

1376
1976
100

N° d'Ordre : 600

50376
1976
100

THESE

présentée à

L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour obtenir le titre de

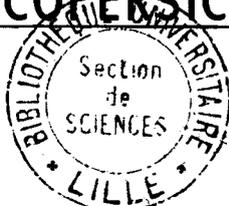
DOCTEUR DE TROISIÈME CYCLE

Spécialité : Physiologie Végétale

par

Jean-Paul COUILLEROT

TRANSPORT ET DEVENIR DES MOLECULES-¹⁴C APRES
L'APPLICATION DE AG₃-¹⁴C SUR LES FEUILLES ET
LES RACINES DE LYCOPERSICON ESCULENTUM MILL.



Soutenu le 7 Juillet, devant la COMMISSION D'EXAMEN

Membres du Jury :	M. R. BOURIQUET,	Président et Rapporteur
	M. J. GUILLAUME,	Examineur
	M. J.L. BONNEMAIN,	Directeur du Travail
	M. J.C. COURDUROUX,	Invité

B.U. LILLE 1



D 030 113405 6

Ce travail a été effectué au Laboratoire de Physiologie de la Nutrition et de la Conduction Végétale de Lille. Monsieur le Professeur BONNEMAIN, qui nous confia notre sujet a su par son dynamisme, nous encourager au cours de nos recherches ; ses conseils et sa collaboration permanente manifestés à notre égard, nous ont été précieux dans l'orientation et la réalisation de ce travail. Aussi, nous lui exprimons notre très vive reconnaissance.

Monsieur le Professeur BOURIQUET nous a accueilli à nos débuts dans son Laboratoire et nous a toujours manifesté une attitude bienveillante ; il a d'autre part bien voulu assurer la présidence de notre Jury ; nous tenons à l'en remercier très sincèrement.

Monsieur le Professeur GUILLAUME nous fait l'honneur de faire partie du Jury. Nous lui sommes gré d'avoir bien voulu distraire un peu de son temps pour nous faire bénéficier de ses remarques.

Nous avons également le plaisir de remercier Monsieur le Professeur COURDURoux qui nous a reçu dans son Laboratoire, à l'occasion d'un stage auprès de Madame CLAIRE (Maître-Assistant), à l'Université de Clermont-Ferrand, et qui nous fait le grand honneur de venir à Lille pour juger notre travail.

Notre reconnaissance et notre gratitude s'adressent aussi à tous nos collègues et amis, qui, à divers titres, nous ont apporté leur concours.

TABLE DES MATIERES

o o o o o o o o o

INTRODUCTION	1
HISTORIQUE	3
<u>I. SITES DE SYNTHÈSE</u>	3
<u>A. L'APEX DES TIGES ET LES TRES JEUNES FEUILLES</u>	3
<u>B. LES RACINES</u>	4
<u>C. LES GRAINES EN GERMINATION</u>	5
<u>D. LES JEUNES GRAINES DES FRUITS</u>	5
<u>II. TRANSPORT DES GIBBERELINES DANS LA PLANTE</u>	6
<u>A. DANS LES PLANTES ENTIERES</u>	6
1. <u>Les gibbérellines endogènes</u>	6
2. <u>Les gibbérellines exogènes</u>	6
a/ <u>à partir des racines</u>	6
b/ <u>à partir des cotylédons</u> <u>ou du noeud cotylédonnaire</u>	7
c/ <u>à partir des jeunes feuilles</u> ..	8
d/ <u>à partir des feuilles adultes</u> ..	8
<u>B. DANS LES SEGMENTS D'ORGANES</u>	9
1. <u>Transport dans les segments de racines</u>	9
a/ <u>transport longitudinal</u>	9
b/ <u>transport latéral</u>	9

2. <u>Transport dans les segments de tiges ou de pétioles</u>	10
a/ <u>transport longitudinal</u>	10
b/ <u>transport latéral</u>	11
M A T E R I E L E T M E T H O D E S	13
I. <u>MATERIEL VEGETAL</u>	13
=====	
II. <u>TECHNIQUES D'APPLICATION DU AG₃ RADIOACTIF</u>	13
=====	
A. <u>APPLICATION DU AG₃-¹⁴C SUR LES FEUILLES</u> ...	13
B. <u>ABSORPTION DU AG₃-¹⁴C PAR LES RACINES</u>	14
III. <u>RECOLTE DU MATERIEL VEGETAL</u>	14
=====	
IV. <u>ANALYSE DU DEPLACEMENT DU AG₃-¹⁴C</u>	14
=====	
A. <u>AUTORADIOGRAPHIES</u>	14
B. <u>COMPTAGES EN SCINTILLATION LIQUIDE</u>	14
V. <u>RECOLTE DU LIQUIDE DE GUTTATION SUR LES FEUILLES</u>	15
=====	
A. <u>MISE EN EVIDENCE DE MOLECULES RADIOACTIVES</u>	15
B. <u>NATURE DES MOLECULES MARQUEES ELIMINEES AU NIVEAU DES POINTES DES LOBES</u>	15

C. <u>ANALYSE DES GIBBERELLINES ENDOGENES : TESTS</u>	
<u>BIOLOGIQUES</u>	16
VI. <u>ANALYSE DU LIQUIDE RECUEILLI APRES PULVERISATION D'EAU SUR</u>	
=====	
<u>LE FEUILLAGE</u>	19
=====	
A. <u>COMPTAGE EN SCINTILLATION LIQUIDE</u>	19
B. <u>ANALYSE DES MOLECULES MARQUEES</u>	19
R E S U L T A T S	20
I. <u>TRANSPORT DU ^{14}C DANS LES TOMATES, APRES APPLICATION DU $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$</u>	20
=====	
A. <u>TRANSPORT A PARTIR DES FEUILLES</u>	20
1. <u>A partir des feuilles ayant termin�</u>	
<u>leur croissance</u>	20
2. <u>A partir des feuilles achevant leur croissance</u>	20
3. <u>A partir des tr�s jeunes feuilles</u>	21
4. <u>Exportation des traceurs, 24 heures apr�s</u>	
<u>l'application de $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ sur la 8e feuille</u>	
<u>� diff�rents stades de son d�veloppement</u>	24
B. <u>APPLICATION SUR LES RACINES</u>	25

II. ANALYSE DES GOUTTELETTES DE GUTTATION DES FEUILLES DE TOMATES 26
=====

A. RECHERCHE DE COMPOSES RADIOACTIFS DE TYPE
GIBBERELLINE APRES L'APPLICATION DE $AG_3-^{14}C$ 26

1. Après application sur les jeunes feuilles 26

a/ mise en évidence des traceurs par
comptage 26

b/ analyse par chromatographie des composés
radioactifs éliminés par la guttation 29

2. Après absorption par les racines secondaires 30

a/ mise en évidence des traceurs par comptage 30

b/ analyse par chromatographie des composés
radioactifs éliminés lors de la guttation 31

B. RECHERCHE DE GIBBERELLINES ENDOGENES 32

1. Test albumen d'orge 32

2. Test hypocotyle de laitues 32

III. ANALYSE DU LIQUIDE RECUEILLI APRES PULVERISATION D'EAU SUR LE
=====
FEUILLAGE DE TOMATES, AYANT RECU DU $AG_3-^{14}C$ SUR LES JEUNES FEUILLES 33
=====

VII.	<u>UNE PARTIE IMPORTANTE DES MOLECULES ^{14}C EN PROVENANCE DES RACINES OU DES FEUILLES, EST RETENUE DANS LES FEUILLES ADULTES ET CELLES EN VOIE DE DEVELOPPEMENT ; CES MOLECULES S'ACCUMULENT DANS LA POINTE DES LOBES FOLIAIRES</u>	42
VIII.	<u>LES GOUTTELETTES DE GUTTATION EMISES PAR LES TOMATES AYANT RECU DU $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ SUR LES JEUNES FEUILLES OU LES RACINES CONTIENNENT DES MOLECULES ^{14}C AYANT LE Rf DU AG_3. LA GUTTATION ENTRAINE EGALEMENT DES SUBSTANCES ENDOGENES DE TYPE GIBBERELLINE</u>	43
IX.	<u>DES MOLECULES ^{14}C SONT ELIMINEES PAR UNE PULVERISATION D'EAU SUR LE FEUILLAGE DE TOMATE AYANT RECU UNE APPLICATION DE $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ SUR LES JEUNES FEUILLES</u>	47
	B I B L I O G R A P H I E	49
	P L A N C H E S	58

I N T R O D U C T I O N

Les gibbérellines ou des substances analogues aux gibbérellines ont été isolées dans tous les grands groupes du règne végétal : bactéries Champignons, Algues, Bryophytes, Ptéridophytes, Gymnospermes et Angiospermes. Actuellement, on a déjà identifié 44 gibbérellines ou -AG- (BARENDSE, 1975). Les AG₁, AG₃, AG₄, AG₅, AG₇, AG₈, AG₉, AG₂₀, sont les gibbérellines des végétaux supérieurs les plus fréquemment citées.

Les travaux de recherche fondamentale et l'utilisation des gibbérellines dans le domaine de la phytotechnie ont mis en évidence différentes actions de ces substances de croissance appliquées sur les plantes supérieures. Parmi les plus caractéristiques, citons :

- la stimulation de la croissance des tiges, en particulier chez les plantes à rosettes,
- l'allongement des cellules, sans augmentation de leur nombre dans les organes en élévation,
- l'action sur la croissance des feuilles de Graminées et d'un certain nombre de Dicotylédones, s'accompagnant en général d'une activité photosynthétique plus importante,
- la possibilité de floraison pour des plantes placées en conditions non inductives ,
- la formation de fruits parthénocarpiques,
- la levée de dormance chez les graines,
- la reprise d'activité des cambiums au repos.

Les résultats des travaux concernant le transport des gibbérellines dans les plantes apparaissent très souvent contradictoires. Dans de nombreux cas, ces résultats ne rendent pas compte de l'action à distance d'organes exportateurs de gibbérellines endogènes, ou de la promptitude des réponses morphogénétiques dues à une application localisée de la substance de croissance. Dans la plupart des travaux effectués sur le transport des gibbérellines, les méthodes utilisées sont critiquables :

- application de gibbérellines sur des organes dont l'aptitude à la synthèse des gibbérellines endogènes paraît restreinte ou n'a pas été

prouvée (feuilles adultes, premiers entrenoeuds de la tige, noeud cotylédonnaire),

- utilisation de segments d'organes très courts (5 mm environ).

Il nous a semblé judicieux de travailler sur des plantes entières et d'analyser le transport d'une gibbérelline (le AG₃) à partir d'organes (jeunes feuilles, racines) susceptibles de synthétiser et d'exporter des gibbérellines.

L'utilisation de molécules de AG₃ marquées au ¹⁴C, associée aux techniques d'autoradiographie, de comptage, de radiochromatographie, nous a permis d'entreprendre l'étude du transport et du devenir du AG₃ exogène. Certains aspects du devenir des gibbérellines endogènes ont été abordés grâce à l'utilisation de tests biologiques (hypocotyle de laitue et albumen d'orge).

H I S T O R I Q U E

I SITES DE SYNTHÈSE

=====

Les végétaux supérieurs contiennent des gibbérellines en quantités plus ou moins importantes selon les organes ; les sites de synthèse peuvent être divers, d'autant plus que chaque plante possède souvent plusieurs gibbérellines.

(A. L'APEX DES TIGES ET LES TRES JEUNES FEUILLES)

LOCKHART (1957) montre qu'une application d'un mélange de gibbérellines (dont le AG_3) sur le sommet de la tige de pois (Pisum sativum L.), restaure la croissance de la tige lorsque sa partie apicale est supprimée. Toutefois, il est difficile de préciser si le lieu de synthèse de ces substances est l'apex ou les jeunes feuilles qui l'entourent. En travaillant avec le même matériel et en utilisant aussi le AG_3 , VLITLOS et MEUDT (1957) et KURASHI et MUIR (1964) contredisent les conclusions de LOCKHART, en montrant que le AG_3 ne favorise pas la croissance de la tige lorsque l'apex est détruit.

WARDLAW (1963-1964) démontre que l'ablation ou l'endommagement des bractées ou des jeunes feuilles de l'apex de Petasites hybridus empêche la formation du méristème floral ; l'application de gibbérellines sur l'apex restaure la floraison.

JONES et PHILLIPS (1964 et 1966) utilisent une technique de diffusion des gibbérellines dans des blocs de gélose ; avec des apex de tournesol (Helianthus annuus) effeuillés ou traités par du AG_3 , ils précisent que le site de synthèse n'est pas l'apex proprement dit, mais les jeunes feuilles du bourgeon apical. Par ailleurs, le Cycocel -ou CCC- (substance antagoniste de la biosynthèse des gibbérellines) diminue le taux des gibbérellines qui diffusent dans la gélose (JONES et PHILLIPS, 1966).

D'autres auteurs confirment la biosynthèse de gibbérellines dans la région apicale de la plante : JONES et LANG (1968) sur le pois, STODDART et LANG (1968) sur le trèfle (Trifolium pratense L.), PHILLIPS (1971, 1972a et 1972b) sur le tournesol et le haricot (Phaseolus multiflorus), GRAUSLUND (1972) sur le pommier (Malus domestica).

RAILTON et PHILLIPS (1973) montrent que l'apex du coléoptile de maïs (Zea mays) étioilé, est également un site de synthèse.

B. LES RACINES

A la suite des travaux réalisés sur le pois, LOCKHART (1957) conclut que les racines ne sont pas des sites de synthèse de gibbérellines, car le mélange de gibbérellines appliqué sur les racines de pois dont l'apex est supprimé, ne restaure pas l'élongation de la tige.

Mais quelques années plus tard, CHAILAKHYAN (1961) montre que la suppression des racines de Rubbeckia bicolor (plante de jour long) ne permet ni l'élongation de la tige, ni la floraison lorsque la plante est placée en jours longs ; ainsi les racines synthétiseraient des "substances de montaison". BUTCHER (1963) signale que des racines excisées de tomates (Lycopersicon esculentum Mill.), mises en culture aseptique, "sécrètent" des gibbérellines dans le milieu de culture.

PHILLIPS et JONES (1964) retrouvent des substances de type gibbérellines dans la sève ascendante transportée dans le xylème de plants de tournesols sectionnés au niveau du noeud cotylédonaire ; la sève recueillie contient des gibbérellines pendant une durée qui n'excède pas 24 heures. Des analyses du contenu en gibbérellines de la sève recueillie sur d'autres plantes ainsi "décapitées" (pois, lupin -Lupinus albus, balsamine - Impatiens glandulifera Royle) confirment ces résultats (CARR et al., 1964).

SITTON et al. (1967) analysent la sève ascendante de tournesols décapités et précisent que l'activité gibbérellique se prolonge dans le temps (4 jours). De plus, le CCC diminue le contenu en gibbérelline dans les racines de balsamines et de pois (REID et CARR, 1967) : il y a donc une biosynthèse dans le système racinaire.

JONES et PHILLIPS (1966) localisent la zone de synthèse des gibbérellines : elle est limitée à une région de la pointe racinaire (3 à 4 mm de longueur). MICHNIEWICZ et KRIESEL (1972) constatent également une synthèse plus importante de gibbérellines dans l'extrémité apicale des racines néoformées sur des segments de tiges de saule (Salix viminalis L.).

CROZIER et REID (1970 et 1971) émettent l'hypothèse que les racines de haricot peuvent transformer le AG₁₉ synthétisé par les feuilles en AG₁, ce dernier étant ensuite exporté vers la tige ; cependant, BOWEN et al. (1973) précisent que, chez le même végétal, le AG₁ est synthétisé par la racine à partir du AG₅ et/ou du AG₂₀ et non à partir du AG₁₉. Dans

ce matériel, les racines sont un site de conversion des gibbérellines endogènes. Les résultats de KRIESEL et MICHNIEWICZ (1974) étayent cette hypothèse : en supprimant des relations entre les bourgeons et les racines néoformés sur des segments de tiges de saule, par des décortications annulaires, ces auteurs constatent que les racines influencent la quantité et la qualité des gibbérellines retrouvées dans les bourgeons, et réciproquement.

C. LES GRAINES EN GERMINATION

BALDEV et LANG (1965) montrent que chez des graines de pois en germination sur un milieu de culture contenant un inhibiteur de synthèse des gibbérellines (le AMO-1618), le contenu en gibbérellines endogènes diminue par rapport aux témoins sans inhibiteur. La synthèse des gibbérellines dans la graine en germination n'est peut-être pas très prolongée dans le temps. En effet, RADLEY (1967 et 1968) indique que les embryons d'orge (Hordeum vulgare L.) ne synthétisent des gibbérellines que durant les deux premiers jours de la germination ; cette synthèse, qui s'interrompt vers le 3e jour de culture, est sans doute ultérieurement reprise par la jeune plantule. Chez des graines en germination de Dicotylédones telles que le haricot, le pois, la courge (Cucurbita pepo L.), le tournesol, SREJOVIC et NESKOVIC (1973) montrent que les embryons isolés produisent des gibbérellines diffusibles dans l'agar.

D. LES JEUNES GRAINES DES FRUITS

Beaucoup de graines "matures" et "immatures" contiennent de grandes quantités de gibbérellines très diverses. Chez le haricot par exemple, une importante activité gibbérellique se manifeste vers le 26e jour, et cesse vers le 30e jour après l'anthèse (SKENE et CARR, 1961). Bien que les gibbérellines puissent être importées des autres parties de la plante, il n'est pas exclu que les graines soient capables de les synthétiser, en particulier dans l'embryon. ALPI et al., (1975) ont montré que le tout jeune embryon de haricot renferme de fortes quantités de gibbérellines localisées essentiellement dans le suspenseur au stade cordiforme, alors qu'au stade cotylédonaire, les gibbérellines se retrouvent dans les cotylédons. Toutefois, ces auteurs ne précisent pas si ces gibbérellines proviennent d'autres organes ou sont synthétisées dans la jeune graine. Cependant, l'obtention de fruits et de graines de tomate, haricot, pois, tabac (Nicotiana tabacum L.) sur des tiges ou des hampes florales exemptes de racines, placées dans un milieu liquide enrichi des éléments minéraux de la solution de KNOP, paraît appuyer l'hypothèse

de la biosynthèse des gibbérellines (PETERSON et FLETCHER, 1973), bien que certaines jeunes feuilles de ces segments de tiges puissent encore fournir des substances de croissance.

II. TRANSPORT DES GIBBERELINES DANS LA PLANTE

=====

A. DANS LES PLANTES ENTIERES

1. Les gibbérellines endogènes

Chez le pois et le tournesol, les gibbérellines synthétisées par les jeunes feuilles provoquent l'élongation des jeunes entrenœuds sous-jacents : elles se déplaceraient donc de façon basipète (LOCKHART, 1957 ; JONES et PHILLIPS, 1966). Cependant, un mouvement acropète des gibbérellines endogènes est également décelé chez le tournesol, où l'excision de deux feuilles opposées entraîne une réduction de la croissance de l'entrenœud sus-jacent (JONES et PHILLIPS, 1966). Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par YEVTUSHENKO (1961) sur le tabac et le tournesol.

Apparemment, les gibbérellines produites par les jeunes feuilles influencent la croissance des entrenœuds adjacents et leur distance de transport paraît donc courte.

Par ailleurs, les gibbérellines endogènes, vraisemblablement synthétisées par les jeunes feuilles peuvent se déplacer sur de plus longues distances : HOAD et BOWEN (1968) retrouvent en effet une activité gibbérellique dans le miellat d'aphidiens absorbant la sève libérienne de tiges de saule (les aphidiens étant installés à 30 cm de l'extrémité apicale), de fève (Vicia faba L.) et de pédoncules floraux de pissenlit (Taraxacum officinale). Le siège de ce transport serait donc localisé dans les tubes criblés.

Contrairement aux gibbérellines synthétisées au niveau de l'apex caulinaire, les gibbérellines en provenance des racines sont transportées dans le xylème : l'exsudat de xylème de pois, de tomate, de tournesol, de patate douce, de vigne, de bouleau, d'érable, de pommier, de poirier, de lupin et de balsamine "décapités" contient des gibbérellines endogènes (CARR et al., 1964 ; PHILLIPS et JONES, 1964 ; JONES et PHILLIPS, 1966 ; SKENE, 1967 ; SITTON et al., 1967 ; BRISTOW et SIMMONDS, 1968 ; JONES et LACEY, 1968 ; REID et BURROWS, 1968 ; REID et al., 1969).

2. Les gibbérellines exogènes

a/ à partir des racines

Le AG₁⁻³H appliqué sur les racines de maïs nains (dwarf-5)

et de maïs normaux, est rapidement transporté vers le feuillage (DAVIES et RAPPAPORT, 1975). Le transport a sans doute lieu dans le xylème, comme pour les gibbérellines endogènes. De plus, la rapidité du mouvement du AG_1-^3H , indique que ce transport est vraisemblablement lié au courant de transpiration de la plante.

b/ à partir des cotylédons ou du noeud cotylédonnaire

Le AG_1-^3H injecté dans les cotylédons de jeunes plantules de haricot se déplace rapidement dans le phloème de la racine de façon acropète (HARTUNG et PHILLIPS, 1974).

Une faible partie du $AG_3-^{14}C$ appliqué sur le premier entrenoeud de haricot se retrouve dans tous les organes de la plante après 24 h de migration ; les jeunes feuilles et les racines sont cependant les sites d'accumulation préférentiels des molécules marquées (WATANABE et SCULLY, 1957). Les gibbérellines- ^{14}C appliquées sur le noeud cotylédonnaire de haricot (ZWEIG et al., 1961) se retrouvent rapidement dans les zones de croissance (apex de tiges et de racines). 72 heures après l'application, la radioactivité diminue dans ces zones, suggérant une redistribution dans la plante.

Avec du AG_1-^3H ou du AG_5-^3H , MUSGRAVE et al. (1969) observent que le traceur absorbé par le noeud cotylédonnaire de pois, s'accumule également dans les entrenoeuds en élôngation.

Toutefois, l'analyse par comptage de la distribution du AG_3-^3H , appliqué en grande quantité sur le noeud cotylédonnaire de haricot (ASAKAWA et al., 1974) fait apparaître une répartition uniforme des traceurs dans la partie aérienne de la plante (80 % dans la tige et 20 % dans la région apicale). Au cours de la croissance, la radioactivité totale de la région apicale reste constante. Ainsi, la gibbérelline stockée dans les organes adultes et dans la tige semble immobilisée chimiquement, et n'est plus transportée vers les organes jeunes en voie de croissance.

Les gibbérellines qui, appliquées en faible quantité, se déplacent rapidement vers l'apex de la tige, doivent être véhiculées par le courant de transpiration. Cependant les AG_1 , AG_4 , AG_5 et AG_{20} tritiés instillés dans l'hypocotyle de germinations de haricot sont distribuées dans toute la plante (racines, tiges, feuillage et cotylédons) alors que 10 à 30 % de la radioactivité appliquée reste localisée à proximité du point d'injection. Le AG_4-^3H s'accumule préférentiellement dans le système racinaire, le $AG_{20}-^3H$ surtout dans la partie apicale de la tige (NASH et CROZIER, 1975).

c/ à partir des jeunes feuilles

Le dépôt de AG₃ sur les jeunes feuilles ou sur l'apex de haricot stimule la croissance de la tige (CHIN et LOCKHART, 1965). Cette stimulation décroît d'autant plus que la feuille donneuse est plus âgée. Le AG₃ semble se déplacer préférentiellement de façon acropète, puisque les effets morphogénétiques constatés précédemment ne sont pas observés sur le 2e rameau des plants de haricot ayant deux tiges.

Les AG₁-³H et AG₅-³H appliqués sur le bourgeon apical de pois sont transportés dans les jeunes entrenœuds où ils provoquent une élongation significative (MUSGRAVE et al., 1969).

Les gibbérellines appliquées sur les feuilles en croissance de Perilla nankinensis paraissent subir un transport acropète assez rapide vers l'apex, ce qui favorise la croissance des rejets axillaires situés au-dessus du point d'application (CHAILAKHYAN et KHLOPENKOVA, 1972).

