

50376
1976
106

N° d'ordre : 595

50376
1976
106

THESE

présentée à

L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE TROISIEME CYCLE

spécialité : Physiologie Végétale

par

Sébastien M. Folly HOUNGBOSSA



IMPORTATION ET EXPORTATION DU ^{14}C ASSIMILE
PAR LES JEUNES FEUILLES DE TOMATE
(Lycopersicon esculentum Mill., cultivar Marmande)

soutenue le 21 Juin, devant la Commission d'Examen

Membres du Jury : M. BOURIQUET, R.,	Président Rapporteur
M. BONNEMAIN, J.L.	Directeur du Travail
M. BONNOT, E.	Examineur

A mon père, à ma mère,

Ce modeste travail n'est pas à la mesure de tous les sacrifices que, pour moi, vous avez consentis.

Votre sens du courage, du devoir, de la grandeur et de l'honneur est resté pour moi le meilleur des exemples ; c'est cela qui a guidé mes pas.

A la mémoire de mon frère Comlan Emile,

En gage du profond attachement, du pieux et vivant souvenir que je garde de toi.

A tous mes frères et soeurs

A Marie-Yvonne Adjuavi,

En témoignage de ma tendresse et pour une vie laborieuse et pleine de courage.

A mes parents et amis dont l'aide, sous plusieurs formes, m'a permis de poursuivre mes études.

- Au Peuple Dahoméen, en témoignage de mon attachement

- Aux camarades et amis de l'U.G.E.E.D. et de la F.E.A.N.F., pour leur dévouement à la cause Dahoméenne et Africaine .-

Ce travail a été effectué au laboratoire de Physiologie de la Conduction et de la Nutrition Végétale de l'Université des Sciences et Techniques de Lille.

Je voudrais tout d'abord exprimer toute ma gratitude à Monsieur le Professeur BONNEMAIN qui m'a accueilli dans son laboratoire. Son enseignement moderne et critique de la physiologie de la conduction et de la nutrition végétale m'a donné le goût de cette discipline. Pour ses conseils et pour la part active qu'il prend à mes recherches, je lui suis profondément reconnaissant.

J'exprime ma respectueuse gratitude à Monsieur le Professeur BOURIQUET pour l'honneur qu'il me fait de présider mon jury et de faire le rapport de thèse ; pour ses encouragements et son soutien moral, qu'il soit chaleureusement remercié.

Monsieur le Professeur BONNOT, vos qualités pédagogiques, votre bienveillance m'ont toujours attiré. Je vous remercie très respectueusement pour vos encouragements, votre soutien moral et pour l'honneur que vous me faites d'avoir bien voulu juger ce travail.

Je remercie sincèrement Monsieur le Professeur DURCHON pour sa bienveillance, son dévouement et la grande disponibilité qu'il a montrés en laissant à ma disposition le laboratoire "Photo". Que les techniciens en soient ici chaleureusement remerciés.

Je remercie Madame DUTERCQ J., déléguée culturelle de la C.E.E. au C.I.E.S., pour le dévouement dont elle a fait preuve dans la recherche de la résolution de mes problèmes matériels intervenus au cours de ma formation.

Je remercie sincèrement Messieurs RAMBOUR S., BLEVAQUE R., VASSEUR J., LEGRAND B., et Monsieur et Madame DUBOIS pour leur dévouement, leur soutien et leur amitié à mon égard.

Je ne saurais oublier mes camarades de laboratoires pour leur collaboration amicale et fructueuse.

Je tiens à associer à ce travail Mademoiselle TAHON E. pour son précieux concours.

Que tous ceux qui m'ont apporté de façon spontanée leur aide ou leur soutien pour la réalisation de ce travail soient assurés de ma profonde reconnaissance.

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

H I S T O R I Q U E 1

A - MASS FLOW OU TRANSPORT EN MASSE 1

B - DIFFUSION 5

C - LES MOUVEMENTS BIDIRECTIONNELS 8

D - NATURE DES PRODUITS TRANSPORTES DANS LES TUBES CRIBLES12

M A T E R I E L E T T E C H N I Q U E S15

A - MATERIEL VEGETAL ET CONDITIONS DE CULTURE15

B - ASSIMILATION DU ¹⁴C15

C - RECOLTES16

D - TECHNIQUE DES AUTORADIOGRAPHIES17

 1) Macroautoradiographies17

 a/ sections de tige18

 b/ autoradiographies des feuilles lyophilisées.....18

 2) Microautoradiographies19

 3) Mesure au compteur à scintillation liquide19

E - IDENTIFICATION DES GLUCIDES DANS LES TIGES DE TOMATE20

 1) Extraction20

 2) Concentration20

 3) Chromatogrammes et radiochromatogrammes20

RESULTATS.....	22
I REMARQUES SUR LA MORPHOLOGIE ET L'ANATOMIE DES FEUILLES DE TOMATE.. *****	22
II EXPORTATION DU ¹⁴C ASSIMILE PAR LES FOLIOLES DE JEUNES FEUILLES .. *****	22
A - FOLIOLES DISTALES	22
1) <u>Récolte 30 mn après le début de l'assimilation</u>	22
a/ <u>distribution du ¹⁴C dans la feuille donneuse</u>	22
b/ <u>distribution du ¹⁴C dans la tige</u>	23
2) <u>Récolte 1 h après le début de l'assimilation du ¹⁴C</u> ...	23
3) <u>Récolte 3 h après le début de l'assimilation du ¹⁴C</u>	23
B - FOLIOLES PROXIMALES	24
III DISTRIBUTION DU ¹⁴C ASSIMILE ET EXPORTE PAR LES FEUILLES ADULTES.. *****	26
A - PLANTES INTACTES	26
1) <u>Récolte 1 h après le début de l'assimilation</u>	26
a/ <u>distribution du ¹⁴C assimilé dans la tige</u>	26
b/ <u>distribution du ¹⁴C dans les jeunes pétioles</u>	27
c/ <u>distribution du ¹⁴C dans les jeunes limbes</u>	27
2) <u>Récolte 3 h après le début de l'assimilation</u>	28
a/ <u>distribution du ¹⁴C assimilé dans les tiges</u>	28
b/ <u>distribution du ¹⁴C dans les pétioles de jeunes feuilles</u>	28

c/ <u>distribution du ^{14}C dans les jeunes feuilles</u>	28
d/ <u>remarque</u>	28

B - DECORTICATION AUTOUR DU POINT D'INSERTION DE LA FEUILLE DONNEUSE.....29

Etude par autoradiographie 29
 =====

1) Récolte 1 h après le début de l'assimilation 29

2) Récolte 3 h après le début de l'assimilation 29

a/ distribution du ^{14}C assimilé dans la tige 29

b/ distribution du ^{14}C assimilé dans le pétiole 30

c/ distribution du ^{14}C assimilé dans les jeunes feuilles 30

3) Récolte 6 h après le début de l'assimilation du ^{14}C 30

Etude par comptage 31
 =====

1) Récolte 3 h après le début de l'assimilation (Fig. 12).. 31

2) Récolte 6 h après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$32

**C - DECORTICATION AUTOUR DU POINT D'INSERTION DU PETIOLE DE LA FEUILLE
 DONNEUSE, ET SUPPRESSION DES FEUILLES ADULTES SUS-JACENTES A
 CETTE DERNIERE**

1) Récolte 3 h après le début de l'assimilation du ^{14}C33

2) Récolte 6 h après le début de l'assimilation du ^{14}C33

3) Récolte 12 h après le début de l'assimilation du ^{14}C34

D -	<u>DECORTICATION AUTOUR DU POINT D'INSERTION DE LA FEUILLE DONNEUSE</u>	
	<u>AVEC SUPPRESSION DES JEUNES FEUILLES</u>	34
	1) <u>Expériences de 6 h</u>	34
	2) <u>Expériences de 12 h</u>	35
E -	<u>DECORTICATION AUTOUR DU POINT D'INSERTION DE LA FEUILLE DONNEUSE</u>	
	<u>ET SUPPRESSION DES FEUILLES EN VOIE DE CROISSANCE ET DES FEUILLES</u>	
	<u>ADULTES SUS-JACENTES A CETTE DERNIERE</u>	35
F -	<u>DECORTICATION AUTOUR DE L'INSERTION DE LA FEUILLE DONNEUSE ET</u>	
	<u>SECTION DE NERVURES DANS LES FEUILLES EN VOIE DE CROISSANCE</u>	36
	1) <u>Section d'une nervure secondaire de foliole</u>	36
	2) <u>Section en "U" au niveau d'une nervure principale ou</u>	
	<u>secondaire de foliole</u>	36
IV	<u>NATURE DES SUBSTANCES TRANSPORTEES</u>	37

	1) <u>A partir des jeunes feuilles</u>	37
	2) <u>A partir des feuilles adultes</u>	37
	<u>DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS</u>	40
	<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	48
	<u>PLANCHES</u>	

INTRODUCTION

L'appareil conducteur classique des végétaux supérieurs comprend le xylème dont les vaisseaux assurent le transport de la "sève brute" et le phloème dont les tubes criblés permettent notamment le transport des glucides issus de la photosynthèse.

Il est souvent admis que la poussée radiculaire et l'appel foliaire dû à la transpiration permettent l'ascension de l'eau et des substances dissoutes (ions, molécules organiques) dans les vaisseaux. Par contre, une analyse objective des travaux sur la physiologie de la cellule criblée ne permet actuellement pas de dégager le mécanisme responsable du transport des molécules dans ces cellules.

L'un des points les plus controversés concerne les "mouvements bidirectionnels" dans les tubes criblés. On sait par exemple que la jeune feuille chez quelques espèces est capable d'exporter et d'importer simultanément des assimilats. Le phloème est donc le siège d'un mouvement basipète et d'un mouvement basifuge de molécules organiques. Mais de tels mouvements ont-ils lieu dans chaque tube criblé ?

SHIROYA (1968), dans son étude sur la comparaison du transport ascendant et descendant de molécules marquées chez le tournesol (Helianthus annuus), avait signalé que les produits véhiculés vers le sommet sont différents de ceux retrouvés dans la base de la tige. Selon l'auteur, deux mécanismes différents régiraient le transport ascendant et descendant, le premier intervenant principalement à travers les éléments de vaisseaux, serait plutôt passif qu'actif, le second, affecté par le traitement au D.N.P., exigerait nécessairement de l'énergie.

Nous nous proposons de reprendre et d'approfondir une étude déjà commencée (BONNEMAIN, 1969), celle des voies de transport des molécules-¹⁴C importées et exportées par les jeunes feuilles de tomate, puis de suivre de façon plus précise la circulation des molécules-¹⁴C dans le limbe et enfin de préciser la nature des molécules importées et exportées.

HISTORIQUE

Alors que depuis longtemps de nombreux chercheurs se sont consacrés au transport des métabolites dans l'appareil conducteur des végétaux, que des certitudes sur la nature et la vitesse du mouvement des substances transportées dans le xylème et le phloème ont été acquises, nous ne connaissons pas encore tout de la manière par laquelle les composés organiques sont véhiculés des lieux de synthèse vers les lieux de consommation. L'utilisation des radioisotopes a contribué à l'étude des mécanismes de transport à longue distance, et les informations qu'elle fournit contribuent à bien cerner au fil des années ce délicat problème qui cependant ne cesse de soulever des controverses.

Aussi, on assiste actuellement à une confrontation de nombreuses théories sur le mécanisme du transport des molécules dans les tubes criblés : déplacement d'une solution sous pression ou "mass flow" (MUNCH, 1927 et 1930), transport par diffusion (VAN DEN HONERT, 1932 ; CURTIS, 1935 ; LEE, 1972), électrosmose (SPANNER, 1958 et 1970), intervention de transporteurs au niveau des pores de la cellule criblée (KURSANOV, 1963), transport assuré par des contractions rythmiques de "cordons transcellulaires" (THAINE, 1969), ou par une sorte de mouvement ondulatoire de filaments de "Protéine-P" (FENSOM, 1972 ; KNIGHT et al., 1974).

Parmi toutes ces théories, deux retiennent le plus l'attention : diffusion et "mass flow".

A - MASS FLOW OU TRANSPORT EN MASSE

MUNCH (1927 et 1930) émet l'hypothèse que les tubes criblés sont le siège d'un transport sous pression de l'eau et des substances dissoutes (sève élaborée). Pour étayer sa théorie, il conçoit un dispositif dont le principe est le suivant (Fig. 1) :

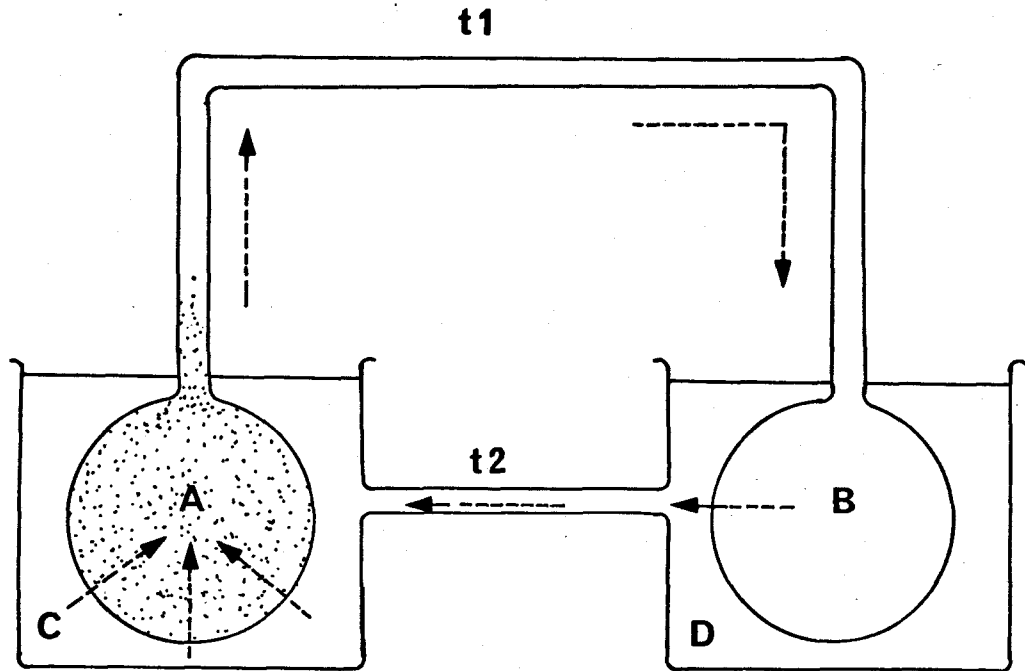


Fig 1

Deux ballons A et B dont la membrane est hémiperméable, sont reliés par un tube t_1 . Le ballon A qui contient une solution concentrée de glucose plonge dans le cristalliseur C, et le ballon B qui contient de l'eau pure, plonge dans le cristalliseur D. Les deux cristalliseurs remplis d'eau pure sont reliés par un tube t_2 . De l'eau pénètre en A par osmose. Sous l'effet de l'augmentation de la pression hydrostatique dans A, le liquide de A est refoulé vers B. Poussée par le liquide A, l'eau de B sort et passe en D puis en C et ainsi de suite. La rotation va s'arrêter lorsqu'à la suite de l'apport incessant de glucose dans B, les concentrations de A et de B s'équilibrent. Mais elle peut se poursuivre indéfiniment s'il y a apport continu de glucose en A et disparition continue de glucose en B.

Un tel modèle peut s'appliquer à la circulation des assimilats dans le règne végétal.

Chez le végétal, les feuilles constituent le centre de formation des sucres solubles, les racines, les tubercules et les organes en voie de croissance en sont le centre d'utilisation. Les feuilles correspondent au ballon A, les racines et le tubercule au ballon B, le phloème au tube t_1 et le xylème au tube t_2 (Fig. 2).

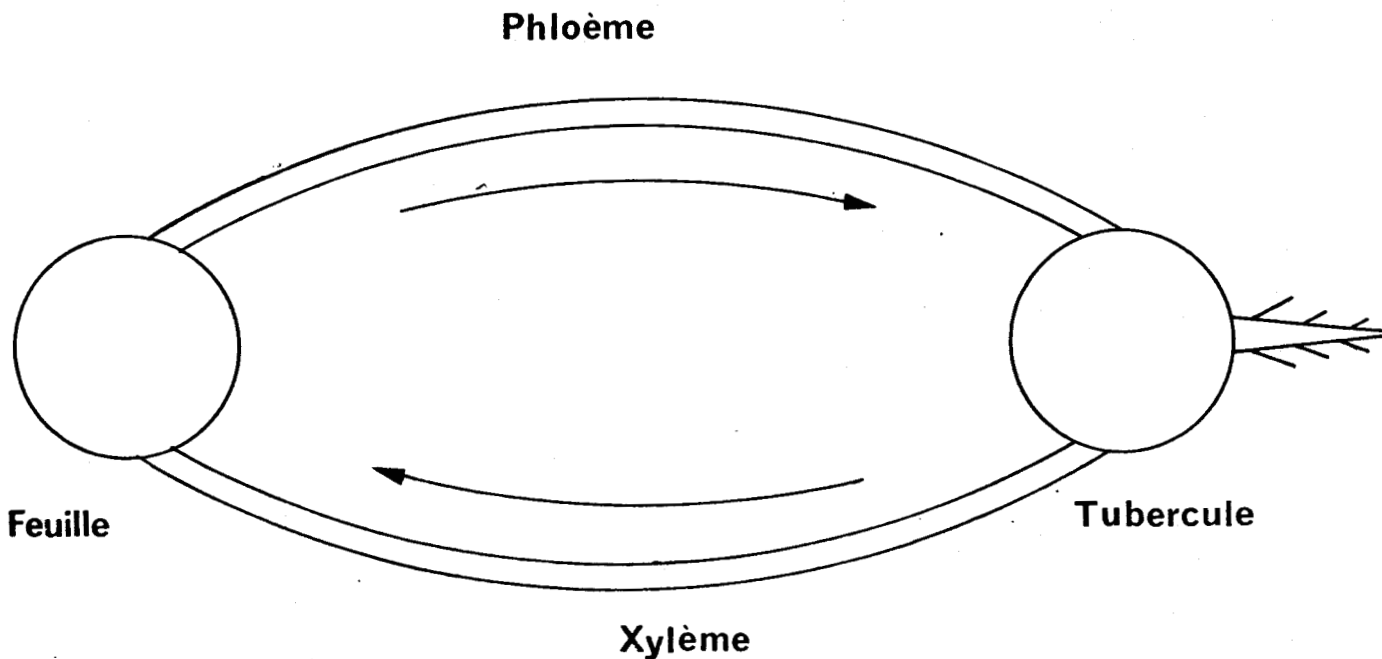


Fig 2

Cette théorie a été fort discutée. C'est ainsi que certaines observations cytologiques et physiologiques portant sur le phloème sont tout à fait compatibles avec l'hypothèse d'un courant de masse, alors que d'autres ne le sont pas. Elle s'appuie cependant sur de sérieux arguments.

Arguments en faveur de cette théorie :

1) La sève élaborée est sous pression

Quand on pratique une incision du phloème, la sève s'écoule immédiatement (CRAFTS, 1932, 1936, 1939 et 1961 ; HUBER, SCHMIDT et JAHNEL, 1937 ; TAMMES, 1933, 1951 et 1958 ; TAMMES et DIE, 1964 et 1966 ; ZIEGLER, 1956 ; ZIMMERMANN, 1958a et 1958b).

Si l'écoulement peut persister chez certains palmiers du genre Borassus et Phoenix, il n'en est pas de même chez de nombreuses espèces où l'exsudation s'arrête parce que les pores des cribles situés au voisinage de la blessure sont rapidement obstrués par de la callose et par du matériel fibrillaire.

2) La concentration en exsudat est stable

On sait que les aphidiens se nourrissent en plaçant la pointe de leur stylet dans une cellule criblée. En sectionnant le stylet près de la tête de l'insecte, MITTLER (1953) constate qu'une solution s'écoule pendant longtemps sans que la teneur en glucides subisse de modifications importantes : c'est que la cellule criblée se ravitaille très rapidement en eau et en glucides ; elle doit être le siège d'un mouvement longitudinal de sève.

3) Déplacement d'un échauffement dans un cordon de phloème

ZIEGLER et VIEWEG (1961) séparent du xylème le phloème d'un faisceau de pétiole d'Ombellifères. Ce cordon de phloème reste relié à la plante par ses deux extrémités. En le chauffant avec un faisceau lumineux en un point déterminé, ZIEGLER et VIEWEG observent un déplacement basipète de l'échauffement comme s'il s'agissait du déplacement d'un liquide chauffé. La vitesse d'un tel mouvement, proche de 60 cm/h, est très comparable à celle des assimilats.

4) Les divers glucides se déplacent à la même vitesse

ZIMMERMAN (1969) ayant analysé l'exsudat de phloème de Fraxinus americana remarque que les concentrations des divers glucides de l'exsudat subissent dans la journée de légères fluctuations en gardant le même rapport. Comme ces fluctuations progressent vers la base et persistent sur toute la longueur du tronc, il déduit que les différents sucres se déplacent à une même vitesse.

Critiques de cette théorie :

La théorie de transport de masse a été beaucoup discutée. Certaines observations sont apparemment en contradiction avec l'idée d'un

simple écoulement d'une solution dans les tubes criblés : il n'y a pas de transport dans les cellules criblées traitées par la chaleur ou par le froid (THROWER, 1965 ; WEBB et GORHAM, 1965 ; FORD et PEEL, 1967 ; SWANSON et GEIGER, 1967 ; WEBB, 1967 et 1971 ; GARDNER et PEEL, 1972) ; divers inhibiteurs du métabolisme bloquent apparemment le transport des molécules dans les tubes criblés (CURTIS, 1929 ; SCHUMACHER, 1930 ; KURSANOV, 1956 ; WILLENBRINK, 1957 et 1966 ; SHULAMITH et REINHOLD, 1966 ; HO et MORTIMER, 1971 ; etc..) ; les pores de la plage criblée semblent souvent occupés par des fibrilles de protéine -P plus ou moins serrées et qui s'opposent à un mouvement de solution par simple pression de turgescence (WEATHERLEY, 1972) ; les tubes criblés seraient le siège de mouvements de molécules en sens opposés et les molécules transportées se déplaceraient vers les racines ou vers les bourgeons et les jeunes feuilles selon leur nature.

B - DIFFUSION

Si on introduit un soluté en un point A d'un solvant, le soluté et le solvant se déplacent dans toutes les directions jusqu'à ce qu'une concentration homogène soit établie (Fig. 3) :

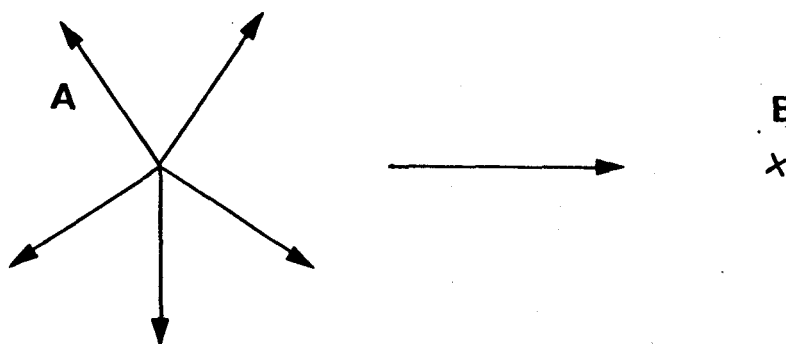


Fig 3

Si, dans un système, le soluté est constamment introduit en A et constamment utilisé en B, il se produit un déplacement constant de soluté A vers B. Ainsi, chez les végétaux, les glucides solubles se déplacent de la feuille où ils sont synthétisés vers les organes comme les tubercules, les racines, les très jeunes feuilles en voie de croissance et le sommet de la plante qui les utilisent sans qu'il y ait nécessairement un mouvement d'eau (Fig. 4) :

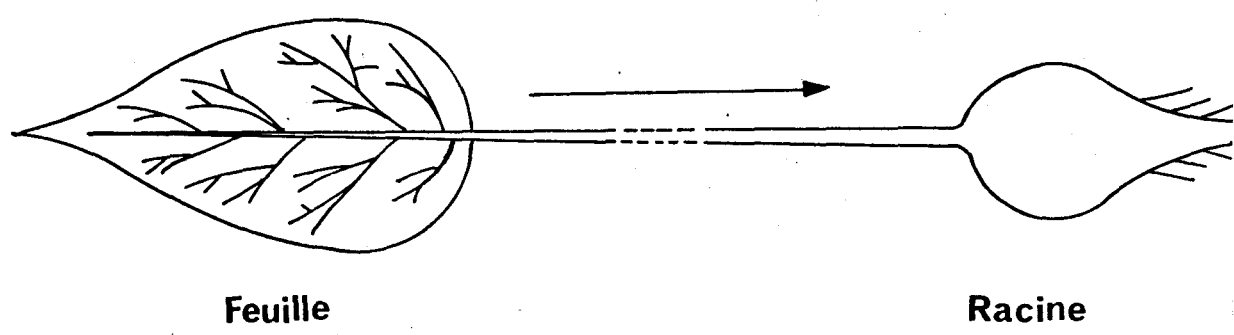


Fig 4

En effet, la concentration en glucides est plus élevée dans les tubes criblés des feuilles que dans les tubes criblés des organes récepteurs.

La diffusion permettrait des déplacements en sens inverses dans chaque tube criblé ; actuellement, certains indices sont favorables à de tels mouvements. Cependant, la théorie de diffusion simple est difficilement soutenable ; quelques auteurs (MASON et MASKELL, 1928 ; MASON et al., 1936) se référant à la loi de FICK, trouvent que les gradients de concentration enregistrés dans les tubes criblés sont beaucoup trop faibles pour expliquer les vitesses de transport observées (1 m/h) et qui sont nettement supérieures à celle qui permettrait une simple diffusion.

Aussi, pour expliquer le transport rapide des substances nutritives chez les plantes, CURTIS (1935) suggère que la diffusion interviendrait seulement au niveau des pores, le transport d'un crible à l'autre ayant lieu par cyclose (Fig. 5).

