provient elle-même du précurseur accumulé dans les tubercules. L'action de tubérisation des galles, des bactéries radicicoles, de la bactérie du cancer végétal, ou même la tubérisation naturelle du Chou-rave ou du Chou-fleur, sont en rapport avec des excès d'auxines ou

d'hétéro-auxines provoquant l'extension cellulaire dans tous les sens.

Néanmoins, si beaucoup de « morphoses » s'expliquent très clairement par les auxines, tout ne peut pas s'expliquer ainsi. Quand une Reine-Marguerite reste naine sous 8 h. d'éclairement, alors qu'elle s'allonge démesurément sous 16 h. (CHOUARD), il y a autre chose qu'une simple action sur les auxines : les phénomènes de transport de sève élaborée, et peut-être la production d'autres hormones, sont mis en jeu dans ces faits de photo-périodisme.

f) EXPLICATION DES TROPISMES PAR LES AUXINES :

Le succès principal des théories fondées sur les auxines se rencontre dans l'explication des tropismes. Il est vrai qu'il s'agit des faits mêmes qui ont servi de point de départ à la découverte, puis à l'isolement des auxines.

Lorsqu'une tige (ou une coléoptile d'Avoine) en voie de croissance, est éclairée latéralement, l'auxine, produite par la pointe et diffusée vers le bas, subit une distribution inégale : la quantité totale ne varie guère, mais la répartition dans les tissus sous-jacents est changée : le maximum d'auxine circule du côté par où sort la lumière. Il en résulte aussitôt une croissance plus grande sur cette face, d'où une courbure du côté opposé, c'est-à-dire vers le côté d'où vient la lumière.

Cette redistribution d'auxine est souvent mise, à titre d'hypothèse, sur le compte de la polarité électrique communiquée à un organe par l'éclairement unilatéral, le côté par où entre la lumière étant électro-négatif, et le côté opposé électro-positif. On comprendrait volontiers que l'auxine, corps acide, dont l'ion actif est électro-négatif, se portât du côté électro-positif. L'hypothèse est séduisante. Elle n'est pas entièrement prouvée. En tout cas, le phénomène dépend du sens de passage de la lumière, et non du fait que la face tournée vers la lumière est éclairée, et la face opposée dans l'ombre, car les faits restent identiques même dans les organes les plus translucides, où les deux faces sont sensiblement au même éclairement.

La courbure phototropique est d'ailleurs assez complexe : une lumière faible produit une courbure positive (vers la source lumineuse). Un peu plus forte, elle produit une légère courbure négative. Plus forte encore, la courbure redevient positive, puis il y a une intensité pour laquelle la plante est insensible, et enfin, pour les intensités plus fortes, la courbure est encore positive. C'est à cette troisième courbure positive qu'appartient généralement la courbure observée en éclairements naturels, toujours intenses. Ces faits compliqués ont du moins une

telle allure chez la coléoptile d'Avoine. De plus, les radiations ultraviolettes à vertes ou jaunes sont actives ; les radiations rouges sont très peu actives.

Aux actions sur la redistribution d'auxine, la production d'auxine, et la sensibilité à l'auxine et l'inactivation de l'auxine, qui interviennent toutes sous l'effet de la lumière (et surtout la première), il faut ajouter les réactions de croissance découvertes par BLAAUW, c'est-à-dire l'aptitude du protoplasme à réagir à l'éclairement par une succession compliquée d'accélération et de ralentissements de croissance, indépendamment des auxines.

En somme, le phototropisme s'explique fort bien, *en gros*, par la redistribution d'auxine. Mais, dans le détail, le phénomène est très compliqué et n'est pas encore entièrement débrouillé.

En tous cas, on comprend bien comment, par lui, de DARWIN à FITTING et à WENT, les chercheurs ont été mis sur la voie de la découverte des auxines : la pointe seule de la tige (ou de la coléoptile) est le lieu de perception de l'excitation par l'éclairage latéral. Le lieu de réaction est plus bas, dans la zone des tissus en croissance. Dès que DARWIN eut fait cette constatation, il devenait certain qu'une substance était transmise de la pointe à la base. Quand FITTING eut démontré que l'excitation passait à travers le plan de section entre la pointe de la coléoptile coupée et le moignon recapité, quand BOYSEN-JENSEN eut fait voir que l'excitation passait aussi à travers une lamelle de gélatine, mais non de mica, il devenait certain que l'agent de phototropisme était une substance du type des hormones.

Le géotropisme s'explique de la même façon : dans la tige ou la coléoptile couchée horizontalement, l'auxine se répand surtout à la face inférieure. C'est d'ailleurs celle qui devient électro-positive. Cette face s'allonge davantage, et la tige se redresse (géotropisme négatif). Si c'est une racine qui est présentée à l'action de la pesanteur, l'auxine est encore distribuée plus abondamment à la face inférieure. Mais nous savons qu'elle inhibe l'allongement des tissus de la racine. Cette face s'allonge donc moins, et la racine s'incurve vers le bas (géotropisme positif).

Tous les autres tropismes : haptotropisme des vrilles (réaction de croissance au contact), électrotropisme, chimiotropisme, thermotropisme, ainsi que les mouvements spontanés de mutation (circumnutation des tiges volubiles), les nasties (mouvement de flexion des feuilles et pétales), beaucoup de mouvements dits « de veille et de sommeil » (nyctinasties), sont en rapport avec des distributions inégales d'auxines, et explicables ainsi, du moins pour la partie principale du phénomène.

(A suivre).