Au contraire, les gibbérellines pulvérisées sur les jeunes feuilles de l'apex de vigne (Vitis vinifera L.) ne semblent pas transportées, car elles ne provoquent en aucun cas, l'élongation des entrenœuds situés au-dessus ou au-dessous du point d'application (WEAVER et McCUNE, 1959). Ces dernières observations sont corroborées par celles de Mc COMB (1964) : les jeunes feuilles de plantules de pois recevant du AG₃-¹⁴C n'exportent pas de traceurs vers les autres parties de la plante. Les jeunes feuilles de tournesol en voie de croissance, manifestent la même incapacité d'exporter le AG₁-³H et le AG₃-¹⁴C vers la tige et les autres organes (HARTUNG et PHILLIPS, 1974).

Lorsque des AG₁, AG₄, AG₅, AG₂₀ tritiés sont injectés dans le bourgeon apical de haricot, une grande partie de la radioactivité (90 %) reste accumulée dans la zone donneuse alors que les 10 % des traceurs exportés après 24 heures sont retrouvés dans les feuilles cotylédonaire (NASH et CROZIER, 1975) ; ces auteurs estiment que les 4 gibbérellines ne présentent pas de transport basipète.

d/ à partir des feuilles adultes

Les gibbérellines-¹⁴C appliquées sur l'une des premières feuilles de haricot sont distribuées rapidement dans toute la plante, essentiellement dans les zones de croissance (ZWEIG et al., 1961). Toutefois, les auteurs

signalent l'absence de traceurs dans la feuille opposée à la feuille donneuse. Chez une Monocotylédone, le maïs (maïs normal ou maïs nain), les gibbérellines- ^{14}C appliquées sur la première feuille, se déplacent lentement et ont tendance à s'accumuler dans les zones de croissance, excepté le système racinaire.

Lorsque les gibbérellines sont pulvérisées sur le feuillage de pomme de terre (Solanum tuberosum), elles sont transportées vers les stolons où elles favorisent le développement des bourgeons (LIPPERT et al., 1958). Les gibbérellines appliquées sur les feuilles adultes sont en général distribuées dans toute la plante : ce mode de distribution présente des analogies avec celui des glucides et amène McCOMB (1964), de même que CHIN et LOCKHART (1965) à penser que le transport s'effectue dans le phloème. KLUGE et al. (1964) font également allusion à cette hypothèse pour expliquer le transport sur de longues distances, de substances du type gibbérellines, chez les arbres tels que le tilleul (Tilia cordata), le chêne (Quercus robur), le hêtre (Fagus silvatica) et l'acacia (Robinia pseudoacacia).

B. DANS LES SEGMENTS D'ORGANES

1. Transport dans les segments de racines

a/ transport longitudinal

Une forte polarité basipète du AG_3 et du AG_3 - ^{14}C est signalée dans les segments de racines de maïs de 4,8 mm de longueur, par JACOBS et PRUETT (1973). Ces observations sont confirmées par HARTUNG et PHILLIPS (1974) : un mouvement polarisé basipète du AG_1 - ^3H et du AG_3 - ^{14}C se manifeste dans les segments de racines de haricot, mais il semble limité aux cellules qui constituent la stèle. De plus, la polarité du transport est plus accentuée dans la partie apicale que dans la partie basale de la zone d'élongation.

Cependant, l'utilisation de la technique de diffusion des gibbérellines sur blocs d'agar, ne permet pas à WEBSTER et WILKINS (1974) de mettre en évidence un transport significatif du AG_3 - ^{14}C dans les segments de racines primaires de maïs.

b/ transport latéral

Lorsque du AG_3 - ^{14}C est appliqué sur des racines primaires de

maïs placées horizontalement, la radioactivité tend à s'accumuler dans la partie supérieure de la racine, que l'application ait lieu sur la moitié basale ou la moitié supérieure de cette racine (WEBSTER et WILKINS, 1974). Cette distribution asymétrique des traceurs indique l'existence d'un mouvement latéral. Ces résultats sont en accord avec ceux de EL-ENTABLY et LARSEN (1974) qui recueillent plus de gibbérellines endogènes extractibles dans l'agar dans la moitié supérieure des racines primaires de fève, placées horizontalement.

2. Transport dans les segments de tiges ou de pétioles a/ transport longitudinal

La plupart des auteurs considèrent que le mouvement des gibbérellines n'offre pas de polarité dans les fragments de tiges ou de pétioles. Le transport du AG_3 exogène n'est pas polarisé dans les segments de tiges de pois étiolés (KATO, 1958, CLOR, 1967) : le AG_3 se déplace très lentement (25 mm/12h) dans les deux sens et très peu dans les cellules parenchymateuses de cylindres de tubercules de pomme de terre (CLOR, 1967).

Appliqué sur l'écorce de segments de tiges de saule, le $AG_3-^{14}C$ se déplace avec les mêmes caractéristiques que précédemment, la vitesse du mouvement paraissant toutefois plus rapide et le transport dans le sens acropète étant plus important (BOWEN et WAREING, 1969).

Une autre gibbérelline, le AG_1-^3H se déplace avec une apparente polarité acropète, lorsqu'elle est appliquée sur des segments apicaux de tiges de canne à sucre ayant ou non terminé leur croissance (MOST et SCOTT, 1971), ou sur des segments (8 cm) de haricot (PHILLIPS et HARTUNG, 1974). Toutefois, PHILLIPS et HARTUNG (1974) ne trouvent pas de polarité du transport longitudinal dans des segments d'entre-nœuds plus courts de haricot (6 mm et 4 cm) et pensent que le mouvement longitudinal du AG_1-^3H n'est pas polarisé, "sa direction et son intensité étant déterminées par des centres de croissance de la plante". De la même façon, le AG_1-^3H (HERTEL et al., 1969) et le AG_3-^3H (WILKINS et NASH, 1974) subissent un mouvement très lent, non polarisé, dans de très courts segments de coléoptiles de maïs.

Cependant, cette absence de polarité n'est pas confirmée par JACOBS et ses collaborateurs. Ces auteurs ont étudié le transport du AG_3 sur de courts segments (5 mm) de tiges ou de pétioles de Coleus

Blumei Benth. ; le AG_3 est fourni par un bloc d'agar donneur et recueilli à la base dans un bloc receveur. GREENBLATT et JACOBS (1966) montrent qu'il existe une forte polarité du AG_3 exogène dans les segments d'entre-nœuds de tiges, polarité analogue à celle observée avec l'acide indolyl-acétique (AIA). Cette polarité basipète se retrouve dans les segments de pétioles (JACOBS et KALDEWEY, 1970 ; JACOBS et PRUETT, 1970 ; JACOBS, 1970 ; JACOBS et PRUETT, 1972). Le transport du AG_3 est limité dans le temps, puisqu'il cesse 5 heures après l'application ; la vitesse de transport estimée est proche de 1,4 à 1,8 mm/h.

b/ transport latéral

Utilisant du $AG_3-^{14}C$, BOWEN et WAREING (1969) mettent en évidence la possibilité d'échanges latéraux par les cellules des rayons entre l'écorce et le xylème de segments de tiges de saule.

PHILLIPS (1972a et b), RAILTON et PHILLIPS (1973) signalent un transport latéral des gibbérellines lorsque de jeunes entrenœuds ou des bourgeons de haricot et de tournesol, des coléoptiles de maïs, sont placés horizontalement. Les gibbérellines diffusibles s'accumulent dans la partie inférieure des organes. Cependant, dans les mêmes conditions expérimentales, ces résultats sont contredits par WILKINS et NASH (1974) qui ne trouvent pas de transport latéral du AG_3-^3H sur des segments de coléoptiles de maïs et par WEBSTER et WILKINS (1974) qui remarquent un transport latéral important du $AG_3-^{14}C$ vers la moitié supérieure des pointes des coléoptiles de maïs.

Les résultats concernant le transport des gibbérellines sont par conséquent variés, dans certains cas contradictoires, et quelquefois inattendus, en particulier lorsque les gibbérellines ne sont pas exportées à partir de leurs sites de synthèse, tels que les jeunes feuilles. Le transport à partir des feuilles adultes pose un problème : ces organes ne sont en effet pas reconnus comme site de synthèse de ces substances de croissance.

De plus, d'après les constatations de la plupart des auteurs travaillant sur des plantes entières ou des segments d'organes, le mouve-

ment ne semble pas avoir de polarité particulière, mais est plutôt sous la dépendance de l'attraction exercée par des organes en voie de croissance tels que les entrenoeuds de la région apicale et les jeunes feuilles.

Aussi, nous avons choisi d'analyser le transport de l'une des gibbérellines de la tomate : l'acide gibbérellique ou AG₃. Cette espèce végétale contient en outre du AG₁, du AG₄, du AG₇, du AG₈, du AG₉ (BUTCHER, 1963 ; BAILLISS, 1968 ; VAN BRAGT, 1969 ; LOCKARD et al., 1970 ; PEREZ et LACHMAN, 1971). Le AG₃ est utilisé après marquage avec du ¹⁴C.

L'objectif de notre travail porte essentiellement sur le transport, la distribution et le devenir des molécules marquées après l'application du AG₃-¹⁴C sur des sites de synthèse (jeunes feuilles et racines) de la plante entière.

M A T E R I E L E T M E T H O D E S

I. MATERIEL VEGETAL

=====

Le transport et le devenir des gibbérellines, et plus particulièrement de l'acide gibbérellique (AG_3) sont étudiés sur de jeunes plants de tomates, Lycopersicon esculentum Mill., cultivar Marmande (Solanacées).

Les plantes sont cultivées en serre semi-climatisée et se développent sur du terreau ; elles sont soumises à la lumière du jour, complétée par un éclairage artificiel (éclairage 3800 lux environ). La photopériode est de 14 h de lumière et 10 h d'obscurité ; la thermopériode est en moyenne de $24 \pm 2^\circ C$ le jour et de $20 \pm 1^\circ C$ la nuit. Nous devons signaler que la thermopériode est convenablement régulée de Septembre à Mai.

II. TECHNIQUES D'APPLICATION DU AG_3 RADIOACTIF

=====

Les molécules marquées utilisées pour nos expériences sont du AG_3 - ^{14}C en provenance du "Radiochemical Centre" d'Amersham (Grande-Bretagne). La synthèse du AG_3 - ^{14}C est réalisée grâce au champignon Gibberella fujikuroi.

La première molécule marquée employée est du AG_3 (8-méthylène- ^{14}C) cristallisé ; il est dissous au moment de l'utilisation dans du méthanol et de l'eau. L'activité spécifique est de 6,1 mCi/mM, soit 17,5 $\mu Ci/mg$. En 1974, le "Radiochemical Centre" d'Amersham ayant cessé de commercialiser cette molécule, nous avons utilisé alors du AG_3 (1, 7, 12, 18- ^{14}C) en solution dans l'acétate d'éthyle, dont l'activité spécifique est moins importante : 1,7 mCi/mM, soit 4,9 $\mu Ci/mg$. Avant l'utilisation, l'acétate d'éthyle est évaporé et le AG_3 - ^{14}C est dissous dans le méthanol et l'eau.

A. APPLICATION DU AG_3 - ^{14}C SUR LES FEUILLES

Le AG_3 - ^{14}C dilué dans l'eau est déposé sous forme de goutte de 5 ou 10 μl , sur la foliole terminale de la feuille choisie. Afin d'augmenter le contact de la goutte sur la foliole poilue, il est nécessaire d'ajouter 5 μl de Tween 20 (0,5 %).

Les applications sur les jeunes feuilles concernent habituellement la 7e ou la 8e feuille. Elles sont également faites à différents stades du développement de la même feuille (8e feuille). Quelques applications ont été réalisées sur les 1ère et 3e feuilles en fin de croissance.

B. ABSORPTION DU $AG_3-^{14}C$ PAR LES RACINES

Une racine secondaire bien développée est légèrement dégagée du terreau ; l'extrémité étant sectionnée, cette racine absorbe rapidement (30 à 45 mn) 100 μ l d'une solution de $AG_3-^{14}C$ dissous initialement dans le méthanol et l'eau, dilué avec de l'eau jusqu'à la concentration désirée.

III. RECOLTE DU MATERIEL VEGETAL

=====

Après des temps variables, de 3 jusqu'à 100 heures à partir du moment de l'application du $AG_3-^{14}C$, chaque plante est rapidement placée entre une plaque et un treillis métalliques, puis congelée brutalement dans de la carboglace pilée ($-70^{\circ}C$ environ).

IV. ANALYSE DU DEPLACEMENT DU $AG_3-^{14}C$

=====

A. AUTORADIOGRAPHIES

Les plantes congelées sont lyophilisées, puis appliquées sur film Kodirex durant une période d'exposition de 8 jours à 2 mois. Les autoradiographies ainsi obtenues permettent la localisation des traceurs dans les différents organes de la plante entière.

B. COMPTAGES EN SCINTILLATION LIQUIDE

Le transport des gibbérellines est également analysé par comptage de la radioactivité contenue dans les différentes parties de la plante. Les organes des plantes lyophilisées sont broyés ; 10 mg de la poudre obtenue sont placés dans un flacon à scintillation liquide en présence de 1 ml d'une solution méthanolique d'hydroxyde d'hyamine qui achève la désagrégation des cellules et "piège" le ^{14}C . 15 ml de liquide à scintillation (4 g de PPO + 0,1 g de POPOP pour 1 litre de toluène) sont ajoutés avant d'effectuer les mesures au compteur à scintillation liquide (Intertechnique ABAC SL 40). Des corrections de comptages sont réalisées pour chaque type d'organes.

V. RECOLTE DU LIQUIDE DE GUTTATION SUR LES FEUILLES

=====

Au cours de la nuit, des gouttelettes de guttation apparaissent de façon préférentielle sur les pointes des lobes des feuilles au niveau des hydathodes, lorsque l'humidité relative de l'air est élevée.

Ces conditions sont expérimentalement réalisées en plaçant les pots où poussent les tomates, dans une enceinte constituée de deux cuvettes, dont l'une est renversée. Le fond des pots baignant dans environ 1 cm d'eau, les plantes sont ainsi placées dans une atmosphère où l'humidité relative est comprise entre 85 et 95 %. Le matin, le liquide de guttation est récolté ; le stockage du liquide est fait à -18°C .

A. MISE EN EVIDENCE DE MOLECULES RADIOACTIVES

Le liquide de guttation en provenance de chaque feuille de tomate (9 échantillons dans chaque cas) qui ont absorbé du $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$, soit par les jeunes feuilles, soit par les racines, est recueilli, placé dans un flacon à scintillation liquide et évaporé à l'air libre ; la radioactivité est mesurée par comptage.

B. NATURE DES MOLECULES MARQUEES ELIMINEES AU NIVEAU DES POINTES DES LOBES

L'analyse des substances radioactives est effectuée par chromatographie.

Le liquide recueilli sur l'ensemble du feuillage (la feuille donneuse exceptée) de 6 plantes au minimum ayant reçu du $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ de manière identique aux cas précédents, est évaporé sous vide, repris deux fois par 100 μl de méthanol 80 %, puis appliqué sur papier Whatman n° 1.

Le chromatogramme comporte :

- un témoin : 80 % de AG_3 + 20 % d'un mélange de gibbérellines non déterminées,
- l'extrait méthanolique radioactif,
- un témoin interne : extrait + témoin.

Le développement des chromatogrammes (chromatographie descendante) est effectué dans trois solvants différents :

- isopropanol/ammoniaque/eau (8/0,1/19,9 %),
- butanol/acide acétique/eau (19/1/6^v/v),
- alcool amylique tertiaire/acétone/butanol/ammoniaque (10/25/25/15^v/v).

Lorsque le front du solvant s'est déplacé sur 40 cm, le chromatogramme est séché. Une bande de 3 cm x 40 cm, correspondant à la zone de déplacement de l'extrait méthanolique est isolée puis découpée en 40 rectangles de 3 cm x 1 cm qui sont placés dans des flacons, où 15 ml de liquide à scintillation sont ajoutés. La radioactivité est évaluée par comptage.

Le reste du chromatogramme (témoin + témoin interne) reçoit une pulvérisation d'acide sulfurique (50 %), puis est chauffé par un courant d'air chaud (70°C environ). Ainsi traitées, les taches témoins sont fluorescentes en lumière ultraviolette.

L'analyse par chromatographie sur papier est complétée dans certains cas par une chromatographie sur couche mince (gel de silice WOELM F 254, fluorescent à la lumière UV). La migration ascendante est effectuée dans le solvant : benzène/acide acétique/eau (8/3/5 v/v). Après migration, le chromatogramme séché, est appliqué sur film Kodirex. L'autoradiographie du chromatogramme permet de localiser les molécules marquées.

C. ANALYSE DES GIBBERELINES ENDOGENES : TESTS BIOLOGIQUES

1. Extraction des gibbérellines

45 ml de liquide de guttation sont recueillis (à la suite d'une vingtaine de récoltes sur un lot de 40 à 50 jeunes plantes) et sont répartis en deux lots de 22,5 ml qui sont évaporés sous vide.

La technique de solubilisation des extraits et de chromatographie est donc rigoureusement identique pour tous les dosages. Le méthanol à 80 % solubilise certaines gibbérellines, les gibbérellines-glucosides et les sucres qui se trouvent éventuellement dans l'extrait, l'acétate d'éthyle est également un bon solvant des gibbérellines.

Avant d'être chromatographié, chaque extrait est solubilisé dans 400 µl de méthanol à 80 %. Cette prise d'essai est déposée à la micropipette sur une plaque de gel de silice (5 cm x 20 cm, MERCK, F 254). Les substances non solubles dans le méthanol sont reprises par 400 µl d'acétate d'éthyle pur qui sont déposés sur la même plaque de gel de silice. Un chromatogramme témoin est préparé en déposant 400 µl de méthanol à

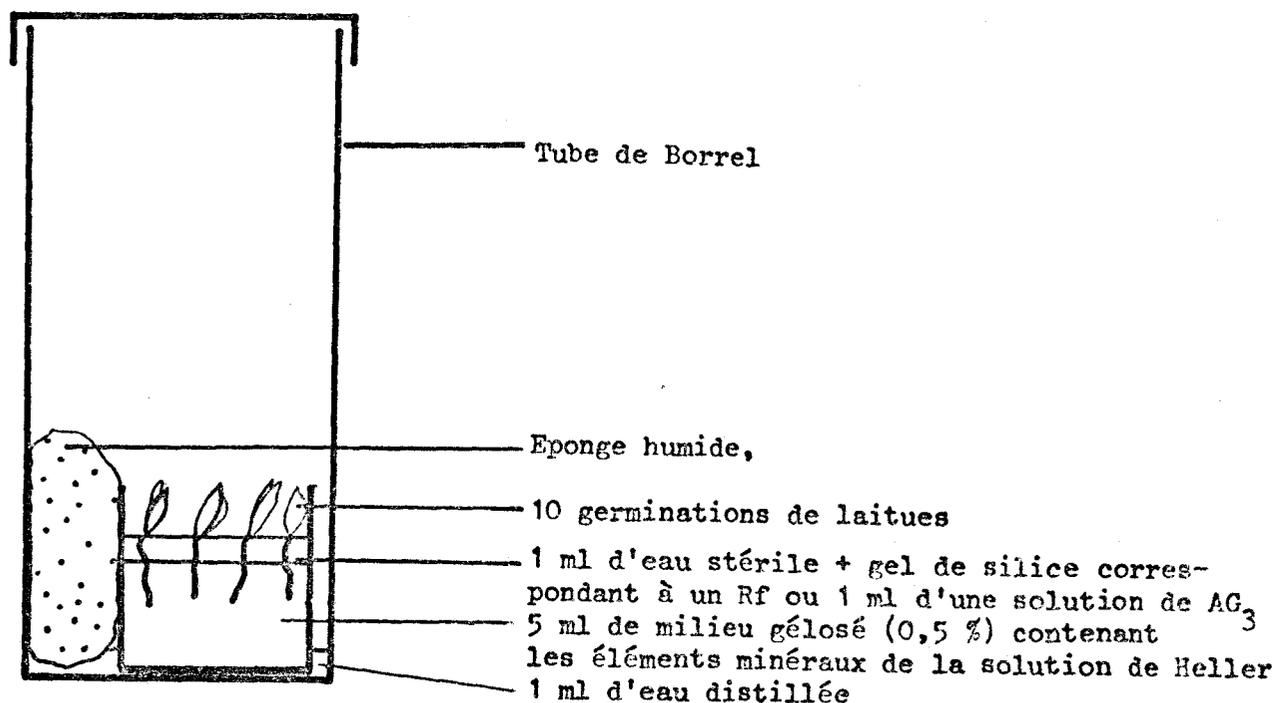
80 % + 400 μ l d'acétate d'éthyle pur ; cet essai est appelé : témoin-solvant.

Les plaques sont chromatographiées simultanément dans le solvant isopropanol-ammoniaque-eau (80/0,05/19,95 v/v), sur une hauteur de 18 cm (température : 18°C - obscurité).

2. Test laitue (FRANKLAND et WAREING, 1960)

Les tests sont réalisés avec Lactuca sativa, cultivar "Grand Rapid". Après passage dans l'hypochlorite (30 g/l), les graines de laitues sont rincées dans l'eau stérile et ensemencées aseptiquement sur papier filtre humide dans des boîtes de Pétri et mises à germer à l'obscurité, à 25°C.

Des petits tubes de verre sont remplis avec 5 ml de milieu gélosé à 0,5 % contenant les éléments minéraux de la solution de Heller. Chaque petit tube est placé à l'intérieur d'un tube de Borrel, où l'atmosphère est maintenue humide grâce à un fragment d'éponge mouillée. L'ensemble est ensuite stérilisé à 110°C durant 20 mn.



Les chromatogrammes précédemment réalisés (extrait et témoin solvant) sont partagés en 10 bandes de 5 cm x 1,8 cm, du Rf 0,1 au Rf 1,0 ; le gel de silice de chaque Rf est gratté et introduit stérilement dans un tube contenant le milieu gélosé, auquel nous ajoutons 1 ml d'eau stérile. L'éluion du gel se poursuit durant 3 h, puis dix germinations de laitues de 2 jours, sont repiquées dans chaque flacon.

Après ensemencement, les couvercles sont fixés avec un ruban adhésif et les tubes sont mis en culture (2300 lux, 24°C, 16 h de jour/ 8 h de nuit).

Pour chaque Rf, après 5 jours de culture, la longueur moyenne pour 10 hypocotyles de laitues est comparée à celle obtenue pour le témoin solvant et pour une gamme d'étalonnage effectuée avec des solutions de AG_3 à différentes concentrations (10^{-1} à 10^{-5} µg/ml).

3. Test albumen d'orge (COMBE et al., 1967)

Ce test nous permet de doser simultanément les sucres réducteurs et l'activité gibbérellique des extraits. 72 ml de liquide de guttation sont recueillis et divisés en deux lots de 36 ml qui sont évaporés sous vide. Une série de tests sans albumen d'orge permet de doser les sucres réducteurs du liquide de guttation ; l'autre série reçoit les albumens d'orge. Les deux tests sont préparés en même temps à partir d'un même extrait, en considérant chaque fois des prises d'essais de 400 µl.

Les chromatogrammes obtenus avec l'extrait et avec le solvant méthanol 80 % + acétate d'éthyle sont partagés en 10 zones de Rf ; le gel de silice est gratté et introduit dans une fiole de 25 ml où l'on ajoute 2 ml d'eau distillée et 0,2 ml d'une solution de sulfate de streptomycine à 0,2 %. Dans l'une des deux séries, on ajoute l'albumen d'orge.

L'orge utilisé est une variété d'orge nue (lignée 113 en sélection fournie par l'INRA). Les grains sont groupés selon leur poids et on utilise toujours le même lot de graines pour un dosage. Les graines sont mises à tremper à + 4°C pendant 3 heures, puis on supprime pour chaque graine l'extrémité distale (qui porte l'embryon) sur une longueur de 4 mm et l'on pèse l'albumen privé de sa zone embryonnaire. On prélève deux albumens par essais ; ceux-ci sont choisis selon leur poids, la quantité de substrat (100 mg dans le cas présent) soumise à l'hydrolyse restant toujours la même d'un essai à l'autre. Ensuite, les albumens sont coupés

en deux, longitudinalement, puis introduits dans la fiole, la face coupée, dirigée vers le bas, baignant dans le liquide. Un essai blanc sert à mesurer l'activité amylasique du substrat.

Les séries sans albumen et avec albumen sont mises à incuber au même moment à 29°C pendant 20 h. Le liquide de chaque fiole récupéré est dilué à 10 ml avec de l'eau distillée, puis filtré sur amberlite 120 H⁺. On pipette 1 ml de filtrat et on dose les sucres réducteurs par la méthode de NELSON (1944). La D.O. est mesurée à 650 nm au spectrophotomètre Labospac.