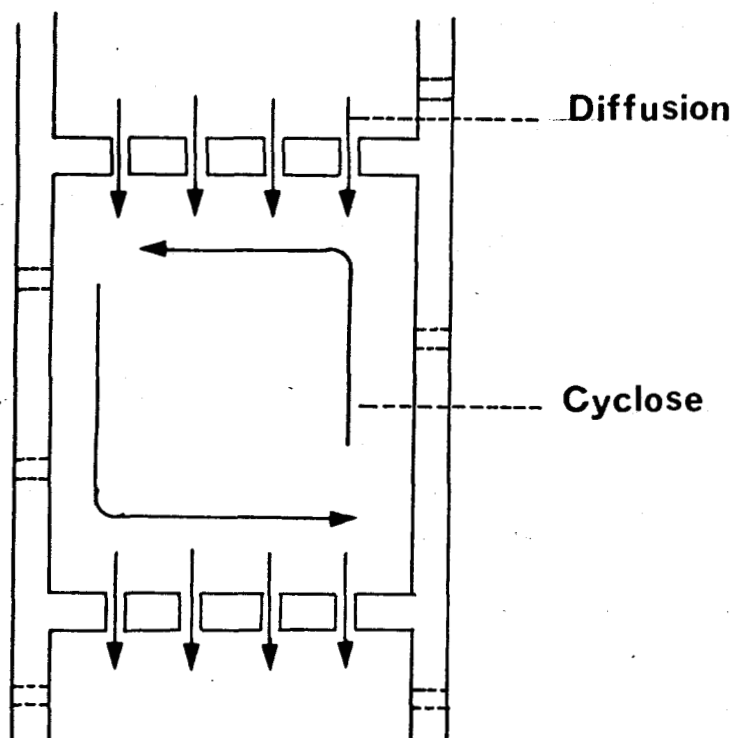


Fig 5

Cependant, divers auteurs, comme CURRIER et al. (1955) et Mc GIVERN (1957), n'ont pu trouver de mouvements de cyclose dans les cellules criblées où le cytoplasme est réduit à un mince liseré bordant la paroi. Par ailleurs, la vitesse des mouvements de cyclose (3 à 4 cm/h) reste très faible par rapport à celle des assimilats (1 m/h).

D'autres auteurs s'appuient sur les travaux de VAN DEN HONERT (1932) pour expliquer le transport des molécules par un autre type de diffusion.

VAN DEN HONERT (1932) a constaté qu'au niveau de la zone de séparation de deux liquides non miscibles, certaines substances introduites tendent à se mettre en couche monomoléculaire, d'où un déplacement très rapide. La vitesse observée (60 m/h) est cependant nettement supérieure à celle des assimilats. Néanmoins, l'idée d'un phénomène de surface est actuellement retenue par divers auteurs, notamment par LEE (1972).

Cet auteur estime que la surface des fibrilles de protéine-P

est suffisante pour assurer le transport des molécules de saccharose disposées en couche monomoléculaire autour de ces fibrilles. Il pense qu'un tel phénomène de surface permettrait les mouvements bidirectionnels dans les tubes criblés et même un mouvement d'eau si les sphères d'hydratation des molécules de saccharose se déplacent également.

Par ailleurs, un processus de diffusion pourrait aisément rendre compte du rôle apparemment attractif des organes receveurs qui orientent les migrations d'assimilats et de substances trophiques variées. A ce sujet, PENOT (1964 et 1965) introduit et développe le concept d'appel moléculaire. Il signale en particulier un effet attractif de la kinétine sur le transport libérien des glucides et du ^{32}P , mais cette substance est sans effet sur les mouvements du ^{36}Cl et du ^{99}Mo . Cette constatation ne s'accorde pas avec l'existence du transport en masse. En effet, selon l'auteur, s'il y avait transport en masse, l'appel devrait s'exercer sur toutes les molécules quelle que soit leur nature, et elles se déplaceraient sensiblement à une même vitesse.

L'idée d'un contrôle hormonal est ensuite reprise par divers auteurs, notamment par SETH et WAREING (1967). Selon ces auteurs, la direction des molécules dans le phloème est contrôlée par certaines hormones comme le AIA, les gibbérellines et la kinétine. Aussi, la teneur élevée de ces hormones dans les jeunes organes en voie de développement serait responsable de la mobilisation massive des glucides vers ceux-ci.

Naturellement, on trouve les critiques et les réserves que l'on peut formuler à l'égard d'un transport par diffusion dans les arguments présentés en faveur du "mass flow". Il est évident que la démonstration de mouvements en sens opposés dans les tubes criblés constituerait le meilleur argument en faveur d'un processus de diffusion. De même, la circulation, vers les organes souterrains et vers les organes aériens, de molécules différentes peut constituer un argument en faveur de ce type de mouvement.

C - LES MOUVEMENTS BIDIRECTIONNELS

Le problème des mouvements bidirectionnels des assimilats dans le phloème a intrigué pendant longtemps les physiologistes. Aussi, depuis plusieurs années, un grand nombre de travaux font allusion à des mouve-

ments en sens opposés de molécules dans le phloème, dans les faisceaux de phloème ou même dans les tubes criblés.

PALMQUIST (1938) signale que deux solutés différents peuvent se déplacer simultanément en sens opposés dans le même faisceau de phloème. De la fluorescéine appliquée à des folioles terminales de feuilles composées de haricot (Phaseolus vulgaris L.) se déplace dans les folioles latérales par le phloème. Une comparaison de poids secs de deux folioles latérales, l'un avant et l'autre après le traitement, indique clairement que des glucides ont été transportés hors des folioles latérales alors que la fluorescéine y pénétrait.

D'autres expériences montrent que la fluorescéine se déplace des folioles terminales en direction des folioles latérales, tandis que les glucides en quantité importante se déplacent à partir des folioles latérales et pénètrent dans les folioles terminales pour s'y transformer en amidon.

Les résultats conduisent l'auteur à la conclusion que les glucides et la fluorescéine peuvent se déplacer simultanément en directions opposées dans le phloème.

CHEN (1951) applique du phosphate monopotassique- ^{32}P sur une feuille de géranium (Pelargonium hortorum Bailey) et fait assimiler du $^{14}\text{CO}_2$ à une autre feuille du même plant. Par la suite (12 h, 15 h et 17 h après le début de l'expérience), il trouve du ^{14}C et du ^{32}P dans le phloème de l'entre-noeud séparant les deux feuilles donneuses. Il conclut que le ^{32}P et le ^{14}C se déplacent en directions opposées dans le phloème et que cette particularité est en contradiction avec la théorie du "mass flow".

ESCHRICH (1967) applique du $^{14}\text{CO}_3\text{HNa}$ sur une feuille adulte de fève (Vicia faba L.). Il dépose ensuite de la fluorescéine sur une feuille sous-jacente du même côté. Entre les deux feuilles, il installe une colonie d'aphidiens (Fig. 6). Il constate que la moitié des pucerons recueillent à la fois du ^{14}C et de la fluorescéine, ce qui indique que, dans certains tubes criblés, il y a transport ascendant de la fluorescéine et transport descendant du ^{14}C . L'auteur pense donc qu'il existe soit un mouvement bidirectionnel de ^{14}C et de fluorescéine dans le même tube criblé, soit un transport circulaire de ces marqueurs que permet un système de connections entre tubes criblés voisins.

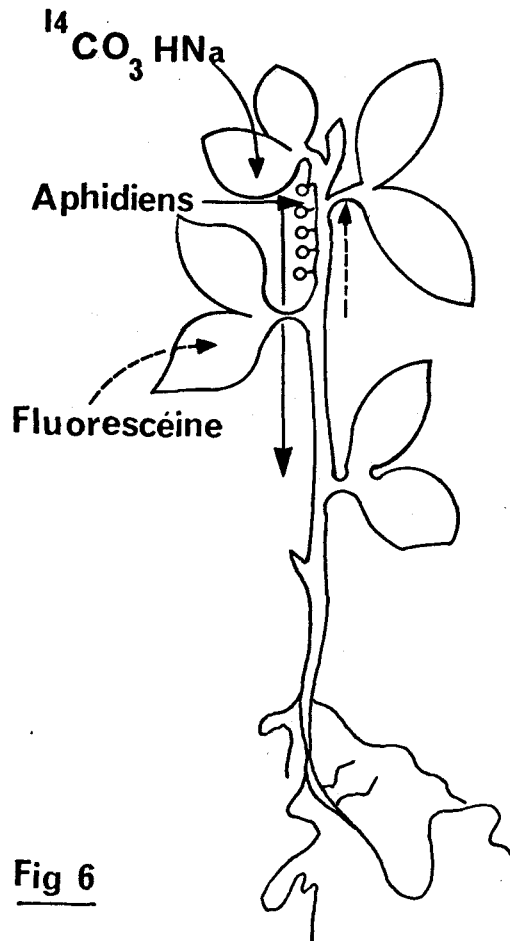


Fig 6

TRIP et GORHAM (1967 et 1968), signalant l'existence de courants en sens opposés de glucides dans les pétioles de courge (Curcubita melopepo Bailey), apportent des arguments quant à la possibilité de mouvements bidirectionnels dans un même tube criblé. Ils introduisent 50 μl d'eau, contenant 1 mCi de glucose-6- ^3H (activité spécifique : 450 $\mu\text{Ci}/\text{mM}$) dans une feuille adulte au niveau d'une nervure secondaire. Les autoradiographies de la feuille montrent que l'élément marqué s'infiltré dans le limbe par le xylème, puis est transporté dans le phloème par l'intermédiaire du mésophylle. 160 minutes plus tard, il font assimiler du $^{14}\text{CO}_2$ à une jeune feuille sus-jacente de la même plante. Le pétiole de la jeune feuille est congelé. L'examen des microautoradiographies de coupes faites dans ce pétiole, de même que des mesures effectuées à l'aide d'un spectromètre à scintillation liquide, leur permettent de

conclure que du ^{14}C et du ^3H se retrouvent dans le même tube criblé. Le ^{14}C étant exporté et le ^3H importé (apparemment), il y aurait donc transport simultané de ^{14}C et du ^3H en directions opposées dans chaque tube criblé. Naturellement, TRIP et GORHAM soulignent que la théorie du "mass flow" ne peut expliquer ce mouvement bidirectionnel.

BONNEMAIN (1970 et 1972) fait assimiler du $^{14}\text{CO}_2$ à une feuille de tomate (Lycopersicon esculentum Mill.). La feuille choisie, sous-jacente à la hampe fructifère, ravitaille les jeunes fruits en assimilats- ^{14}C par le phloème interne. L'instillation d'acide indolyl-acétique non marqué dans les jeunes fruits ne perturbe pas ce mode de distribution : tous les faisceaux criblés internes du pédoncule fructifère assurent le transport basifuge du ^{14}C assimilé. Par ailleurs, si on instille du AIA- ^{14}C dans les jeunes fruits d'un autre lot de tomates, on constate que la plupart des faisceaux criblés internes du pédoncule sont radioactifs : ils sont le siège d'un mouvement basipète de AIA- ^{14}C . Il y a donc transport en sens opposés de AIA exogène et d'assimilats dans les faisceaux de phloème interne. Mais il reste cependant à déterminer la nature des cellules assurant le transport basipète de l'auxine.

Enfin, divers travaux ont permis de mettre en évidence que les jeunes feuilles atteignant la moitié ou les 2/3 de leur taille définitive exportent et importent simultanément (JONES et EAGLES, 1962 ; HALE et WEAVER, 1962 ; HANSEN, 1967 ; LARSON et GORDON, 1969 ; BONNEMAIN, 1969 ; LARSON et DICKSON, 1973 ; TURGEON et WEBB, 1973).

Dans ce cas, on a un mouvement en sens opposés de molécules organiques dans le pétiole. Une explication a été donnée à ce phénomène : la partie "mature" de la feuille exporte et la partie "immature" importe (LARSON et al., 1972).

Ce mouvement a été étudié et localisé dans le pétiole de feuille de tomate (Lycopersicon esculentum Mill.) qui est une espèce à phloème interne. L'exportation du ^{14}C a lieu essentiellement par le phloème externe et l'importation par le phloème interne (BONNEMAIN, 1969). Cependant, lorsque la jeune feuille assimile et exporte des assimilats- ^{14}C , le phloème interne devient légèrement radioactif. Cette particularité peut résulter d'un mouvement bidirectionnel de molécules- ^{14}C dans les tubes criblés internes qui participeraient en outre à l'exportation d'une fraction des assimilats- ^{14}C , soit d'un mouvement en retour de ^{14}C : une partie des molécules exportées par la jeune feuille grâce au phloème externe regagne l'organe donneur par le phloème

interne.

En outre, lorsque la jeune feuille importe des assimilats- ^{14}C , le phloème externe devient légèrement radioactif. Cette particularité peut résulter soit d'un mouvement bidirectionnel de molécules- ^{14}C dans les tubes criblés externes qui participeraient aussi à l'importation d'une fraction du ^{14}C assimilé, soit d'un mouvement en retour de ^{14}C dans le phloème externe : une partie des molécules importée par la jeune feuille par le phloème interne et peut-être aussi par le xylème serait ensuite exportée par le phloème externe (BONNEMAIN, 1969).

Nous nous sommes proposé de donner une réponse à ce dernier problème. En effet, il est nécessaire de savoir s'il existe ou non des mouvements bidirectionnels à l'intérieur des tubes criblés, afin de clarifier les controverses concernant le mécanisme de transport des molécules dans le phloème.

D - NATURE DES PRODUITS TRANSPORTES DANS LES TUBES CRIBLES

La mise en évidence de la nature des substances transportées s'effectue soit au moyen de radiochromatogrammes d'extraits de pétioles ou de tige après l'assimilation de $^{14}\text{CO}_2$ par une feuille, soit par analyse de l'exsudat libéré par les stylets d'aphidiens (MITTLER, 1953).

L'analyse de l'exsudat montre que les glucides représentent en général 90 % du résidu sec et que le saccharose est très souvent le seul ou le principal glucide transporté (ZIMMERMANN, 1960 ; SHIROYA et al., 1961 et 1966 ; KURSANOV, 1962 et 1966 ; ZIEGLER, 1962 et 1965 ; TAMMES et VAN DIE, 1964 ; VAN DIE, 1968 ; Mac ROBBIE, 1971). Le saccharose peut cependant être associé à de petites quantités de raffinose, de stachyose ou de verbascose.

Les travaux de KURSANOV (1966) apportent des informations sur le transport des substances organiques métaboliques chez les plantes. Les produits de la photosynthèse arriveraient dans les fines nervures sous forme d'hexoses qui se transformeraient très rapidement en saccharose en pénétrant dans les faisceaux. Les fines nervures mises à part, le phloème se caractérise par l'absence d'invertase active, et le saccharose se trouve ainsi protégé de l'éventualité d'une hydrolyse tout au long de son parcours.

L'analyse de l'exsudat permet aussi de déceler de petites quantités de substances diverses, notamment des acides aminés, et des amides.

ZIEGLER et LÜTTGE (1964) ont mis en évidence des quantités relativement importantes de ATP, ADP et AMP dans les exsudats. Ces substances proviennent des cellules compagnes et seraient, selon KURSANOV (1966), utilisées sur place, dans la cellule criblée, afin d'assurer l'aspect énergétique du mécanisme de transport.

Les résultats d'analyse de l'exsudat ne sont pas toujours concordants quant à la nature des glucides transportés dans le tube criblé. MEYER-MEVIUS (1959) signale que, chez le concombre (Cucumis sativus) en fruits, le phloème contient des quantités égales de saccharose, de fructose, de glucose et de raffinose. Le même auteur a pu déceler chez de jeunes plants de tomate d'importantes quantités de glucose associé au saccharose dans l'exsudat prélevé au niveau des tiges. Il signale l'existence de très petites quantités de fructose qui, parfois, est complètement absent. Il est remarquable de constater que la teneur en saccharose reste constante au cours des saisons. Celle du glucose, par contre subit d'importantes variations : elle augmente au cours du développement de la plante et surtout en automne.

SHIROYA et al. (1966) trouvent que chez les jeunes plants de Pinus strobus L. des quantités importantes de produits de la photosynthèse sont transportées vers le sommet alors que celles véhiculées vers le bas sont très réduites. C'est alors que SHIROYA entreprend en 1968 une étude comparative du transport ascendant et descendant chez le tournesol (Helianthus annuus). La première ou la deuxième feuille de plants de 5 semaines (20 cm de hauteur) est utilisée comme feuille donneuse. Du saccharose-¹⁴C ou du glucose-¹⁴C est introduit dans la feuille par infiltration sous vide pendant deux minutes, après quoi la plante entière est maintenue à la lumière. Après 30 mn de photosynthèse et de transport, les parties de la tige situées au-dessus et au-dessous de la feuille donneuse sont découpées en segments de 3 cm pour la chromatographie. Dans ces expériences, les feuilles restent insérées aux segments de tige. La distribution des glucides-¹⁴C est étudiée par chromatographie. Quand il y a infiltration de saccharose-¹⁴C dans une feuille, le ¹⁴C présent au-dessus et au-dessous de la feuille donneuse correspond principalement au saccharose avec de petites quantités de glucose-¹⁴C et de fructose-¹⁴C. Par contre, lorsque le glucose-¹⁴C est fourni à la feuille,

les produits véhiculés vers le haut et vers le bas sont de nature différente : 95 % du ^{14}C exporté au-dessus de la feuille exportatrice correspondent au glucose- ^{14}C alors que les produits circulant vers le bas sont essentiellement du saccharose- ^{14}C .

L'auteur pense que le glucose- ^{14}C et le saccharose- ^{14}C infiltrés sont partiellement convertis en d'autres sucres dans la feuille et que les modèles de conversion seraient différents pour le glucose et pour le saccharose. Comme le glucose infiltré est transporté vers le bas sous forme de saccharose et vers le haut sous forme de glucose, SHIROYA conclut que les mécanismes qui régissent les transports ascendant et descendant sont différents.

Nous avons pensé qu'il était intéressant de vérifier, chez la tomate, la conclusion de SHIROYA concernant la nature des glucides transportés vers le sommet et vers la base de la tige.

MATERIEL ET TECHNIQUES

A - MATERIEL VEGETAL ET CONDITIONS DE CULTURE

Les voies de transport des assimilats- ^{14}C exportés et importés par les jeunes feuilles de tomate (Lycopersicon esculentum Mill., cultivar Marmande), sont étudiées à partir des expériences réalisées en serre.

Pendant leur croissance, les plants de tomate reçoivent la lumière du jour qui pénètre dans la serre et de plus, pendant l'hiver, la lumière de 4 tubes fluorescents "Gros-lux, Sylvania", de 110 watts (éclairage = 4800 lux). Ils sont alors soumis à une photopériode de 16 h de lumière et 8 h d'obscurité.

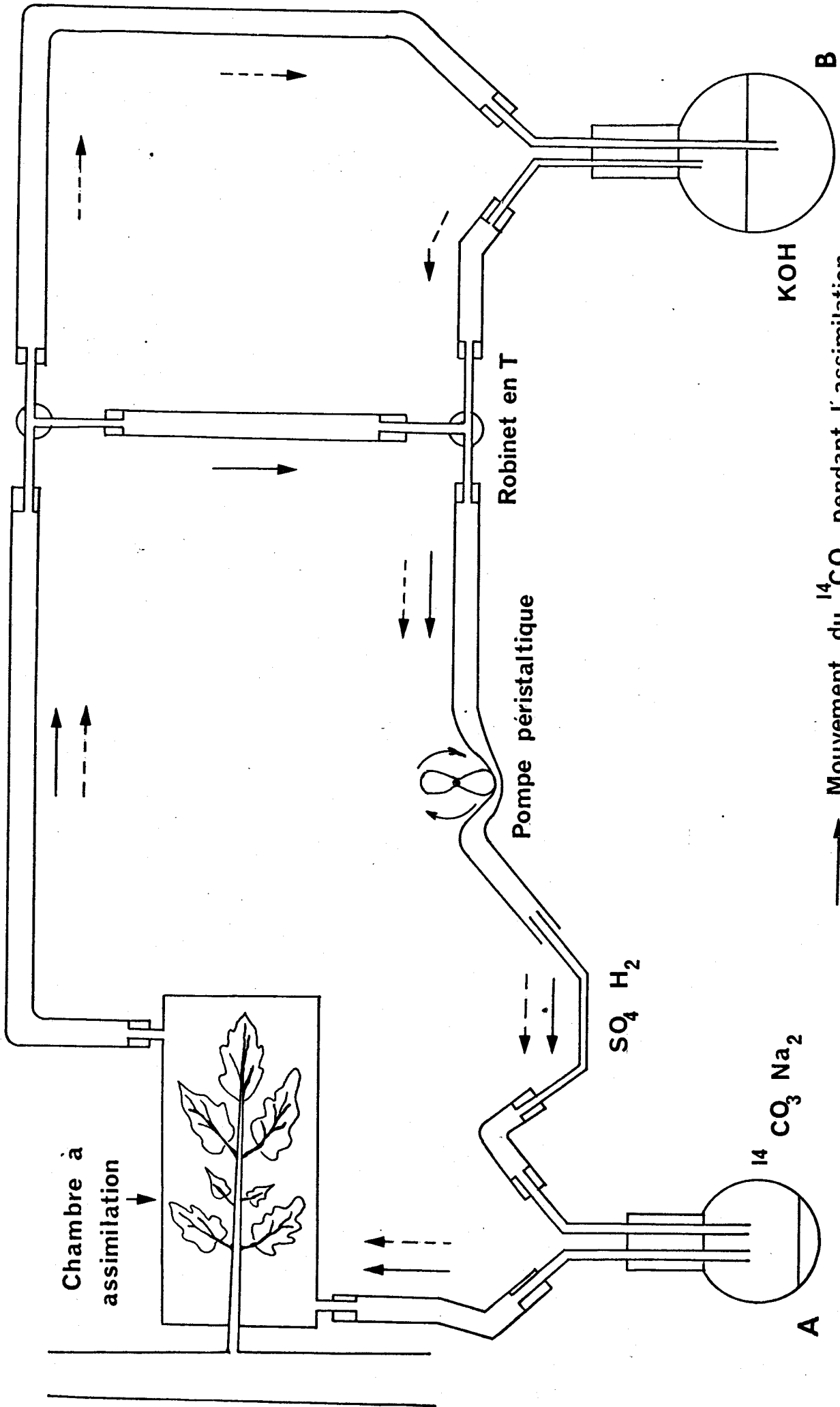
La thermopériode est de 24°C environ pendant la phase lumineuse, et de 19°C pendant la phase obscure. Cependant, pendant l'été, la régulation thermique n'est pas toujours rigoureuse : des écarts de température de l'ordre de $\pm 3^{\circ}\text{C}$ sont observés. Signalons que l'hygrométrie subit aussi quelques variations.

B - ASSIMILATION DU ^{14}C

Pour chaque expérience, le mouvement du ^{14}C est suivi à partir d'une seule feuille située généralement dans la partie médiane de la tige. Pour l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$, le dispositif suivant a été réalisé (Fig. 7).

Au cours de nos expériences, nous avons utilisé une solution aqueuse stérile de carbonate de sodium- ^{14}C ($^{14}\text{CO}_3\text{Na}_2$; activité spécifique 58,7 mCi/mM).

La solution de $^{14}\text{CO}_3\text{Na}_2$ est introduite dans la fiole A (Fig. 7) à l'aide d'une microsiringue. On injecte une solution de SO_4H_2 à 10 % dans le tube coudé. La pénétration de SO_4H_2 dans la fiole A est assurée par le jeu d'une pompe péristaltique. Grâce à cette dernière, le $^{14}\text{CO}_2$ dégagé par action de SO_4H_2 sur $^{14}\text{CO}_3\text{Na}_2$, est véhiculé jusqu'à la chambre à assimilation qui renferme la feuille à partir de laquelle on désire suivre le mouvement des assimilats marqués. Le circuit étant hermétique, le $^{14}\text{CO}_2$ circule pendant un temps déterminé, et cela par le jeu de la



———> Mouvement du ^{14}C CO_2 pendant l'assimilation
 - - - -> Circuit emprunté au cours du capotage du ^{14}C CO_2

FIG 7



pompe. Au moyen de ce dispositif, les feuilles ou les folioles donneuses sont placées dans une atmosphère contenant initialement 0,15 % de CO_2 avec 25 μCi de ^{14}C ou 12,5 μCi de ^{14}C . Après 20 à 25 minutes, on modifie le circuit par le jeu de deux robinets en T. Le $^{14}\text{CO}_2$ est capté par une solution de KOH à 10 % (fiolle B, Fig. 7), puis les organes donneurs d'assimilats- ^{14}C sont replacés à l'air libre.

C - RECOLTES

Suivant les expériences, la récolte du matériel a lieu 30 mn, 1 h, 3 h, 6 h ou 12 h après le début de l'assimilation. Chaque feuille est récoltée, appliquée entre une plaque inox et un treillis métallique, puis congelée rapidement soit dans de l'éther de pétrole refroidi par de la carboglace, soit directement dans la carboglace pilée. Les tiges sont immédiatement congelées dans de la carboglace. Le matériel est ensuite stocké à -30°C dans un congélateur. Le refroidissement brutal et la conservation au froid du matériel végétal permettent d'éviter toute migration des traceurs hors de leurs voies de transport ou de stockage.

La répartition des traceurs dans les tissus est étudiée par autoradiographies.

Remarque

Les expériences ont été faites soit sur des plantes intactes un peu avant la floraison, soit sur des plantes dont la partie apicale a été supprimée (Fig. 8a). Cette opération permet le démarrage des bourgeons axillaires, notamment du bourgeon axillaire le plus élevé qui, seul, est conservé. Les feuilles adultes ravitaillant les jeunes entre-noeuds et les jeunes feuilles, sont portées par une partie de tige déjà ancienne dont les formations secondaires, en particulier le bois, sont bien développées. Il est alors facile d'enlever le phloème externe de la tige tout autour du point d'insertion du pétiole de la feuille donneuse, sans risquer de léser les tissus plus profonds, notamment le phloème interne (Fig. 8b).