VI. ANALYSE DU LIQUIDE RECUEILLI APRES PULVERISATION D'EAU SUR LE FEUILLAGE

=====

5 jours après application du AG₃-¹⁴C sur la 7^e feuille, le feuillage et la tige d'un lot de 6 tomates alors débarassées de leur feuille "donneuse", sont soumis à une fine pulvérisation d'eau distillée pH 5,6 (200 cm³/plante) durant environ 20 mn.

A. COMPTAGE EN SCINTILLATION LIQUIDE

Le liquide recueilli est évaporé sous vide, repris deux fois par 10 ml de méthanol ; l'extrait est placé dans un flacon à scintillation, évaporé sous vide ; la radioactivité de chaque extrait est ultérieurement déterminée. La présence de pigment nécessite une correction des comptages.

B. ANALYSE DES MOLECULES MARQUEES

Le liquide pulvérisé sur 6 tomates est recueilli, évaporé sous vide et appliqué sur papier Whatman n° 1. Le développement des chromatogrammes est réalisé dans les 3 solvants précédemment cités. La radioactivité présente sur le chromatogramme est évaluée par comptage.

R E S U L T A T S

Certains résultats ont été résumés dans trois communications BONNEMAIN et al., 1974 ; COUILLEROT et BONNEMAIN, 1975 ; COUILLEROT, 1976.

I. TRANSPORT DU ^{14}C DANS LES TOMATES, APRES APPLICATION DU $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$
 =====

A. TRANSPORT A PARTIR DES FEUILLES

Les tomates choisies possèdent 7 feuilles en plus des cotylédons. Les deux premières feuilles ont terminé leur croissance, la 3e et la 4e sont à un stade où le développement est quasiment achevé ; la 7e feuille est très jeune et sa longueur est comprise entre 1,5 et 2,5 cm au moment de l'expérimentation.

1. A partir des feuilles ayant terminé leur croissance

On applique 1 μCi de AG_3 (8-méthylène ^{14}C) (activité spécifique 6,1 mCi/mmole) sur la 1ère feuille dont la croissance est achevée.

Les quantités de traceurs exportées à partir des feuilles adultes sont toujours très peu importantes.

- récolte 3 heures après l'application : les quantités de ^{14}C ayant quitté le limbe sont extrêmement faibles. Une exposition de longue durée (2 mois), est nécessaire pour déceler du ^{14}C dans le pétiole. (Planche IA). L'emplacement de la tige, à peine visible sur le film radiologique, ne peut être reproduit par tirage sur papier.

- récolte au bout de 12 heures : les mêmes observations peuvent être faites. Cependant, on peut noter que les jeunes feuilles de l'apex sont faiblement radioactives (Planche IB).

Les feuilles adultes manifestent donc très peu d'aptitude à exporter des molécules- ^{14}C lorsque le $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ est déposé sur le limbe.

2. A partir de feuilles achevant leur croissance

On applique 1 μCi de AG_3 (8 méthylène- ^{14}C) (activité 6,1 mCi/mmole) sur la 3e feuille dont la croissance est presque achevée.

Les traceurs sont exportés en quantité un peu plus importante.

- récolte 3 heures après l'application : une exposition de longue durée (2 mois) permet de déceler des traceurs dans la tige, dans les pétioles des feuilles sus-jacentes à la feuille donneuse et dans les très jeunes feuilles (Planche IIA).

- récolte au bout de 6 heures : les traceurs se retrouvent dans tous les organes de la plante, excepté les feuilles adultes (Planche IIB). Les jeunes feuilles sont nettement radioactives.

- récolte au bout de 12 heures : la distribution du ^{14}C est sensiblement la même que précédemment ; cependant le système racinaire tout entier contient des traceurs. Les 1ère et 2e feuilles ne sont toujours pas radioactives (Planche III), alors que le ^{14}C s'accumule à la pointe des lobes foliaires des jeunes feuilles.

Les feuilles qui achèvent leur croissance peuvent exporter de faibles quantités de ^{14}C dans l'ensemble de la plante.

3. A partir des très jeunes feuilles

On applique $1\ \mu\text{Ci}$ de AG_3 (8 méthylène- ^{14}C) sur des feuilles mesurant 1,5 à 2,5 cm de longueur ; selon les lots, la 7e feuille (3 h, 12 h 100 h de transport) ou la 8e feuille (5 jours de transport) ont été utilisées.

a/ 3 heures après l'application de $1\ \mu\text{Ci}$ de AG_3 -(8 méthylène- ^{14}C) la jeune feuille a exporté une faible quantité de traceurs. La quantité de molécules marquées reçues par les différents organes, représente 0,02 % du ^{14}C appliqué dans l'exemple choisi (Planche IVA). Après une longue exposition (2 mois) sur films "Kodirex", la localisation des traceurs est nette surtout dans les deux entrenœuds sous-jacents à la feuille exportatrice. Les molécules- ^{14}C peuvent être décelées dans certaines feuilles adultes et aussi par comptage, dans la racine, c'est-à-dire à plus de 13 cm de la 7e feuille. Les organes sus-jacents à celle-ci ne sont pas radioactifs. Ces très jeunes organes commencent à contenir des molécules- ^{14}C trois heures plus tard (Planche IVB).

b/ 12 heures après l'application du AG_3 (8 méthylène- ^{14}C) (Planche V), le ^{14}C exporté (0,24 % du ^{14}C appliqué dans l'exemple choisi)

est réparti dans tous les organes de la plante. Cependant, les traceurs demeurent plus concentrés dans les jeunes entrenœuds sous-jacents à la 7^e feuille. Dans ces derniers, les tissus de la trace de la feuille donneuse sont plus radioactifs que les tissus des autres traces foliaires. Dans le reste de la tige, la distribution du ^{14}C n'est pas homogène ; on note en effet une concentration de molécules marquées au niveau de quelques noeuds. Dans le feuillage, la répartition du ^{14}C est également hétérogène ; les traceurs se sont accumulés en de nombreux points du limbe et surtout dans sa partie périphérique. Cette dernière particularité se retrouve dans la très jeune 8^e feuille dont la pointe des lobes est très radioactive.

c / 100 heures après l'application du AG_3 (8 méthylène- ^{14}C) (Planche VI), le ^{14}C exporté (2,47 % du ^{14}C appliqué dans l'exemple choisi) se répartit comme précédemment dans tous les organes de la plante, y compris les très jeunes organes de la région apicale. Une partie importante (45 %) des traceurs exportés se retrouve dans les feuilles adultes ; les molécules ^{14}C s'accumulent fréquemment dans la pointe de quelques lobes. Cette distribution concerne surtout les 4^e et 5^e feuilles qui sont situées sensiblement du même côté que la feuille exportatrice. On remarque aussi que les poils de la tige et des feuilles sont radioactifs.

En plus des observations effectuées sur les autoradiographies de plantes entières, quelques remarques peuvent être faites concernant les réponses morphologiques des plantes à la suite de l'application du AG_3 - ^{14}C :

- en général, les plants de tomates grandissent beaucoup plus rapidement que les témoins, dès le 3^e jour après le dépôt de AG_3 - ^{14}C sur la 7^e feuille ; cette croissance affecte essentiellement les jeunes entrenœuds sous-jacents à la feuille donneuse, ainsi que les feuilles du sommet.

- l'ensemble du feuillage manifeste des symptômes d'étiollement après 3 jours de transport de la gibbérelline ; les limbes, initialement très chlorophylliens, deviennent jaunâtres.

- le port de la plante est lui-même modifié ; les différents organes, en particulier l'extrémité de la tige et les jeunes feuilles, ont tendance à être "retombants", suite à un manque de rigidité des tissus.

Cet état est vraisemblablement lié à l'état hydrique des tissus, ainsi qu'à la souplesse des parois pectocellulosiques.

d/ Cinq jours après l'application de 0,05 μCi de AG_3 (1, 7, 12, 18- ^{14}C) (activité spécifique : 1,7 mCi/mole) sur la 8e jeune feuille, des traceurs sont exportés dans l'ensemble de la plante (Tableau I).

imp/mn.mg d'organe de plante lyophilisée					
ORGANE DE LA PLANTE	SYSTEME RACINAIRE	TIGE	BOURGEON	FEUILLE DONNEUSE	ENSEMBLE DES 6 AUTRES FEUILLES
1	976	2403	1008	99892	11845
2	775	992	378	95253	6009
3	1249	1177	282	73873	3906
4	1507	861	376	93077	3449
5	705	686	354	76783	5266
6	1011	1175	138	92720	1832
7	834	1349	409	80005	2969
8	976	223	789	70110	9939
9	598	1414	845	104707	10938
10	611	1640	1215	109348	9889
Moyenne	924 \pm 272	1192 \pm 403	579 \pm 338	89577 \pm 12855	6604 \pm 3514
% du ^{14}C appliqué	0,93 \pm 0,27	1,20 \pm 0,41	0,58 \pm 0,34	90,59 \pm 13,00	6,68 \pm 3,55

TABEAU I : Exportation des traceurs (mesurée par comptage) dans 10 plants de tomate après application de 0,05 μCi de AG_3 - ^{14}C sur la 8e jeune feuille (2,5 cm). Durée du transport : 5 jours.

La plus grande partie du ^{14}C se retrouve dans les 7 premières feuilles de la plante (71 % du ^{14}C exporté). Bien que le jeune bourgeon ne représente que 2,52 % du poids total de la plante, il contient néanmoins 6,2 % de la radioactivité exportée. Le système racinaire est lui aussi

radioactif et contient 9,9 % du ^{14}C exporté. Ainsi, après cinq jours de transport dans les jeunes plants de tomate, la majeure partie de la radioactivité se retrouve dans le feuillage (77 %).

4. Exportation des traceurs 24 heures après l'application de 0,1 μCi de AG_3 (1, 7, 12, 18- ^{14}C) sur la 8e feuille à différents stades de son développement.

Les résultats des comptages effectués sur les plantes lyophilisées sont résumés dans le Tableau II.

longueur de la feuille à dif- férents sta- des de crois- sance.	imp/mn.mg d'organe de plante lyophilisée				
	1,5 cm	3 cm	6 cm	12 cm	17 cm et plus
Racines	8,6	13,0	3,0	0,7	5,1
Tige	35,2	16,3	5,7	3,1	8,3
Bourgeon	bourgeon non visible	348	11,8	3,7	1,9
Ensemble des 6 feuil- les sous-jacentes à la feuille donneuse	43,2	11,2	11,6	5,2	3,4
Exportation du ^{14}C dans l'ensemble de la plante (excepté la feuille donneuse)	32,2	16,2	7,5	2,9	4,6

TABLEAU II : Exportation en imp/mn.mg de plante ou d'organe de plante lyophilisés, 24 heures après l'application de 0,1 μCi de AG_3 - ^{14}C sur la 8e feuille à différents stades de son développement (1,5 - 3 - 6 - 12 - 17 cm et plus)
(3 plantes dans chaque cas)

L'exportation du ^{14}C dans l'ensemble de la plante est toujours importante lorsque les feuilles sont très jeunes (1,5 cm). Cette capacité diminue fortement avec le développement de la feuille. Au stade adulte, la feuille exporte très peu de ^{14}C durant les 24 heures qui suivent l'application du $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$.

Les traceurs exportés par les jeunes feuilles se retrouvent dans le bourgeon (Tableau II), dans les feuilles sous-jacentes à la feuille exportatrice, ainsi que dans la tige. Le système racinaire est radioactif dans tous les cas, mais les quantités de traceurs par unité de poids restent faibles.

Les comptages corroborent et complètent les résultats obtenus par autoradiographies : les jeunes feuilles exportent les traceurs après l'application du $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$, alors que les feuilles adultes ou celles achevant leur développement ont une faible capacité exportatrice.

B. APPLICATION SUR LES RACINES

Après l'absorption de 0,05 μCi de AG_3 (1, 7, 12, 18- ^{14}C) par les racines, le ^{14}C est très rapidement transporté. Déjà 3 heures après l'application, une grande partie des traceurs se retrouve dans l'ensemble de la plante (Planche VII). Les molécules radioactives se dirigent vers la tige et le feuillage ; le système racinaire sous-jacent aux racines donneuses est assez peu radioactif, quelques racines secondaires exceptées.

La radioactivité exportée vers le feuillage se déplace dans quelques faisceaux de la tige, situés du même côté que les racines donneuses et gagne ensuite le feuillage. Elle s'accumule surtout dans les feuilles ou les moitiés des feuilles situées elles-mêmes sensiblement du même côté que les racines exportatrices. Enfin, des traceurs se concentrent rapidement en divers points du limbe et dans l'extrémité des folioles, vraisemblablement au niveau des hydathodes.

Compte tenu de ces différentes observations et de la vitesse très rapide du transport des molécules marquées, on peut logiquement penser qu'après absorption rapide de la gibbérélline- ^{14}C par les racines, les molécules radioactives pénètrent très facilement dans le xylème et sont entraînées par le courant de transpiration.

24 heures après l'application du $AG_3-^{14}C$, la distribution des molécules marquées présente de nombreuses analogies avec celle observée au bout de 3 heures (Planche VIII). Toutefois, une fraction des traceurs semble subir un transport descendant, puisque le système racinaire entier est radioactif. Les jeunes organes du sommet de la plante n'accumulent pas de traceurs de façon spectaculaire. Avec le temps, les petites taches radioactives réparties dans l'ensemble du limbe, ont disparu. De plus, on note une tendance plus nette à une concentration de molécules marquées dans les extrémités des lobes des feuilles.

100 heures après l'application, la distribution de la radioactivité n'a pratiquement pas changé (Planche IX). Les traceurs contenus en grande quantité dans les feuilles situées du même côté que les racines exportatrices ne paraissent pas redistribués vers les organes en croissance situés plus haut sur la tige (5e feuille par exemple).

Ainsi, après l'application de $AG_3-^{14}C$ sur les racines, des molécules marquées sont transportées très rapidement vers le feuillage et restent en grande partie accumulées dans les folioles et plus particulièrement dans les pointes des lobes. A la suite de ces dernières observations, nous avons recherché la présence éventuelle de ^{14}C dans les gouttelettes de guttation émises au niveau des extrémités des lobes des feuilles.

II. ANALYSE DES GOUTTELETES DE GUTTATION DES FEUILLES DE TOMATES

=====

A. RECHERCHE DE COMPOSES RADIOACTIFS DE TYPE GIBBERELLINE, APRES

L'APPLICATION DE $AG_3-^{14}C$

1. Après application de $AG_3-(8 \text{ méthylène-}^{14}C)$ sur les jeunes feuilles (2,5 cm de longueur)

a/ mise en évidence des traceurs par comptage

La forte accumulation de traceurs dans la pointe des lobes des folioles, nous a conduit à rechercher la présence de molécules marquées dans

les gouttelettes de guttation. Le liquide recueilli chaque matin contient effectivement du ^{14}C (Tableaux III, IV et V).

Position de la feuille sur la tige (à par- tir du noeud de cotylé- donaire) Jour de guttation	radioactivité en imp/mn						
	1e	2e	3e	4e	5e	6e	7e FD
1er jour	-	0,2	1	5,2	2,7	1,2	46
2e jour	0,7	8	0,7	18	35	9	1760
3e jour	2,7	3,7	72	30	49	14	5656
4e jour	-	14	9	2443	83	20	4145
5e jour	-	7	6,7	3980	495	44	4407
Total pour 5 jours	3,2	32,9	89,4	6476,2	664,7	88,2	16014

TABLEAU III : Radioactivité des gouttelettes de guttation, après application de $0,25 \mu\text{Ci AG}_3^-$ (8-méthylène - ^{14}C) sur la 7e feuille en fonction de la position de la feuille et de la récolte (moyenne de 4 plantes).



Position de la feuille sur la tige (à par- tir du noeud cotylédon- naire) Jour de guttation	r a d i o a c t i v i t é en imp/mn						
	1e	2e	3e	4e	5e	6e	7e FD
1er jour	-	-	1,2	3	0,7	3,5	1574
2e jour	-	4,2	9,1	13,3	33,4	81,5	6865
3e jour	2,1	3,6	12,2	18,3	131,7	27,7	6824
4e jour	-	2,6	9,2	31,1	38,1	29,1	1446
5e jour	-	4,6	15,3	17,2	67,1	21,1	590
Total pour 5 jours	2,1	15,0	46,0	83,4	271,0	162,9	17299

TABLEAU IV : Radioactivité des gouttelettes de guttation, après application de $0,1 \mu\text{Ci}$ de AG_3 - $(8 \text{ méthylène-}^{14}\text{C})$ sur la 7e feuille, en fonction de la position de la feuille et de la récolte (moyenne de 8 plantes)

Position de la feuille sur la tige (à partir du noeud cotylédonaire)	r a d i o a c t i v i t é en imp/mn						
	1e	2e	3e	4e	5e	6e	7e FD
Total pour 5 jours	3,2	2	2	7,5	24	8	759

TABLEAU V : Radioactivité des gouttelettes de guttation, après application de $0,01 \mu\text{Ci}$ de AG_3 $(8 \text{ méthylène-}^{14}\text{C})$ sur la 7e feuille, en fonction de la position de la feuille (moyenne de 4 plantes)

Quelle que soit la quantité de $AG_3-^{14}C$ appliquée (0,25, 0,1 ou 0,01 μCi) sur la 7e feuille (2,5 cm de longueur), la radioactivité est retrouvée dans les gouttelettes émises par toutes les feuilles de la plante. Cependant, les 1e et 2e feuilles de la base possèdent une très faible capacité de guttation.

En général, les quantités de ^{14}C émises sont les plus importantes lors des 2e et 3e récoltes pour la feuille donneuse (Tableau III et IV) et lors des 3e, 4e, ou 5e récoltes pour les autres feuilles. Par ailleurs, lorsque les quantités de $^{14}C-AG_3$ appliquées sont faibles (0,1 et 0,01 μCi), la 5e feuille émet le plus de ^{14}C , après la feuille donneuse. Pour des quantités plus importantes de $AG_3-^{14}C$ (0,25 μCi), le liquide le plus riche en ^{14}C provient des 4e et 5e feuille, la 7e mise à part.

Pour un lot de 8 plantes, après 6 périodes de guttation, la quantité de ^{14}C retrouvée dans les gouttelettes représente 9,74 % \pm 6,26 % du ^{14}C appliqué (0,1 μCi), soit 0,38 % \pm 0,14 % du ^{14}C appliqué si l'on ne tient pas compte des gouttelettes provenant de la feuille donneuse, c'est-à-dire approximativement environ 12 % du ^{14}C exporté, si l'on tient compte des résultats précédents (I, A, 3).

b /analyse par chromatographie des composés radioactifs éliminés par la guttation

Les radiochromatogrammes sur papier Whatman n° 1 et sur gel de silice indiquent que la plupart des molécules marquées contenues dans le liquide émis lors de la guttation par l'ensemble du feuillage (excepté la jeune feuille exportatrice) ont un Rf rigoureusement identique ou presque identique au Rf du AG_3 , selon les solvants de migration (Planches X et XI). Ainsi, la majeure partie des molécules mobiles s'accumulant dans la pointe des lobes des feuilles, et éliminée par la guttation est vraisemblablement constituée de gibbérellines marquées, notamment du $AG_3-^{14}C$. La présence d'un autre pic de radioactivité sur les chromatogrammes réalisés dans deux solvants (alcool amylique tertiaire + butanol + acétone + ammoniac + eau) correspond à un produit de dégradation du $AG_3-^{14}C$ dans ces solvants, ou peut-être aussi à des molécules ^{14}C métabolisées dans la plante ; en effet, le pourcentage de radioactivité à ce Rf est un peu plus important avec le liquide de guttation qu'avec le $AG_3-^{14}C$ appliqué.

2. Après absorption de $AG_3-(1, 7, 12, 18-^{14}C)$ par les racines secondaires.

a/ mise en évidence des traceurs par comptage

12 heures après l'absorption d'une faible quantité de $AG_3-^{14}C$ (0,001 μCi) en solution aqueuse par une ou deux racines secondaires, 9 plantes sont placées en conditions d'humidité relative élevée. Le liquide de guttation recueilli chaque matin et analysé par comptage, contient des traceurs (Tableau VI).

jour de récolte plante	radioactivité en imp/mn					Total
	1er	2e	3e	4e	5e	
1	41,2	123,4	18,4	98,2	46,7	327,9
2	4,9	69,7	70,2	131,4	74,4	350,6
3	36,4	44,7	96,7	67,9	36,4	282,1
4	6,9	77,9	95,7	54,9	46,7	282,1
5	11,4	29,2	36,7	23,7	19,4	120,4
6	14,4	46,7	49,2	58,4	37,2	205,9
7	2,4	41,9	21,7	46,7	25,4	138,1
8	6,2	33,9	27,9	18,7	13,7	100,4
9	31,4	33,2	28,9	23,4	16,7	133,6
moyenne par plante et par jour	17,2 [±] 14,1	55,6 [±] 28,5	49,4 [±] 29,0	58,1 [±] 35,2	35,1 [±] 18,1	215,6 ± 91,2

TABLEAU VI : Analyse par comptage (en imp/mn) de la radioactivité du liquide recueilli durant 5 périodes de guttation sur le feuillage d'un lot de 9 tomates, après absorption de 0,001 μCi de $AG_3-(1, 7, 12, 18-^{14}C)$ par deux racines secondaires.

Dès la première période de guttation, 1 % de la radioactivité appliquée se retrouve dans le liquide exsudé. L'élimination des traceurs est surtout importante lors des 2e, 3e et 4e périodes de guttation. Après 5 périodes de guttation, la quantité moyenne globale du ^{14}C présent dans le liquide émis par chaque plante représente $12,46 \% \pm 5,27 \%$ du ^{14}C absorbé.

Le pourcentage de traceurs éliminés, par rapport à la quantité de $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ appliquée, est donc nettement plus important que dans le cas où les jeunes feuilles constituent les organes exportateurs. Cependant, le pourcentage de traceurs éliminés par rapport à la quantité de ^{14}C exporté est probablement peu différent. De plus, ces traceurs se retrouvent très rapidement (dès la 1ère récolte) dans le liquide émis par les feuilles ; ces résultats corroborent les observations par autoradiographies, de molécules marquées dans les pointes des lobes, peu de temps après l'application de l'acide gibbérellique- ^{14}C .

b/ analyse par chromatographie des composés radioactifs éliminés lors de la guttation

L'analyse chromatographique du liquide émis par les feuilles durant 5 jours après l'application de $0,01 \mu\text{Ci}$ de AG_3 ($1, 7, 12, 18\text{-}^{14}\text{C}$) sur les racines secondaires, est réalisée sur papier Whatman n° 1 dans les trois solvants habituels (Planche XII).

Les radiochromatogrammes révèlent la présence de molécules ayant le Rf du AG_3 , mais aussi l'existence de nombreux autres métabolites : en particulier lorsque le chromatogramme est développé dans un solvant à pH très basique (alcool amylique tertiaire + butanol + acétone + ammoniac), de nombreux pics de radioactivité se retrouvent à des Rfs qui ne correspondent pas dans tous les cas aux Rfs d'activité gibbérellique décelables en lumière UV après traitement à l'acide sulfurique 50 %.

Par conséquent, une grande partie des molécules $\text{-}^{14}\text{C}$ exsudées peuvent être constituées par du $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$, mais accompagnées de produits du métabolisme du $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ et peut-être d'autres gibbérellines.

Ainsi, nous avons mis en évidence une possibilité pour la plante de mettre "hors circuit" dans la pointe des lobes de feuilles, une partie

de la gibbérelline appliquée sur les jeunes feuilles ou sur les racines.

La gibbérelline marquée, ainsi que des métabolites, peuvent être entraînés dans les gouttelettes de guttation.

A la suite de ces résultats, nous nous sommes demandé si la guttation était susceptible d'entraîner des gibbérellines endogènes, de la même manière que les gibbérellines exogènes.

B. RECHERCHE DE GIBBERELLINES ENDOGENES

Nous avons recueilli globalement les gouttelettes de guttation à partir de feuilles de tomates n'ayant pas reçu d'application de AG₃.

1. Test albumen d'orge

L'analyse de ce liquide incubé sans albumen d'orge, met en évidence la présence de sucres réducteurs au Rf 0,6 du chromatogramme (Planche XIII). La concentration de ces sucres dans le liquide exsudé par les feuilles est voisine de 61,4 mg/cm³ de liquide de guttation.