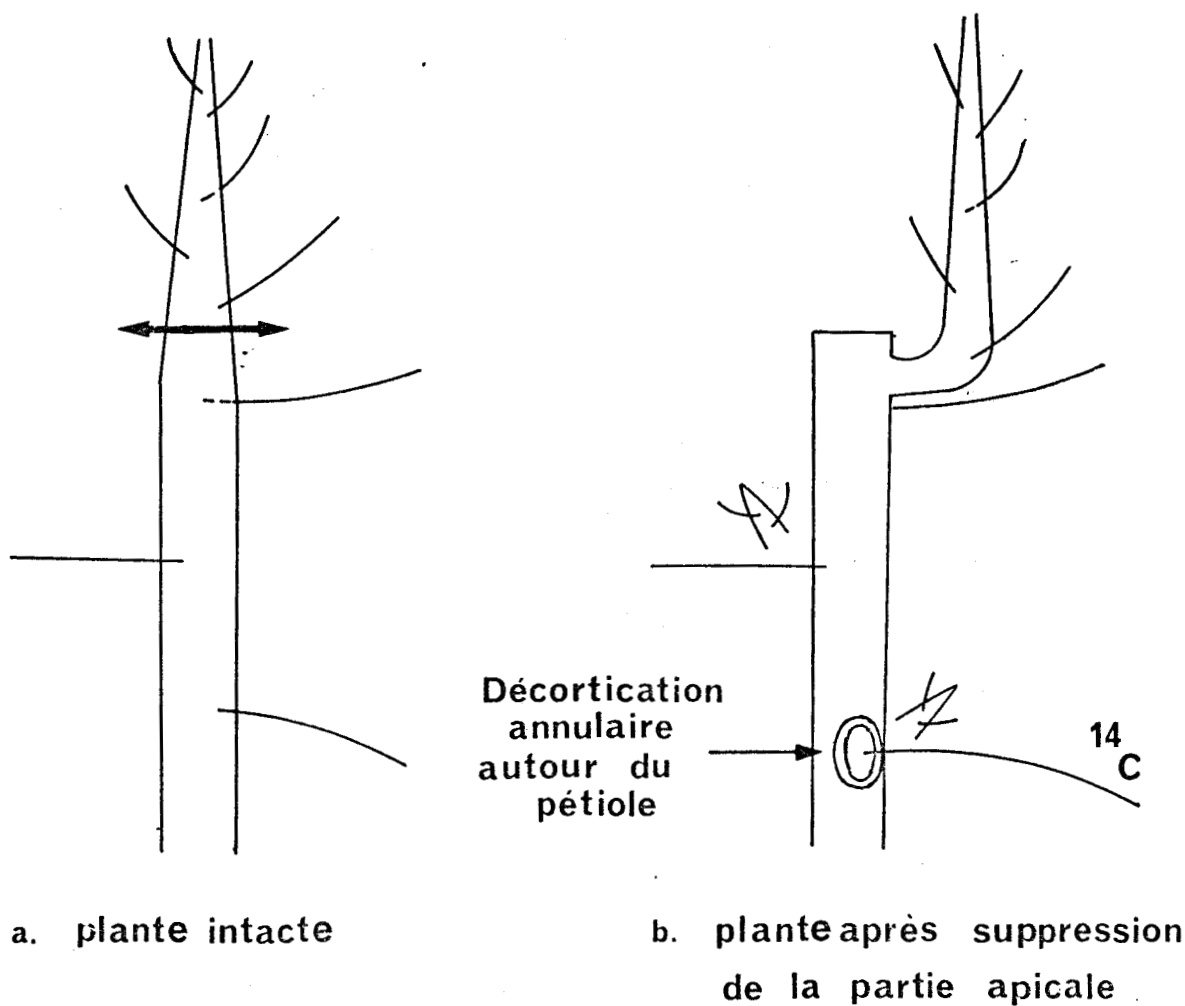


Fig 8a et b

D - TECHNIQUE DES AUTORADIOGRAPHIES

1) Macroautoradiographies

Depuis près de trois décennies, la technique des autoradiographies est couramment utilisée en Biologie. De nombreux ouvrages font le point sur les diverses méthodes ou en signalent de nouvelles (EVANS, 1947 ; THAINE et WALTERS, 1955 ; BRANTON et JACOBSON, 1962 ; MOUSNY, 1965 ; LEVI, 1966, etc...).

En autoradiographie, BONNEMAIN (1965) avait utilisé une technique simple, rapide et sûre, dérivée de celles de ses prédécesseurs. Mais elle en diffère cependant par un fait essentiel : les tissus placés au contact du film radiologique sont et demeurent congelés, ce qui rend impossible

toute migration de molécules marquées. On obtient une image rigoureusement exacte de la distribution des traceurs.

a/ sections de tige

Les opérations qui vont suivre sont faites entre -30°C et -15°C à l'intérieur d'un congélateur. Chaque tige de tomate conservée au froid est débitée en segments de 1 à 2 cm de longueur à différents niveaux. A la partie apicale de chaque segment, nous effectuons à l'aide d'un microtome, des coupes de 100 à 150 µm d'épaisseur.

Les coupes sont disposées en nombre variable sur une plaque de verre que recouvre un film radiologique "Kodirex" 9 x 12 cm. Entre les coupes et le film, une pellicule de mylar est interposée, afin d'éviter toute action chimique des tissus sur l'émulsion ; une autre plaque de verre, très étroitement associée à la précédente, recouvre le tout.

Les plaques sont ensuite stockées à l'obscurité à -30°C pendant des temps variables (3, 6 et 15 jours ; 1 mois, 2 mois, etc...) au bout desquels les films sont développés. Les autoradiographies sur film Kodirex de coupes pratiquées à différents niveaux de la tige permettent de suivre la distribution des traceurs dans cette dernière (technique décrite par BONNEMAIN, 1968).

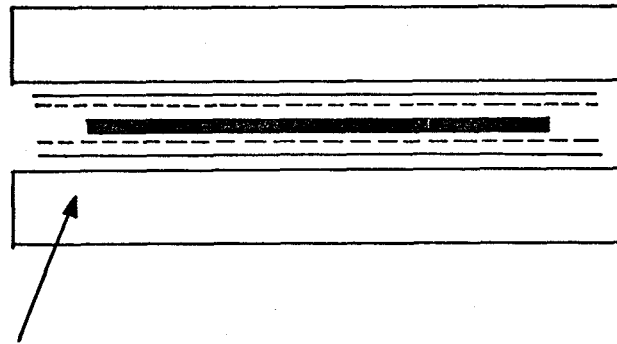
b/ autoradiographies des feuilles lyophilisées

Les feuilles de tomate qui, après la récolte, étaient congelées et stockées dans un congélateur, sont alors lyophilisées. Puis nous disposons sur une plaque de verre :

- . un premier film radiologique "Kodirex" 18 x 24 cm
- . une première pellicule de mylar
- . la feuille lyophilisée
- . une seconde pellicule de mylar
- . et enfin un second film radiologique.

Comme dans le cas des sections, une autre plaque de verre, très étroitement associée à la précédente, recouvre le tout (Fig. 9).

L'ensemble est conservé à l'abri de la lumière durant le temps d'exposition désiré, mais à la température du laboratoire.



Plaque de verre

— : film Kodirex

----- : mylar

■ : feuille

Fig 9

2) Microautoradiographies

En se référant aux autoradiographies de tige ou de pétiole, on reprend les segments correspondant aux niveaux jugés intéressants. A une température comprise entre -19°C et -14°C , on effectue dans ces segments des coupes de 20 à 25 μm .

Une fois lyophilisées, elles sont collées par pression sur des plaques "Kodak N.T.B.". Ces plaques sont conservées à $+ 5^{\circ}\text{C}$ à l'abri de la lumière dans une boîte contenant du CaCl_2 qui capte toute trace de vapeur d'eau. Le temps d'exposition varie de trois à huit semaines. Les plaques "Kodak N.T.B." sont alors révélées, les coupes restant collées à l'émulsion. Les tissus et l'émulsion sont ensuite examinés au microscope après montage entre lame et lamelle.

3) Mesure au compteur à scintillation liquide

Pour suivre de façon précise le mouvement des assimilats- ^{14}C exportés et importés par les jeunes feuilles de tomate, nous avons été amené à effectuer des mesures par comptage en scintillation liquide.

Les différents organes de la plante, congelés, puis lyophilés sont finement broyés ou découpés.

10 mg de matériel sec et broyé sont répartis dans des flacons à scintillation liquide. Dans chaque flacon contenant le matériel végétal, nous ajoutons 1 ml d'hyamine hydroxide qui désagrège les tissus et "piège" le ^{14}C . On ajoute ensuite dans chaque flacon 15 ml de liquide à scintillation (4 g PPO + 0,1 g POPOP pour 1 litre de toluène) avant d'effectuer les comptages. On mesure pour chaque organe ou partie d'organe la radioactivité du contenu de 4 ou 5 flacons (notamment pour les tiges, feuilles adultes et racines). Le temps de comptage est généralement de 4 mn. Des corrections ont été faites pour tenir compte de l'affaiblissement lumineux dû à des substances variées et notamment à la chlorophylle. On obtient des valeurs qui, comparées à celles obtenues pour les autres organes de la plante, sont traduites en pourcentage de distribution du ^{14}C exporté.

E - IDENTIFICATION DES GLUCIDES DANS LES TIGES DE TOMATE

La mise en évidence des glucides transportés dans le phloème a été réalisée par chromatographie.

1) Extraction

A la récolte, des fragments de tige de 5 cm sont prélevés à différents niveaux de la tige. Ces fragments sont broyés au mortier avec du sable de Fontainebleau et de l'eau à 80°C. Le broyat repris par un peu d'eau est filtré.

2) Concentration

Les extraits végétaux sont concentrés par évaporation sous vide (50°C). Le résidu est repris par 0,5 à 1 ml d'eau distillée.

3) Chromatogrammes et radiochromatogrammes

Une fois concentrés, les extraits sont déposés en taches sur papier Whatman n° 1. Chaque chromatogramme comporte :

- . les témoins (stachyose, raffinose, maltose, saccharose, glucose, galactose, fructose et xylose),
- . l'extrait végétal radioactif,
- . un témoin interne (d'extrait végétal radioactif et les sucres témoins).

Pour nos chromatogrammes (chromatographie descendante à "front perdu"), nous avons utilisé deux solvants :

-acétate d'éthyle/acide acétique/eau (3 ; 3 ; 1)
(SANIEWSKI et PIENIAZEK, 1972)

-butanol/acide acétique/eau (4 ; 1 ; 5).

Le développement des chromatogrammes s'effectue pendant 30 à 40 h pour le premier solvant et 48 h à 72 h pour le second. A la fin du développement, le chromatogramme séché est examiné aux U.V. (lumière ultra violette) ($\lambda = 350$ nm). La bande de papier correspondant au chromatogramme de l'extrait végétal est découpée selon un rectangle de 3 cm/51 cm, lui-même subdivisé en rectangles de 1 cm/3 cm que l'on répartit dans les flacons et sur lesquels on ajoute 1 ml d'hyamine hydroxide et 15 ml de liquide à scintillation. La distribution de la radioactivité sur le chromatogramme de l'extrait végétal est mesurée par comptage.

Sur le reste du chromatogramme (témoins et témoin interne), on pulvérise comme réactif, le phtalate de P-anisidine qui, après chauffage du papier à l'étuve à 105°C, pendant 3 à 4 mn, révèle les taches témoins.

b/ distribution du ^{14}C dans la tige

Dans la tige, au-dessous de la feuille donneuse le phloème externe est radioactif. Les traceurs sont absents dans le phloème interne. Les folioles donneuses considérées exportent donc seulement par le phloème externe qui assure la distribution du ^{14}C en direction basipète (Planche I, Fig. 3, 4 et 5). Le mouvement des traceurs présente une orientation longitudinale très stricte : les traceurs se limitent à un arc de cercle situé du même côté que l'organe donneur. Immédiatement au-dessus de la feuille exportatrice, les tissus conducteurs ne sont pas radioactifs (Planche I, Fig. 2) : le mouvement ascendant semble inexistant.

2) Récolte 1 h après le début de l'assimilation du ^{14}C

Comme précédemment, nous retrouvons ici les mêmes faits concernant la distribution des traceurs :

- pas d'importation visible de ^{14}C par les folioles sous-jacentes de la même feuille,

- dans la tige, au sortir du pétiole donneur, transport descendant assuré exclusivement par le phloème externe (mouvement ascendant inexistant).

3) Récolte 3 h après le début de l'assimilation du ^{14}C

Les observations faites précédemment (expériences de 30 mn et 1 h) se confirment : les folioles proximales n'importent pratiquement pas de ^{14}C assimilé et exporté par les folioles distales de la même feuille (Planche II, Fig. 1, 2 et 3). Cependant, nous avons pu observer dans un seul cas une légère importation par les folioles sous-jacentes, mais les nervures ne paraissent pas radioactives (Planche II, Fig. 2).

Dans la tige, immédiatement au-dessous de la feuille donneuse, les assimilats- ^{14}C se retrouvent principalement dans le phloème externe et un peu dans l'interne. Au-dessus de la feuille donneuse, nous avons observé un très léger mouvement ascendant des traceurs dans le phloème interne.

B - FOLIOLES PROXIMALES

Les trois folioles terminales de jeunes feuilles assimilent et exportent le ^{14}C . Elles ravitaillent l'axe principal, le pétiole et la tige sous-jacente. Qu'en est-il des folioles proximales moins différenciées que ces dernières ?

Pour tenter de répondre à cette question, nous avons réalisé deux séries d'expériences préliminaires.

1) L'ensemble d'une jeune feuille est placé dans l'atmosphère de CO_2 avec 25 μCi de ^{14}C . A l'exception de la foliole proximale et de la partie basale de la foliole opposée, le reste de la feuille est soumis à un système de cache réalisé au moyen d'une feuille d'étain. 2 h après le début de l'assimilation du ^{14}C , la plante est congelée.

Les autoradiographies des feuilles donneuses montrent que les folioles proximales exportent du ^{14}C mais aussi leurs parties basales. La radioactivité des nervures très visibles atteste de la distribution du ^{14}C vers le pétiolule et le pétiole principal.

2) La présente expérience est limitée à une foliole proximale de jeune feuille. Nous avons sectionné à sa base une nervure secondaire dans la partie basale de la foliole choisie, c'est-à-dire dans la partie la moins différenciée. Cette nervure, largement détachée de la principale et de l'ensemble de la lame foliaire, trempe dans une solution de 25 μCi de glucose- ^{14}C pendant 2 h au bout desquelles la plante est récoltée et congelée.

L'autoradiographie de la feuille " donneuse " (Planche III, Fig. 1 et 2) , nous permet de signaler quelques faits :

- le tiers basal de la foliole est fortement radioactif;
- dans la partie médiane, la radioactivité se situe surtout dans la partie périphérique du limbe;
- il n'y a pratiquement pas de radioactivité dans la partie apicale;
- mobilisation bien visible du ^{14}C par les fines nervures du limbe;
- mouvement en retour du ^{14}C dans deux nervures secondaires (a) et (b) (Planche III, Fig. 1 et 2, flèches). Ce mouvement paraît important dans la nervure a, plus proche du point d'entrée du glucose- ^{14}C et contenue dans le tiers basal de la foliole. La nervure b est située dans la partie médiane du limbe.
- pas de radioactivité dans la moitié de foliole diamétralement opposée à la nervure traitée.

Les traceurs en provenance de la jeune foliole se dirigent essentiellement vers la tige. Les autoradiographies de sections effectuées dans le pétiole permettent de déceler la présence de traceurs dans le phloème externe qui assure leur transport vers la tige. Dans cette dernière, immédiatement au-dessous du pétiole donneur, seul le phloème externe est radioactif.

La moitié basale des folioles proximales, c'est-à-dire la région du limbe la moins différenciée, paraît capable, au moins en partie, d'exporter des assimilats- ^{14}C . Ceux-ci se situent exclusivement dans le phloème externe qui assure seul le transport descendant vers le système racinaire.

En conclusion, les jeunes feuilles de tomate atteignant des 2/5e aux 3/5e de leur longueur définitive exportent des assimilats vers la tige. Dans cette dernière, le transport des assimilats assuré par le phloème externe, se fait exclusivement en direction basipète.

Les folioles terminales ne ravitaillent pratiquement pas les folioles proximales, moins différenciées, de la même feuille. Si nos expériences montrent que les folioles proximales exportent, il faut également retenir qu'au moins certaines régions de leur moitié basale sont elles-mêmes capables d'exporter.

III DISTRIBUTION DU ^{14}C ASSIMILÉ ET EXPORTÉ PAR LES FEUILLES ADULTES

=====

A - PLANTES INTACTES

On fait assimiler du $^{14}\text{CO}_2$ à une feuille entière adulte pendant 20 mn, et on récolte la plante 1 h ou 3 h après le début de l'assimilation.

1) Récolte 1 h après le début de l'assimilation

a/ distribution du ^{14}C assimilé dans la tige

Au-dessous de l'insertion de la feuille donneuse, les assimilats- ^{14}C se localisent d'abord dans les phloèmes externe et interne (Planche IVa, Fig. 5 et 6) sur une distance voisine de 10 cm et inférieure à 15 cm, puis uniquement dans le phloème externe qui assure seul leur transport vers les racines (Planche IVa, Fig. 7).

Comme précédemment, les traceurs se limitent à un arc de cercle situé du même côté que l'organe donneur (Planche IVa, Fig. 5, 6 et 7).

Au-dessus de la feuille assimilatrice, les traceurs se situent dans tous les faisceaux du phloème interne du rameau axillaire (Planche IVa, Fig. 3 et 4), alors que les autoradiographies de sections effectuées dans ce rameau ne permettent pas de mettre en évidence la présence de traces radioactives dans le phloème externe et cela malgré une longue exposition. Il apparaît donc que seul le phloème interne assure le transport ascendant de ^{14}C vers les organes du sommet de la plante. Les assimilats- ^{14}C exportés par le phloème interne effectuent d'abord un court trajet descendant puis "rebroussement chemin" pour enfin se diriger vers les organes du sommet. Le mouvement des traceurs en direction basi-

fuge assuré par le phloème interne est très net et paraît plus rapide que le mouvement descendant.

b/ distribution du ^{14}C dans les jeunes pétioles

Nous venons de voir que le phloème interne assure seul le transport ascendant du ^{14}C vers les organes du sommet de la plante.

Des autoradiographies de sections réalisées au niveau des jeunes pétioles montrent que seuls les faisceaux du phloème interne sont radioactifs (Planche IVa, Fig. 1 et 2). Ce tissu assure donc seul l'approvisionnement des jeunes feuilles en ^{14}C assimilé et ceci, une heure après le début de l'assimilation du ^{14}C .

c/ distribution du ^{14}C dans les jeunes limbes

Une heure après avoir fait assimiler du $^{14}\text{CO}_2$ à une feuille adulte, toutes les parties des jeunes feuilles reçoivent pour l'essentiel du ^{14}C assimilé (Planche IVb et Planche IVc), même les folioles distales de feuille atteignant les 2/3 environ de leur longueur définitive. Cependant, l'extrémité apicale de ces folioles est peu radioactive (Planche IVb).

La technique autoradiographique utilisée souligne que le phloème interne participe à la distribution du ^{14}C au niveau même des jeunes feuilles. Le film Kodirex placé au-dessus de la feuille, c'est-à-dire près du phloème interne, met en évidence une forte radioactivité des nervures principales et secondaires de chaque foliole (Planche IVb, Fig. 2 et Planche IVc, Fig. 2) alors que le film Kodirex placé au-dessous de la même feuille est moins impressionné par ces nervures (Planche IVb, Fig. 1 et Planche IVc, Fig. 1). Dans ce dernier cas, des rayons β du ^{14}C en provenance du phloème interne sont arrêtés par les tissus foliaires (xylème, phloème externe, parenchymes, épiderme).

Les nervures les plus fines sont légèrement radioactives, bien que ne possédant pas de phloème interne (Planche IVb et Planche IVc). Cette particularité peut résulter d'une distribution du ^{14}C par le xylème après échanges de molécules marquées avec le phloème interne,

ou d'un début de mobilisation, au niveau des tubes criblés externes, du ^{14}C ayant déjà été distribué dans les parenchymes par les tubes criblés internes ou les vaisseaux.

2) Récolte 3 h après le début de l'assimilation

a/ distribution du ^{14}C assimilé dans les tiges

La distribution du ^{14}C présente les mêmes caractéristiques que précédemment :

- le phloème externe assure le transport descendant à longue distance des assimilats (Planche Va, Fig. 4, 5 et 6),
 - la migration ascendante s'effectue par le phloème interne.
- Cependant, au-dessus de la feuille assimilatrice, outre le phloème interne, plusieurs tissus sont maintenant radioactifs : la moelle, et surtout le xylème et le phloème externe (Planche Va, Fig. 2 et 3).

b/ distribution du ^{14}C dans les pétioles de jeunes feuilles

Dans le pétiole des jeunes feuilles atteignant la moitié ou les 2/3 de leur longueur définitive, la majeure partie du ^{14}C se situe dans le phloème interne, mais le phloème externe est aussi radioactif.

c/ distribution du ^{14}C dans les jeunes feuilles

Elles semblent nettement plus radioactives que dans l'expérience précédente (1 h) (Planche Vb).

Par ailleurs, deux différences importantes apparaissent : le phloème externe de la nervure principale et des nervures secondaires des folioles impressionne maintenant le film Kodirex (Planche Vb, Fig. 1); les nervures les plus fines sont très nettement radioactives.

d/ remarque

On retrouve dans cette expérience (3 h) les faits déjà signalés par BONNEMAIN (1969). Rappelons que, dans des expériences de courte durée (1 h), seul le phloème interne est radioactif dans la tige et dans le pétiole des jeunes feuilles. Il nous a donc paru intéressant d'entreprendre des expériences axées sur l'hypothèse de travail suivante :

les traceurs présents dans le phloème externe effectuent un mouvement en retour, basipète, à partir du limbe des jeunes feuilles et non un mouvement ascendant à contre-courant des assimilats exportés par ces feuilles. Nous avons envisagé en particulier d'étudier la distribution des assimilats- ^{14}C en mutilant certaines parties de l'appareil conducteur et notamment le phloème externe de la feuille donneuse.

B - DECORTICATION AUTOUR DU POINT D'INSERTION DE LA FEUILLE DONNEUSE

Pour chacune de ces expériences, nous enlevons le phloème externe de la tige tout autour du point d'insertion du pétiole de la feuille donneuse. Ainsi, celle-ci n'exporte que par le phloème interne.

Etude par autoradiographies

=====

1) Récolte 1 h après le début de l'assimilation

La distribution du ^{14}C assimilé dans la tige au-dessous de la feuille donneuse se caractérise par une concentration de traceurs dans le phloème interne sur une distance de l'ordre de 5 à 10 cm au-delà de laquelle la radioactivité se révèle franchement nulle malgré une longue exposition (1 à 2 mois).

Au-dessus de la feuille assimilatrice, les traceurs sont localisés uniquement dans le phloème interne.

Dans les jeunes feuilles, le ^{14}C assimilé se répartit de façon assez homogène dans le limbe. Les nervures tertiaires ne sont pas nettes : la prise en charge du ^{14}C par le phloème externe ne s'est pas encore opérée.

2) Récolte 3 h après le début de l'assimilation

a/ distribution du ^{14}C assimilé dans la tige

Immédiatement au-dessous de la feuille donneuse, le ^{14}C se localise dans le phloème interne et dans les parenchymes environnants (Planche VIa, Fig. 6). Il est intéressant de constater que de petites

quantités de ^{14}C peuvent être décelées dans le phloème externe de la moitié de la tige opposée à la feuille donneuse. Par ailleurs, des expositions de longue durée (15 jours et 2 mois) permettent de déceler du ^{14}C en divers points du phloème externe à 12 cm au-dessous de l'insertion de la feuille donneuse (Planche VIa, Fig. 7).

Au-dessus de l'organe donneur, la concentration en ^{14}C du phloème externe augmente au fur et à mesure que l'on s'élève dans la tige (Planche VIa, Fig. 3, 4 et 5 ; Planche VIb), le phloème interne demeurant toutefois le tissu le plus radioactif (Planche VIb).

b/ distribution du ^{14}C assimilé dans le pétiole

Elle est semblable à celle observée dans les pétioles des plantes intactes: le ^{14}C est présent dans le phloème externe et le phloème interne, ce dernier tissu restant le plus radioactif (Planche VIa, Fig. 1 et 2 ; Planche VIc).

c/ distribution du ^{14}C assimilé dans les jeunes feuilles

La suppression du phloème externe autour du pétiole donneur ne modifie en rien la distribution du ^{14}C dans les jeunes feuilles (Planche VI d, Fig. 1 et 2).

Soulignons que le phloème externe de toutes les nervures est fortement radioactif.

3) Récolte 6 h après le début de l'assimilation du ^{14}C

La distribution des traceurs dans la tige est sensiblement la même que dans l'expérience précédente de décortication (3 h). Toutefois, une différence importante apparaît au niveau des jeunes feuilles : la radioactivité des nervures a nettement diminué par rapport à ce qu'elle était dans l'expérience ci-dessus. Tout se passe comme si une partie du ^{14}C importé était exportée après avoir été concentrée au niveau des fines nervures.

Remarque
.....

Les résultats obtenus corroborent l'idée d'un mouvement en retour du ^{14}C assimilé dans le phloème externe et suggèrent que le phloème externe des fines nervures des feuilles en voie de croissance est le point de départ de ce mouvement.

Etude par comptage

=====

Dans cette série de manipulations, les différentes parties de la plante (Fig. 10) sont isolées et congelées 3 h ou 6 h après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$. Elles sont ensuite lyophilisées, finement broyées et leur radioactivité est mesurée. 18 Plantes ont été utilisées (2 lots de 9).

Pour mieux suivre ce qui se passe au niveau des feuilles qui achèvent leur croissance (feuille "a" et feuille "b"), nous avons distingué plusieurs parties : pétiole et nervure principale, foliole distale, folioles médianes I, folioles médianes II, folioles proximales et petites folioles (Fig. 11). Par ailleurs, chaque grande foliole est découpée en trois parties de longueur égale : partie apicale, partie médiane et partie basale. La jeune feuille "a" atteint environ les $2/5$ de sa longueur définitive et la feuille "b" les $2/3$.

L'analyse par comptage de la répartition du ^{14}C dans les différentes parties de la plante montre que la quantité de traceurs exportée par la feuille donneuse au bout de 3 h se situe entre 3 et 15 % en moyenne de la radioactivité fournie initialement à cette feuille sous forme de $^{14}\text{CO}_2$. Les quantités d'assimilats- ^{14}C exportés au bout de 6 h ne sont pas significativement différentes (Fig. 12).

La distribution des assimilats- ^{14}C dans les différents organes n'est pas toujours identique d'une plante à l'autre, ce qui explique parfois les grandes valeurs d'écart-type.

1) Récolte 3 h après le début de l'assimilation (Fig. 12)

D'importantes quantités de ^{14}C exporté sont présentes dans l'ensemble de la tige (69 % en moyenne avec des valeurs oscillant entre 43 et 88 %). Le fragment de tige T_1 au-dessus de la feuille donneuse contient en moyenne 33 % et le fragment de tige T_2 (les 15 cm de tige sous-jacents à la feuille exportatrice), 35 %. Nous ne retrouvons dans le fragment de tige T_3 (la partie basale de la tige) qu'un faible pourcentage de radioactivité exportée (1,1 % en moyenne). De même, les racines (0,15 % de ^{14}C exporté) et les feuilles adultes sous-jacentes à la feuille donneuse (0,77 % de ^{14}C exporté) ne reçoivent que très peu de molécules- ^{14}C .

Les feuilles adultes sus-jacentes à l'organe donneur reçoivent en moyenne 3,7 % et l'ensemble de toutes les feuilles adultes 4,47 %.