L'hydrolyse enzymatique de l'amidon des albumens d'orge incubés dans le liquide émis par les feuilles est importante aux Rfs 0,6 et 0,7, mais aussi au Rf 0,9, indiquant très nettement la présence d'au moins deux groupes de substances de type gibbérellines (Planche XIII).

2. Test hypocotyle de laitue

Trois tests biologiques réalisés à différentes périodes de l'année révèlent tous des activités gibbérelliques (Planche XIX). Dans le premier test (fin février), deux Rf (0,5 et 0,7) indiquent nettement la présence de substances analogues aux gibbérellines. Un 3e Rf (0,9) est moins significatif par rapport aux témoins (Fig.1). Ces caractéristiques se retrouvent dans le second test (fin avril), l'activité au niveau du Rf 0,7 étant toutefois très importante. De plus, les hypocotyles de laitues sont sensibles à une stimulation gibbérellique au Rf 0,8 (Fig. 2). Le 3e test (réalisé fin juin) donne des activités gibbérelliques aux Rf 0,5, 0,6, 0,7, 0,8 ; l'activité au Rf 0,9 n'est plus décelée (Fig.3).

Les quantités de substances analogues aux gibbérellines trouvées dans le liquide émis lors de la guttation sont de l'ordre de 5.10^{-3} μg de $\text{AG}_3.1^{-1}$.

Il apparaît donc que la guttation entraîne des gibbérellines endogènes. Ces résultats suggèrent que les gibbérellines synthétisées par la plante sont elles aussi mises "hors circuit" dans les feuilles et sont éventuellement éliminées lors de conditions d'environnement particulières telles que les fortes hygrométries. Toutefois ces gibbérellines ne sont peut-être pas définitivement rejetées, puisque les gouttelettes peuvent être réabsorbées par les tissus, lorsque l'hygrométrie diminue.

III. ANALYSE DU LIQUIDE RECUEILLI APRES PULVERISATION D'EAU SUR LE FEUIL-

=====

LAGE DE TOMATES AYANT RECU DU AG_3 - ($1, 7, 12, 18$ - ^{14}C) SUR LES

=====

JEUNES FEUILLES

=====

A. ANALYSE PAR COMPTAGE

Cinq jours après l'application de $0,05 \mu\text{Ci}$ de AG_3 - ^{14}C sur la 8e jeune feuille, l'ensemble du feuillage (excepté la feuille donneuse, qui est éliminée) reçoit une fine pulvérisation de 200 cm^3 d'eau (pH 5,6) par plante, durant environ 20 minutes.

Le liquide recueilli, évaporé sous vide, est repris par du méthanol.

La présence de ^{14}C y est révélée par comptage en scintillation liquide. Le liquide étant riche en pigments chlorophylliens, les comptages doivent, dans chaque cas, être corrigés (Tableau VII).

r a d i o a c t i v i t é e n imp/mn										
plante	1	2	3	4	5	6	7	8	9	moyenne
imp/mn dans le liquide recueilli	197	159	180	182	437	277	326	556	409	\pm 302 \pm 131

TABLEAU VII : Radioactivité recueillie dans chaque liquide pulvérisé sur le feuillage (excepté la feuille donneuse) de 9 tomates, 5 jours après l'application de 0,05 μ Ci de AG_3 - (1,7,12,18- ^{14}C) sur la 8e feuille (corrections effectuées)

La quantité de traceurs retrouvée est de $0,35 \pm 0,15$ % de la radioactivité appliquée, soit approximativement 12 % du ^{14}C exporté, si l'on tient compte des résultats de I, A, 3. Une partie importante des molécules marquées exportées est donc éliminée lors d'une pulvérisation d'eau sur la plante.

B. ANALYSE PAR CHROMATOGRAPHIE

Les comptages effectués sur les radiochromatogrammes (papier Whatman n° 1), développés dans les trois solvants habituels, montrent que la plus grande partie des molécules marquées n'ont pas le Rf du AG_3 (Planche XV). Les produits du métabolisme du AG_3 n'ont pas été étudiés. Cependant, on peut déjà noter que dans le solvant alcool amylique tertiaire + butanol + ammoniac + acétone, une quantité importante de traceurs se retrouve aux Rfs de produits de transformation due au solvant ; ces produits sont visibles en lumière ultra-violette, après traitement par l'acide sulfurique 50 % et la chaleur, (réaction mettant en évidence les gibbérellines).

Ainsi, des molécules marquées solubilisées et entraînées par l'eau de pulvérisation ne sont pas constituées que de AG_3 ; il semble bien que certaines des molécules radioactives métabolisées et éliminées puissent être des composés analogues aux gibbérellines.

C. AUTORADIOGRAPHIE DU FEUILLAGE APRES LA PULVERISATION

Après la pulvérisation, les plantes sont séchées, puis lyophilisées. Les autoradiographies du feuillage "lavé" (Planche XVI) sont comparées aux autoradiographies de plantes témoins (Planche XVII) ayant également reçu 0,05 μCi de $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ sur la 8e feuille.

Après la pulvérisation, la radioactivité du feuillage diminue fortement, en particulier au niveau des limbes : les extrémités des folioles ne sont presque plus radioactives, car une longue exposition sur film Kodirex (2 mois), ne révèle pratiquement plus de traceurs (Planches XVI et XVII). De plus, les multiples petites concentrations de ^{14}C sur les limbes des feuilles adultes en particulier, ont disparu.

Seuls les organes très jeunes demeurent encore légèrement radioactifs. Il semble donc que l'eau pulvérisée sur le feuillage entraîne les traceurs essentiellement au niveau des limbes et des hydathodes ; vraisemblablement, du ^{14}C est aussi éliminé par les poils épidermiques.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

I. Contrairement à ce qui a été signalé jusqu'alors (Mc COMB, 1964 ; HARTUNG et PHILLIPS, 1974), les jeunes feuilles sont capables d'exporter les molécules marquées après l'application de $AG_3-^{14}C$. Cette particularité décrite chez la tomate n'est pas exceptionnelle, puisque nous l'avons aussi observé chez *Vicia faba*. Une partie au moins des molécules exportées est représentée par des substances de type gibbérelline.

Les jeunes feuilles de tomates ayant reçu du $AG_3-^{14}C$ sur le limbe, exportent des molécules- ^{14}C dans différentes parties de la plante. Les résultats obtenus par autoradiographie et par comptage, montrent que l'exportation des traceurs diminue avec le développement de la feuille. Vraisemblablement, l'apport de gibbérellines exogènes modifie les modalités de l'exportation de ces phytohormones par les jeunes feuilles. De plus, certains changements dans la morphologie de la plante, consécutifs à l'application de $AG_3-^{14}C$ sur les jeunes feuilles confirment le transport de substance de croissance hors de la feuille donneuse. Des gibbérellines- ^{14}C sont effectivement exportées, puisque nous avons retrouvé des molécules ayant le Rf du AG_3 dans les gouttelettes de guttation.

Certains auteurs ont signalé que les jeunes feuilles, ou les jeunes stipules de feuilles devaient exporter une partie des gibbérellines déposées sur ces organes, puisque les tiges et les pétioles ont une croissance accrue (KURAIISHI et HASHIMOTO, 1957 ; CHIN et LOCKHART, 1965).

Cependant, les applications de gibbérellines sur les jeunes feuilles de vigne (WEAVER et McCUNE, 1959), de $AG_3-^{14}C$ sur les jeunes feuilles de pois (McCOMB, 1964) ou de AG_1-^3H sur l'apex de tournesol (HARTUNG et PHILLIPS, 1974) ne sont pas suivies d'une exportation des gibbérellines. Ces résultats sont apparemment surprenants, d'autant plus que les faits observés chez la tomate, ne sont pas limités à cette espèce :

quelques expériences nous ont permis d'observer que les jeunes feuilles de fève exportent également des traceurs après avoir reçu du $AG_3-^{14}C$.

II. Au sortir de la jeune feuille exportatrice, le mouvement des molécules-¹⁴C est initialement descendant.

Lorsque les traceurs se déplacent hors du limbe de la feuille, ils subissent tout d'abord un transport strictement basipète dans le pétiole puis dans la tige, en direction du système racinaire ; l'apex ne reçoit donc pas de ¹⁴C durant les premières heures d'exportation, alors que les racines sont déjà radioactives. Une partie des traceurs se retrouve donc dans le système racinaire : ultérieurement des traceurs subissent un mouvement ascendant vers les feuilles adultes et les jeunes feuilles sus-jacentes au point d'application, par l'intermédiaire du courant de transpiration.

Au sortir de la feuille exportatrice, la direction du transport est donc très nette. Les résultats obtenus avec des segments d'organes (tige, pétiole ou coléoptile) sur lesquels des gibbérellines marquées sont appliquées, sont beaucoup plus variables :

a. pas de direction préférentielle : KATO (1958), CLOR (1967), BOWEN et WAREING (1969), HERTEL et al. (1969), WILKINS et NASH (1974) ;

b. une polarité basipète : GREENBLATT et JACOBS (1966), JACOBS et KALDEWEY (1970), JACOBS (1970), JACOBS et PRUETT (1970 et 1972),

c. un transport acropète dominant : MOST et SCOTT (1971), PHILLIPS et HARTUNG (1974).

Dans notre matériel, les voies de transport n'ont pas été précisées, aussi une étude complémentaire par autoradiographies et micro-autoradiographies de sections de différents organes de tomate ayant reçu une application de $AG_3-^{14}C$, est-elle envisagée.

III. La vitesse du mouvement descendant, égale ou supérieure à 4 cm.h⁻¹, est considérablement plus importante que celle enregistrée dans les segments d'organes, et rend compte de la promptitude et de l'étendue des répercussions morphogénétiques faisant suite à l'application de gibbérelline exogène.

Dans notre matériel, les traceurs se déplacent à une vitesse moyenne égale ou supérieure à 4 cm.h⁻¹. Cette vitesse contraste avec celles estimées dans des segments d'organes par CLOR (1967) (25 mm en 12 heures

dans la tige de pois et 5 mm en 12 heures dans un cylindre de tubercule de pomme de terre), et par JACOBS et PRUETT (1972) (1,4 à 1,8 mm.h⁻¹ dans les pétioles de coleus).

Estimant le temps de réaction des tissus en élancement à la suite d'une application de AG₃ en un point de la tige de pois, McCOMB (1964) pense que le AG₃ se déplace avec une vitesse approximative de 5 cm.h⁻¹.

Nos résultats sont en accord avec la rapidité des répercussions morphogénétiques consécutive à l'application de gibbérellines.

IV. Le mouvement descendant s'accompagne d'un certain nombre d'évènements, rétention de molécules marquées dans les tissus criblés des jeunes entrenoeuds, prise en charge de traceurs par le courant de transpiration.

a. Après l'application de AG₃-¹⁴C sur les jeunes feuilles, des molécules radioactives, qui ont d'abord subi un mouvement descendant dans le pétiole puis dans la tige, s'accumulent dans les premiers entrenoeuds en élancement du sommet de la tige. Deux jours après l'application du AG₃-¹⁴C, nous avons également noté que ces jeunes entrenoeuds ont une croissance importante. MUSGRAVE et al. (1969) ont déjà observé une telle accumulation dans les parties en voie d'élancement de longs segments de tiges de pois baignant dans une solution de AG₁-³H ou de AG₅-³H, ainsi que PHILLIPS et HARTUNG (1974) sur le même type d'organes de haricot à l'extrémité desquels ils appliquent du AG₁-³H. Cette zone proche de l'apex retient même 90 % des gibbérellines tritiées (AG₁, AG₄, AG₅, AG₂₀) appliquées sur le bourgeon apical de haricot (NASH et CROZIER, 1975) ; ces auteurs considèrent eux aussi que ce déplacement limité des molécules-³H est sans doute influencé par la présence des jeunes entrenoeuds sous-apicaux.

Cette particularité dans la distribution des traceurs à partir des jeunes feuilles de tomates, mérite de retenir l'attention : en effet, lorsque les gibbérellines sont appliquées sur les feuilles moins jeunes ou adultes, les traceurs sont dispersés dans l'ensemble de la plante, mais les autoradiographies que nous avons effectuées ne mettent pas en évidence un tel processus d'accumulation. Cependant, il est possible que les gibbérellines endogènes synthétisées par les jeunes feuilles soient

retenues en grande partie dans les jeunes entrenoeuds, constituant ainsi des "tissus cibles" (JONES et PHILLIPS, 1964 et 1965) et qui, comme dans le cas du pois, sont beaucoup plus riches en gibbérellines endogènes que les entrenoeuds plus âgés (NESCOVIC et SJAUS, 1974). Pour BARLOW et HANDCOK (1960 et 1962), DOSTAL (1961), CRABBE (1970), ces gibbérellines "accaparées" pour l'allongement des entrenoeuds, privent les bourgeons axillaires de la tige, contribuant de ce fait à leur faire subir la dominance apicale.

b. En plus de ces observations, nous pouvons signaler d'autres particularités du transport des gibbérellines appliquées sur les jeunes feuilles :

- simultanément à l'accumulation dans les premiers entrenoeuds sous-jacents à l'apex, dans la tige, des traceurs gagnent rapidement le système racinaire ; les molécules- ^{14}C ne sont donc pas totalement retenues dans les jeunes entrenoeuds.

D'autres traceurs présents dans la tige se dirigent très vite vers les jeunes feuilles et des feuilles adultes. Ces molécules marquées sont sans doute reprises en charge par le courant de transpiration. BOWEN et WARFING (1969) ont mis en évidence des échanges de $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ dans les tissus de phloème et de xylème de segments de tiges de saule. Il n'est donc pas exclu qu'une fraction des traceurs exportés dans la tige de tomate, soit transportée latéralement vers le xylème où elle serait ensuite reprise par le courant de transpiration. Chez le haricot, CROZIER et REID (1971) ont mis en évidence un autre type d'échanges au niveau des racines : les gibbérellines en provenance des jeunes feuilles sont recyclées après conversion, vers la tige où elles pourraient être entraînées dans le xylème.

- les molécules radioactives s'accumulent en grande partie dans les pointes des lobes des feuilles. Ces composés gibbérelliques, ou leurs produits du métabolisme, peuvent éventuellement être utilisés par les jeunes feuilles pour terminer leur expansion. La présence de ces substances de type gibbérelline dans les feuilles est d'ailleurs confirmée par une perte de chlorophylle. En outre, l'importance de la radioactivité au niveau des pointes des lobes des feuilles peut également signifier un mode d'élimination des "produits gibbérelliques" en excès dans la plante et qui risquent de compromettre l'équilibre de sa croissance et de son métabolisme. Bien que nos observations soient faites sur des plantes ayant

en général reçu des quantités de $AG_3-^{14}C$ dépassant souvent "les doses physiologiques", le processus d'accumulation de substances de type gibbérelline dans les pointes des lobes ne semble pas constituer un artéfact : en effet, des traceurs sont présents dans les gouttelettes de guttation de tomates ayant reçu seulement 0,01 μCi de $AG_3-^{14}C$. De plus, des gibbérellines endogènes sont entraînées par le liquide recueilli lors de guttations.

V. L'aptitude des feuilles à exporter des gibbérellines exogènes diminue progressivement avec leur développement.

Les quantités de traceurs exportées par les feuilles adultes, estimées par autoradiographie et par comptage, restent toujours très faibles et ces feuilles sont presque inaptes à exporter du $AG_3-^{14}C$. Nos analyses par comptage mettent nettement en évidence le déclin de cette aptitude à l'exportation du ^{14}C au fur et à mesure que la feuille grandit puis vieillit. A nouveau, nos résultats diffèrent de ceux de ZWEIFG et al. (1961) sur le haricot et le maïs avec des gibbérellines- ^{14}C et de ceux de Mc COMB (1964) sur le pois avec le $AG_3-^{14}C$. Ces auteurs indiquent un transport important des traceurs vers des parties en croissance de la plante. Ces différences peuvent sans doute résulter des nombreux facteurs susceptibles d'affecter le transport des gibbérellines exogènes : matériel végétal, stade du développement des parties aériennes, conditions expérimentales.

VI. Après l'absorption de $AG_3-^{14}C$ par les racines de tomates, les traceurs sont rapidement distribués aux organes aériens par le courant de transpiration.

a. Les gibbérellines absorbées par les racines secondaires de tomates sont transportées très rapidement vers les parties aériennes de la plante. Trois heures après l'absorption du $AG_3-^{14}C$, les traceurs sont distribués dans l'ensemble de la tige et du feuillage, même au niveau des feuilles adultes qui sont très radioactives. Dans les mêmes conditions expérimentales, on ne décèle qu'une très faible partie du ^{14}C appliqué sur les jeunes feuilles que 12 heures après l'application. Les traceurs sont retrouvés dans la pointe des lobes des feuilles, mais les folioles sont quelquefois entièrement radioactives. Les quantités de ^{14}C exporté par les racines sont sans doute beaucoup plus importantes que celles exportées par

les jeunes feuilles. Ces résultats ne sont pas inattendus puisque de nombreux auteurs ont signalé la présence de gibbérellines endogènes dans la sève en provenance des racines et que DAVIES et RAPPAPORT (1975) obtiennent des résultats similaires avec le AG_1-^3H appliqué sur les racines de maïs. NASH et CROZIER (1975) constatent aussi que les AG_1 , AG_4 , AG_5 , AG_{20} tritiés, injectés dans l'hypocotyle haricot se retrouvent dans le feuillage.

Afin de suivre la distribution et la localisation des traceurs dans la plante, nous souhaitons mesurer par comptage la radioactivité des différents organes après application de AG_3-^3H sur des sites de synthèse. Nous envisageons également de comparer le transport du AG_3 avec celui d'autres gibbérellines telles que le AG_1-^3H ou le $AG_1-^{14}C$.

b. Contrairement aux applications sur les jeunes feuilles, le ^{14}C ne paraît pas s'accumuler dans les jeunes entrenoeuds de tomates du moins dans les premières heures. Des constatations analogues sont faites lorsque les gibbérellines marquées (AG_1 , AG_3 , AG_4 , AG_5 et AG_{20}) sont appliquées sur le noeud cotylédonaire (ASAKAWA et al., 1973) ou sur l'hypocotyle (NASH et CROZIER, 1975) de haricot : les molécules marquées ne se concentrent pas dans les zones en croissance de la tige, mais plutôt dans les organes adultes tels que les feuilles cotylédonaire. Cependant, nos observations, comme celles de ces auteurs, indiquent qu'une partie des gibbérellines appliquées se retrouve localisée dans la partie sub-apicale de la tige, puisque déjà après 48 heures de transport, les jeunes entrenoeuds s'allongent plus que ceux des plantes témoins sans gibbérellines.

Selon SEBANEK et HINK (1967), le transport acropète important des gibbérellines de la racine serait dû à l'attraction exercée par l'apex caulinaire riche en acide indolyl-acétique ; vraisemblablement, les organes fructifères pourraient jouer un rôle analogue. Dans nos expériences-toutefois, les traceurs ne se dirigent pas préférentiellement vers l'apex, bien que les jeunes organes soient indiscutablement radioactifs.

A la différence des plantes entières, des segments de tiges de pois dont la base baigne dans une solution contenant du AG_1-^3H ou du AG_5-^3H , n'accumulent des traceurs dans l'extrémité supérieure que si celle-ci comporte des tissus en croissance (MUSGRAVE et al., 1969).

c. La rapidité de l'exportation des traceurs par les racines et la vitesse avec laquelle le ^{14}C gagne les pointes des folioles, nous font penser que les molécules marquées sont entraînées par le courant de transpiration, localisé dans le xylème. Il s'agit là d'un transport acropète non polarisé des gibbérellines fréquemment observé chez de nombreux végétaux.

Dans des segments proches de l'apex de la racine, où les effets du courant de transpiration sont donc supprimés, JACOBS et PRUETT (1973) signalent un transport polarisé et basipète du $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$, comme HARTUNG et PHILLIPS (1974) dans la racine de haricot avec le $\text{AG}_1\text{-}^3\text{H}$, le transport dans ce cas étant restreint aux tissus de la stèle.

Dans les tissus de l'apex des racines de maïs au contraire, le $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ ne se déplace pratiquement pas (WEBSTER et WILKINS (1974).

Il est possible que parallèlement au transport rapide du ^{14}C dans la racine de tomate, s'instaure un autre type de mouvement des molécules marquées dans les tissus de la plante. Une étude par autoradiographies et microautoradiographies de racines ou de segments de racines peut nous renseigner sur une telle hypothèse.

VII. Une partie importante des molécules marquées en provenance non seulement des racines, mais aussi des très jeunes feuilles est retenue dans les feuilles adultes et dans celles en voie de développement ; ces molécules s'accumulent dans la pointe des lobes foliaires. La réexportation par voie libérienne paraît faible, si l'on tient compte de la radioactivité relativement modeste des jeunes organes en voie de croissance du sommet de la plante ; les feuilles adultes, en piégeant des substances de type gibbérellique, contribuent vraisemblablement à réguler l'expression de certains phénomènes morphogénétiques.

A la suite d'applications du $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ sur les racines ou sur les jeunes feuilles de tomates, les feuilles adultes et celles en voie de développement contiennent du ^{14}C . La radioactivité se localise dans l'ensemble du limbe puis, plus particulièrement dans les lobes foliaires dont l'extrémité présente des hydathodes. Les molécules sont sans doute piégées à ce niveau, puisque nous avons mis en évidence l'inaptitude des feuilles adultes à exporter le $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ appliqué. De plus, la réexportation

tation libérienne paraît restreinte, puisque des organes tels que les racines et les jeunes feuilles reçoivent peu de radioactivité, même après des durées de transport relativement longues (100 h). On sait qu'un transport libérien typique permet une rapide accumulation de ^{14}C ou de ^{32}P dans les jeunes organes de la plante, après l'application de glucide- ^{14}C ou de phosphore- ^{32}P sur les feuilles adultes.

L'immobilité relative de certaines gibbérellines à ce niveau est peut-être sous la dépendance :

- du matériel végétal lui-même,
- d'une difficulté des gibbérellines ou de certaines gibbérellines contenues par la feuille adulte, à pénétrer dans les tubes criblés,
- d'une inactivation des gibbérellines qui s'associent à d'autres molécules telles que des sucres (BARENDSE, 1975).

Les résultats obtenus chez la tomate semblent aller à l'encontre de ce qui a été observé après l'application de gibbérellines- ^{14}C sur les feuilles adultes de haricot (ZWEIG *et al.*, 1961), de AG_3 - ^{14}C sur le pois (McCOMB, 1964) : les traceurs sont en effet exportés en quantité importante vers les jeunes feuilles.

VIII. Après l'application de AG_3 - ^{14}C sur de jeunes feuilles ou absorption du AG_3 - ^{14}C par les racines de tomates, les gouttelettes de guttation contiennent des molécules radioactives ayant le Rf du AG_3 ; il ne s'agit pas d'un processus d'élimination propre aux gibbérellines exogènes, puisque la guttation entraîne des substances endogènes de type gibbérelline

a. Lorsque le AG_3 - ^{14}C est appliqué sur des sites de synthèse des gibbérellines (jeunes feuilles ou racines) une fraction du ^{14}C est éliminée au niveau des hydathodes (décrits par PERRIN, 1972) par les gouttelettes de guttation. Si le AG_3 - ^{14}C est exporté par les jeunes feuilles (2,5 cm de longueur), ce sont les feuilles achevant leur croissance qui contiennent le plus de radioactivité et qui émettent davantage de traceurs au cours des 3e, 4e et 5e périodes de guttation ; cependant, la radioactivité retrouvée dans le liquide reste faible : $0,38 \pm 0,14$ % du ^{14}C appliqué (0,1 μCi) ; elle devrait néanmoins représenter environ 12 % du ^{14}C exporté.

Absorbé par les racines, 1 % du ^{14}C appliqué est retrouvé dès la première récolte. Le $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ est rapidement transporté vers les feuilles par le courant de transpiration ; il s'accumule dans les pointes des lobes.

Après 5 jours de transport, les molécules- ^{14}C retrouvées dans les gouttelettes de guttation représentent $12,46 \pm 5,27$ % du ^{14}C appliqué (0,001 μCi).

Les gibbérellines appliquées sur les racines semblent être éliminées plus rapidement et plus facilement par le feuillage que celles exportées par les jeunes feuilles. Cette différence est sans doute liée à un transport plus complexe (le xylème intervenant toutefois dans les deux cas), et à l'état des régions traversées (noeuds adultes à la base de la tige) ; de plus, les traceurs en provenance des racines s'accumulent moins dans les jeunes entrenoeuds et envahissent l'ensemble du feuillage, même au niveau des feuilles adultes. De ce fait, le feuillage tout entier participe au "piégeage" et à "l'exsudation" du ^{14}C .

b. Les gouttelettes de guttation recueillies sur l'ensemble du feuillage (organe donneur excepté), lors de 4 ou 5 récoltes après l'application de $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ sur les racines ou les jeunes feuilles, contiennent des traceurs. L'analyse par chromatographie de ce liquide précise qu'une partie de ces traceurs correspond au Rf du AG_3 . Nos radiochromatogrammes mettent en évidence d'autres métabolites marqués, en particulier lorsque le $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ est absorbé par les racines.

Le métabolisme des gibbérellines appliquées sur les végétaux est rapide : NASH et CROZIER (1975) constatent qu'une grande partie des AG_1 , AG_4 , AG_5 et AG_{20} tritiés absorbés par des plants de haricot, subit déjà une transformation importante au bout de 24 heures. Parmi les nombreux métabolites du AG_3 communément signalés, les plus fréquents sont ceux issus de la glycosylation (BARENDSE, 1975), où le $\text{AG}_3\text{-}^{14}\text{C}$ (ou le $\text{AG}_3\text{-}^3\text{H}$) reste associé à du glucose (MURAKAMI, 1961 ; TAMURA et al., 1967 ; SEMBDNER et al., 1970 ; ASAKAWA et al., 1974 ; BARENDSE et KLERK, 1975). Dans certains végétaux, le AG_3 est quelquefois transformé en une autre gibbérelline telle que le $\text{AG}_{1/3}$ ou le AG_8 , et en leurs glucosides (SEMBDNER et al., 1968 ; ASAKAWA et al., 1974). Dans de nombreux cas,

de telles molécules issues du métabolisme du AG_3 ont une activité biologique réduite en particulier sur l'élongation des entrenœuds. Ces glucosides joueraient un rôle régulateur du métabolisme de la plante lors de sa croissance (BARENDSE, 1975 ; BARENDSE et KLERK, 1975) : la glycolysation inactive la gibbérelline. Dans quelques cas, un retour à la molécule active a été observée (PEGG, 1966 ; BARENDSE et al., 1968 ; SEMBDNER et al., 1970).

Les gouttelettes recueillies sur les pointes des lobes des feuilles de tomate ayant reçu une application de $AG_3-^{14}C$ sur une jeune feuille contiennent des molécules radioactives dont la majeure partie ont un Rf correspondant à celui du AG_3 .

Au contraire, les chromatogrammes du liquide recueilli après l'absorption de $AG_3-^{14}C$ par les racines révèlent la présence de nombreux métabolites radioactifs, dont l'importance peut être due à plusieurs causes :

- la gibbérelline est dénaturée à la surface de la racine, avant son absorption (SEMBDNER et al., 1970). De plus, les bactéries et les champignons de la rhizosphère de la plante peuvent dégrader le AG_3 (RIVIERE et al., 1966 ; SEMBDNER et al., 1970).

- la gibbérelline est transformée par la racine elle-même, de la même façon que les racines de haricot convertissent le AG_5 et (ou le AG_{20}) en provenance de l'apex caulinaire en AG_1 qui est ensuite exporté vers la tige (CROZIER et REID, 1971 ; BOWEN et al., 1973).

- une dénaturation "in situ" du $AG_3-^{14}C$ dans les pointes des lobes des feuilles.

Nous pensons qu'une analyse plus précise par chromatographie en phase gazeuse peut nous renseigner sur la nature des métabolites éliminés mais aussi rendre compte du taux de conversion du $AG_3-^{14}C$ en fonction de la nature de l'organe donneur.

c. Lorsque les plantes sont cultivées sous une forte humidité relative, des gouttelettes apparaissent aux extrémités des lobes des feuilles. Le liquide que nous avons recueilli et analysé est riche en sucres et contient plusieurs substances ayant une activité gibbérellique décelable par les tests biologiques "albumen d'orge" et "hypocotyles de laitues". Un travail de RADLEY (1968) sur le liquide obtenu lors de la guttation des feuilles de germinations de blé et d'orge indique la présence de deux gibbérellines : le AG₁ et le AG₃. Chez la tomate, il semble que les gibbérellines éliminées soient plus nombreuses et nos analyses effectuées à différentes époques de l'année révèlent des variations quantitatives et qualitatives, vraisemblablement liées à des photopériodes ou des intensités lumineuses différentes influençant la biosynthèse ou le métabolisme. De plus, il nous est difficile de contrôler l'homogénéité des terreaux utilisés pour la culture; l'absorption minérale par les racines peut donc varier d'une expérimentation à l'autre et modifier la synthèse des gibbérellines (JUREKOVA, 1973).

Notre technique d'analyse du contenu gibbérellique retrouvé au niveau des pointes des lobes des feuilles présente de nombreux avantages :

- le liquide recueilli est limpide et contient peu de pigments ;
- l'analyse chromatographique peut être effectuée directement sans purification ;
- les molécules analysées sont des gibbérellines qui ont circulé dans la plante, soit sous forme libre, soit liées à des molécules telles que des sucres ou des protéines (SEMBDNER et al., 1968) et qui ont pu s'accumuler ensuite dans les pointes des lobes foliaires ;
- en supprimant les apex racinaires ou caulinaires, nous aurions la possibilité de mettre en évidence la nature des gibbérellines synthétisées au niveau des racines et des jeunes feuilles.

IX, Des molécules marquées sont éliminées par une pulvérisation d'eau sur le feuillage de tomate ayant reçu une application de $AG_3-^{14}C$ sur les jeunes feuilles. Il est vraisemblable que des substances de type gibbérelline "biégées" au niveau des feuilles, sont entraînées par les eaux de pluies. Ainsi les racines ne sont pas les seuls organes à éliminer vers l'extérieur des phytohormones ou des produits de leur métabolisme.

La pluie et la rosée entraînent lors de leur passage sur le feuillage des plantes un certain nombre de substances minérales et organiques (TUCKEY et TUCKEY, 1962 ; IVANOFF, 1963 ; TUCKEY et MORGAN, 1964). GOOD (1974) décèle des composés de type gibbérellines dans le liquide recueilli après une pluie ou une pulvérisation d'eau sur le feuillage des bouleaux et de pins. Ces résultats sont intéressants, mais nécessitent une grande rigueur dans la méthodologie ; en effet ces résultats ne sont valables que si le feuillage n'est pas colonisé par des parasites ou des saprophytes végétaux, capables de sécréter des substances régulatrices de croissance (PUGH et BUCKLEY, 1971). Cependant, les travaux de KOZEL et TUCKEY (1968) paraissent corroborer les résultats de GOOD, car une partie du AG_3 absorbé par un segment de tige de Chrysanthemum morifolium ne comportant qu'une seule feuille, ainsi que des produits du métabolisme du AG_3 sont retrouvés dans les eaux ayant été en contact avec la feuille.

Grâce aux molécules de $AG_3-^{14}C$, nous avons établi la preuve qu'une fraction des traceurs appliqués sur les jeunes feuilles de tomate est éliminée par le "lavage" des autres feuilles. La radioactivité retrouvée correspond en majeure partie à des produits du métabolisme du AG_3 ; l'identification des métabolites du $AG_3-^{14}C$ sera envisagée.

En regard de ces premiers résultats, des gibbérellines exogènes et des produits de leur métabolisme sont mis hors-circuit des plants de tomate. Ce phénomène n'est sans doute pas restreint aux gibbérellines exogènes ; il concerne aussi vraisemblablement un certain nombre de gibbérellines endogènes. Aussi, nous attacherons-nous à analyser le contenu en gibbérellines endogènes des liquides recueillis après une pulvérisation d'eau.

Les substances de type gibbérelline entraînées par le liquide pulvérisé proviennent :

- des lobes des feuilles et plus particulièrement des pointes des lobes, où la radioactivité se concentre préférentiellement ; il s'agirait alors d'une simple dissolution par l'eau. Les autoradiographies réalisées indiquent nettement une chute de la quantité de radioactivité contenue par le feuillage, après la pulvérisation.

- de plus, il est possible que l'ensemble des cellules épidermiques et sous-épidermiques de la plante soit impliqué dans l'élimination, car des molécules- ^{14}C sont peut-être situées dans les parois cellulaires. Le système membranaire ne paraît pas être impliqué : GINZBURG et KENDE (1967) appliquent du $\text{AG}_1\text{-}^3\text{H}$ sur le pois et ASAKAWA et al. (1974) du $\text{AG}_3\text{-}^3\text{H}$ sur le haricot, signalent que le système membranaire des cellules est peu radioactif ; la méthode utilisée (pulvérisation de courte durée sur plante entière) paraît inadaptée pour atteindre le système membranaire.

B I B L I O G R A P H I E

- ALPI, A., TOGNONI, F. and D'AMATO, F., 1975.- Growth regulator levels in embryo and suspensor of Phaseolus coccineus at two stages of development. Planta (Berl.), 127, 153-162.
- ASAKAWA, Y., TAMARI, K., INOUE, K. and KAJI, J., 1974.- Translocation and intracellular distribution of tritiated gibberellin A₃. Agr. Biol. Chem., 38, 713-717.
- ASAKAWA, Y., TAMARI, K., SHOJI, A. and KAJI, J., 1974.- Metabolic products of gibberellin A₃ and their interconversion in dwarf kidney bean plants. Agr. Biol. Chem., 38, 719-725.
- BAILISS, K.W., 1968.- Gibberellins and the early disease syndrome of aspermy virus in tomato (Lycopersicon esculentum Mill.). Ann. Bot., 32, 543-551.
- BALDEV, B., LANG, A. and AGATEP, A.O., 1965.- Gibberellin production in pea seeds developing in excised pod : effect of growth retardant AMO 1618. Science, 147, 155-157.
- BARENDSE, G.W.M., 1975.- Biosynthesis, metabolism, transport and distribution of gibberellins. In : gibberellins and plant growth. H.N. Krishnamoorthy, ed., New York, 65-89.
- BARENDSE, G.W., KENDE, H. and LANG, A., 1968.- Fate of radioactive gibberellin A₁ in maturing and germinating seeds of peas and japanese morning glory. Plant Physiol., 43, 815-822.
- BARENDSE, G.W. and KLERKG, J., 1975.- The metabolism of applied gibberellic acid in Pharbitis nil Choisy : tentative identification of its sole metabolite as gibberellic acid glucoside and some of its properties. Planta (Berl.), 126, 25-35.
- BARLOW, H.W. and HANCOCK, C.R., 1962.- The influence of the leaf upon the development of its axillary meristem. Ann. Rep. 1961 E. Malling Res. Sta., 71-76.
- BONNEMAIN, J.L., BOURBOULOUX, A. et COUILLEROT, J.P., 1974.- Transport de phytohormones et histogénèse. Actes du 99e Congrès National des Sociétés Savantes, Besançon, Sciences, Fasc. II, 143-151.



- BOWEN, D.H., CROZIER, A., McMILLAN, J. and REID, D.M., 1973.- Characterisation of gibberellins from light-grown Phaseolus coccineus seedlings by combined G C - M S. Phytochemistry, 12, 2935-2941.
- BOWEN, M.R. and WAREING, P.F., 1969.- The interchange of ^{14}C -kinetin and ^{14}C gibberellic acid between the bark and xylem of willow. Planta (Berl.), 89, 108-125.
- BRISTOW, J.M. and SIMMONDS, J.A., 1967.- The effect of CCC on the growth and levels of endogenous gibberellins in Helianthus crown gall tissue. In : Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances (WIGHTMAN, F. and SETTERFIELD, Edit.) Runge Press, Ottawa, 911-919.
- BUTCHER, D.N., 1963.- The presence of gibberellins in excised tomato roots. J. Exp. Bot., 14, 272-280.
- CARR, D.J., REID, D.M. and SKENE, K.G.M., 1964.- The supply of gibberellins from the root to the shoot. Planta (Berl.), 63, 382-392.
- CHAILAKHYAN, M.K., 1961.- Principles of ontogenesis and physiology of flowering in higher plants. Canad. J. Bot., 39, 1817-1841.
- CHAILAKHYAN, M.K. and KHLOPENKOVA, L.P., 1972.- The transport of gibberellins and substances influencing the formation of flowers in the intact plants. Fiziol. Rastes. (SSSR), 19, 1002-1010.
- CHIN T.Y. and LOCKHART, J.A., 1965.- Translocation of applied gibberellin in bean seedlings. Amer. J. Bot., 52, 828-833.
- CLOR, M.A., 1967.- Translocation of tritium-labelled gibberellic acid in pea stem segments and potato tuber cylinders. Nature, 214, 1263-1264.
- COOMBE, B., COHEN, D. and PALEG, L., 1967.- The barley endosperm bioassay for gibberellins. I. Parameters of the response system. Plant Physiol., 42, 105-112.
- COUILLEROT, J.P. et BONNEMAIN, J.L., 1975.- Transport et devenir des molécules marquées après l'application d'acide gibbérellique- ^{14}C sur les jeunes feuilles de tomate. C. R. Acad. Sc. Paris, 280, 1453-1456.
- COUILLEROT, J.P., 1976.- Transport du AG_3 - ^{14}C chez la tomate (Lycopersicon esculentum Mill., cultivar Marmande). 101ème Congrès National des Sociétés Savantes, Lille, sous presse.

- CRABBE, J., 1970.- Influences foliaires sur la croissance de la pousse annuelle du pommier. III. Effets de la suppression de jeunes feuilles sur la levée d'inhibition et le développement des bourgeons axillaires. Bull. Rech. agron. Gembloux, N.S. V, 1-2, 133-151.
- CROZIER, A. and REID, D.M., 1970.- Gibberellin metabolism in the roots of Phaseolus coccineus seedlings. In : Plant Growth Substances (CARR D.J. édit.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 414-419.
- CROZIER, A. and REID, D.M., 1971.- Do roots synthesize gibberellins ? Can. J. Bot., 49, 967-975.
- DAVIES, L.J. and RAPPAPORT, L., 1975.- Metabolism of tritiated gibberellins in d-5 dwarf maize. I. In excised tissues and intact dwarf and normal plants. Plant Physiol., 55, 620-625.
- DOSTAL, R., 1961.- Gibberellinsäure und Knospenbildung by Syringa vulgaris. Naturwissenschaften, 48, 139-140.
- EL-ENTABLY, H.M. and LARSEN, P., 1974.- Distribution of gibberellins and abscisic acid in geotropically stimulated Vicia faba roots. Physiol. Plant., 32, 322-329.
- FRANKLAND, B. and WAREING, P.F., 1960.- Effect of gibberellic acid on hypocotyl growth of lettuce seedlings. Nature, 185, 255-256.
- GINZBURG, C. and KENDE, H., 1968.- Studies on the intracellular localisation of radioactive gibberellin. Biochemistry of Physiology of Plant growth substances. WIGHTMAN F. and SETTERFIELD G., édit., Runge Press. OTTAWA, 333-340.
- GOOD, J.E.G., 1974.- Naturally occurring growth regulators in leaf washings of Picea sitchensis (Boug.) Carr and Betula pendula Roth. Planta (Berl.), 116, 45-54.
- GRAUSLUND, J., 1972.- Gibberellins in diffusates from shoots of apple trees. Physiol. Plant., 27, 65-70.
- GREENBLATT, G.A. and JACOBS, W.P., 1966.- Polar transport of gibberellic acid (GA_3) through isolated internode section of Coleus. Plant Physiol., 41, Suppl., 33.
- HARTUNG, W. and PHILLIPS, I.D.J., 1974.- Basipetally polarised transport of [3H]gibberellin A_1 and [^{14}C]gibberellin A_3 , and acropetal polarity of [^{14}C]indole-3-acetic acid transport, in stelar tissues of Phaseolus coccineus roots. Planta (Berl.), 118, 311-322.

- HERTEL, R., EVANS, M.L., LEOPOLD, A.C. and SELL, H.M., 1969.- The specificity of the auxin transport-system. Planta (Berl.) 85, 238-249.
- HOAD, G.V. and BOWEN, M.R., 1968.- Evidence for gibberellin like substances in phloem exsudate of higher plants. Planta, 82, 22-32.
- IVANOFF, S.S., 1963.- Guttation injuries of plants. Bot. Rev., 29, 203-229.
- JACOBS, W.P., 1970.- The movement of plant hormones. Auxins, gibberellins, and cytokinins. In : Plant growth substances (D.J. CARR, édit.), Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, 701-709.
- JACOBS, W.P. and KALDEWEY, H., 1970.- Polar movement of gibberellic acid through young Coleus petioles. Plant Physiol., 45, 539-541.
- JACOBS, W.P. and PRUETT, P., 1970.- Polar movement of gibberellic acid-3. Plant Physiol., 46, Suppl. 19.
- JACOBS, W.P. and PRUETT, P., 1972.- The polar movement of gibberellin through Coleus petioles, 45-55. In H. KALDEWEY et Y. VARDAR (édit.) Hormonal regulation in plant growth and development. Verlag Chemic., Weinheim, W. Germany.
- JACOBS, W.P. and PRUETT, P., 1973.- The tissue course of polar movement of gibberellin through Zea roots. Amer. J. Bot., 60, 896-900.
- JONES, O.P. and LACEY, H.J., 1968.- Gibberellin-like substances in the transpiration stream of apple and pear trees. J. Exp. bot., 19, 526-531.
- JONES, R.L. and LANG, A., 1968.- Extractable and diffusible gibberellins from light- and dark-grown pea seedlings. Plant Physiol., 43, 629-634.
- JONES, R.L. and PHILLIPS, I.D.J., 1964.- Agar-diffusion technique for estimating gibberellin production by plant organs. Nature, 204, 497-499.
- JONES, R.L. and PHILLIPS, I.D.J., 1966.- Organs of gibberellin synthesis in light-grown sunflower plants. Plant Physiol., 41, 1381-1386.
- JUREKOVA, Z., 1973.- Influence of mineral nutrients on endogenous gibberellins accumulation in plants. Transaction of the 3rd symposium on accumulation and translocation of nutrients and regulators in plant organisms. Warszawa, 405-411.

- KATO, J., 1958.- Nonpolar transport of gibberellins through pea stem and a method for its determination. Science, 28, 1008-1009.
- KLUGE, M., REINHARD, E. and ZIEGLER, H., 1964.- Gibberellinaktivität von Siebröhrensäften. Naturwissenschaften, 51, 145-146.
- KOZEL, P.C. and TUKEY, H.B. Jr., 1968.- Loss of gibberellin by leaching from stems and foliage of Chrysanthemum morifolium "Princess Anne". Amer. J. Bot., 55, 1184-1189.
- KRIESEL, K. and MICHNIEWICZ, M., 1974.- The mutual influence of roots and shoots on gibberellin production. Bull. Acad. Polon. Sci., Serv. Biol., 22, 507-512.
- KURAIISHI, S. and HASHIMOTO, T., 1957.- Promotion of leaf growth and acceleration of stem elongation by gibberellin. Bot. Mag. (Tokyo) 70, 86-92.
- KURAIISHI S. and MUIR, 1964-The mechanism of gibberellin action in the dwarf pea. Plant and Cell Physiol., 5, 259-271.
- LIPPERT, L.F., RAPPAPORT, L. and TIMM, H., 1958.- Systemic induction of sprouting in white potatoes by foliar applications of gibberellin. Plant Physiol., 33, 132-133.
- LOCKHART, J.A., 1957.- Studies on the organ of production of the natural gibberellin factor in higher plants. Plant Physiol., 32, 204-206.
- LOCKARD, R.G., GRUNWALD, C. and NIRAZ, S.M., 1970.- Gibberellin activity in tall and dwarf tomatoes. Plant Physiol., 45, suppl. 18.
- McCOMB, A.J., 1964.- The stability and movement of gibberellic acid in pea seedlings. Ann. Bot. (N.S.), 28, 669-687.
- MICHNIEWICZ, M. and KRIESEL, K., 1972.- Dynamics of gibberellin-like substances in the development of buds, newly formed shoots and adventitious roots of willow cuttings (Salix viminalis L.). Acta Soc. Bot. Pol., 41, 301-310.
- MOST, B.H. and SCOTT, T.K., 1971.- Transport of growth regulators in sugar cane. Plant Physiol., 47, Suppl. 41.
- MURAKAMI, I., 1961. - Paper chromatographic studies on changes in gibberellins during seed development and germination in Pharbitis nil. Bot. Mag. (Tokyo), 74, 241-247.

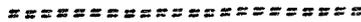
- MUSGRAVE, A., KAYS, S.E. and KENDE, M., 1969.- In vivo binding of radioactive gibberellins in dwarf pea shoots. Planta (Berl.), 89, 165-177.
- NASH, L.J. and CROZIER, A., 1975.- Translocation and metabolism of ^3H -gibberellins by light-grown Phaseolus coccineus seedling. Planta (Berl.), 127, 221-231.
- NELSON, N., 1944.- A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. J. Biol. Chem., 153, 375-380.
- NESKOVIC, M. and SJAUS, T., 1974.- The role of endogenous gibberellin-like substances and inhibitors in the growth of pea internodes. Biol. Plant., 16, 57-66.
- PEGG, G.F., 1966.- Changes in levels of naturally occurring gibberellin-like substances during germination of seed of Lycopersicon esculentum Mill., J. Exp. Bot., 17, 214-230.
- PEREZ, A.T. and LACHMAN, W.H., 1971.- Gas-liquid chromatography of endogenous gibberellins in tomato, Lycopersicon esculentum. Phytochemistry, 10, 2799-2802.
- PERRIN, A., 1972.- Contribution à l'étude de l'organisation et du fonctionnement des hydathodes : recherches anatomiques, ultrastructurales et physiologiques. Thèse Université Claude Bernard, Lyon.
- PETERSON, C.A. and FLETCHER, R.A., 1973.- Formation of fruits on rootless plants. Can. J. Bot., 51, 1899-1905.
- PHILLIPS, I.D.J., 1971.- Maintenance of gibberellin biosynthesis in excised sunflower apical buds by exogenous sucrose or mevalonate. Planta (Berl.), 101, 277-282.
- PHILLIPS, I.D.J., 1972a.- Endogenous gibberellin transport and biosynthesis in relation to geotropic induction of excised sunflower shoot-tips. Planta (Berl.), 105, 234-244.
- PHILLIPS, I.D.J., 1972b.- Diffusible gibberellins and phototropism in Helianthus annuus. Planta (Berl.), 106, 363-367.