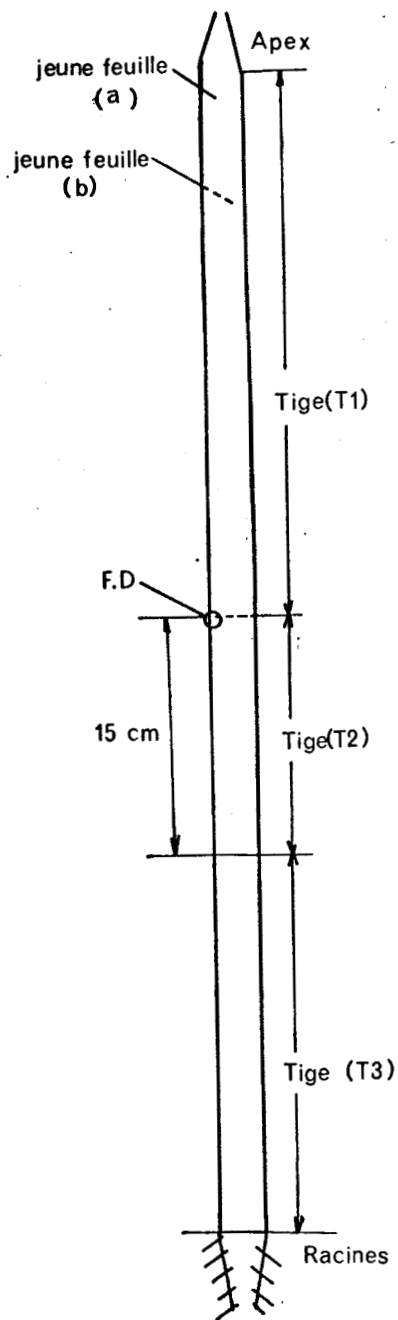


FIG. 10 : Schéma d'une plante de Tomate

- T_1 : partie de tige au-dessus de la feuille donneuse
- T_2 : les 15 cm de tige sous-jacents à la feuille exportatrice
- T_3 : partie basale de la tige
- Apex : jeunes organes du sommet (bourgeons, très jeunes feuilles, jeunes entrenœuds).

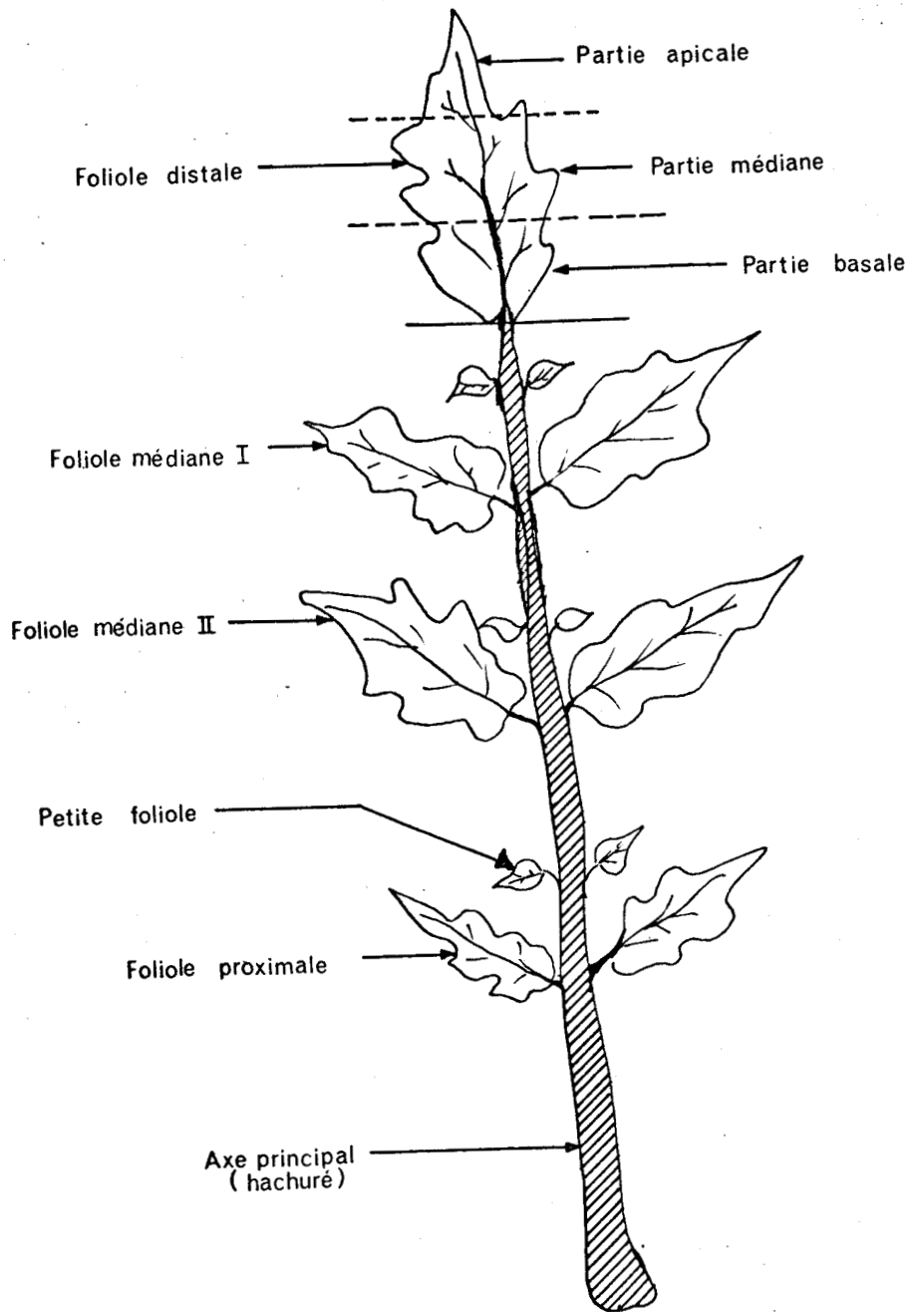


FIG. 11 : Schéma d'une jeune feuille de Tomate. On distingue les folioles proximales, médianes I et II et distale. Chacune de ces folioles est subdivisée en trois parties égales (basale, médiane et apicale).

Les deux jeunes feuilles "a" et "b" constituent un ensemble receveur important, surtout si l'on considère la radioactivité par unité de poids sec. Elles retiennent en moyenne 15,41 % des assimilats exportés, avec des valeurs oscillant entre 4 et 37 %.

L'"apex", c'est-à-dire les jeunes organes du sommet (bourgeons, très jeunes feuilles, jeunes entre-nœuds), contient 10 % en moyenne de la radioactivité totale exportée.

Au niveau des "jeunes feuilles" (Fig. 13a et Fig. 14a), on observe que :

- toutes les folioles et les axes principaux des jeunes feuilles "a" et "b" reçoivent du ^{14}C ;
- les différentes parties de ces folioles reçoivent du ^{14}C (Fig. 13b à Fig. 13e et Fig. 14b à Fig. 14e);
- le pourcentage de ^{14}C varie avec les différentes folioles : les folioles distales reçoivent moins de molécules- ^{14}C que les médianes et ces dernières, moins que les proximales (Fig. 13a et Fig. 14a);
- les mêmes variations de la radioactivité s'observent au niveau de chaque foliole : la partie apicale contient moins d'assimilats- ^{14}C que la partie médiane et, cette dernière, moins que la partie basale (Figs. 13b à 13e et Fig. 14b à Fig. 14e).

2) Récolte 6 h après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$

On observe (Fig. 12) :

- une diminution de la radioactivité de l'ensemble de la tige, due essentiellement à une baisse de la teneur en ^{14}C du fragment T_2 ;
- une augmentation légère mais significative de la radioactivité du système racinaire;
- une absence de modification significative de la teneur en ^{14}C de l'ensemble des feuilles adultes;
- une très nette augmentation de la radioactivité des "jeunes feuilles";

FIG. 12 : Evolution de la radioactivité des principaux organes de la plante en fonction de la durée de l'expérience. La teneur en assimilats-¹⁴C des différents organes (tige, feuilles, racines) est exprimée en pourcentage par rapport à la radioactivité totale de la plante.

T₁ : partie supérieure de la tige au-dessus de la feuille donneuse

T₂ : les 15 cm de tige sous-jacents à la feuille exportatrice

T₃ : partie basale de la tige

T₁ + T₂ + T₃ : ensemble de la tige.

Feuilles adultes (1) : feuilles adultes situées au-dessus de la feuille exportatrice

Feuilles adultes (2) : feuilles situées au-dessous de la feuille donneuse

Feuilles adultes (1 + 2) : ensemble des feuilles adultes

FIG. 12

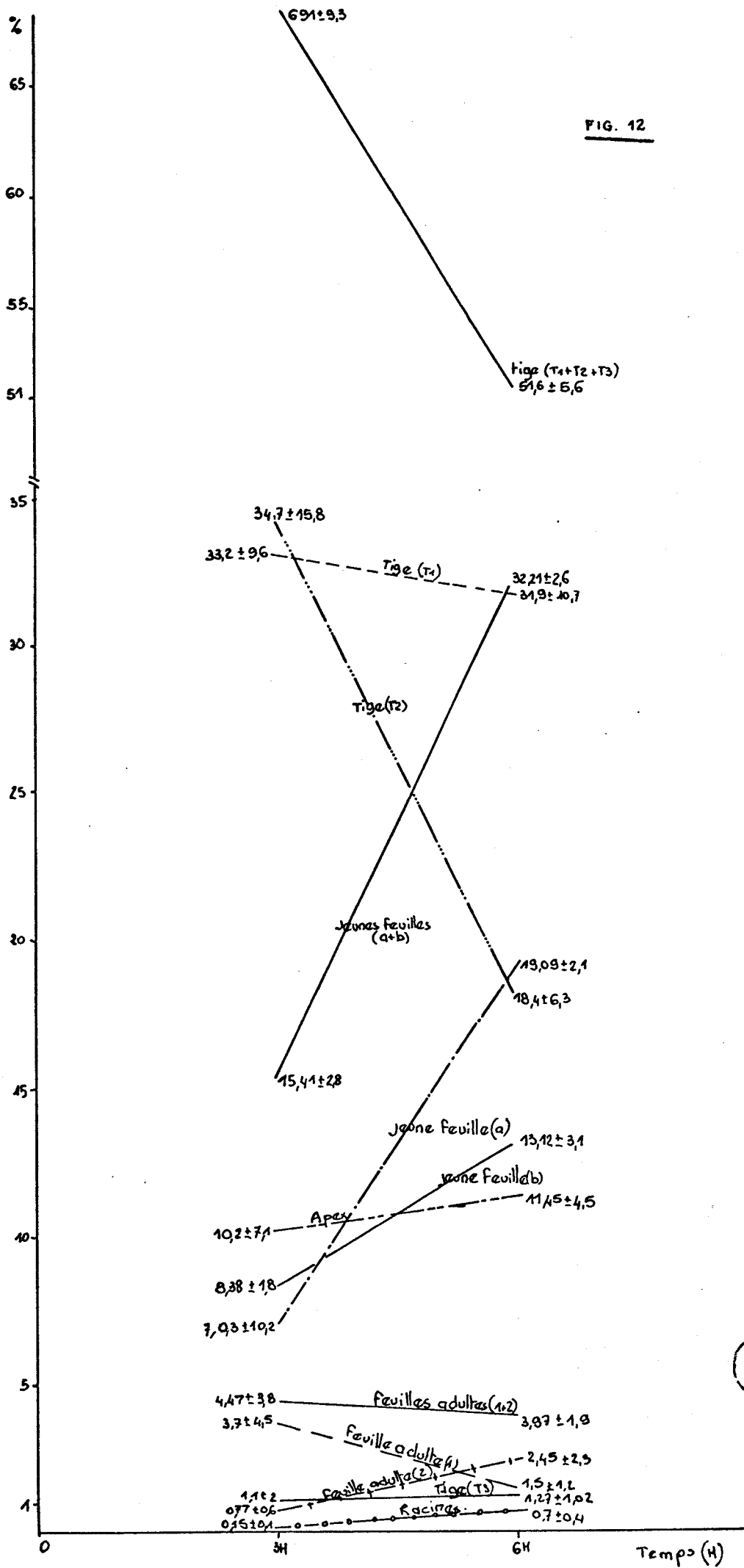
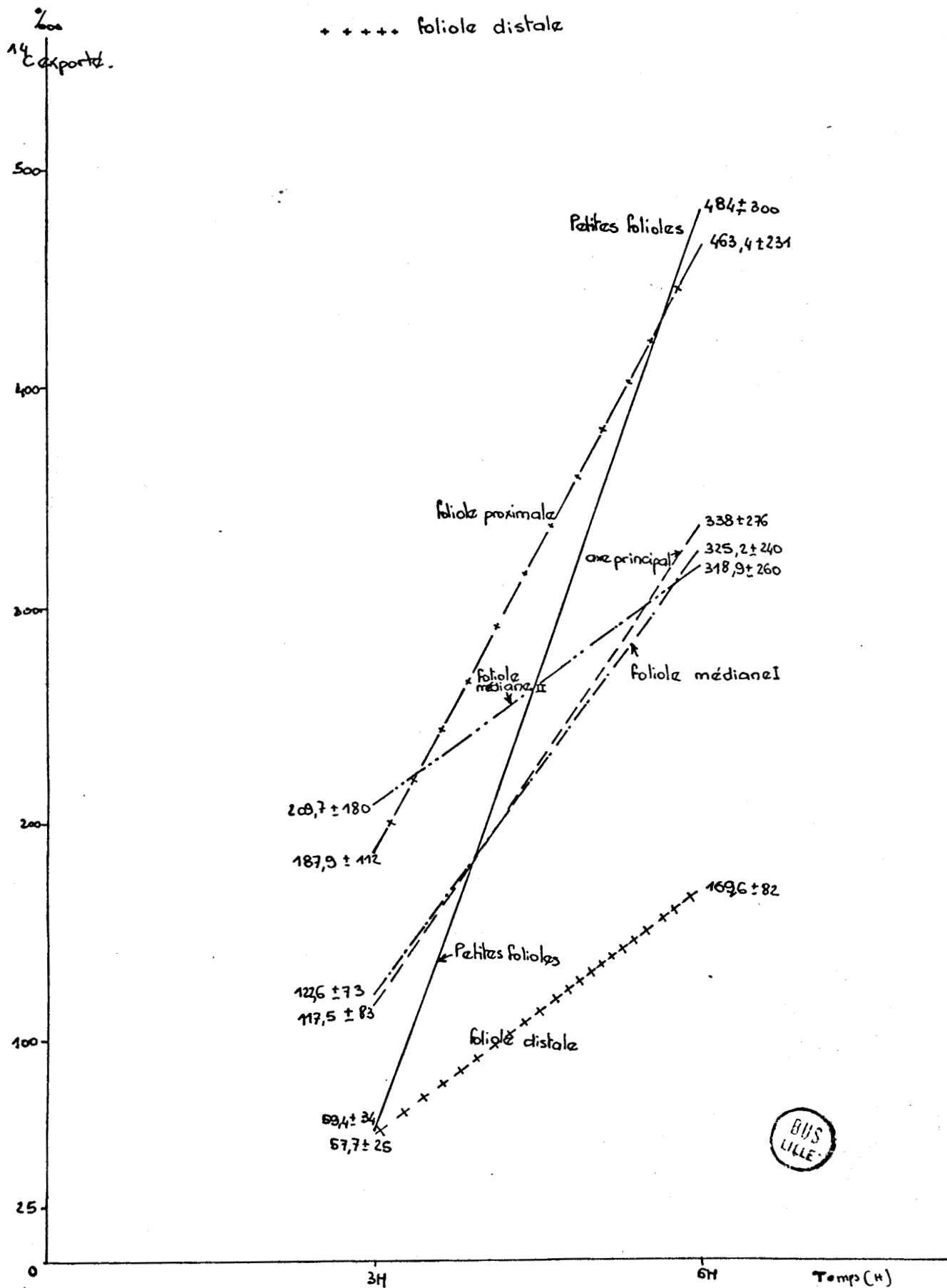


FIG. 13a : Jeune feuille "a" : Evolution de la radioactivité de ses différentes parties en fonction de la durée de l'expérience. La teneur en molécules-¹⁴C de l'axe principal, des folioles proximales, médianes (I et II) et distale est exprimée en o/oo par rapport à la radioactivité totale de la plante.



FIG. 13a

- Petites folioles
- - - - - axe principal
- + - + - foliole proximale
- . - . - foliole médiane II
- . . . - foliole médiane I
- + + + + + foliole distale



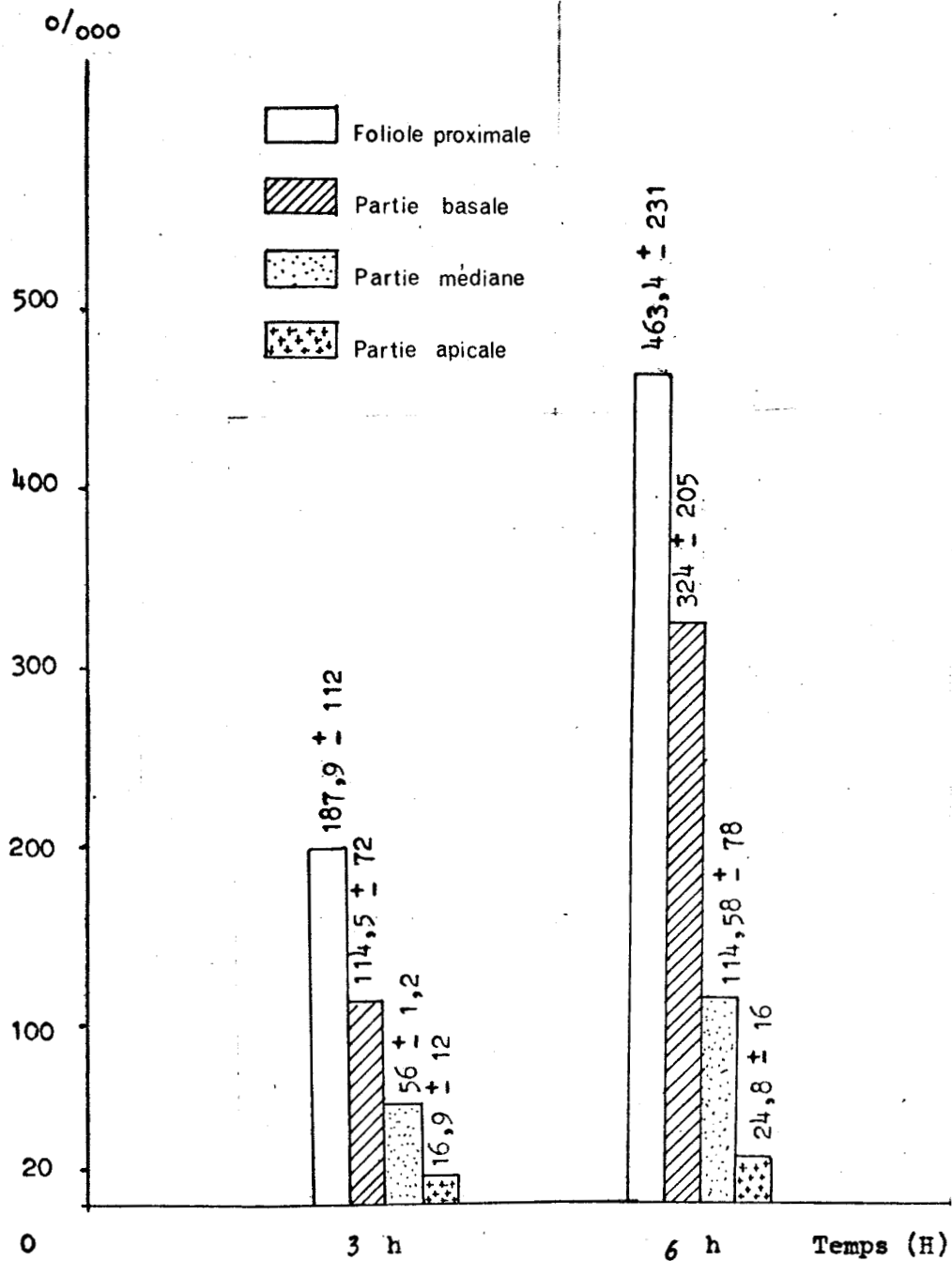


FIG. 13b : Jeune feuille "a" : Evolution de la radioactivité de la foliole proximale et de ses différentes parties en fonction de la durée de l'expérience. La teneur en molécules-¹⁴C de l'ensemble de la foliole et de ses parties basale, médiane et apicale est exprimée en ‰ par rapport à la radioactivité de la plante.

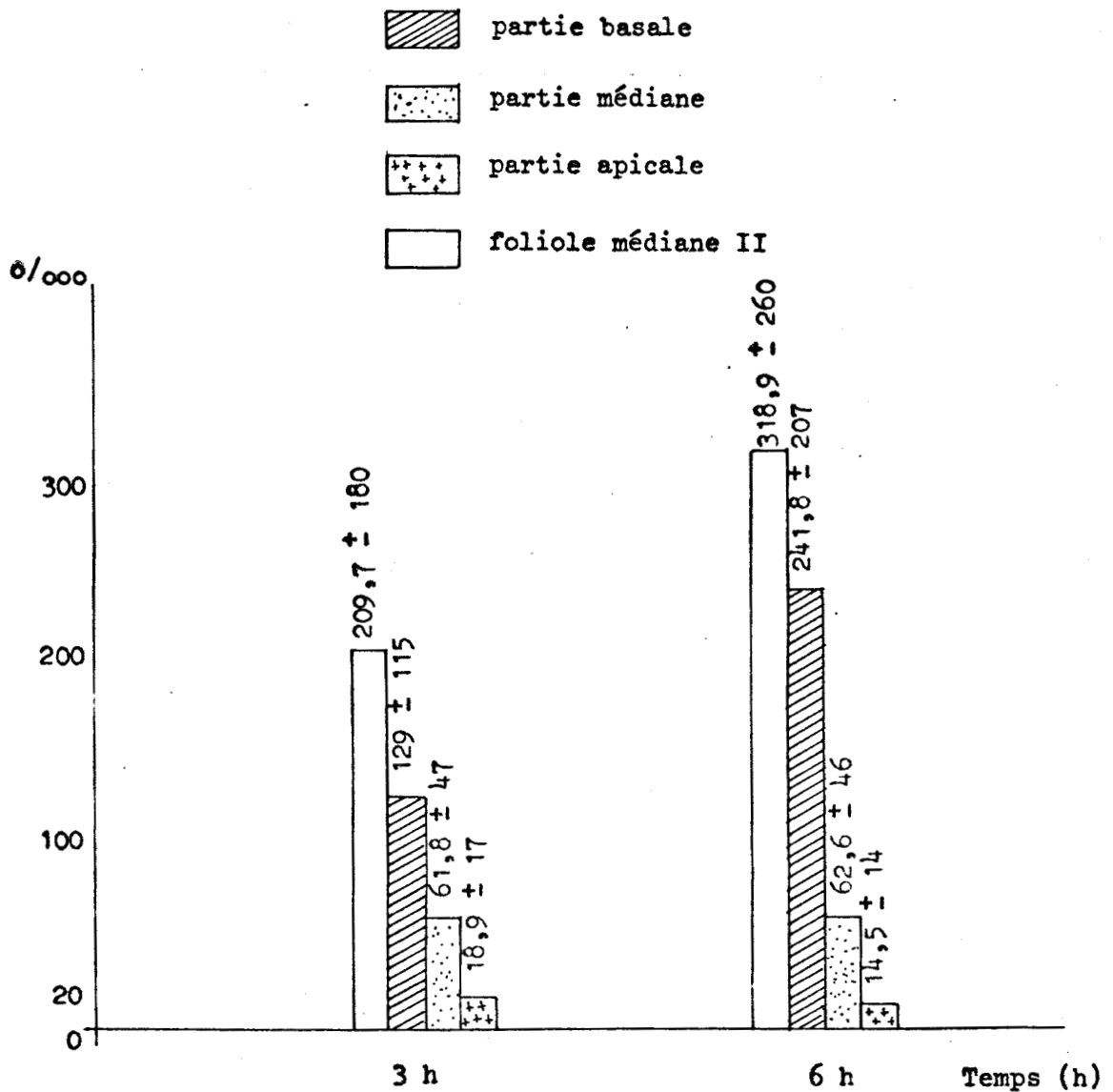


FIG. 13c : Jeune feuille "a". Foliole médiane II.

Evolution de la radioactivité de l'ensemble de la foliole et de ses différentes parties en fonction de la durée de l'expérience. La teneur en molécules de l'ensemble de la foliole et de ses parties basale, médiane et apicale est exprimée en ‰ par rapport à la radioactivité de la plante.



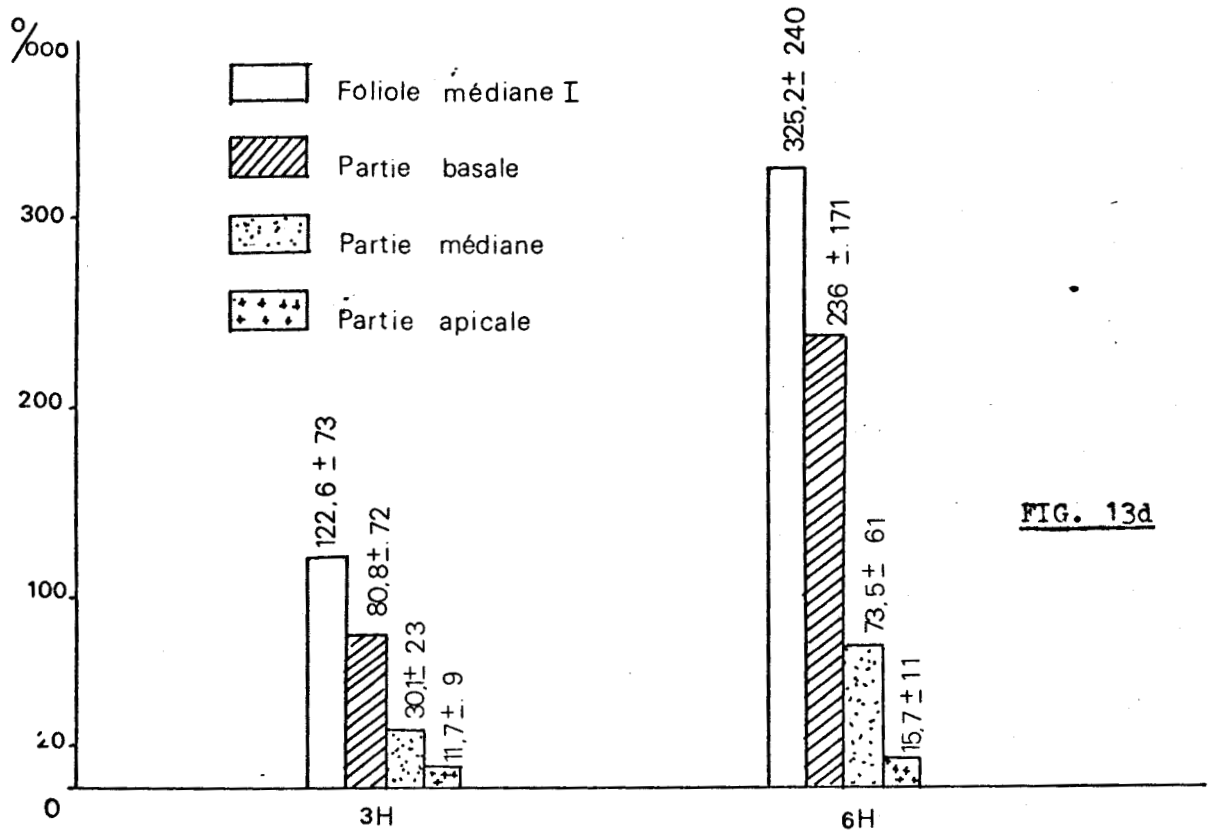


FIG. 13d

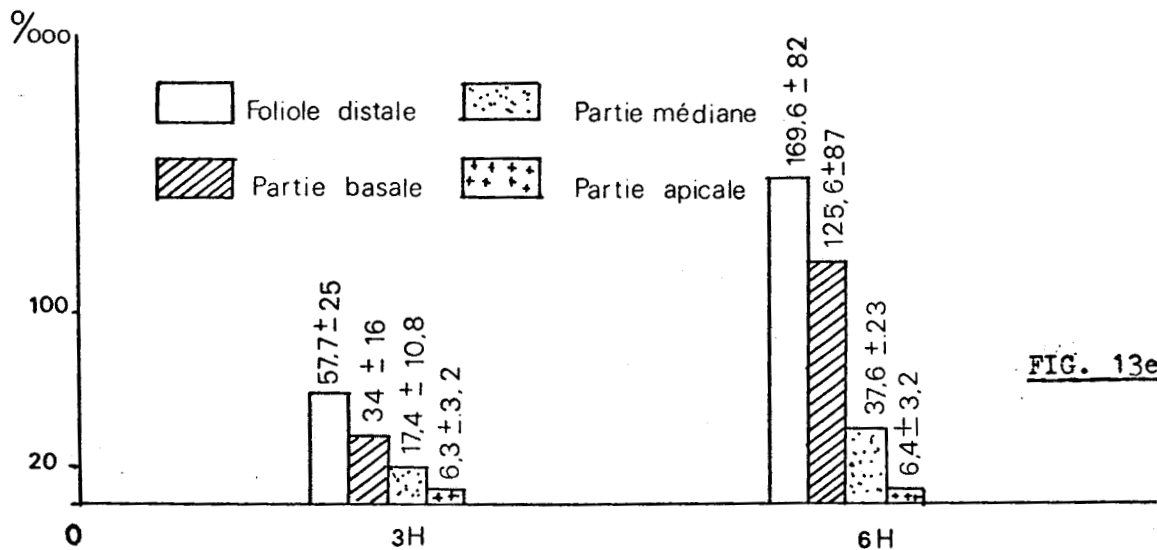


FIG. 13e

FIG. 13d : Jeune feuille "a". Foliole médiane I.:

Evolution de la radioactivité de l'ensemble de la foliole et de ses différentes parties en fonction de la durée de l'expérience. La teneur en molécules de l'ensemble de la foliole et de ses parties basale, médiane et apicale est exprimée en ‰ par rapport à la radioactivité de la plante.

FIG. 13e : Jeune feuille "a". Foliole distale.

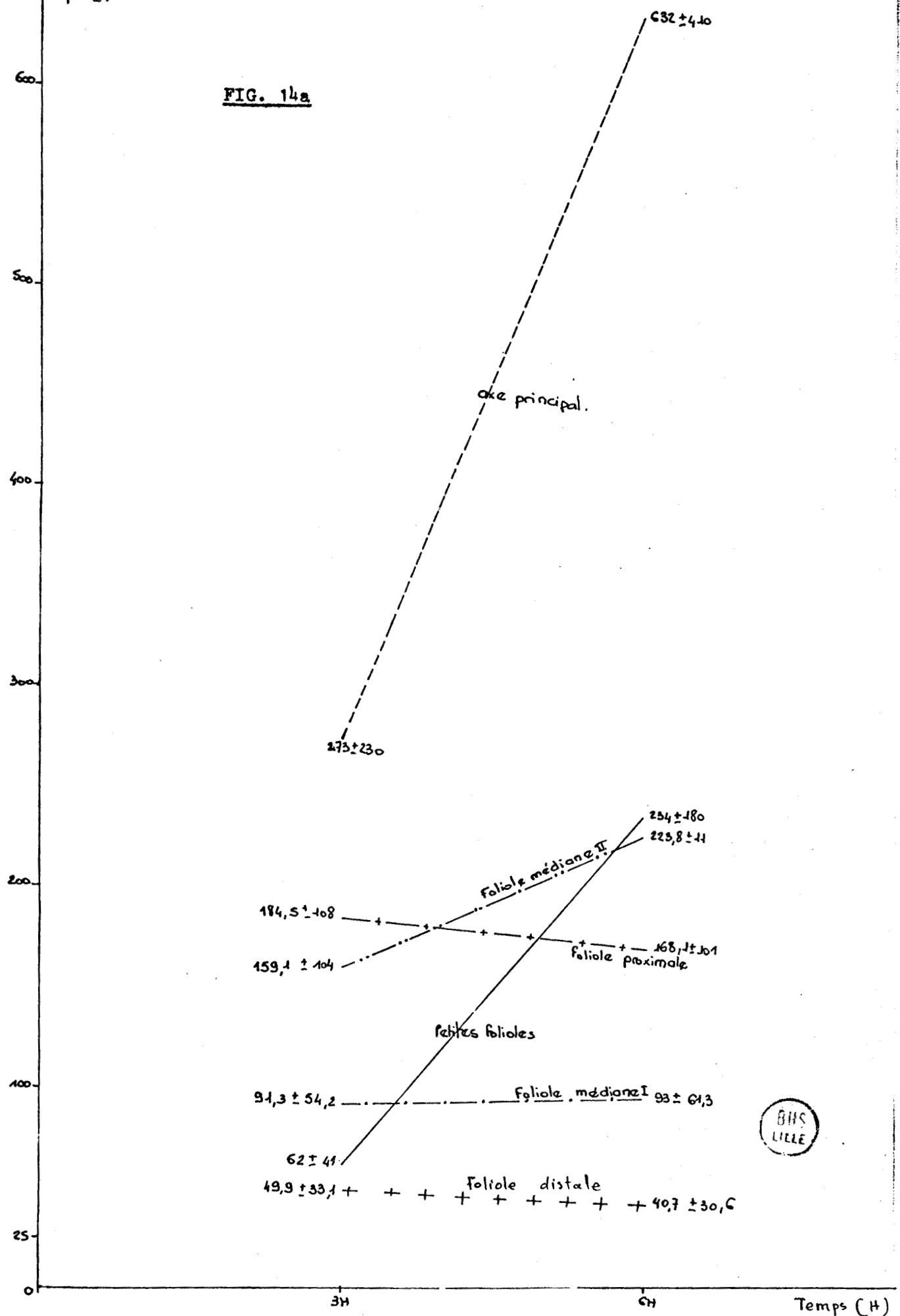
même légende que pour la Fig. ci-dessus 13d.



FIG. 14a : Jeune feuille "b" : Evolution de la radioactivité de ses différentes parties en fonction de la durée de l'expérience. La teneur en molécules-¹⁴C de l'axe principal, des folioles, proximales, médianes (I et II) et distale est exprimée en ‰ par rapport à la radioactivité totale de la plante.

1000
14°C exporté.

FIG. 14a



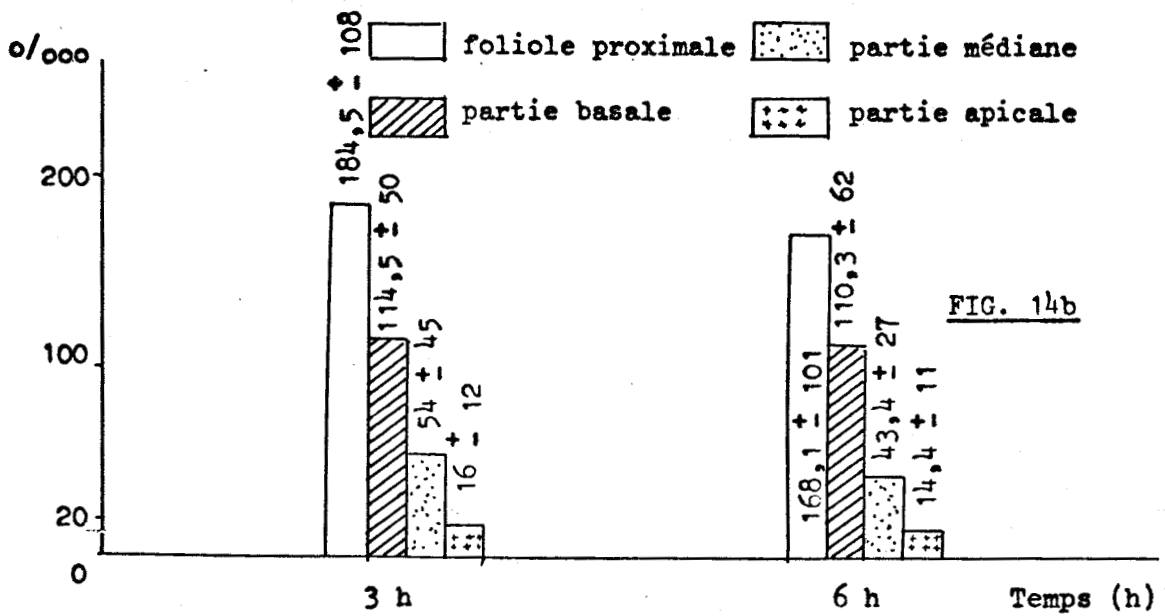


FIG. 14b

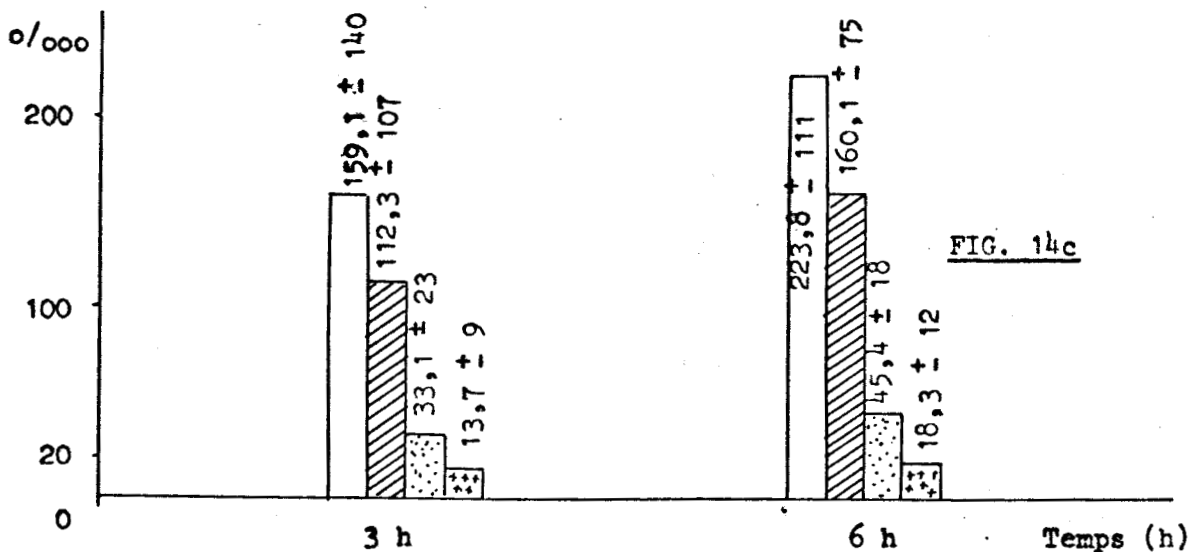
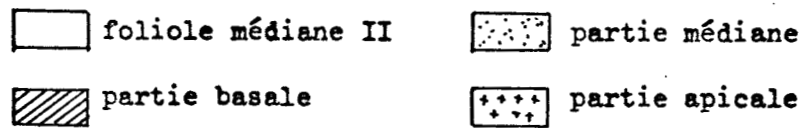


FIG. 14c

FIG. 14b : Jeune feuille "b". Foliole proximale.

Evolution de la radioactivité de l'ensemble de la foliole et de ses différentes parties en fonction de la durée de l'expérience. La teneur en molécules ^{14}C de la foliole et de ses différentes parties (basale, médiane et apicale) est exprimée en ‰ par rapport à radioactivité de la plante.

FIG. 14c : Jeune feuille "b". Foliole médiane II.

même légende que pour la Fig. ci-dessus 14b.



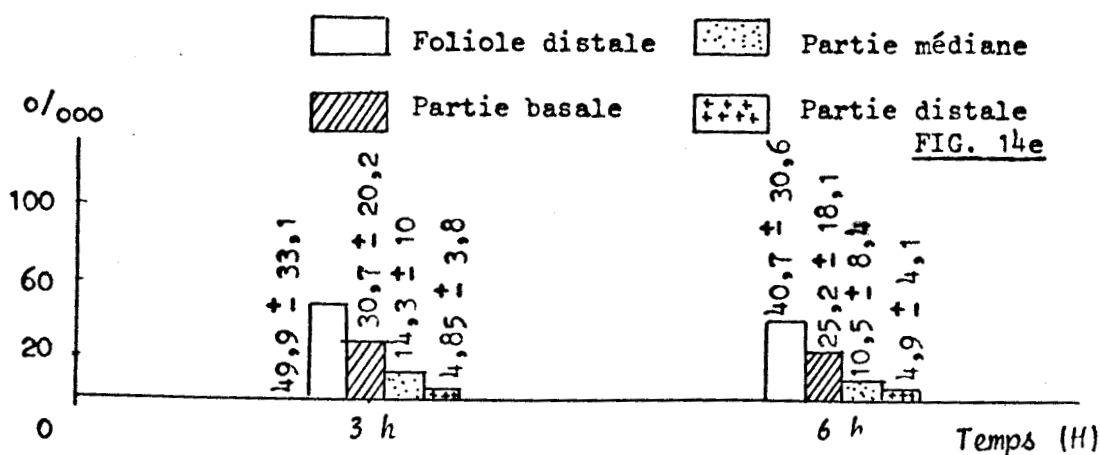
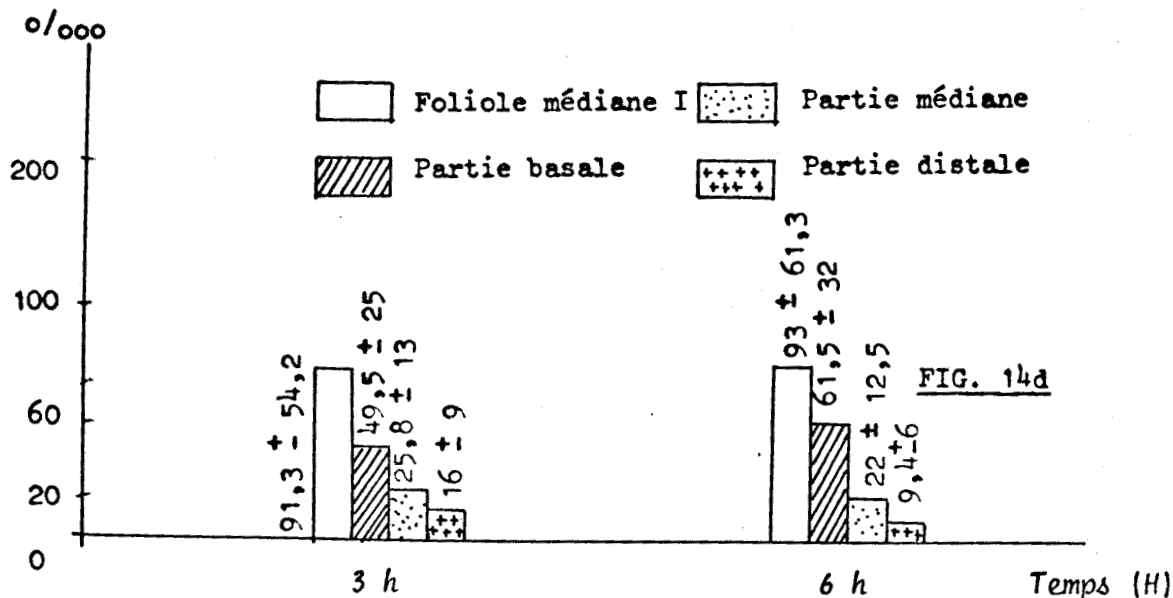


FIG. 14d : Jeune feuille "b". Foliole médiane I.

Evolution de la radioactivité de l'ensemble de la foliole et de ses différentes parties en fonction de la durée de l'expérience. La teneur en molécules-¹⁴C de la foliole et de ses différentes parties (basale, médiane et apicale) est exprimée en o/ooo par rapport à la radioactivité de la plante.

FIG. 14e : Jeune feuille "b". Foliole distale.

même légende que pour la Fig. ci-dessus 14d.



- une absence de variation significative de la teneur en ^{14}C de l'apex.

L'augmentation de la teneur en ^{14}C de la jeune feuille "a" est de façon significative plus accusée que celle de la feuille "b" (Fig. 12). Toutes les parties de la feuille "a" participent à cette élévation de radioactivité : axe principal (Fig. 13a), grandes folioles (Fig. 13a à Fig. 13c) et petites folioles (Fig. 13a). Cependant, la teneur en ^{14}C de la partie apicale des grandes folioles n'offre en général pas de variations significatives (Fig. 13b à Fig. 13c).

Au niveau de la feuille "b", par contre, l'augmentation de la radioactivité est seulement nette dans les jeunes folioles et dans l'axe principal (Fig. 14a) (ce dernier est devenu un centre receveur particulièrement important). Il convient de souligner à ce sujet que l'axe principal de la feuille "b" contient en moyenne deux fois plus de ^{14}C que celui de la feuille "a" (Fig. 13a et Fig. 14a). L'évolution de la teneur en molécules marquées des grandes folioles n'est pas significative en passant d'une durée de transport de 3 h à une durée de 6 h (Figs. 14a, 14b, 14d et 14e). Cependant, une tendance à une baisse de radioactivité, d'une part, de la foliole distale (Fig. 14e) (en particulier ses parties basales et médianes) et d'autre part, de la partie médiane de diverses autres folioles (Figs 14e, 14d et 14b) mérite de retenir l'attention. Cette tendance à une baisse de radioactivité est compatible avec l'idée d'un mouvement en retour d'une fraction du ^{14}C importé. Par ailleurs, l'augmentation tardive de la radioactivité des racines corrobore l'idée de l'existence de ce mouvement.

C - DECORTICATION AUTOUR DU POINT D'INSERTION DU PETIOLE DE LA FEUILLE DONNEUSE, ET SUPPRESSION DES FEUILLES ADULTES SUS-JACENTES A CETTE DERNIERE

1) Récolte 3 h après le début de l'assimilation du ^{14}C

La suppression des feuilles adultes situées au-dessus de la feuille **donneuse** ne modifie pas la distribution des traceurs dans la tige et dans les jeunes feuilles. Celles-ci continuent d'importer normalement les assimilats- ^{14}C exportés par la feuille donneuse.

2) Récolte 6 h après le début de l'assimilation du ^{14}C

La suppression des feuilles adultes sus-jacentes à la feuille assimilatrice n'entraîne aucune modification dans la distribu-

tion des traceurs par rapport à l'expérience précédente (Chapitre B, 2). Cependant, dans les jeunes feuilles, on note une nette diminution de la radioactivité des nervures (Planche VII).

3) Récolte 12 h après le début de l'assimilation du ^{14}C

12 h après le début de l'expérience, très près du point d'insertion, immédiatement au-dessous et au-dessus de la feuille donneuse, le ^{14}C se situe dans tous les tissus conducteurs et les parenchymes voisins (Planche VIII, Figs 1, 2 et 3).

Au-dessous du pétiole donneur, les traceurs se retrouvent jusque dans la base de la tige. Un mouvement descendant de ^{14}C assimilé dans le phloème externe apparaît nettement dans cette expérience de longue durée (Planche VIII, Fig. 4 et 5).

D - DECORTICATION AUTOUR DU POINT D'INSERTION DE LA FEUILLE DONNEUSE AVEC SUPPRESSION DES JEUNES FEUILLES

1) Expériences de 6 h

6 h après le début de l'expérience, dans la plupart des cas, le transport ascendant du ^{14}C est beaucoup plus faible que dans les expériences réalisées jusqu'alors (Planche IX, Figs 1 à 3). Dans deux cas sur dix expériences le mouvement ascendant atteint le sommet de la tige, mais l'intensité des taches radioactives au niveau de l'interne s'affaiblit nettement au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la feuille donneuse.

Dans la tige, au-dessus de la feuille donneuse, le phloème externe n'est pas radioactif.

Au-dessous de la feuille donneuse, les traceurs se retrouvent seulement dans le phloème interne et parfois même très loin dans la partie basale de la tige.

Sur quelques autoradiographies (Planche IX, Figs 5 et 6), on observe des assimilats- ^{14}C dans le phloème externe. La présence de ces assimilats résulte en fait d'échanges entre le phloème interne et le phloème externe au niveau d'un noeud (Planche IX, Fig. 5). Ces échanges sont suivis d'un mouvement descendant de ^{14}C dans ce dernier tissu (Planche IX, Fig. 6).

La présence occasionnelle de petites quantités de traceurs dans l'externe au-dessous d'un noeud -alors que ce tissu n'en contient pas au-dessus- résulte vraisemblablement d'échanges latéraux entre les tissus.

2) Expériences de 12 h

Les résultats généraux observés dans l'ensemble des expériences de 6 h se confirment ici :

- le mouvement ascendant des traceurs dans le phloème interne est faible ou inexistant;
- le mouvement descendant est assuré par l'interne qui est seul radioactif;
- la présence assez rare de petites quantités de traceurs dans l'externe au-dessous d'un noeud résulte des échanges entre les phloèmes interne et l'externe. Dans un seul cas sur huit expériences, le mouvement ascendant dans le phloème interne atteint le sommet de la tige.

A la suite de nos expériences de 6 et 12 h, nous pouvons signaler que la suppression des "jeunes feuilles" a des répercussions sur le mouvement des assimilats dans le phloème interne si la feuille donneuse est séparée de l'apex par plusieurs feuilles adultes. Dans la moitié basale de la tige, nous avons pu observer un mouvement descendant de ^{14}C dans le phloème externe, non à partir des organes de la région apicale mais à la suite d'échanges entre les tissus criblés internes et externes au niveau d'un noeud.

E - DECORTICATION AUTOUR DU POINT D'INSERTION DE LA FEUILLE DONNEUSE ET SUPPRESSION DES FEUILLES EN VOIE DE CROISSANCE ET DES FEUILLES ADULTES SUS-JACENTES A CETTE DERNIERE

La plante est récoltée 5 ou 6 h après le début de l'expérience.

Avec la suppression des feuilles en voie de croissance en même temps que les feuilles adultes sus-jacentes à la feuille donneuse, il est remarquable de constater que, pour toutes les expériences, le ^{14}C effectue le mouvement ascendant dans le phloème interne et que le mouvement en retour ne se produit pas. En effet, il n'y a pas de ^{14}C dans le phloème externe quel que soit le niveau (Planche X, Figs. 1 à 8, et Planche XI).

Les traceurs ne circulent que dans le phloème interne à partir duquel se fait une migration latérale au profit des parenchymes voisins et du xylème secondaire, notamment de sa partie externe (microautoradiographie, Planche XI). Par ailleurs, contrairement à ce que nous avons pu observer dans les expériences précédentes (Chapitre C), le mouvement de ^{14}C assimilé dans le phloème interne n'a pas été modifié : court trajet descendant au sortir de la feuille donneuse (Planche X, Fig. 5 à 8), puis mouvement ascendant jusqu'au sommet de la tige (Planche X, Fig. 1 à 4)

F - DECORTICATION AUTOUR DE L'INSERTION DE LA FEUILLE DONNEUSE ET SECTION DE NERVURES DANS LES FEUILLES EN VOIE DE CROISSANCE

1) Section d'une nervure secondaire de foliole

Juste avant le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une feuille adulte, on sectionne à sa base une nervure secondaire de la partie médiane ou basale de folioles distales, médianes ou proximales appartenant à des feuilles en voie de croissance (2/3 environ de leur longueur définitive). La plante est congelée 3 h ou 6 h après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$.

La Planche XIIa montre une partie du limbe de jeune feuille avec une nervure secondaire sectionnée près de la nervure principale. Malgré cette opération, cette nervure secondaire contient du ^{14}C . Il s'agit donc de molécules- ^{14}C qui s'y trouvent rassemblées après avoir été au préalable importées et distribuées par les cellules conductrices appartenant à d'autres nervures. Le film Kodirex situé au-dessous du limbe (Planche XIIb, Fig. 1) donne une image plus nette des nervures sectionnées (flèches) que le film situé au-dessus (Planche XIIb, Fig. 2, flèches). Cette particularité souligne que le ^{14}C se localise principalement dans le phloème externe.

Enfin, la concentration du ^{14}C est particulièrement élevée en bordure même de la section (Planche XIIa, flèche). Cette accumulation paraît rendre compte du mouvement basipète des molécules- ^{14}C en amont de la section.

2) Section en "U" au niveau d'une nervure principale ou secondaire de foliole

Lorsqu'on pratique une section en "U", au niveau d'une nervure principale ou secondaire (Planche XIIc, Figs 1 et 2), le ^{14}C pénètre

à l'intérieur du "U", même s'il s'agit d'une foliole distale ou "médiane I". Le ^{14}C est situé plus précisément dans la nervure principale. Au niveau de cette dernière et de la nervure secondaire, à l'intérieur du "U", les molécules marquées effectuent nécessairement un mouvement en retour basipète (Planche XIIc, Figs 1 et 2).

IV NATURE DES SUBSTANCES TRANSPORTÉES

=====

1) A partir des jeunes feuilles

Les jeunes feuilles atteignant des 2/5e aux 3/5e de leur longueur définitive ont assimilé du $^{14}\text{CO}_2$ pendant 20 minutes. La plante est congelée 30 minutes après le début de l'assimilation. On prélève une partie de la base du pétiole donneur et 5 cm de tige sous-jacents à ce dernier, y compris son point d'insertion à la tige.

L'analyse chromatographique de cet ensemble pétiole-tige montre la présence d'une importante quantité de molécules- ^{14}C extractibles représentée par le saccharose, le glucose et le fructose (Fig. 15a et b). Ces glucides correspondent à 98,7 % en moyenne de la radioactivité totale mesurée par comptage.