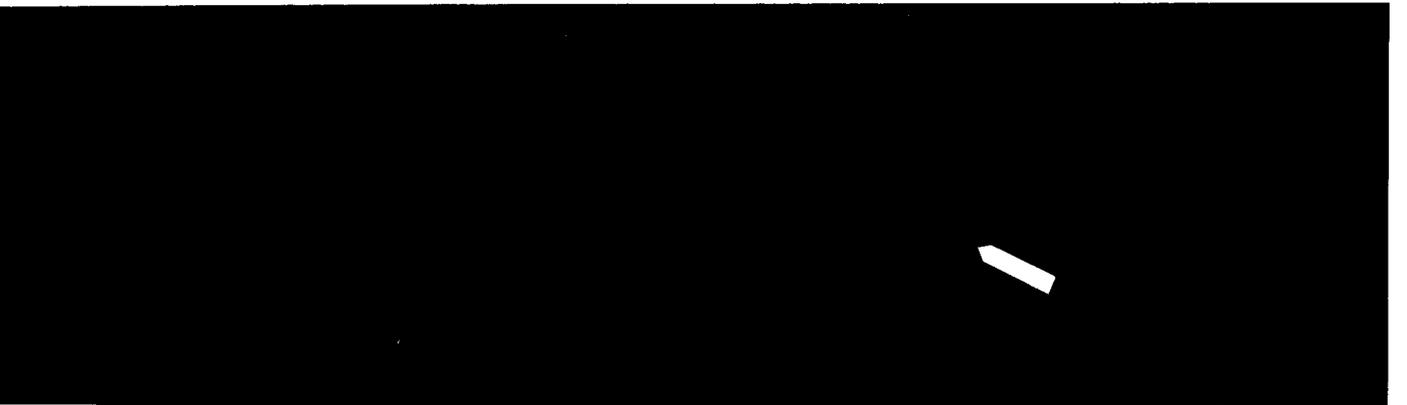
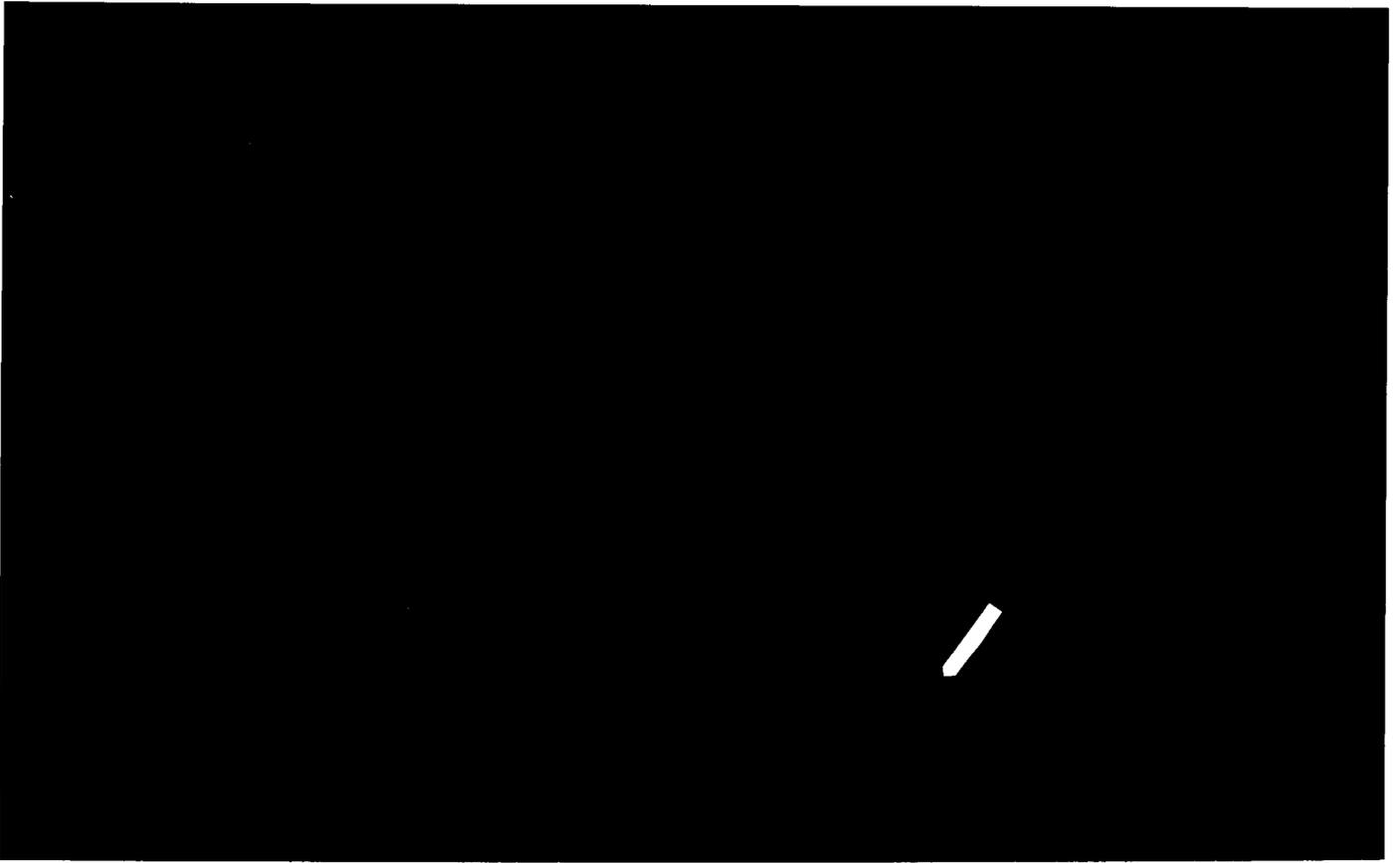
- PHILLIPS, I.D.J. and HARTUNG, W., 1974.- Basipetal and acropetal transport of [3,4 - ³H] gibberellin A₁ in short and long segments of Phaseolus coccineus second internode. Planta (Berl.), 116, 109-121.
- PHILLIPS, I.D.J. and JONES, R.L., 1964.- Gibberellin-like activity in bleeding-sap of root systems of Helianthus annuus detected by a new dwarf pea epicotyl assay and other methods. Planta (Berl.), 63, 269-278.
- PUGH, G.J. and BUCKLEY, N.J., 1971.- Auxin production by phylloplane fungi. Nature (Lond.), 231, 332.
- RADLEY, M., 1967.- Site of production of gibberellin-like substances in germinating barley embryos. Planta (Berl.), 75, 164-171.
- RADLEY, M., 1968.- Production of gibberellin-like substances in barley seed and seedlings. Soc. Chem. Ind. Monograph, 31, 53-69.
- RAILTON, I.D. and PHILLIPS, I.D.J., 1973.- Gibberellins and geotropism in Zea mays coleoptiles. Planta (Berl.), 109, 121-126.
- REID, D.M. and BURROWS, W.J., 1968.- Cytokinin and gibberellin-like activity in the spring sap of trees. Experientia, 24, 189-190.
- REID, D.M. and CARR, D.J., 1967.- Effects of a dwarfing compound, CCC, on the production and export of gibberellin-like substances by root systems. Planta (Berl.), 73, 1-11.
- REID, D.M., CROZIER, A. and HARVEY, B.M., 1969.- The effects of flooding on the export of gibberellin from the root to the shoot. Planta, 89, 376-379.
- RIVIERE, J., LABOUREUR, P. et SECHET, M., 1966.- Dégénération microbienne de l'acide indole 3-acétique et de la gibbérelline A₃ dans le sol. Ann. Physiol. vég., 8, 209-221.
- SEBANEK, J. und HINK, J., 1967.- Die bedeutung der Attraktion von Gibberellin durch Indolylessigsäure bei der apikalen Dominanz. Planta (Berl.), 76, 124-128.
- SEMBDNER, G., WEILAND, J., AURICH, O. and SCHREIBER, K., 1968.- Isolation structure and metabolism of a gibberellin glucoside. Soc. Chem. Ind. Monograph., 31, 70-86.

- SEMBDNER, G., WEILAND, J., SCHNEIDER, G., SCHREIBER, K. and FOCKE, I., 1970.- Recent advances in the metabolism of gibberellins. In : Plant Growth substances (CARR D.J. édit.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 143-150.
- SITTON, D., RICHMOND, A. and VAADIA, Y., 1967.- On the synthesis of gibberellins in roots. Phytochemistry, 6, 1101-1105.
- SKENE, K.G.M., 1967.- Gibberellin-like substances in root exudate of Vitis vinifera. Planta (Berl.), 74, 250-262.
- SKENE, K.G.M. and CARR, D.J., 1961.- A quantitative study of the gibberellin content of seeds of Phaseolus vulgaris at different stages in their development. Aust. J. Biol. Sci., 14, 13-25.
- SREJOVIC, V. and NESKOVIC, M., 1973.- The presence of gibberellin-like substances in germinating embryos of different plant species. Arh. biol. nauka (Beograd), 25, 107-117.
- STODDART, J.L. and LANG, A., 1968.- The effect of day length gibberellin synthesis in leaves of red clover (Trifolium pratense L.). In : Biochemistry and Physiology of plant growth substances, Whightman and Setterfield (édit.), 1371-1383.
- TAMURA, S., TAKAHASKI, H., MUROFUSHI, N., YOKOTA, T. and KATO, J., 1967.- Isolation of new gibberellins from higher plants and their biological activity. In : Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances (WIGHTMAN, F. and SETTERFIELD, G. édit.), Runge Press, Ottawa, 85-99.
- TUCKEY, H.B.Jr. and MORGAN, J.V., 1964.- The occurrence of leaching from above-ground plant parts and the nature of the material leached. Proc. XVI Intern. Hort. Cong., 4, 146-153.
- TUCKEY, H.B.Jr. and TUCKEY, H.B., 1962.- The loss of organic and inorganic materials by leaching from leaves and other above-ground plant parts. In : Radioisotopes in soil-plant nutrition studies. Int. Atomic Energy Agency, Vienna , 289-302.
- VAN BRAGT, J., 1969.- The effect of CCC on growth and gibberellin content of tomato plants. Neth. J. Agric. Sci., 17, 183-188.

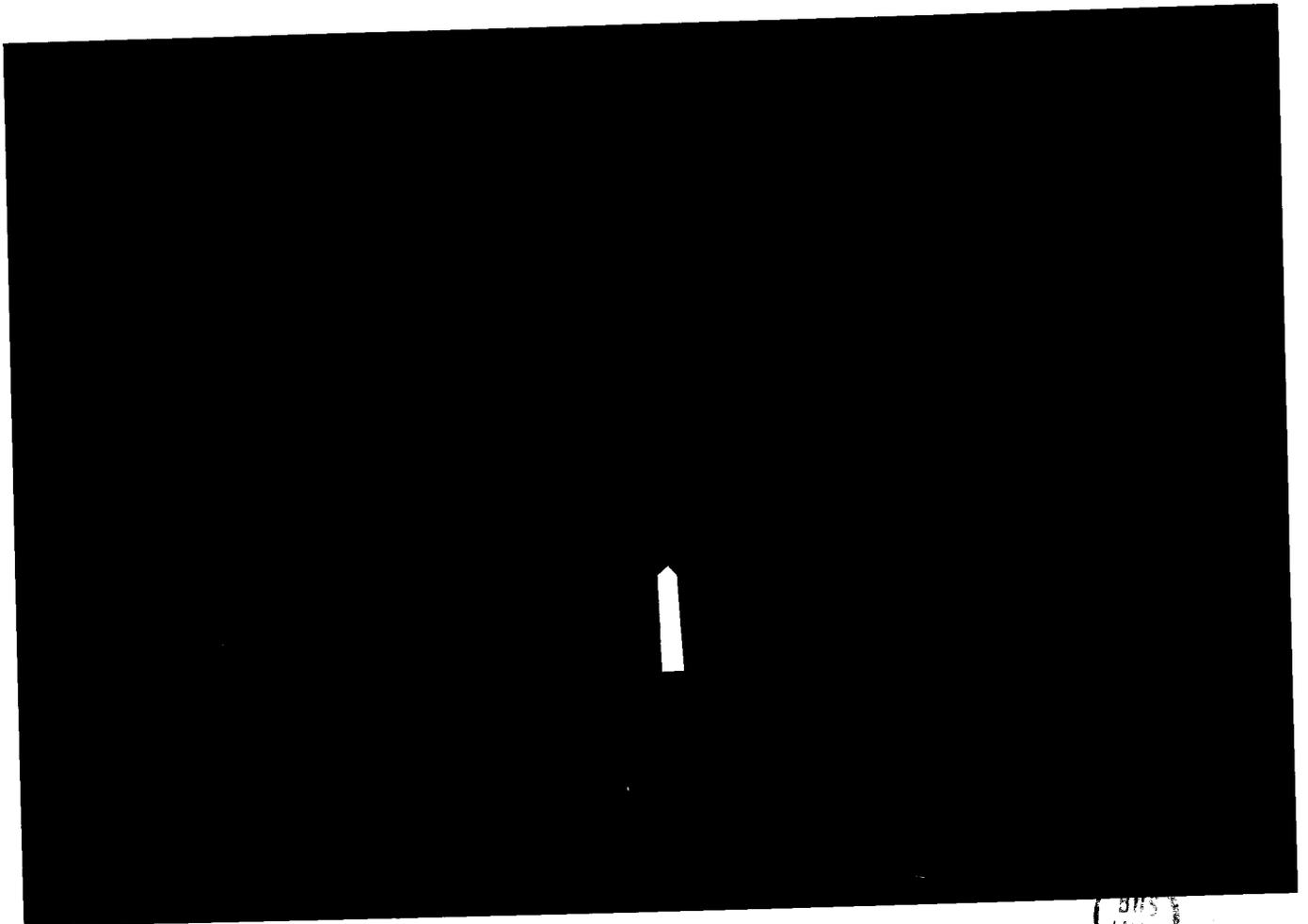
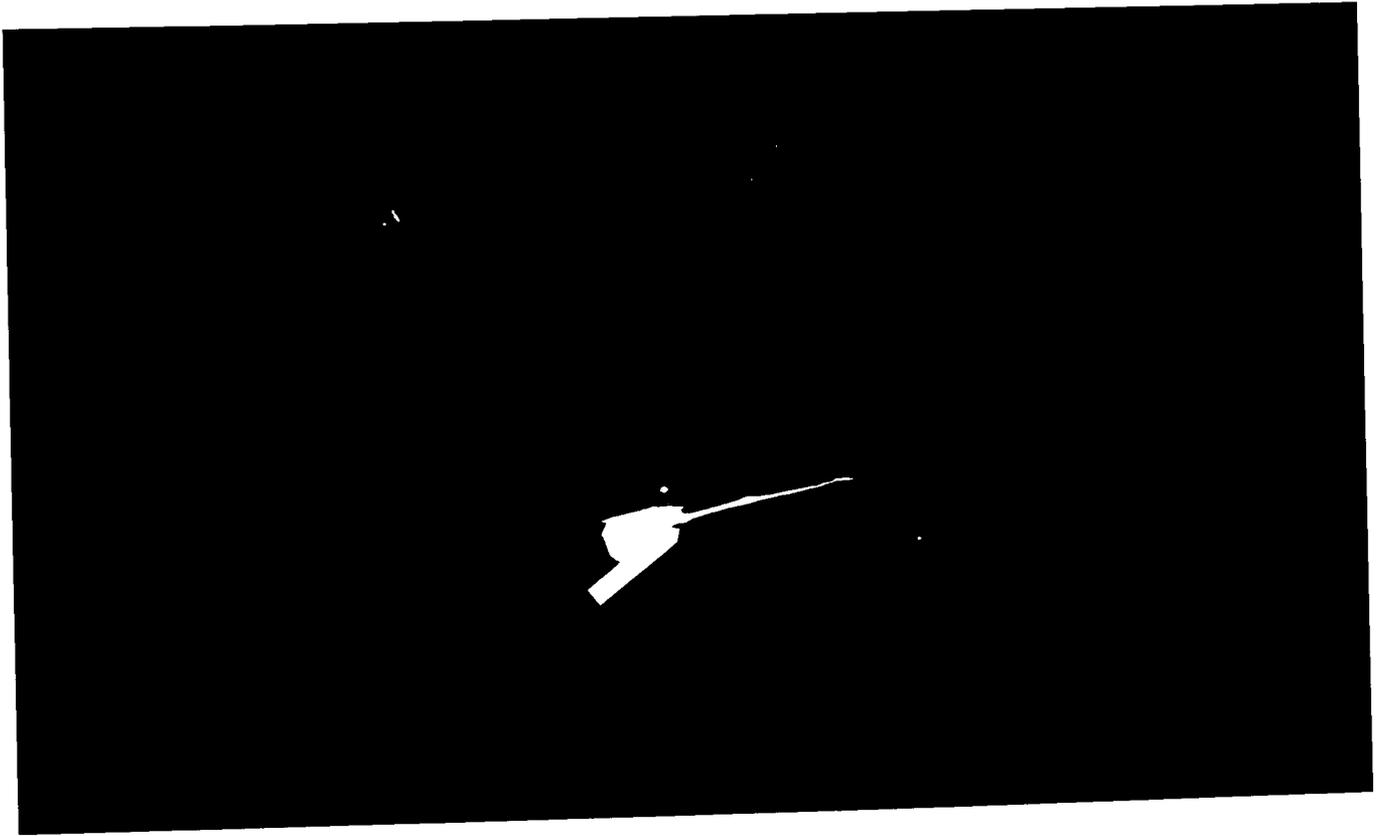
- VLITLOS, A.J. and MENDT, 1957.- The effect of light and of shoot apex on the action of gibberellic acid. Contrib. Boyce Thompson Inst., 19, 55-62.
- WARDLAW, C.W., 1963.- Experimental investigation of floral morphogenesis in Petasites hybridus. Nature, 198, 560-561.
- WARDLAW, C.W., 1964.- Gibberellic acid and flowering in Petasites hybridus. Nature, 202, 575-577.
- WATANABE, R. and SCULLY, N.J., 1957.- Progress report : the gibberellins. IV. The translocation of ^{14}C -gibberellic acid and/or its metabolic fragments in the pinto bean. U.S.A. Energy Comm., Agronne National Lab., (ANL), 5732, 195-197.
- WEAVER, R.J. and McCUNE, S.T., 1959.- Effect of gibberellin on seeded Vitis vinifera, and its translocation within the vine. Hilgardia 28, 627-644.
- WEBSTER, J.H. and WILKINS, M.B., 1974.- Lateral movement of radioactivity from ^{14}C -gibberellic acid (GA_3) in roots and coleoptiles of Zea mays L. seedlings during geotropic stimulation. Planta (Berl.), 121, 303-308.
- WILKINS, M.B. and NASH, L., 1974.- Movement of radioactivity from $^3\text{H}-\text{GA}_3$ in geotropically stimulated coleoptiles of Zea mays. Planta (Berl.) 115, 245-251.
- YEVTUSHENKO, G.A., 1961.- Localisation of the gibberellin reaction in plants. Fiziologia Rastenij, 8, 304-308.
- ZWEIG, G., YAMAGUCHI, S. and MASON G.W., 1961.- Translocation of ^{14}C -gibberellin in red-kidney bean, normal corn, and dwarf corn. Advan. Chem. Ser., 28, 122-134.

P L A N C H E S

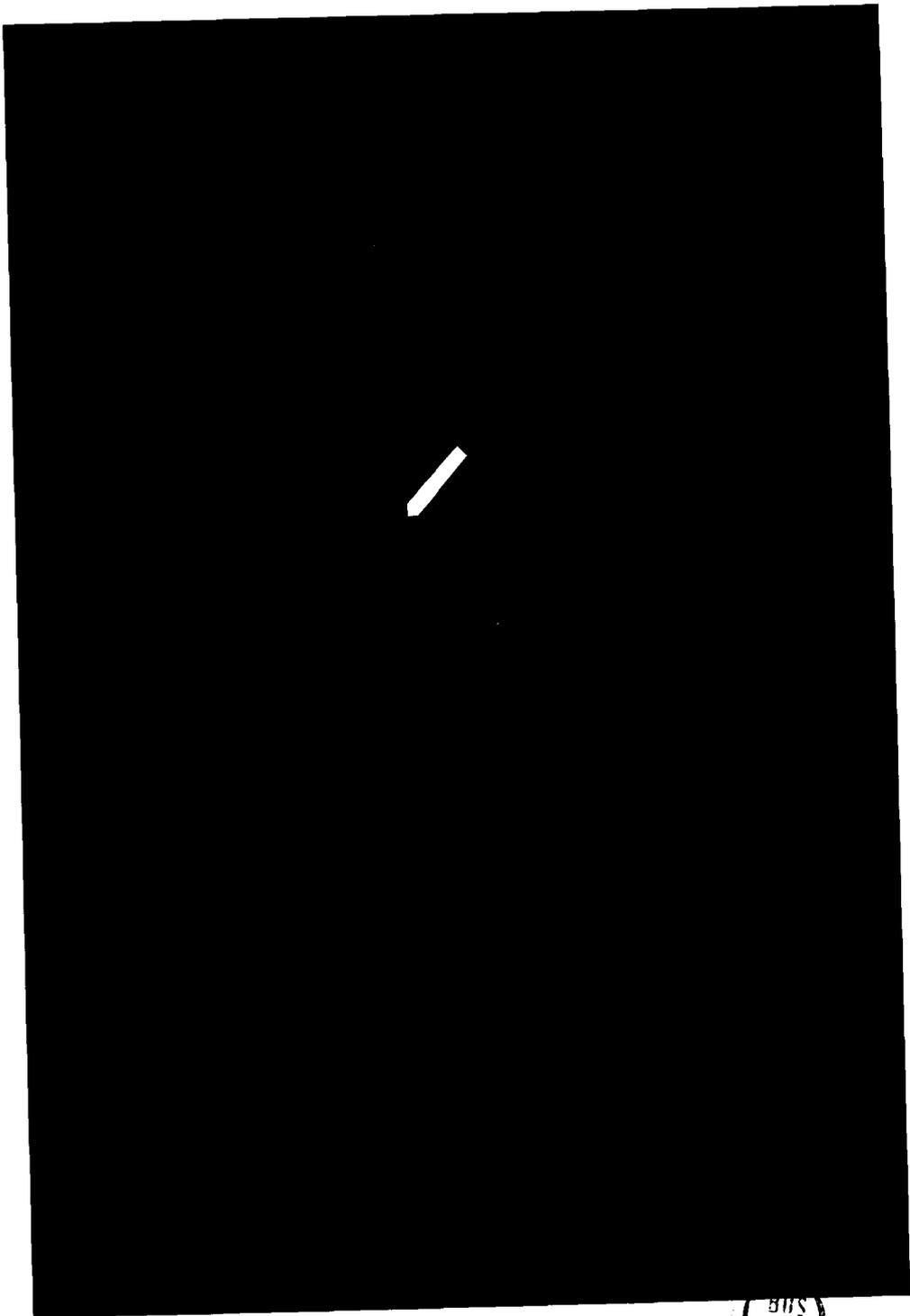




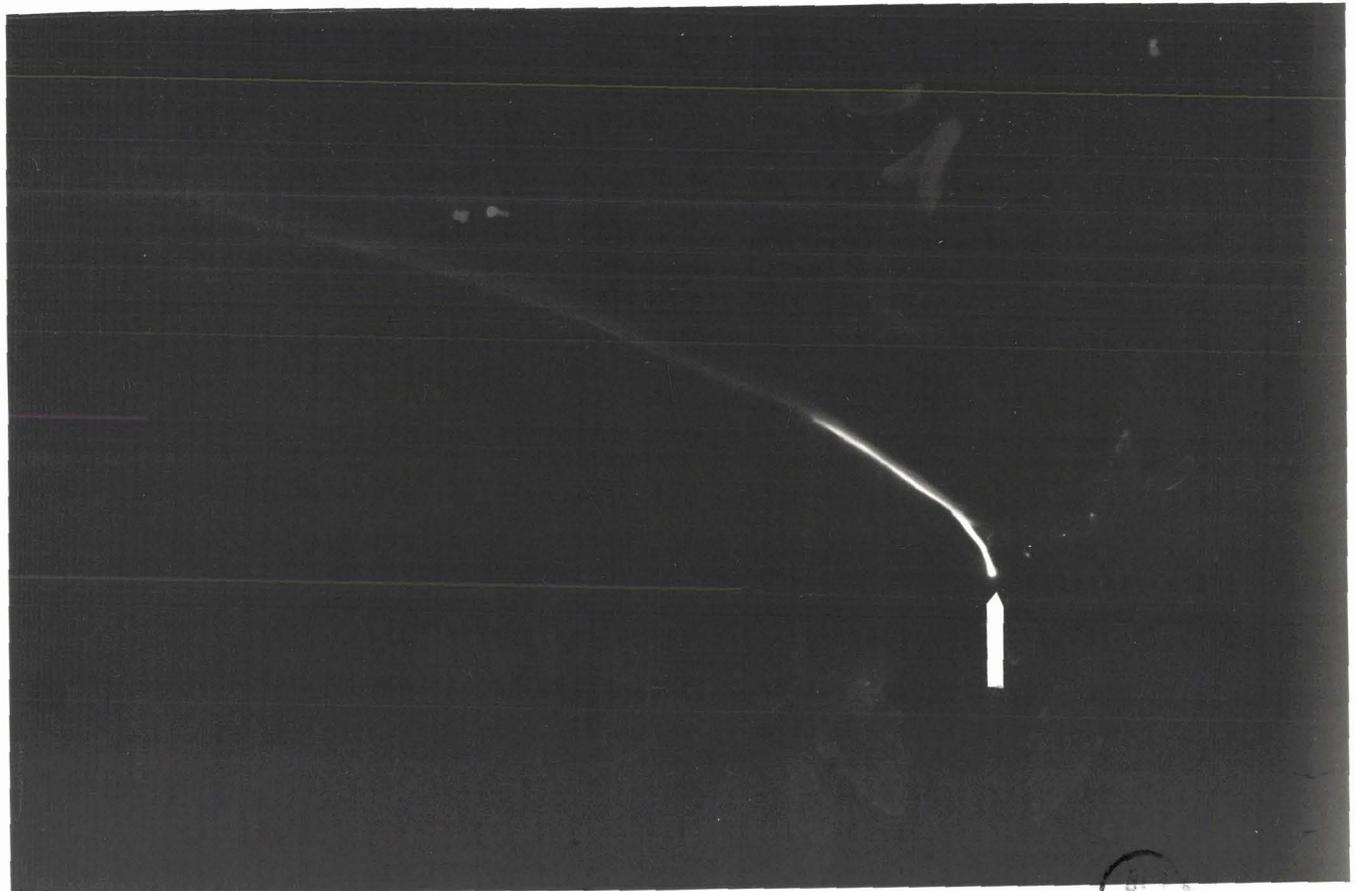
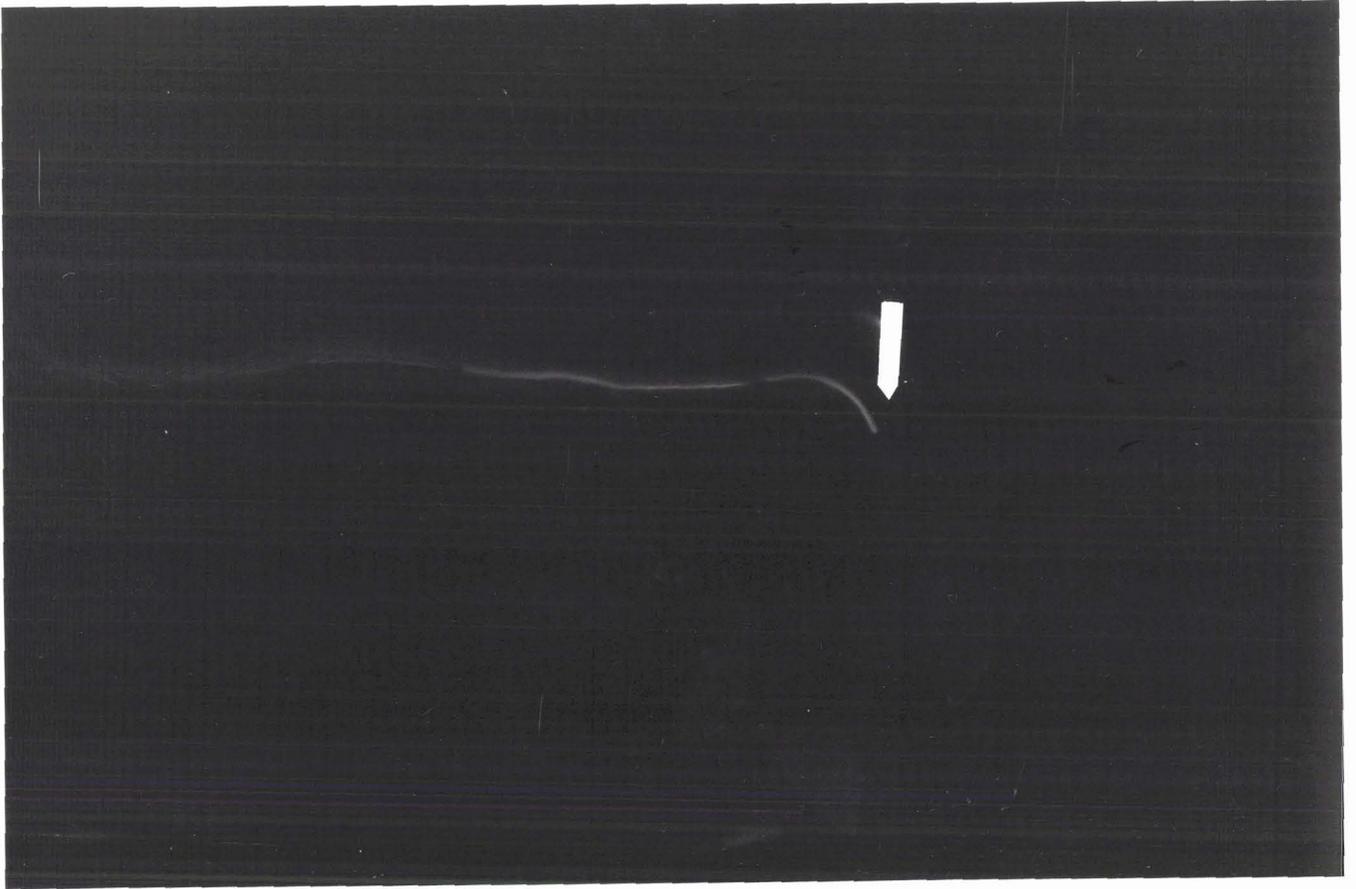
PHS
FILE



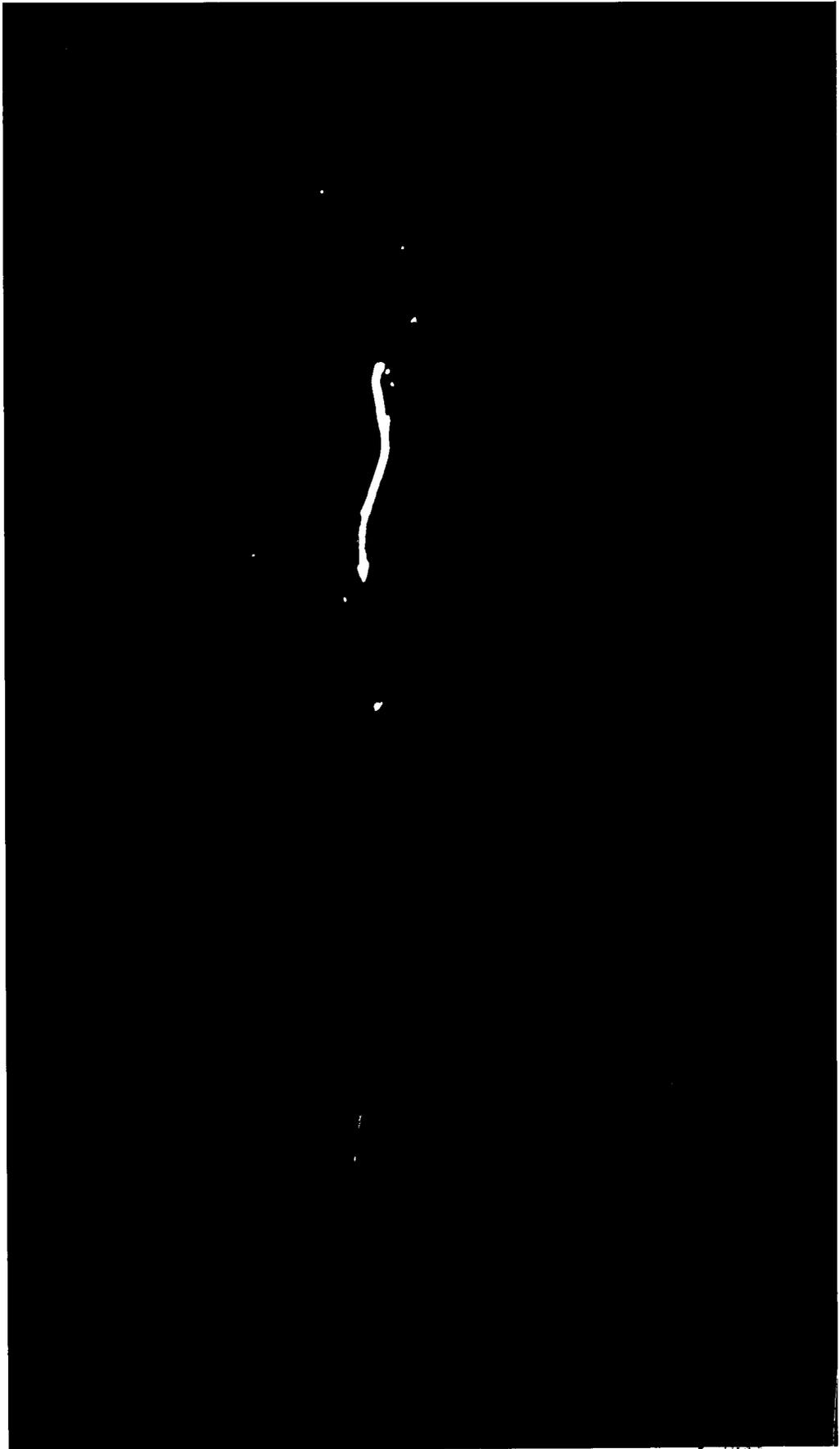
BHS
LIFE



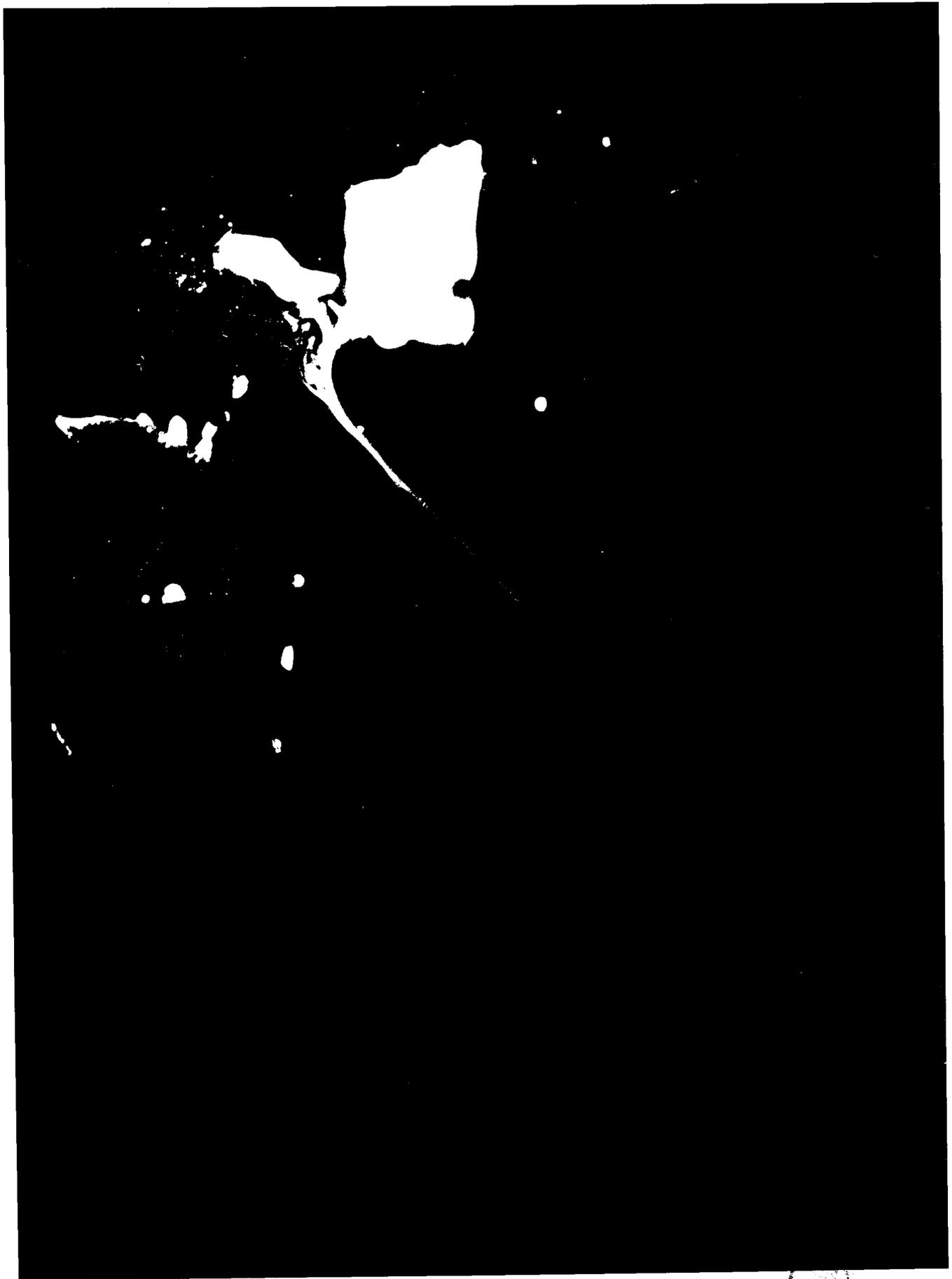
BIT'S
LILLE



1957



375
LIFE





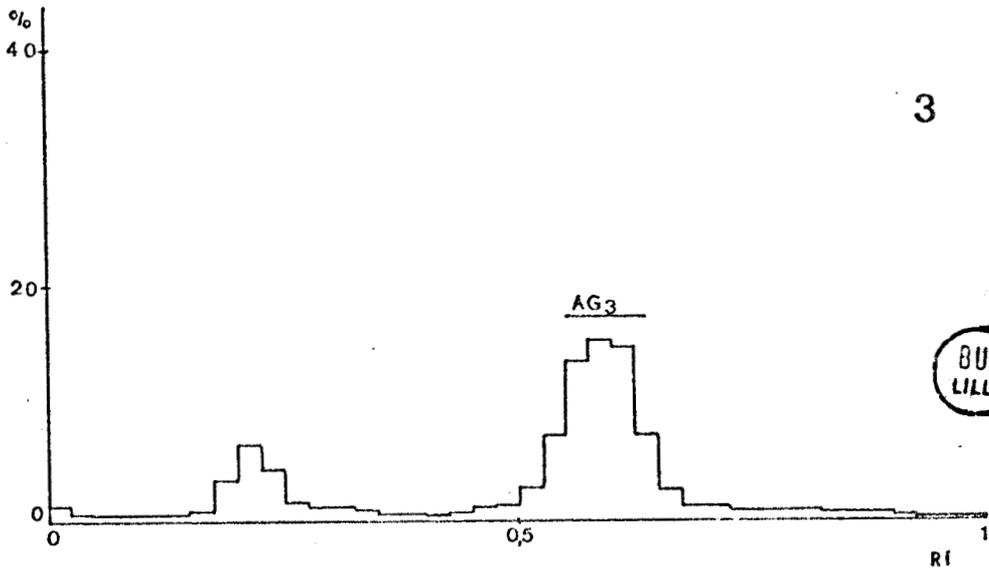
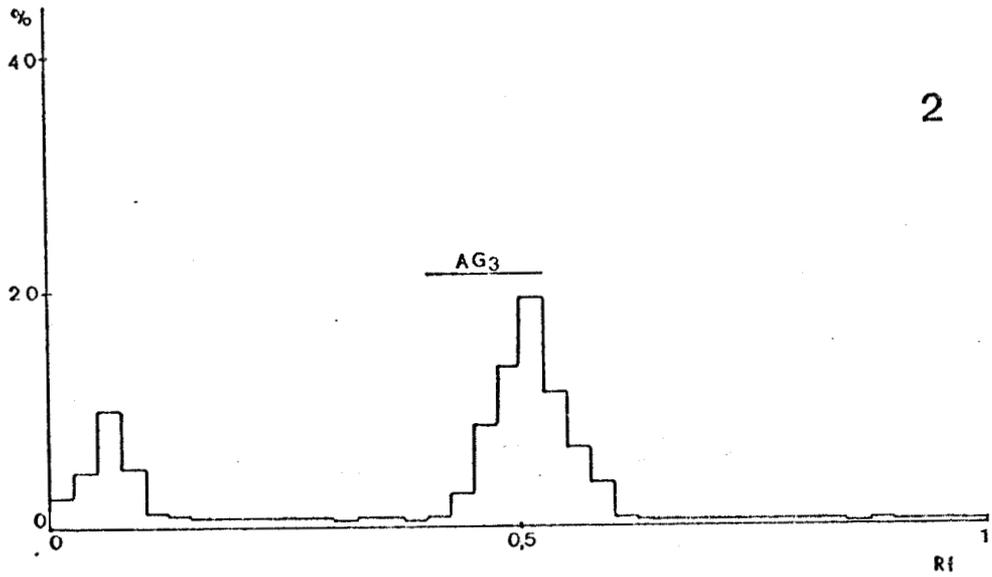
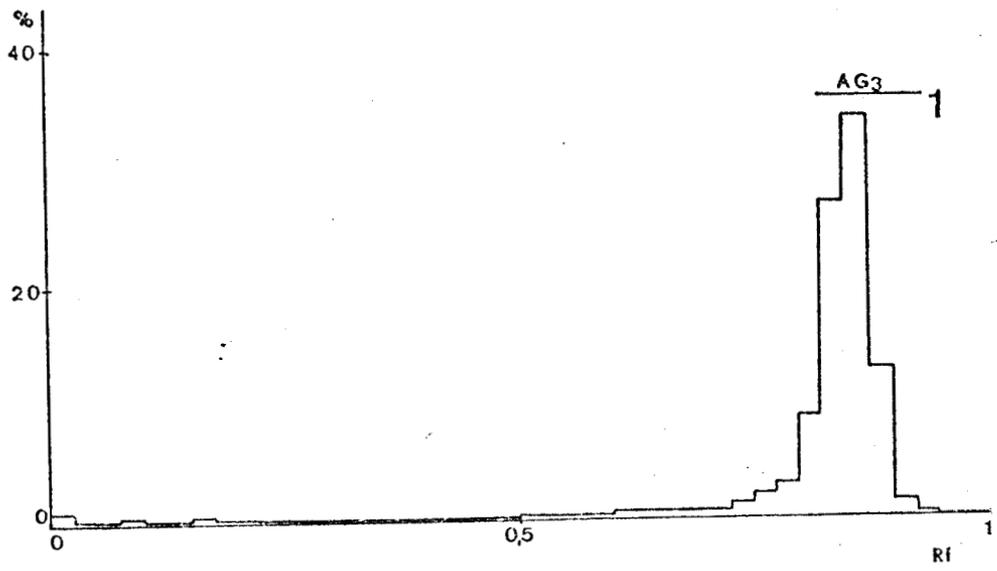
DES
LILLE



BUS
VILLE

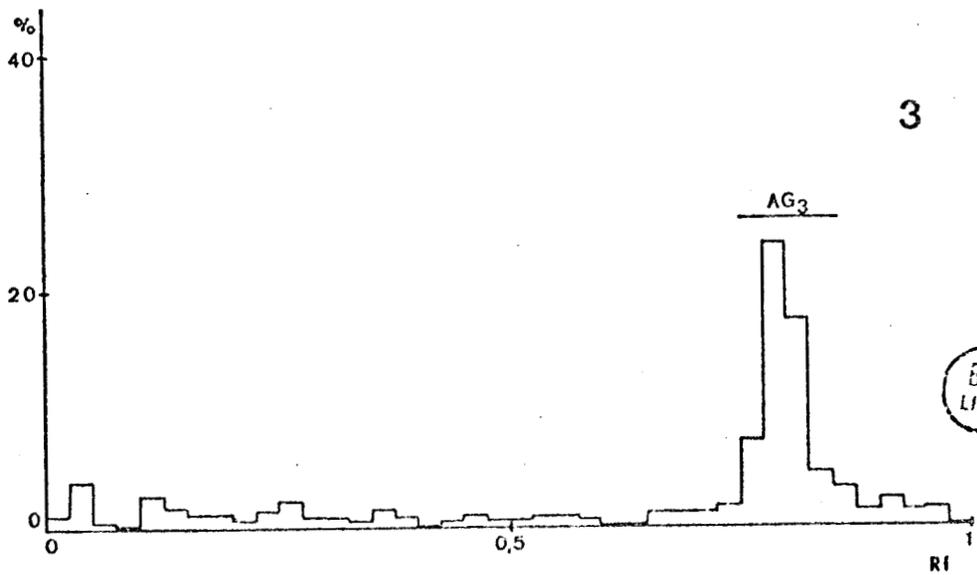
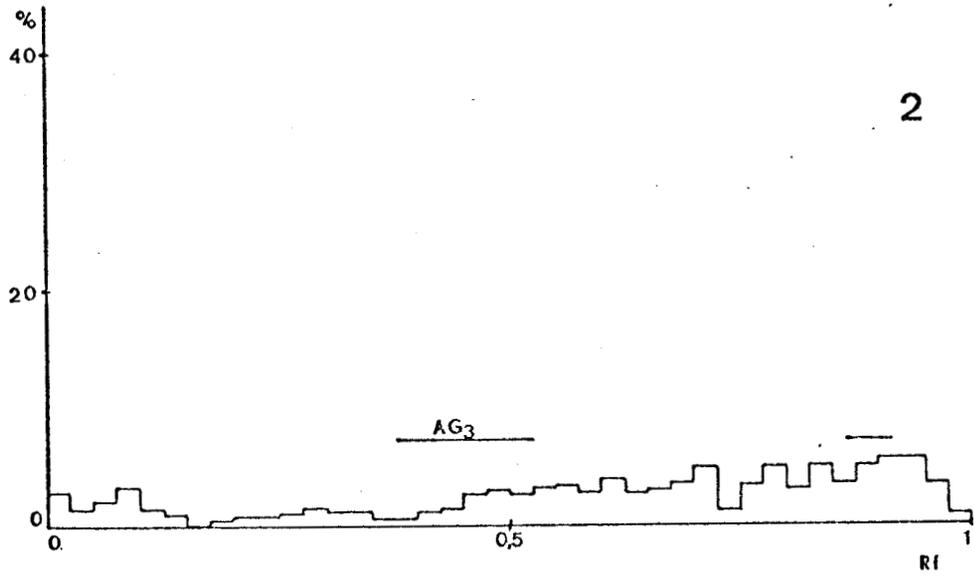
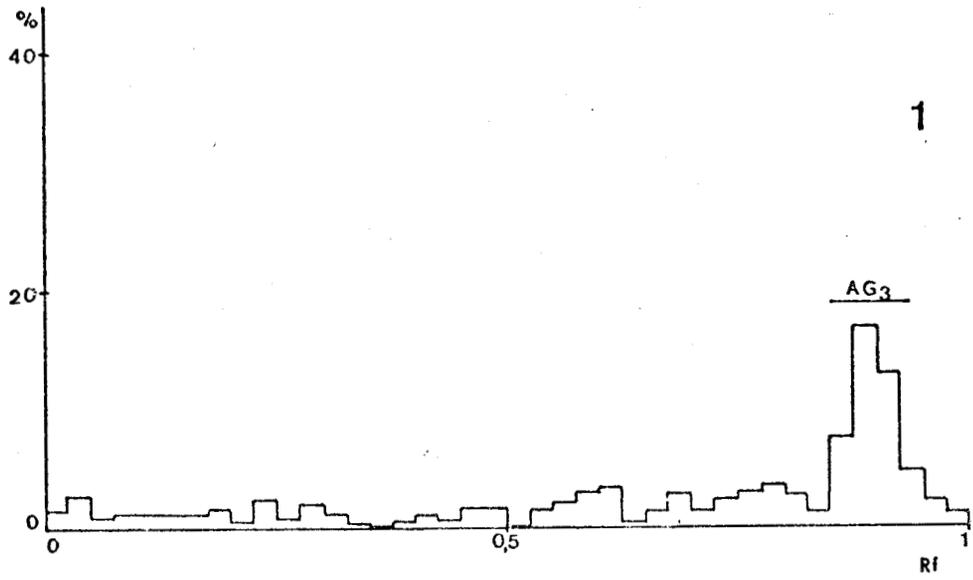