Avec les solvants acétate d'éthyle/acide acétique/eau (3/3/1) (solvant a) et butanol/acide acétique/eau (4/1/5) (solvant b), le saccharose représente environ 50 % (50,5 % pour le solvant (a) et 49,39 % pour le solvant (b)) des glucides identifiés, le glucose 39,4 % (39,14 % pour le solvant (a) et 39,6 % pour le solvant (b)) et le fructose, 10,6% (10,34 % pour le solvant (a) et 10,93 % pour le solvant (b)). Le rapport $\frac{\text{Hexoses}}{\text{Saccharose}}$ est voisin de 1 (0,97 pour le solvant (a) et 1 pour le solvant (b)).

2) A partir des feuilles adultes

Des feuilles adultes ont assimilé du $^{14}\text{CO}_2$ pendant 20 minutes. La plante est congelée 1 h après le début de l'assimilation.

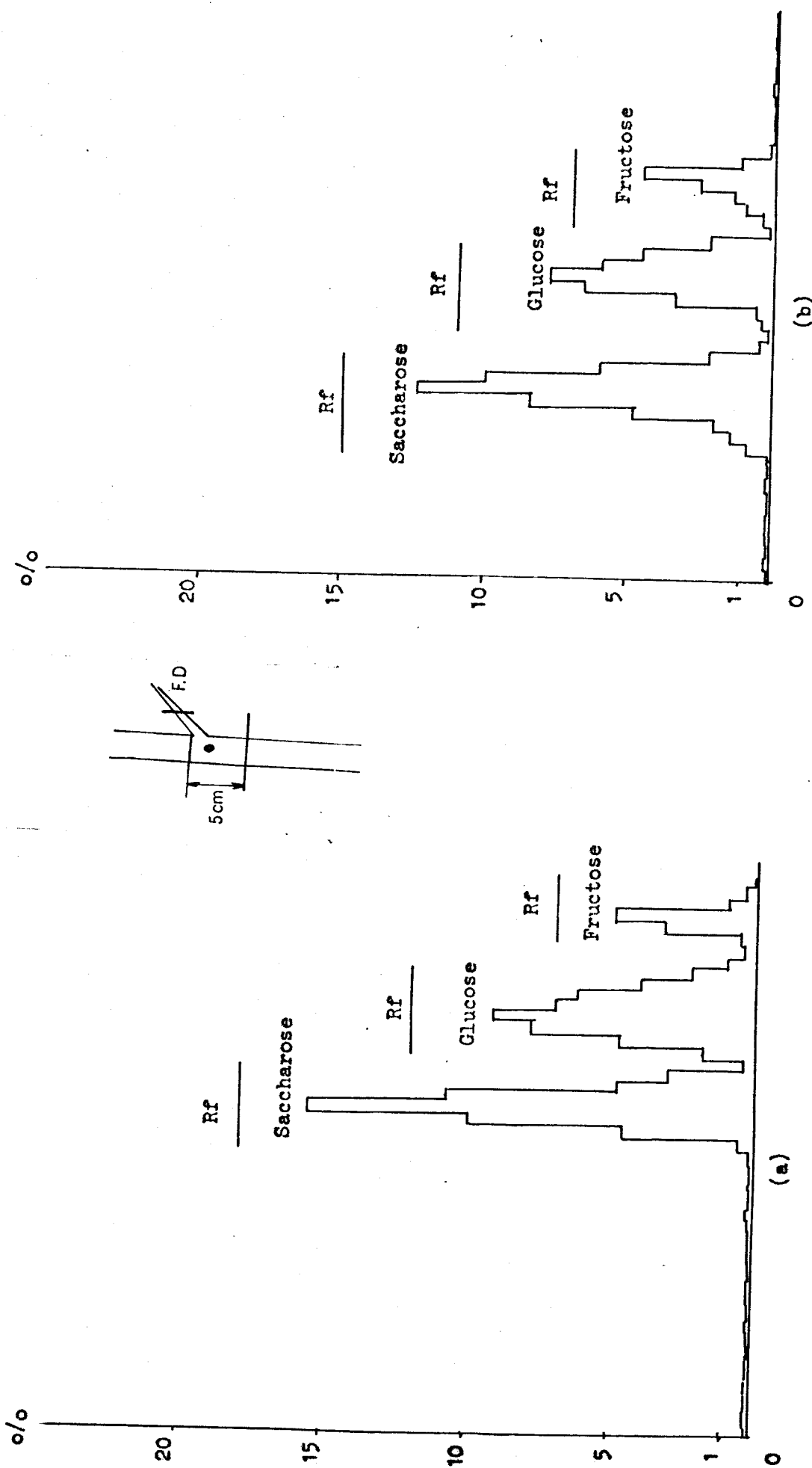


FIG. 15a et b : Distribution de la radioactivité sur des chromatogrammes d'extraits de tiges de tomates récoltées 30 mn après le début de l'assimilation de ^{14}C ($25 \mu\text{Ci}$) par une feuille en voie de croissance. Ces figures correspondent à des chromatogrammes d'extrait des 5 cm de tige sous-jacents au pétiole 'donneur', effectués respectivement dans acétate d'éthyle-acide acétique-eau (a) et dans butanol-acide acétique-eau (b). Les traits horizontaux représentent les Rf des témoins internes.



Au-dessus et au-dessous de la feuille donneuse, nous avons prélevé de part et d'autre de cette dernière les 5 premiers centimètres de tige.

Au-dessous de la feuille assimilatrice, à partir des 15 premiers centimètres sous-jacents à cette dernière, nous avons prélevé 8 cm de tige.

a/ une analyse chromatographique des produits extractibles des 5 premiers centimètres de tige situés immédiatement au-dessous de la feuille réceptrice met en évidence trois taches, la première correspondant au Rf du saccharose, la deuxième au Rf du glucose et la troisième au Rf du fructose (Fig. 16a et b). Ces trois sucres extractibles représentent 98,7 % en moyenne de la radioactivité totale estimée par comptage. Le saccharose représente environ 51 % (51 % pour le solvant (a) et 50,9 % pour le solvant (b)) des glucides identifiés, le glucose 38,9 % (39 % pour le solvant (a) et 38,74 % pour le solvant (b)), et le fructose, 10,1 % (9,9 % pour le solvant (a) et 10,3 % pour le solvant (b)). Le rapport $\frac{\text{Hexoses}}{\text{Saccharose}}$ est égal à 0,96 (0,96 pour le solvant (a) et 0,96 pour le solvant (b)).

b/ l'analyse chromatographique des 5 premiers centimètres de tige immédiatement au-dessus de la feuille donneuse montre également la présence de saccharose, de glucose et de fructose (Fig. 17a et b).

Ces glucides représentent 98,6 % en moyenne de la radioactivité totale estimée par comptage. Le saccharose représente environ 55,5 % (55,6 % pour le solvant (a) 55,4 % pour le solvant (b)), le glucose 34 % (34,3% pour le solvant (a) et 33,6% pour le solvant (b)), et le fructose 10,1% (9,75% pour le solvant (a) et 10,54% pour le solvant (b)). Le rapport $\frac{\text{Hexoses}}{\text{Saccharose}}$ est peu différent de 0,8 (0,79 pour le solvant (a) et 0,80 pour le solvant (b)).

c/ des analyses chromatographiques des 8 cm de tige prélevés à partir du seizième centimètre de tige sous-jacent à la feuille donneuse mettent en évidence du saccharose, du glucose et du fructose (Fig. 18a et b). L'ensemble de ces glucides correspond à 97,5 % en moyenne de la radioactivité totale estimée par comptage. Le saccharose représente environ 55,9 % (55,99 % pour le solvant (a) et 55,8 % pour le solvant (b)), le glucose 34,25 % (34,29 % pour le solvant (a) et 34,21 % pour le solvant (b)) et le fructose 9,84 % (9,71 % pour le solvant (a) et 9,97 % pour le solvant (b)). Le rapport $\frac{\text{Hexoses}}{\text{Saccharose}}$ est égal à 0,79 (0,785 pour le solvant (a) et 0,791 pour le solvant (b)).

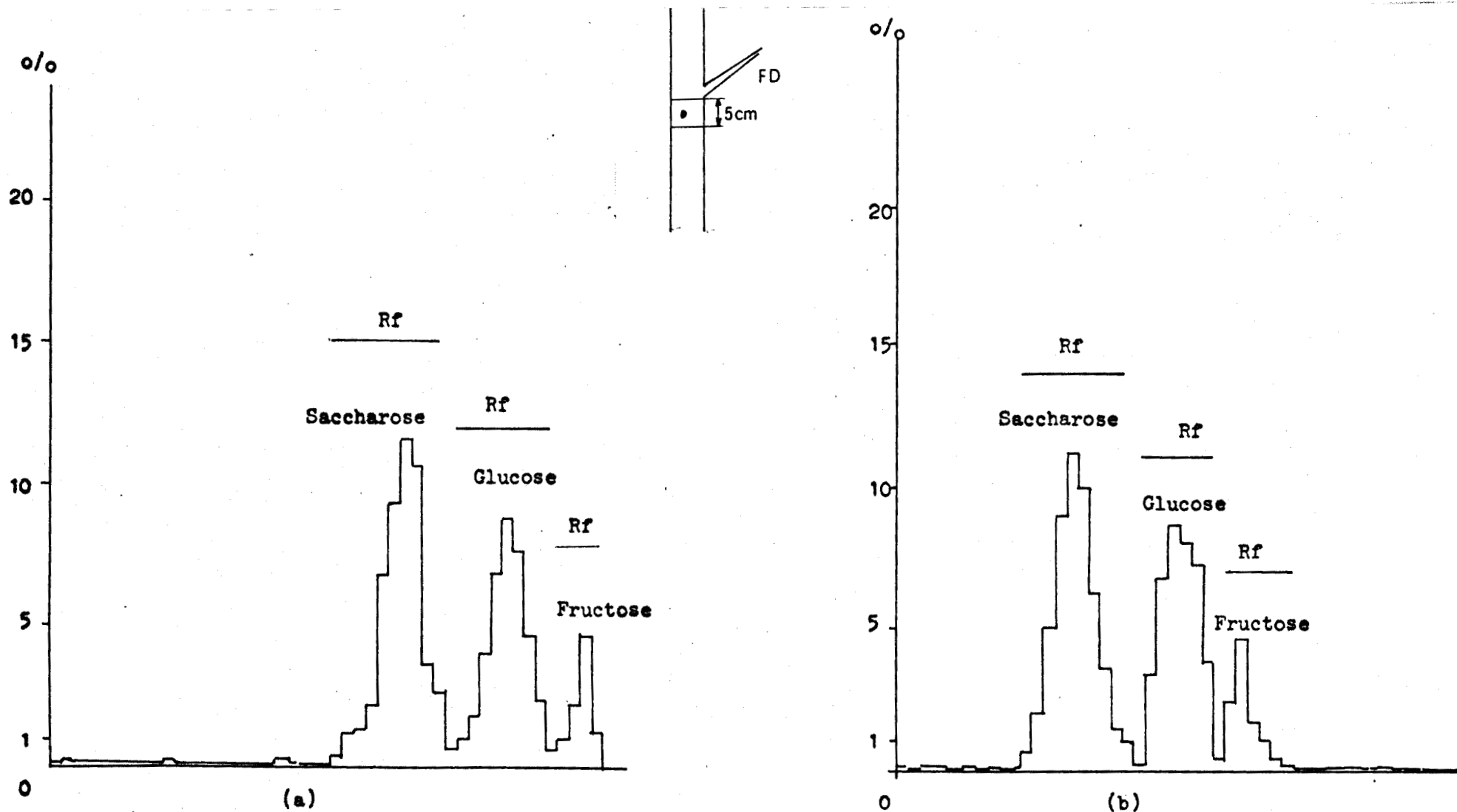


FIG. 16a et b : Distribution de la radioactivité sur des chromatogrammes d'extraits de tiges de tomates récoltées 60 mn après le début de l'assimilation de ^{14}C (25 μ Ci) par une feuille adulte. Ces figures correspondent à des chromatogrammes d'extrait des 5 cm de tige sous-jacents à la feuille "donneuse" effectués respectivement dans acétate d'éthyle-acide acétique-eau (a) et dans butanol-acide acétique-eau (b). Les traits horizontaux représentent les Rf des témoins internes.



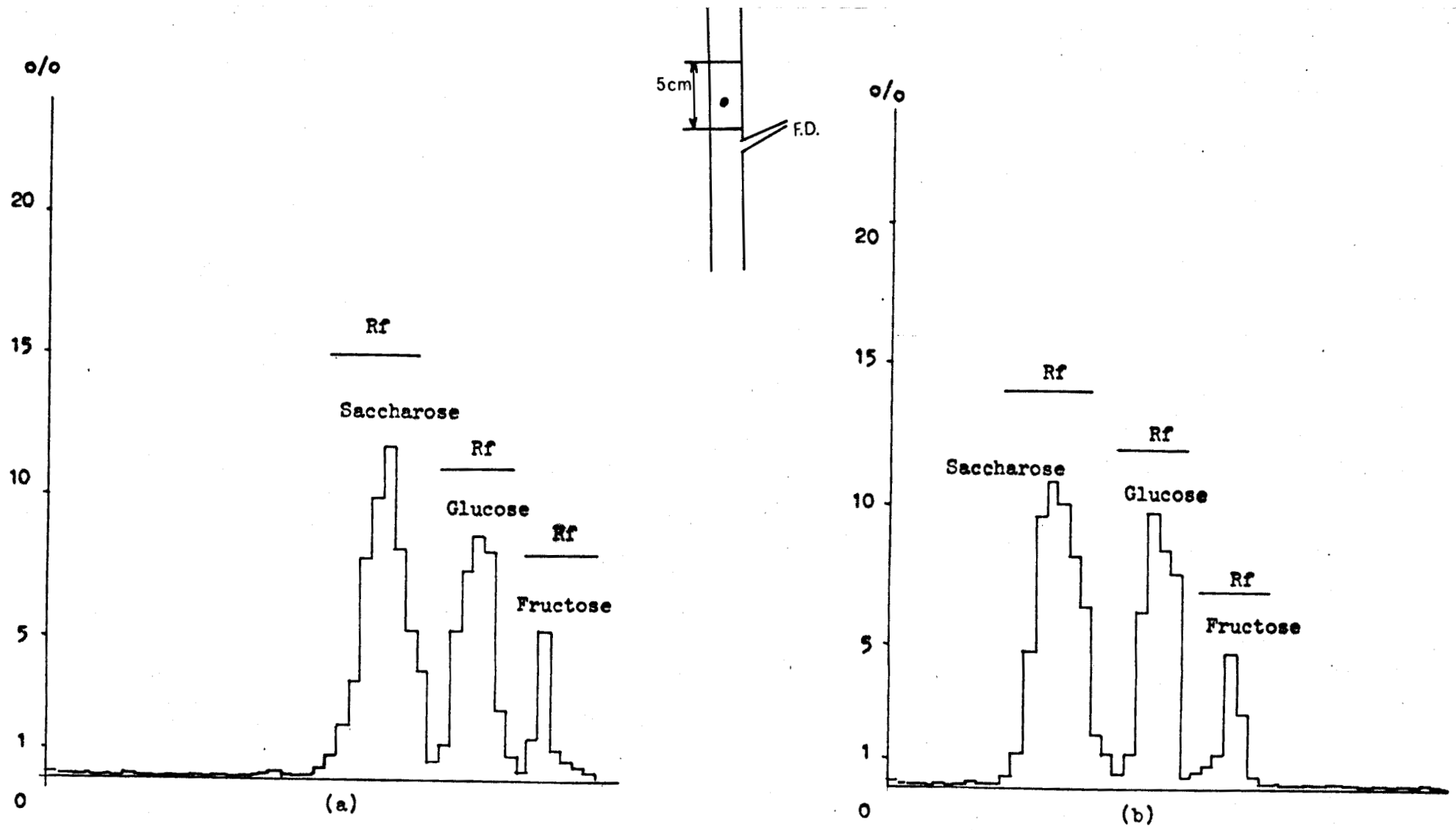


FIG. 17a et b : Distribution de la radioactivité sur des chromatogrammes d'extraits de tiges de tomates récoltées 60 mn après le début de l'assimilation de ^{14}C ($25 \mu\text{Ci}$) par une feuille adulte. Ces figures correspondent à des chromatogrammes d'extrait des 5 cm de tige sus-jacents au pétiole "donneur", effectués respectivement dans acétate d'éthyle-acide acétique-eau (a) et dans butanol-acide acétique-eau (b). Les traits horizontaux représentent les Rf des témoins internes.



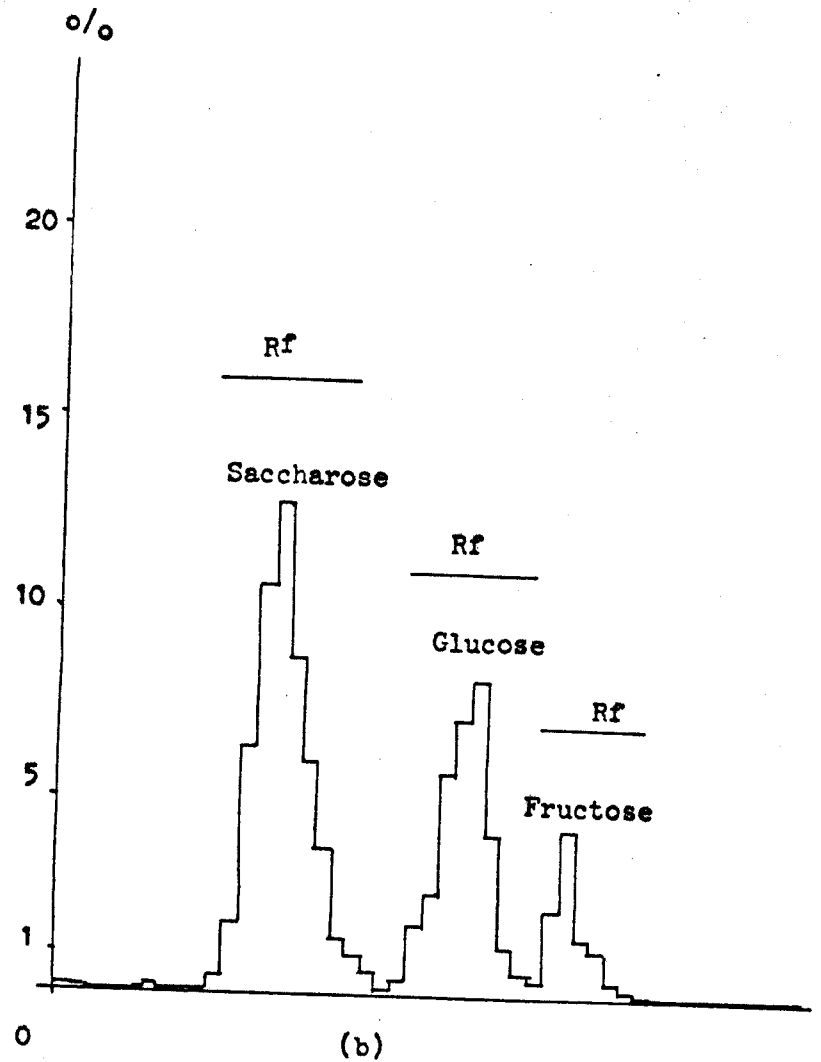
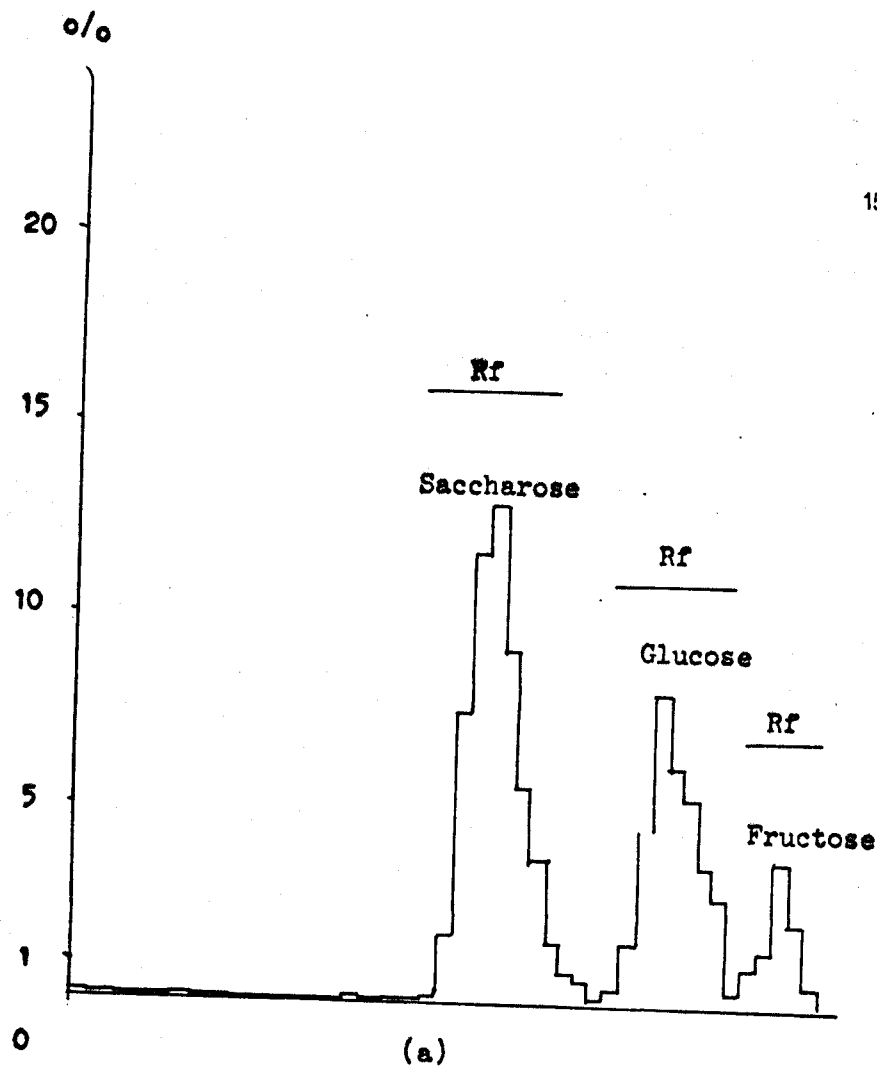


FIG. 18a et b : Distribution de la radioactivité sur des chromatogrammes d'extraits de tiges de tomates récoltées 60 mn après le début de l'assimilation de ^{14}C ($25 \mu\text{Ci}$) par une feuille adulte. Ces figures correspondent à des chromatogrammes d'extrait des 8 cm de tige prélevés à partir du 16ème cm de tige sous-jacent à la feuille "donatrice" effectués respectivement dans acétate d'éthyle-acide acétique-eau (a) et dans butanol-acide acétique-eau (b).

Les traits horizontaux représentent les Rf des témoins internes.



En conclusion, le saccharose est le principal glucide transporté chez la tomate. Il y circule aussi vraisemblablement des quantités variables d'hexoses que sont le glucose et le fructose, mais il est intéressant de constater que le rapport $\frac{\text{Hexoses}}{\text{Saccharose}}$ diminue quand on s'éloigne de la feuille donneuse. Par ailleurs, il apparaît que le phloème externe et le phloème interne transportent, non seulement les mêmes glucides, mais encore les mêmes proportions de glucides : le rapport $\frac{\text{Hexoses}}{\text{Saccharose}}$ au-dessus de la feuille donneuse (c'est-à-dire dans une région où seul le phloème interne intervient) est identique à celui enregistré à une vingtaine de centimètres au-dessous de la feuille donneuse (c'est-à-dire dans une région où seul le phloème externe véhicule du ^{14}C).

dans celle de courge (TURGEON et WEBB, 1973). Mais chez la tomate cette perte de capacité est nettement progressive, et les faits observés suggèrent que l'exportation commence avant l'arrêt complet de l'importation. Il serait maintenant intéressant de comparer le comportement des parties dorsale et ventrale des folioles.

L'exportation et l'importation simultanées se traduisent par des mouvements de molécules en sens opposés dans le pétiole. Les résultats autoradiographiques lors des expériences de courte durée montrent que l'exportation se fait par le phloème externe alors que l'importation est assurée par le phloème interne comme l'avait déjà signalé BONNEMAIN (1969). Par ailleurs, nous connaissons maintenant la signification de la radioactivité qui apparaît dans le phloème externe lorsque la jeune feuille importe des assimilats- ^{14}C .

B - LES JEUNES FEUILLES EXPORTENT SEMBLE-T'IL PAR LE PHLOÈME EXTERNE UNE PARTIE DES ASSIMILATS IMPORTÉS EN PROVENANCE DES FEUILLES ADULTES : IL N'Y A PAS DE MOUVEMENTS BIDIRECTIONNELS DE ^{14}C ASSIMILÉ DANS LES TUBES CRIBLES

Les résultats de divers types d'expériences nous ont permis d'abord de suggérer, puis de mettre en évidence l'existence d'un mouvement en retour dans le phloème externe du ^{14}C assimilé importé par les feuilles en voie de croissance.

1) Dans les expériences de courte durée, seul le phloème interne du pétiole est radioactif lorsque les jeunes folioles qu'il porte reçoivent des assimilats- ^{14}C . La présence de ^{14}C dans le phloème externe devient nette 3 heures après le début de l'expérience.

2) La suppression du phloème externe de la feuille adulte donneuse n'empêche pas le phloème externe de la jeune feuille importatrice de devenir radioactif. Le ^{14}C présent dans le phloème externe du pétiole de la feuille en voie de croissance ne provient donc pas directement de la feuille donneuse.

3) Les très fines nervures de la jeune feuille importatrice sont peu radioactives 1 h après le début de l'expérience lorsque le phloème externe du pétiole n'est pas encore radioactif. Ces mêmes nervures (qui ne possèdent pas de phloème interne) sont particulièrement riches en ^{14}C

3 h après le début de l'expérience, puis se vident progressivement de leur contenu radioactif. 6 heures après le début de l'expérience, elles ne contiennent que peu de ^{14}C . Dans le même temps, le phloème externe du pétiole et de la tige est devenu nettement radioactif.

4) Les résultats obtenus par comptage ne sont pas incompatibles avec ceux obtenus par autoradiographies. La radioactivité de la foliole distale et des parties apicales et médianes de la plupart des folioles des jeunes feuilles "b" est stable ou même tend à diminuer en passant de 3 h à 6 h, l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ ayant été limitée dans le temps (20 minutes).

Il convient de souligner que la stabilité de la radioactivité d'un organe ne signifie pas immobilité du traceur. On peut rappeler, par exemple, que la radioactivité de la partie T_1 de la tige ne varie pas de façon significative en passant de 3 h à 6 h de transport. Pourtant, dans cette partie, de profondes modifications de la distribution des traceurs ont été observées : vidage partiel des voies libériennes internes, forte accumulation des traceurs dans du xylème secondaire (Planche XI). Le bois est en effet un grand consommateur de substances trophiques (JONES et EAGLES, 1962b, FREDON et BONNEMAIN, 1973).

Les molécules marquées utilisées pour l'extension et la différenciation de ce tissu chez la tomate peuvent provenir directement du phloème interne ou des jeunes feuilles, après redistribution du ^{14}C assimilé par le phloème externe.

Les résultats obtenus par comptage soulignent que le pétiole des jeunes feuilles, en particulier de la feuille "b" est un centre important d'utilisation des substances trophiques. Comme pour la partie externe du bois, deux origines des substances trophiques marquées paraissent possibles : le phloème interne et le phloème externe lors d'un mouvement en retour.

5) Lors des expériences de longue durée (12 h), une décortication étant pratiquée autour de l'insertion de la feuille donneuse, le phloème externe de la tige est radioactif loin au-dessous du point d'insertion de cette feuille, à des niveaux où le phloème interne ne participe pas au transport du ^{14}C assimilé. Comme le phloème interne ne peut céder du ^{14}C au phloème externe à ces lieux, le ^{14}C présent dans le phloème externe de la partie basale de la tige ne peut donc provenir que des organes de la partie supérieure de la plante. Nous avons en même temps la confirmation que les traceurs situés dans le phloème externe sont pour la plupart mobiles. Ils

auraient pu, en effet, être immobilisés par de nombreux plastes qui se répartissent dans la partie périphérique des cellules criblées de l'espèce étudiée.

Les traceurs circulant dans le phloème externe de la partie basale de la tige peuvent provenir d'organes variés de la partie supérieure de la plante. Nous avons remarqué que, dans quelques cas, la présence d'une fraction des traceurs dans ce tissu résulte d'échanges avec le phloème interne au niveau d'un noeud de la moitié supérieure de la tige.

Par ailleurs, il convient de souligner l'augmentation faible mais significative de la radioactivité du système racinaire lorsque la durée du transport passe de 3 h à 6 h. Cette hausse tardive est inhabituelle : chez les plantes intactes, la radioactivité du système racinaire maximale durant les premières heures qui suivent le début de l'assimilation du ^{14}C , diminue à partir de la 4e heure (KHAN et SAGAR, 1969). L'arrivée tardive de molécules- ^{14}C dans les racines traduit un allongement important du trajet que doivent parcourir les molécules marquées pour arriver jusqu'à ces organes.

6) La suppression des feuilles adultes, faite conjointement à la suppression du phloème externe de la feuille donneuse, ne perturbe guère le mouvement descendant du ^{14}C dans le phloème externe. Par contre, si on supprime également les jeunes feuilles, ce mouvement ne se produit plus. La circulation descendante du ^{14}C observé dans le phloème externe concrétise donc le plus souvent un mouvement en retour d'assimilats- ^{14}C importés par les jeunes feuilles.

7) Une section pratiquée à la base d'une nervure secondaire d'une foliole montre qu'une partie du ^{14}C importé par cette foliole est mobilisée par les fines nervures puis se rassemble dans la nervure secondaire pour y être exportée. Le ^{14}C présent dans le phloème externe des feuilles en voie de croissance indique donc un mouvement en retour de ^{14}C préalablement importé et non un transport basifuge dans ce tissu à contre courant des assimilats exportés par cette jeune feuille. Nos expériences, à partir d'une section en "U" pratiquée au niveau d'une nervure principale ou secondaire, montrent que le ^{14}C pénètre à l'intérieur du "U". Les molécules marquées présentes au niveau de la nervure étudiée effectuent donc un mouvement nécessairement basipète. Il n'y a pas de mouvements en sens opposés de ^{14}C assimilé dans les tubes criblés externes.

C - INFLUENCE DES ABLATIONS DE FEUILLES SUR LE MOUVEMENT DES ASSIMILATS

Lorsqu'on supprime les feuilles adultes au-dessus de la feuille donneuse, on constate que la distribution des traceurs dans la tige est la même que dans les expériences où les feuilles adultes y sont maintenues. La suppression des feuilles adultes n'entraîne donc aucune modification de la division du travail entre le phloème externe et le phloème interne observée chez les plantes témoins (BONNEMAIN, 1965).

L'ablation de toutes les feuilles situées au-dessus de la feuille donneuse ne modifie pas le mouvement de ^{14}C assimilé dans le phloème interne : court trajet descendant au sortir de la feuille donneuse, puis mouvement ascendant.

Lorsqu'on supprime les jeunes feuilles et que les feuilles adultes et l'apex restent, le transport des assimilats- ^{14}C est perturbé et dans certains cas, il y a induction de mouvement descendant dans le phloème interne. Ce résultat montre que les jeunes feuilles "a" et "b", organes receveurs importants, jouent un rôle au moins égal à celui de l'apex dans l'orientation des "migrations" libériennes.

D - NATURE DES PRODUITS TRANSPORTES

De nombreux travaux ont mis en évidence que le saccharose est très souvent le seul ou le principal glucide transporté chez beaucoup de plantes (ZIMMERMANN, 1960 ; SHIROYA, LISTER, NELSON et KROTKOV, 1961 ; SHIROYA, LISTER, SLANSKIS, KROTKOV et NELSON, 1966 ; KURSANOV, 1962 et 1966 ; SWANSON et EL-SHISHINY, 1958 ; SWANSON, 1959 ; ZIEGLER, 1962 et 1965 ; TAMMES et VAN DIE, 1964 ; VAN DIE, 1968 ; MacROBBIE, 1971 ; HO et REES, 1975). Les assimilats ne circulent pratiquement pas sous forme d'hexoses (KURSANOV, 1966).

Cependant, MEYER-MEVIUS (1959) signale que chez le concombre en fruits (Cucumis sativus), le phloème contient des quantités égales de saccharose, de fructose, de glucose et de raffinose. Il a pu mettre en évidence chez de jeunes plants de tomate d'importantes quantités de glucose associé au saccharose dans l'exsudat prélevé au niveau des tiges. Il signale dans le même matériel l'existence de petites quantités de fructose.

Nos résultats semblent en accord avec ceux de MEYER-MEVIUS (1959) en ce qui concerne la tomate : le saccharose- ^{14}C est accompagné par des hexoses- ^{14}C (glucose et fructose). On peut penser que les hexoses mis en évidence résultent de l'hydrolyse du saccharose. A ce sujet, nous rappelons que le rapport hexoses augmente au fur et à mesure que l'on s'approche de la feuille ^{saccharose} exportatrice. Ce fait suggère qu'un processus d'hydrolyse du saccharose, peut-être lié aux transferts latéraux à partir de la cellule criblée, se manifeste lors de la progression de cette molécule et augmente avec la durée du temps de transport. Cependant, la proportion d'hexoses- ^{14}C reste très élevée pour des temps de transport courts (30 minutes, 1 heure). Il paraît donc très probable que les assimilats circulent dans les tubes criblés de tomate, non seulement sous forme de saccharose, mais aussi sous forme d'hexoses.

S'agissant de la nature des sucres transportés de part et d'autre de la feuille donneuse ayant reçu des hexoses- ^{14}C , SHIROYA (1968), dans son étude comparative de transport ascendant et descendant trouve que les produits véhiculés chez le tournesol vers le haut et vers le bas sont de nature différente : les 95 % de ^{14}C exportés au-dessus de la feuille donneuse correspondent au glucose- ^{14}C alors que les produits circulant vers le bas sont essentiellement du saccharose- ^{14}C . Nos résultats mettent en évidence l'existence de saccharose, de glucose et de fructose aussi bien au-dessous qu'au-dessus de la feuille donneuse. Il convient de souligner que le phloème externe et le phloème interne transportent, non seulement les mêmes glucides, mais encore les mêmes proportions de glucides (hexoses : 0,79 pour le phloème externe et 0,80 pour le phloème interne). ^{saccharose} Cette particularité constitue un argument en faveur de la similitude des mécanismes qui président aux mouvements libériens descendants et ascendants. Elle n'est pas incompatible avec l'idée de l'écoulement d'une solution dans les tubes criblés internes et externes.

E - PROBLEMES POSES

La démonstration de mouvements en sens opposés de molécules dans les tubes criblés nous aurait permis d'avancer un excellent argument en faveur d'un transport par diffusion. Par contre, la démonstration que nous avons apportée, à savoir que de tels mouvements n'ont pas lieu dans le matériel étudié, ne nous permet pas de conclure qu'un transport par diffusion n'existe pas, ni même que les mouvements bidirectionnels n'ont

jamais lieu dans les tubes criblés. Rappelons en effet que de nombreux auteurs (voir Historique p.8) ont conclu à l'existence de tels mouvements.

Cependant, les arguments de certains de ces auteurs nous paraissent peu convaincants. Il ne suffit pas de mettre en évidence des mouvements de molécules en sens opposés dans des nervures pour conclure à l'existence d'un mouvement bidirectionnel dans le phloème comme l'a fait PALMQUIST(1938). Comme des échanges entre le phloème et le xylème ont fréquemment lieu, un transport dans un sens peut se produire dans un tissu et un transport dans l'autre sens dans l'autre tissu.

De même, la démonstration de mouvements en sens opposés dans le phloème ne permet pas de conclure à un mouvement bidirectionnel dans les tubes criblés comme l'ont fait CHEN (1951), JONES et EAGLES (1962a) et TURGEON et WEBB (1973). En effet, divers auteurs ont mis en évidence que les mouvements en sens opposés d'assimilats-¹⁴C ou de 2,4 D ¹⁴C avaient lieu dans des faisceaux criblés différents (BONNEMAIN, 1965 ; BIDDULPH et CORY, 1965 ; CRAFTS, 1967).

La démonstration de transports en sens opposés dans le même faisceau de phloème ne permet pas de conclure à l'existence d'un mouvement bidirectionnel dans chacun de ses tubes criblés (BONNEMAIN, 1972 ; FRITZ, 1973)

Chaque expérience amenant à la conclusion de l'existence de mouvements bidirectionnels dans les tubes criblés mériterait donc d'être reprise. Il est évident qu'une conclusion négative générale affaiblirait considérablement l'hypothèse d'un transport par diffusion.

La non observation de mouvements bidirectionnels dans les mêmes tubes criblés chez la tomate ne constitue pas un argument irréfutable en faveur d'un transport par "mass flow". La proportion identique des divers glucides-¹⁴C dans le phloème interne et le phloème externe, tissus ravitaillant des organes différents et ayant des besoins différents, répond mal aux théories par diffusion. Elle peut rendre compte, comme nous l'avons déjà souligné, d'un écoulement d'une solution glucidique dans le système criblé. Mais l'écoulement d'une solution glucidique ne signifie pas ipso-facto transport par pression de turgescence. Nos premiers résultats d'expériences en cours montrent combien il convient d'être prudent à cet égard. Un mouvement uniquement par pression de turgescence suppose un rôle passif des tubes criblés. Or, une "barrière de froid" (2°C ± 1°C) appliquée à la partie moyenne de l'axe d'une feuille adulte de tomate, ralentit considérablement le transport des assimilats, sans toutefois le bloquer totalement (Fig. 19). Ces résultats suggèrent plutôt que

Activité imp/mn 10^3

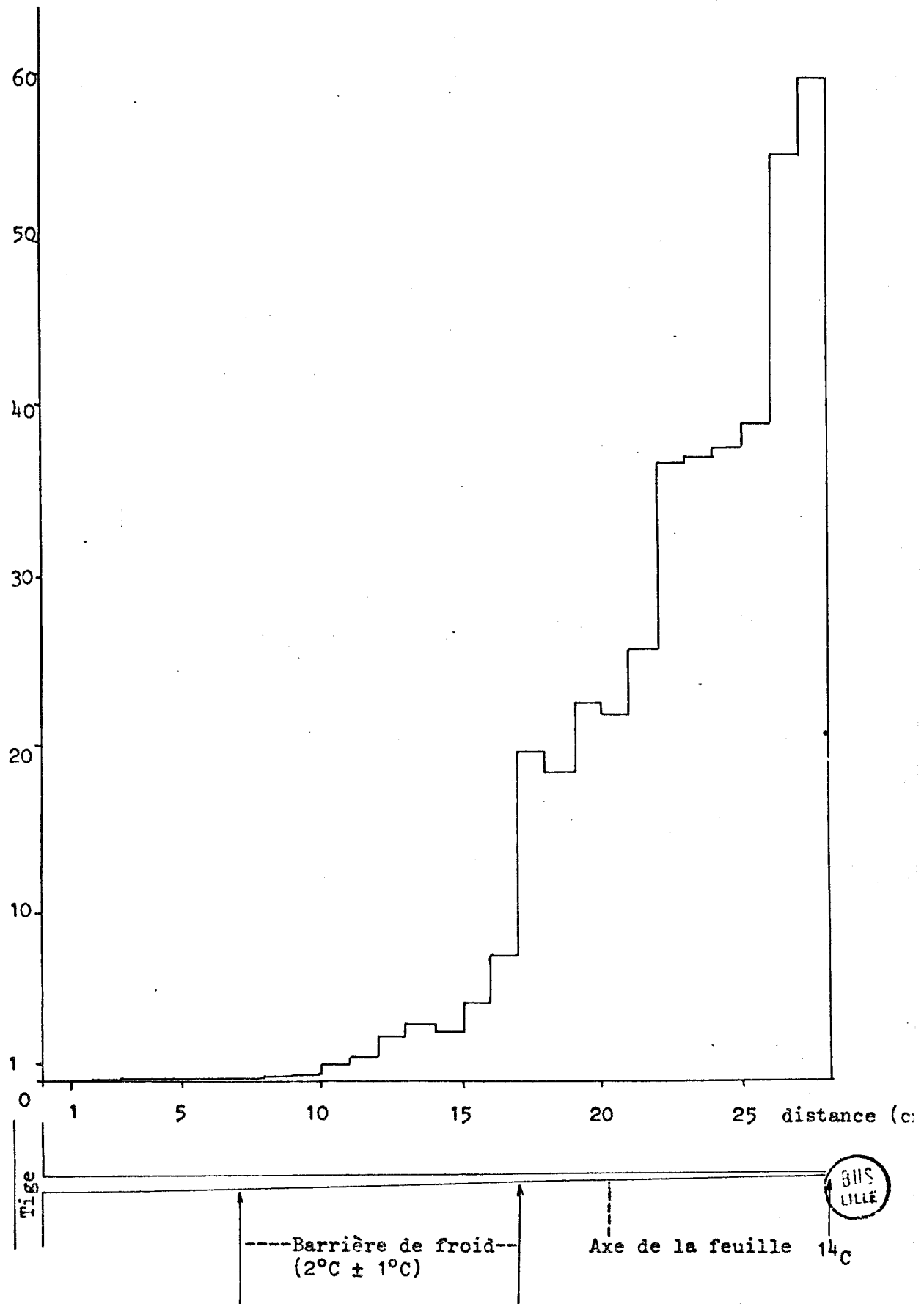


FIG. 19.- Effet d'une "barrière de froid" appliquée à la partie moyenne de l'axe principal d'une feuille adulte donneuse sur le mouvement des molécules- ^{14}C en direction de la tige. Durée de l'expérience : 3 heures

la circulation libérienne chez cette espèce est liée à l'activité métabolique des tissus conducteurs. Cependant, les possibilités d'un mouvement par pression de turgescence sont réelles chez d'autres espèces comme Salix viminalis (WEATHERLEY et WATSON, 1969) et Lolium temulentum (WARDLAW, 1972) puisque les "barrières" de froid, même larges chez Salix viminalis ne bloquent pas le transport des assimilats qui ne semble pas être ralenti de façon sensible (WEATHERLEY et WATSON, 1969 ; WATSON, 1970 et 1975 ; WARDLAW, 1972).

Nous nous proposons donc dans l'immédiat de poursuivre nos expériences sur l'effet des "barrières" de froid et de compléter celles relatives aux échanges de métabolites entre les jeunes feuilles de tomate et le reste de la plante.

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

- BIDDULPH, O. and CORY, R., 1965.- Translocation of ^{14}C metabolites in the phloem of bean plant. *Plant Physiol.*, 40, 119-129.
- BONNEMAIN, J.L., 1965.- Sur le transport diurne des produits d'assimilation lors de la floraison chez la tomate. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 260, 2054-2057.
- BONNEMAIN, J.L., 1968.- Anatomie et physiologie de l'appareil conducteur des Solanacées. Thèse Paris.
- BONNEMAIN, J.L., 1969.- Transport du ^{14}C assimilé à partir des feuilles de tomate en voie de croissance et vers celles-ci. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 269, 1660-1663.
- BONNEMAIN, J.L., 1970.- Histogenèse du phloème interne et du phloème inclus des Solanacées. *Rev. gén. Bot.*, 77, 5-51.
- BONNEMAIN, J.L., 1972.- La plante supérieure, siège d'une circulation complexe. *Physiol. vég.*, 10, 697-729.
- BRANTON, D. and JACOBSON, L., 1962.- Dry, high resolution autoradiography. *Stain Technol.*, 37, 239-242.
- CHEN, S.L., 1951.- Simultaneous movement of ^{32}P and ^{14}C in opposite directions in phloem tissue. *Amer. J. Bot.*, 38, 203-210.
- CRAFTS, A.S., 1932.- Phloem anatomy, exudation, and transport of organic nutrients in cucurbits. *Plant Physiol.*, 7, 183-225.
- CRAFTS, A.S., 1936.- Further studies on exudation in cucurbits. *Plant Physiol.*, 11, 63-79.
- CRAFTS, A.S., 1939.- The relation between structure and function of the phloem. *Amer. J. Bot.*, 26, 172-177.
- CRAFTS, A.S., 1961.- *Translocation in Plants*. New York. Holt, Rinehart and Winston.
- CRAFTS, A.S., 1967.- Bidirectional movement of labelled tracers in soybean seedlings. *Hilgardia*, 37, 625-638.
- CURRIER, H., ESAU, K. and CHEADLE, V., 1955.- Plasmolytic studies in phloem. *Amer. J. Bot.*, 42, 68-81.

- CURTIS, O.F., 1929.- Studies on solute translocation in plants. Experiments indicating that translocation is dependent on the activity of living cells. *Amer. J. Bot.*, 16, 154-168.
- CURTIS, O.F., 1935.- The translocation of solutes in plants. New York, Mc Graw-Hill.
- ESCHRICH, W., 1967.- Bidirektionnelle Translokation in Siebröhren. *Planta*, 73, 37-49.
- EVANS, T.C., 1947.- Radiographs in which the tissue is mounted directly on the photographic plate. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 64, 313-315.
- FENSOM, D.S., 1972.- A theory of translocation in phloem Heracleum by contractile protein microfibrillar material. *Can. J. Bot.*, 50, 479-597.
- FORD, J. and PEEL, A.J., 1967.- Preliminary experiments on the effect of temperature of the movement of ^{14}C -labelled assimilates through the phloem of willow. *J. exp. Bot.*, 18, 406-415.
- FREDON, J.J. et BONNEMAIN, J.L., 1973.- Voies de transport et distribution des molécules organiques marquées après instillation de glucides- ^{14}C dans le tubercule de Raphanus sativus L.. *Physiol. vég.*, 11, 55-68. BUS
LILLE
- FRITZ, E., 1973.- Microautoradiographic investigations on bidirectional translocation in the phloem of Vicia faba. *Planta (Berl.)*, 112, 169-179.
- GARDNER, J. and PEEL, A., 1972.- The effect of low temperature on sucrose, ATP and potassium concentrations and fluxes in sieve tubes of willow. *Planta*, 102, 348-356.
- HALE, C.R. and WEAVER, R.J., 1962.- The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in Vitis vinifera. *Hilgardia*, 33, 89-131.
- HANSEN, P., 1967.- ^{14}C -studies on apple trees. I. The effect of the fruit on the translocation and distribution of photosynthates. *Physiol. Plant.*, 20, 382-391.
- HO, L.C. and MORTIMER, D.C., 1971.- The site of cyanide inhibition of sugar translocation in sugarbeet leaf. *Can. J. Bot.*, 49, 1769-1775.

- HO, L.C. and REES, A.R., 1975.- Aspects of translocation of carbon in the tulip. *New Phytol.*, 74, 421-428.
- HUBER, B., SCHMIDT, E. und JAHNEL, H., 1937.- Untersuchungen über den Assimilat Strom. *Tharandt. Forstl. Jb.*, 88, 1017-1049.
- JONES, H. and EAGLES, J.E., 1962a.- Translocation of ^{14}C within and between leaves. *Ann. Bot.*, 26, 505-510.
- JONES, H. and EAGLES, J.E., 1962b.- Incorporation of assimilated carbon into the walls of xylem elements. *Nature*, 195, 672-673.
- KHAN, A.A. and SAGAR, G.R., 1969.- Changing patterns of distribution of the products of photosynthesis in the tomato plant with respect to time and to the age of a leaf. *Ann. Bot.*, 33, 763-779.
- KNIGHT, B.W., MITTON, G.D., DAVIDSON, H.R. and FENSOM, D.S., 1974.- Microinjection of ^{14}C -sucrose and others tracers into isolated phloem strands of *Heracleum*. *Can. J. Bot.*, 52, 1491-1499.
- KURSANOV, A.L., 1956.- Analysis of movement of substances in plants by means of radioactive isotopes. *Peaceful Uses of Atomic Energy, Intern. Conf. Geneva Proc.*, 12, 165-169.
- KURSANOV, A.L., 1962.- Le transport des substances et les transporteurs cellulaires. *Agrochimica*, 6, 205.
- KURSANOV, A.L., 1963.- Metabolism and the transport of organic substances in the phloem. *Adv. Bot. Res.*, 1, 209-274.
- KURSANOV, A.L., 1966.- Le transport des substances organiques-métaboliques chez les plantes. *Agrochimica*, 11, 1-52.
- LARSON, P.R. and GORDON, J.C., 1969.- Leaf development, photosynthesis and ^{14}C -distributions in *Populus deltoides* seedlings. *Amer. J. Bot.*, 56, 1058-1066.
- LARSON, P.R., ISEBRANDS, J.G. and DICKSON, R.E., 1972.- Fixation patterns of ^{14}C within developing leaves of eastern cottonwood. *Planta*, 107, 307-314.
- LARSON, P.R. and DICKSON, R.E., 1973.- Distribution of imported ^{14}C in developing leaves of eastern cottonwood according to phyllotaxy. *Planta*, 111, 95-112.
- LEE, D., 1972.- Possible significance of filaments in sieve elements. *Nature*, 235, 286.

- LEVI, E., 1966.- Handling plants for macro-auto radiography. In "Isotopes Weed Res. Proc. Simp. Vienna, 1965", Vienna, Intern. Atom. Energy Agency, 189-194.
- MAC ROBBIE, E.A.C., 1971.- Phloem translocation Facts and mechanisms : a comparative survey. Biol. Rev., 46, 429-481.
- MASON, T.G. and MASKELL, E.J., 1928.- Studies on the transport of carbohydrate in the cotton plant. A study of diurnal variation in the carbohydrates of leaf, bark, and wood, and of the effects of ringing. Ann. Bot., 42, 189-253.
- MASON, T.G., MASKELL, E.J. and PHILIS E., 1936.- Concerning the independence of solute movement in the phloem. Ann. Bot., 50, 23-58.
- Mc GIVERN, S.M., 1957.- Mitochondria and plastids in sieve-tube cells. Amer. J. Bot., 44, 37-48.
- MEYER-MEVIUS U., 1959.- Vorkommen und Transport von Kohlenhydraten und Stickstoffverbindungen in dem Pflanzlichen Leitungsbahnen. Flora, 147, 553-594.
- MITTLER, T.E., 1953.- Amino acids in phloem sap and their excretion by aphids. Nature, 172, 207.
- MOUSNY, J.M., 1965.- Etude comparative des diverses techniques d'historadiographie de matériel végétal. Meded. Landbowhogesch. Opzoekingsstns Gent., 30, 1257-1269.
- MUNCH, E., 1927.- Versuche über den Saftkreislauf. Ebenda, 45, 340.
- MUNCH, E., 1930.- Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena, Gustav Fischer.
- PALMQUIST, E.M., 1938.- The simultaneous movement of carbohydrates and fluorescein in opposite directions in phloem. Amer. J. Bot., 25, 96-105.
- PENOT, M., 1964.- Action comparée de la kinétine sur le mouvement du ³⁶Cl et du ³²P. C. R. Acad. Sc. Paris, 258, 2881-2883.
- PENOT, M., 1965.- Etude du rôle des appels moléculaires dans la circulation libérienne. Physiol. vég., 3, 41-89.
- SANIEWSKI, M. and PIENIAZEK, J., 1972.- Mobilization of carbohydrate reserves in apple shoots by auxin and gibberellin. Bull. Acad. Polon. Sci., Sér. Sci. Biol., 20, 501-507.

- SCHUMACHER, W., 1930.- Untersuchungen über die Lokalisation der Stoffwanderung in den Leibündeln höherer Pflanzen. Jahrb. Wiss. Bot., 73 770-823.
- SETH, A.K. and WAREING, P.F., 1967.- Hormone-directed transport of metabolites and its possible role in plant senescence. J. exp. Bot., 18, 65-77.
- SHIROYA, M., 1968.- Comparaison of upward and downward translocation of ^{14}C from a single leaf of sunflower. Plant Physiol., 43, 1605-1610.
- SHIROYA, M., LISTER, G.R., NELSON, C.D., and KROTKOV, G., 1961.- Translocation of ^{14}C in tobacco at different stages of development following assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ by a single leaf. Can. J. Bot., 39, 855-864.
- SHIROYA, T., LISTER, G.R., SLANKIS, V., KROTKOV, G., and NELSON, C.D., 1966.- Seasonal changes in respiration, photosynthesis, and translocation of the ^{14}C labeled products of photosynthesis in young *Pinus strobus* L. plants. Ann. Bot., 30, 81-91.
- SHULAMITH, H. and REINHOLD, L., 1966.- The effect of 2,4-dinitrophenol on translocation in the phloem. Physiol. Plantarum, 18, 634-643.
- SPANNER, D.C., 1958.- The translocation of sugar in sieve tubes. J. exp. Bot., 9, 332-342.
- SPANNER, D.C., 1970.- The electro-osmotic theory of phloem transport in the light of recent measurements of *Heracleum*. J. exp. Bot., 21, 325-334.
- SWANSON, C.A., 1959.- Translocation of organic solutes. In "Plant Physiology". A treatise. New York et Londres, II, 481-551.
- SWANSON, C.A. and EL-SHISHINY, E.D.H., 1958.- Translocation of sugars in grape. Plant Physiol., 33, 33-37.
- SWANSON, C.A. and GEIGER, D.R., 1967.- Time course of low temperature inhibition of sucrose translocation in sugar beets. Plant Physiol., 42, 751-756.
- TAMMES, P.M.L., 1933.- Observations on the bleeding of palm trees. Rec. Trav. Bot. Neerl., 33, 514-538.