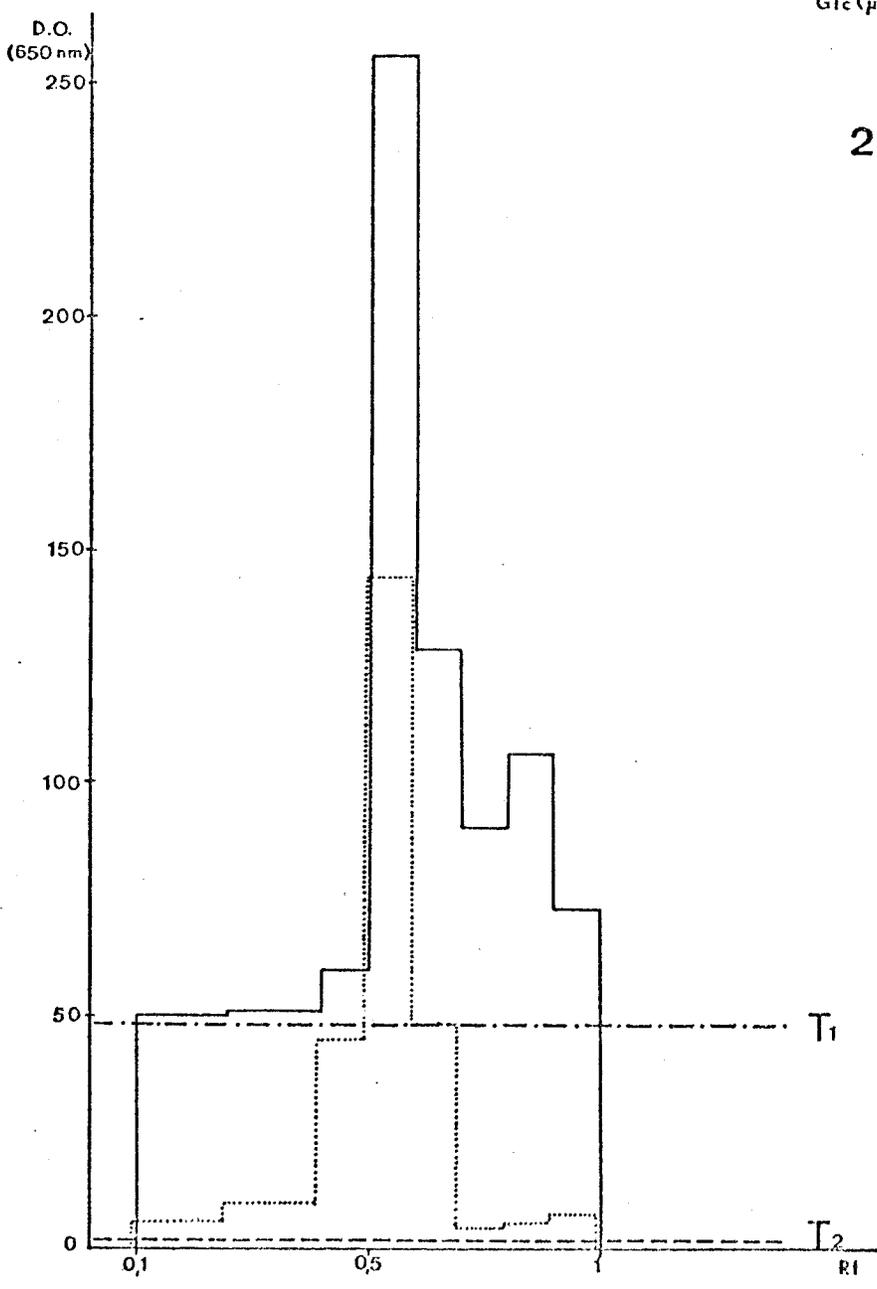
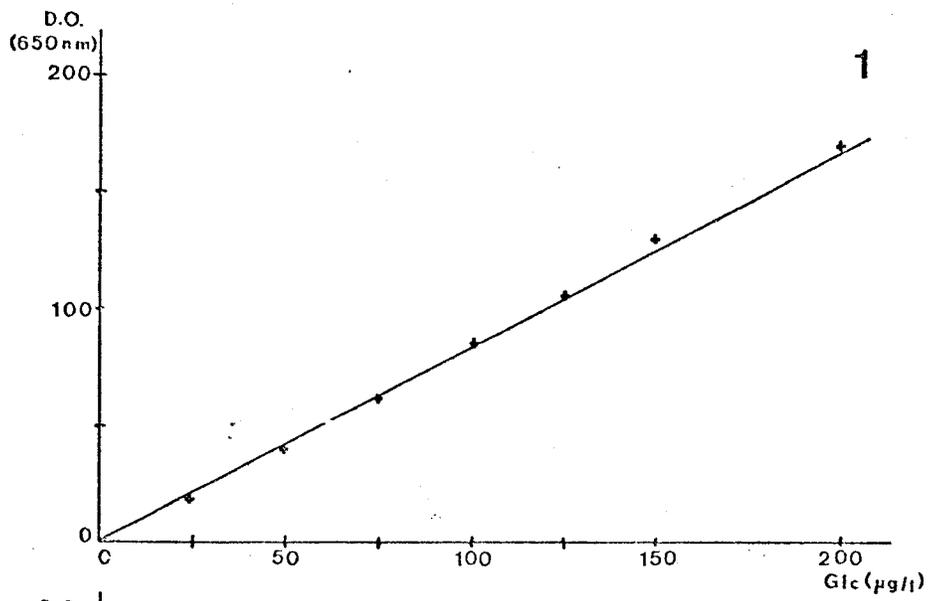
L'ELLE

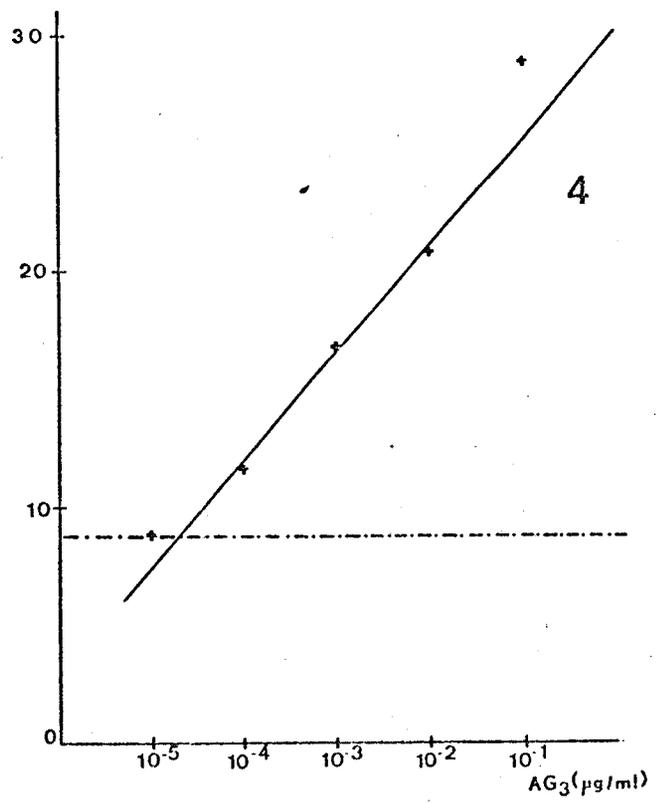
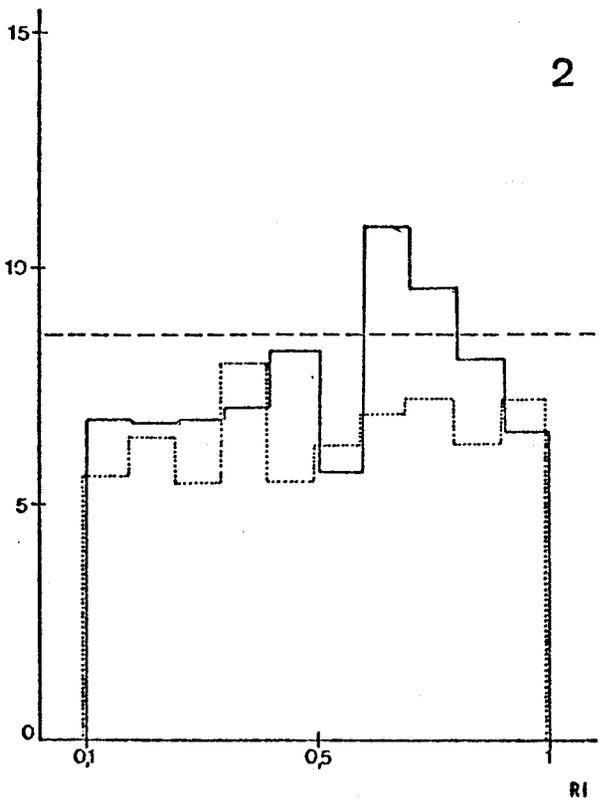
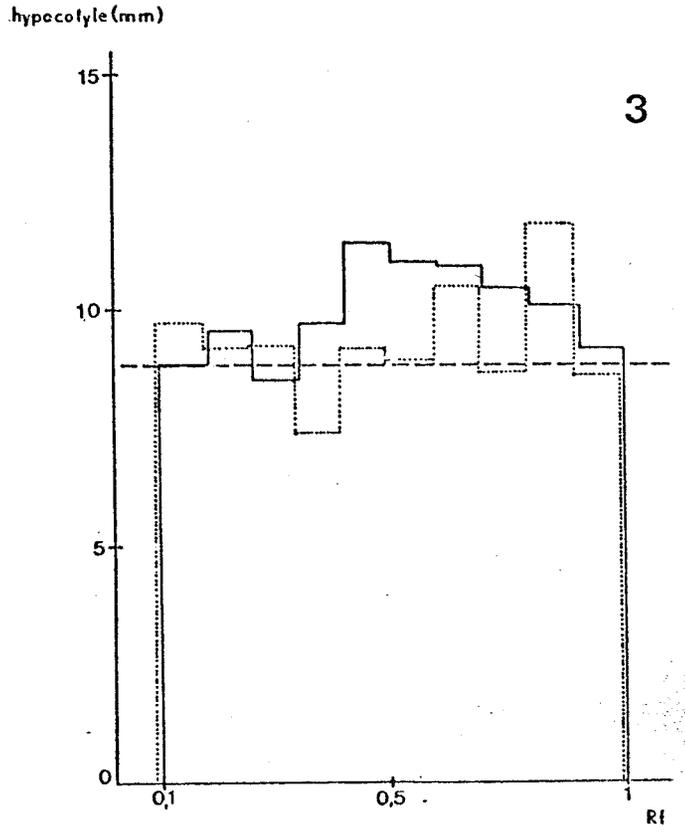
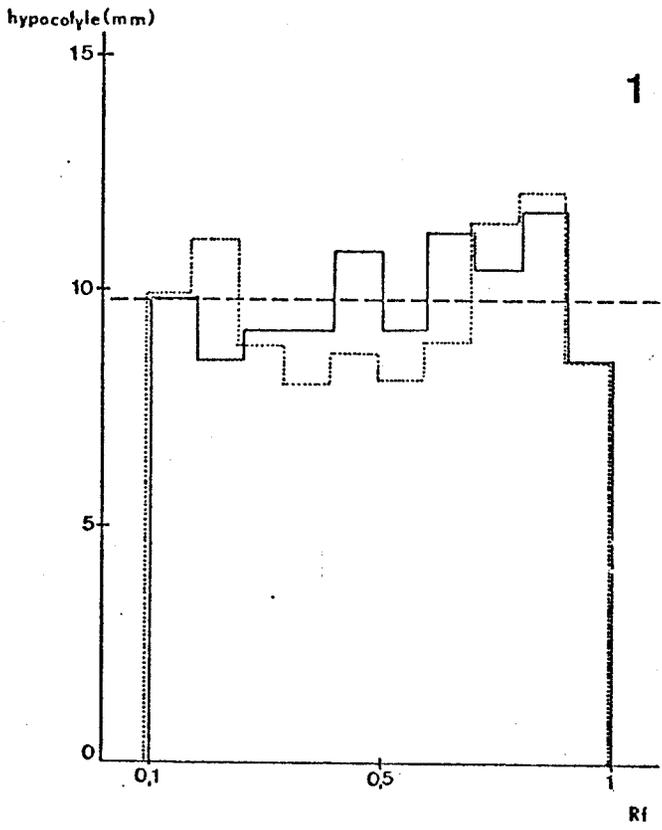


BUS
LILLE

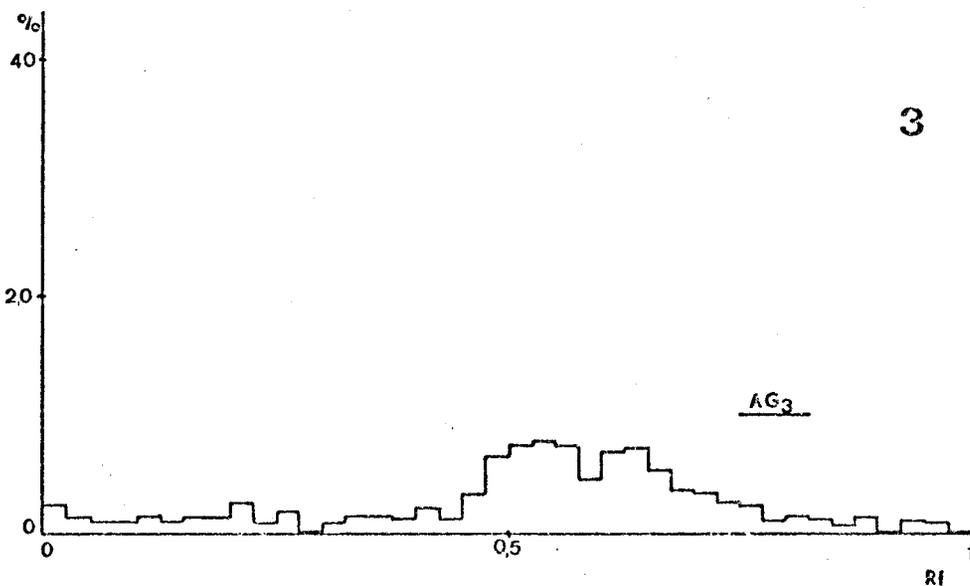
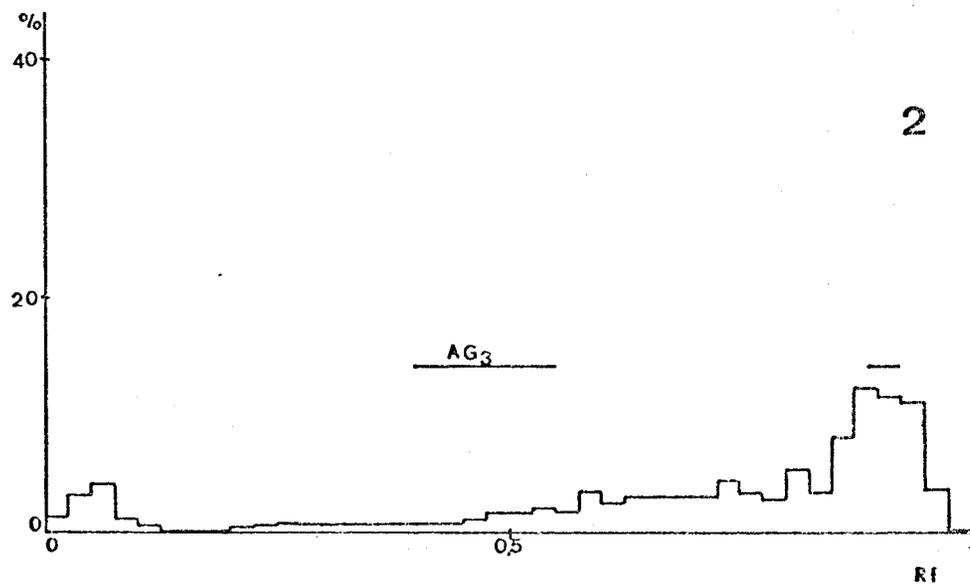
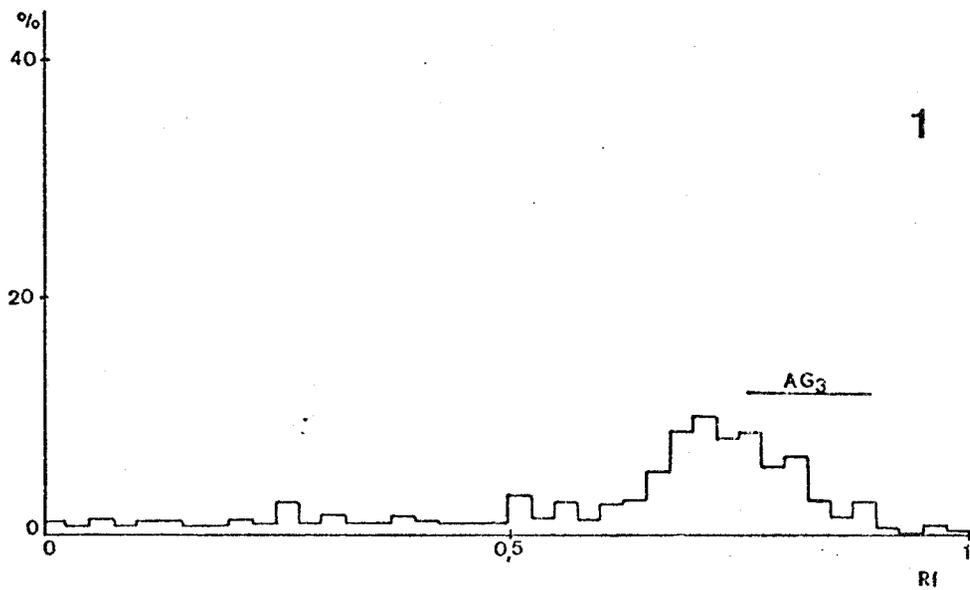


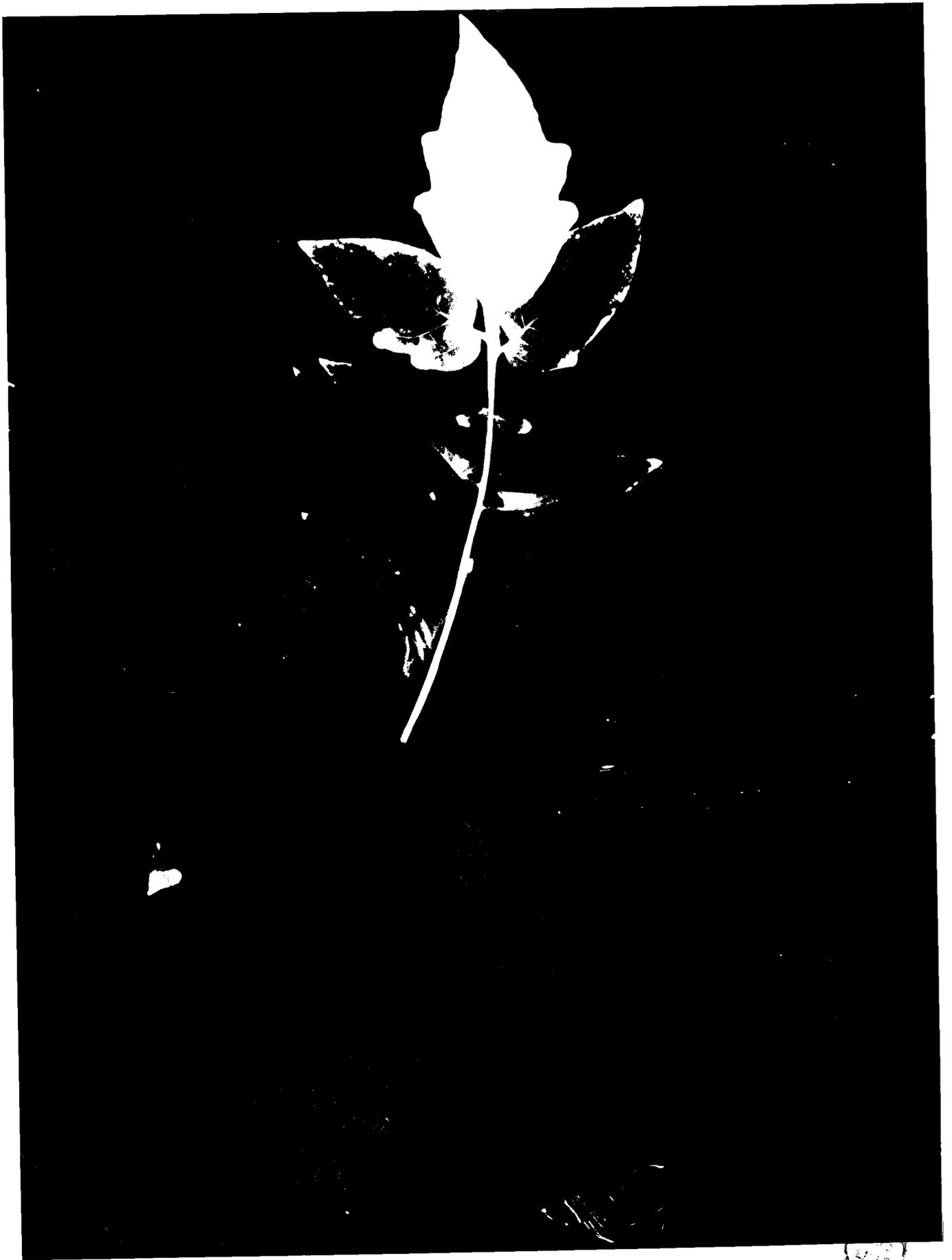




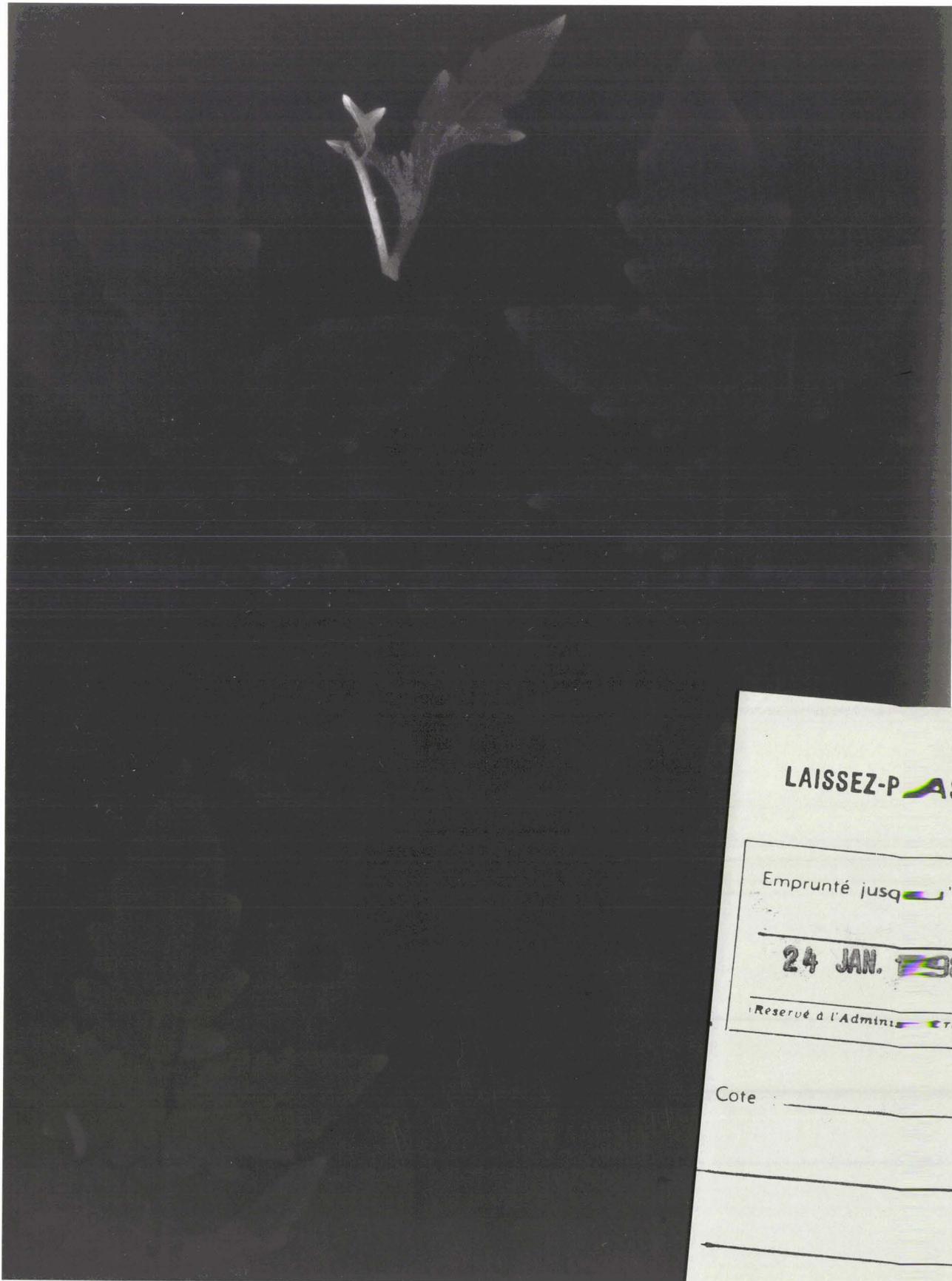


BUS
LILLE





U.S.F.



LAISSEZ-PASSER

Emprunté jusqu'au :

24 JAN. 1983

(Réserve d'Administration)

Cote : _____