- TAMMES, P.M.L., 1951.- Bleeding of and sieve tube transport in palm trees. Koninkl. Ned. Akad. Wetenschap. Proc. (C), 54, 30-32.
- TAMMES, P.M.L., 1958.- Micro-and macro-nutrients in sieve-tube sap of palms. Acta Bot. Neerl., 7, 233-234.
- TAMMES, P.M.L. and VAN DIE, J., 1964.- Studies on phloem exudation from Yucca flaccida Haw., I. Some observations on the phenomenon of bleeding and the composition of the exudate. Acta Bot. Neerl., 13, 76-83.
- TAMMES, P.M.L. and VAN DIE, J., 1966.- Studies on phloem exudation from yucca flaccida Haw., IV. Translocation of macro-and micro-nutrients by the phloem sap stream Koninkl. Ned. Akad. Wetenschap. Proc. (C), 69, 656-659.
- THAINE, R., 1969.- Movement of sugars through plants by cytoplasmic pumping. Nature, Lond., 222, 873-875.
- THAINE, R. and WALTERS, M.C., 1955.- Experiments on the application of autoradiographic techniques to the study of problems in plant physiology. Aust. J. Biol. Sc., 8, 354-368
- THROWER, S.L., 1965.- Translocation of labelled assimilates in the soybean, IV. Some effects of low temperature on translocation. Aust. J. Biol. Sci., 18, 449-461.
- TRIP, P. and GORHAM, P.R., 1967.- Autoradiographic study of the pathway of translocation. Can. J. Bot., 45, 1567-1573.
- TRIP, P. and GORHAM, P.R., 1968.- Bidirectional translocation of sugars in sieve tubes of squash plants. Plant Physiol., 43, 877-882.
- TURGEON, R. and WEBB, J.A., 1973.- Leaf development and phloem transport in Cucurbita pepo : transition from import to export. Planta (Berl.), 113, 179-191.
- VAN DEN HONERT, T.H., 1932.- On the mechanism of the transport of organic materials in plants. Ned. Akad. Wet. Verhand., 35, 1104-1112.
- VAN DIE, J., 1968.- The use of phloem exudates from yucca flaccida Haw in the study of translocation of assimilates. Vortr. Ges. Bot., 2, 27-30.
- WARDLAW, I.F., 1972.- Temperature and translocation of photosynthate through the leaf of Lolium temulentum. Planta, 104, 18-34.
- WATSON, B.T., 1970.- Some effects of low temperature on sieve tube translo-

- cation in Salix viminalis L. Ph. D. thesis, University of Aberdeen, Scotland.
- WATSON, B.T., 1975.- The influence of low temperature on the rate of translocation in the phloem of Salix viminalis L., Ann. Bot., 39, 889-900.
- WEATHERLEY, P.E., 1972.- Translocation in sieve tubes. Some thoughts on structure and mechanism. Physiol. Vég., 10, 731-742.
- WEATHERLEY, P.E. and WATSON, B.T., 1969.- Some low-temperature effects on sieve tube translocation in Salix viminalis. Ann. Bot., 33, 845-853.
- WEBB, J.A., 1967.- Translocation of sugars in Cucurbita melopepo. IV. Effects of temperature change. Plant Physiol., 42, 881-885.
- WEBB, J.A., 1971.- Translocation of sugars in Cucurbita melopepo. VI. The reversible low temperature inhibition of ^{14}C movement and cold acclimation of phloem temperature. Can. J. Bot., 49, 717-733.
- WILLENBRINK, J., 1957.- Über die hemmung des Stofftransports in den Siebröhren durch lokale Inaktivierung verschiedener Atmungsenzyme. Planta, 48, 269-342.
- WILLENBRINK, J., 1966.- Zur lokalen Hemmung des Assimilat transports durch Blausäure. Z. Pflanzenphysiol., 55, 119-130.
- WEBB, J.A. and GORHAM, P.R., 1965.- The effect of node temperature on assimilation and translocation of ^{14}C in the squash. Can. J. Bot., 43, 1009-1020.
- ZIEGLER, H., 1956.- Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta, 47, 447-500.
- ZIEGLER, H., 1962.- Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Fortschr. Bot., 25, 212-232.
- ZIEGLER, H., 1965.- Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Fortschr. Bot., 27, 65-89.
- ZIEGLER, H. und LÜTTGE, U., 1964.- Flora (Jena). 154, 215-229.
- ZIEGLER, H. und VIEWEG, G., 1961.- Der experimentelle Nachweis einer Massenströmung im Phloem von Heracleum Mantegazzianum Somm. et Lev. Planta, 56, 402-408.

- ZIMMERMANN, M.H., 1958a.- Translocation of organic substances in trees, III. The removal of sugars from the sieve tubes in the white ash (Fraxinus americana L.). *Plant Physiol.*, 33, 213-217.
- ZIMMERMANN, M.H., 1958b.- Translocation of organic substances in the phloem of trees. In the *Physiology of Forest Trees*, ed. K.V. Thimann, New York : The Ronald Press, 381-400.
- ZIMMERMANN, M.H., 1960.- Transport in the phloem. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 11, 167-190.
- ZIMMERMANN, M.H., 1969.- Translocation velocity and specific mass transfer in the sieve tubes of Fraxinus americana L. *Planta*, 84, 272-278.

P L A N C H E S

PLANCHE I : Distribution des traceurs à différents niveaux, 30 mn
après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par les trois
folioles distales d'une jeune feuille atteignant la moitié
environ de sa longueur définitive.

La figure 1 représente la jeune feuille dont les trois
folioles (en pointillés) ont assimilé du $^{14}\text{CO}_2$.

La figure 2 correspond à une section située à 1 cm
au-dessus du pétiole donneur.

La figure 3 correspond à une section située juste
au-dessous du pétiole donneur.

Tous les autres niveaux représentés par les figures
4 et 5 sont distants l'un de l'autre de 3 cm.

Temps d'exposition : 6 jours
(film Kodirex)

Notation : Pe, phloème externe.

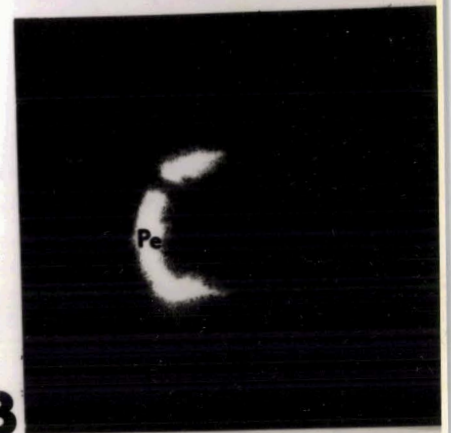
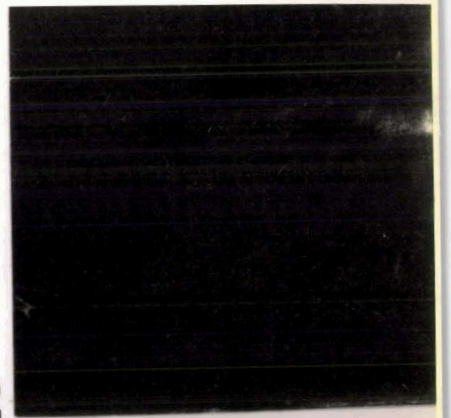
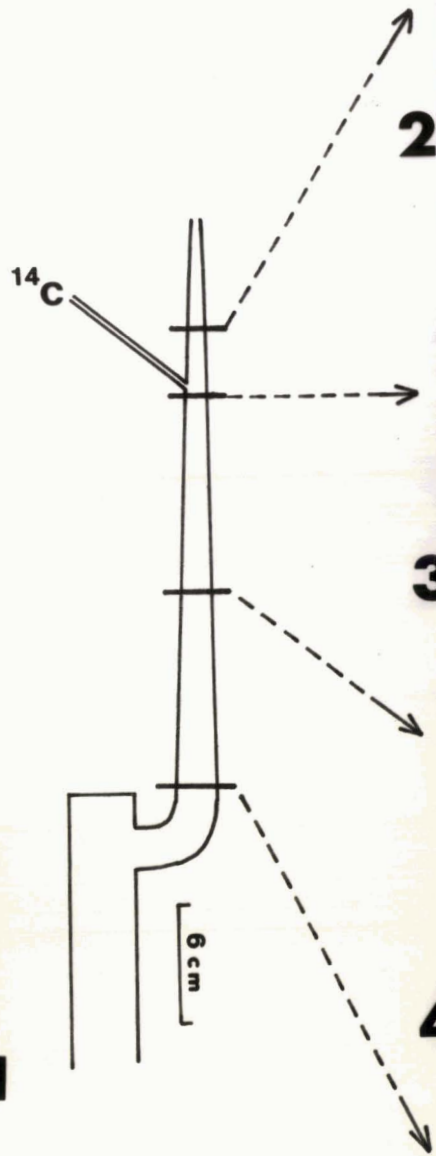
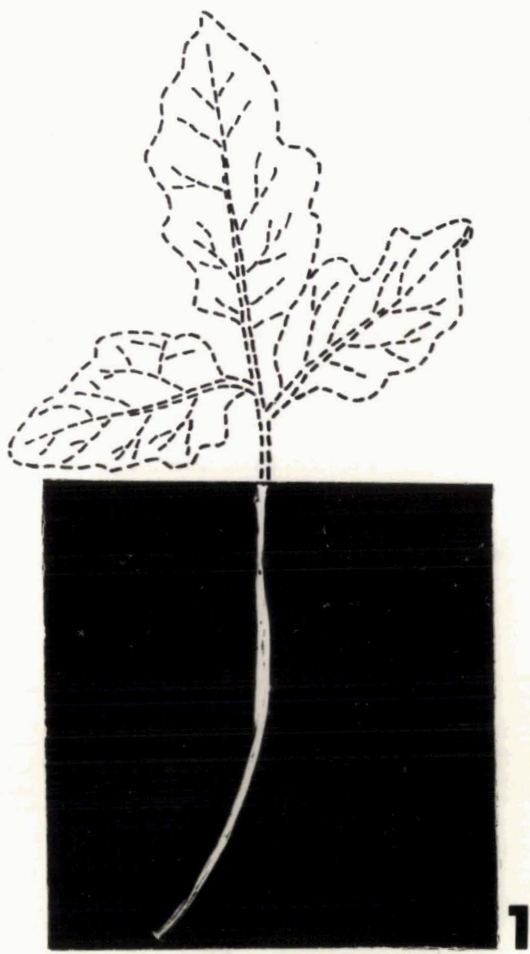


PLANCHE I

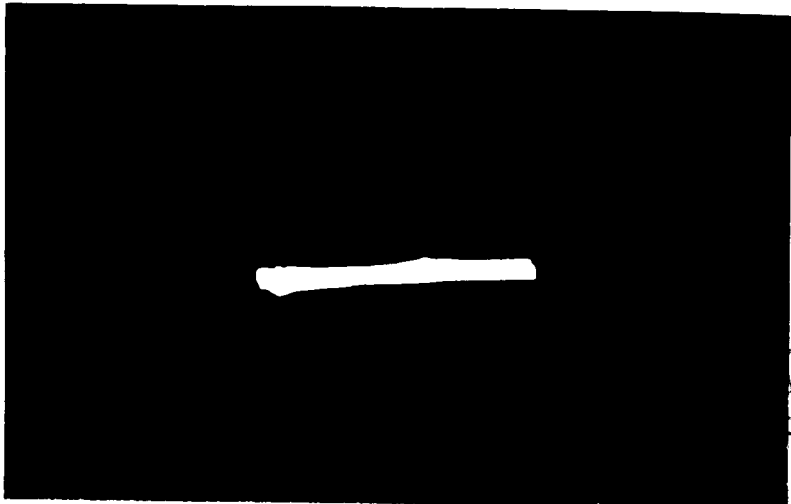
DU
LIEU

PLANCHE II : Distribution du $^{14}\text{CO}_2$ dans la partie proximale de
===== 3 jeunes feuilles (figures 1, 2 et 3) 3 h après
le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par les trois
folioles terminales. Ces feuilles atteignent la moitié
environ de leur longueur définitive.

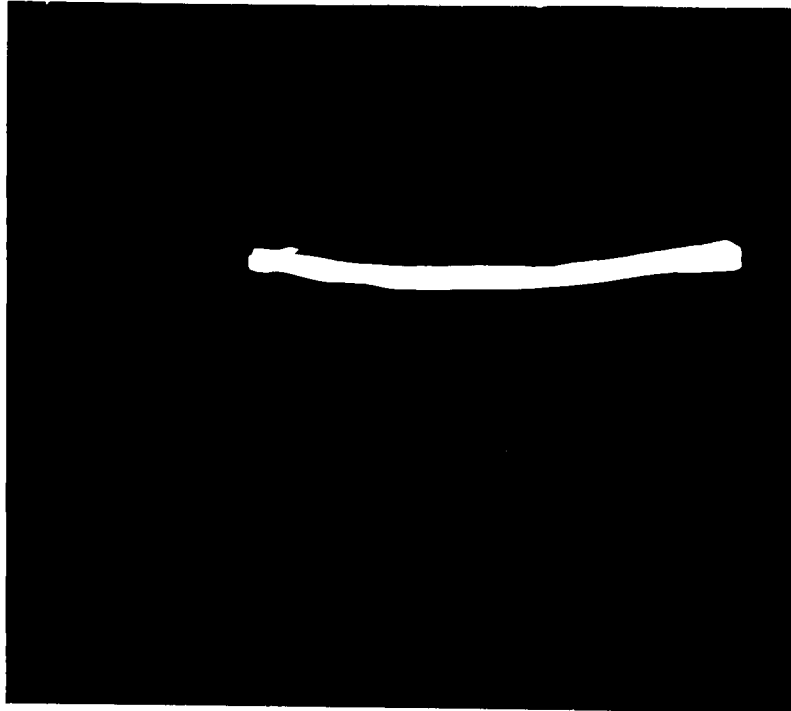
Temps d'exposition : 6 jours pour les figures 1 et 3,
et 3 jours pour la figure 2.

(film Kodirex).





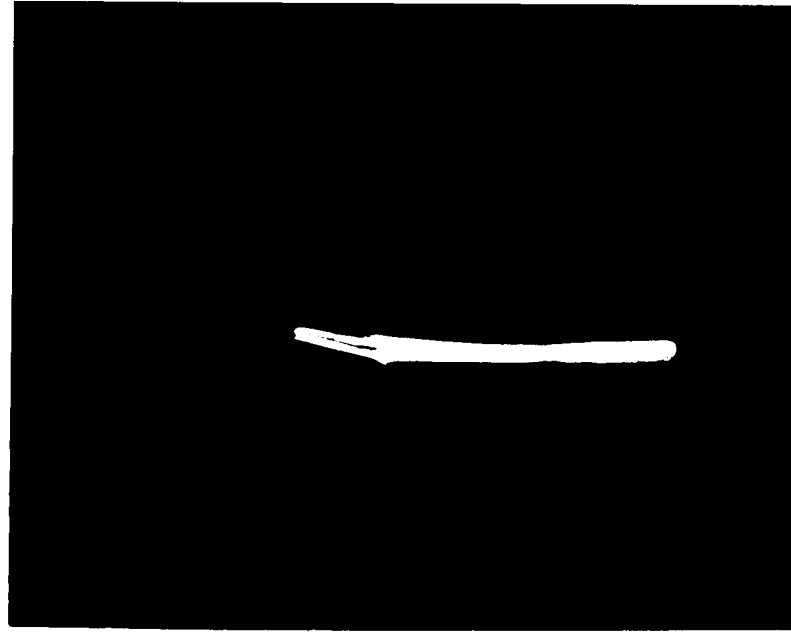
1



2

2 cm

PLANCHE II



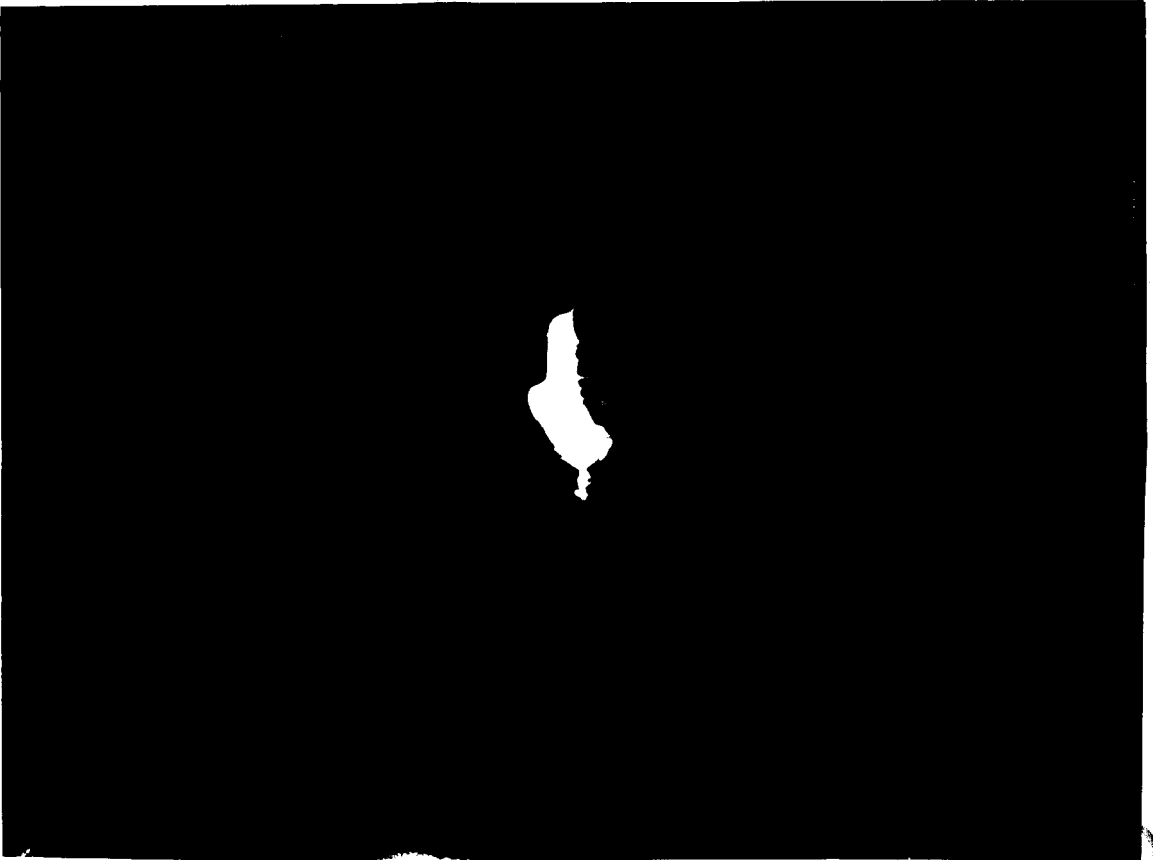
3

PLANCHE III : Autoradiographie d'une jeune feuille dont une nervure
secondaire située dans le 1/3 basal d'une foliole proximale a
été trempée dans une solution de glucose-¹⁴C (25 µl
contenant 25 µCi) pendant 2 h.

Temps d'exposition : 1 h pour la figure 1, 48 h pour
la figure 2

(film Kodirex)





1



2

PLANCHE III

PLANCHE IVa : Distribution du ^{14}C à différents niveaux 1 h après
===== le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une feuille adulte de tomate.

Les figures 1 et 2 correspondent à des sections de pétioles distants respectivement de 14 et 12 cm de la feuille donneuse.

Les figures 3 et 4 représentent une section située à 1 cm au-dessus du pétiole donneur.

Les figures 5, 6 et 7 sont distantes respectivement de 0,5, 6 et 11 cm de la feuille assimilatrice.

Temps d'exposition : 1 mois pour les figures 1, 2 et 3
et 15 jours pour les figures 4, 5
6 et 7.

(film Kodirex)

Notation : Pe, phloème externe ;
Pi, phloème interne.



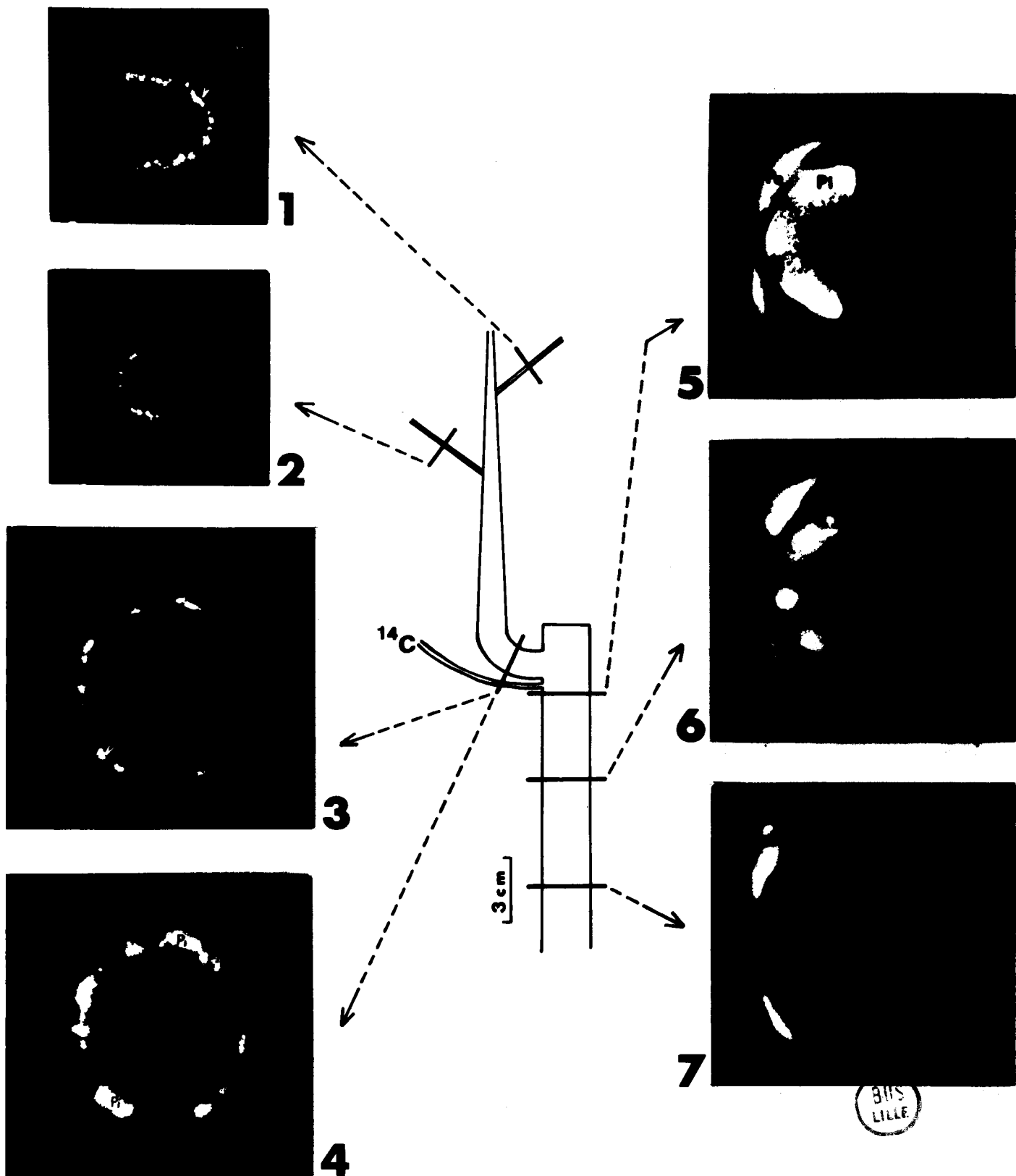


PLANCHE IV a

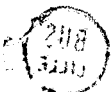
PLANCHE IVb : Distribution des traceurs dans une jeune feuille 1 h
===== après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une feuille adulte de tomate.

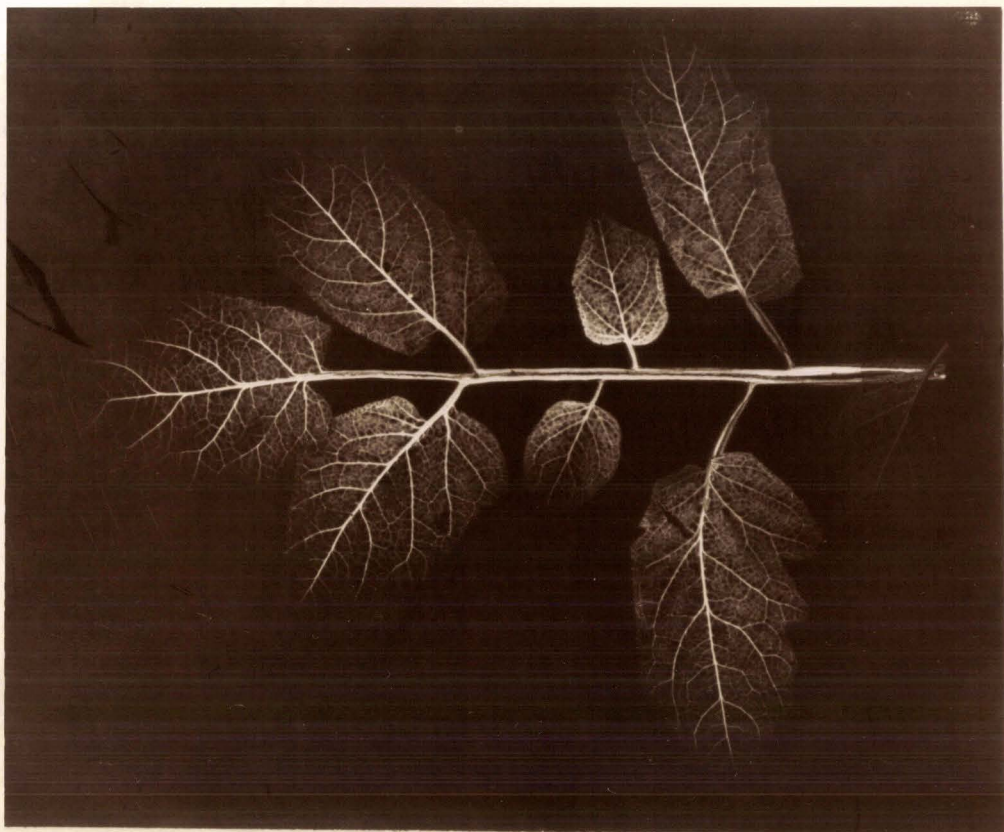
Les figures 1 et 2 représentent respectivement les autoradiographies des faces inférieure et supérieure du limbe d'une jeune feuille située à 12 cm de la feuille donneuse (voir Planche IVa, figure 2).

Longueur de la jeune feuille : 20 cm (pétiole compris).

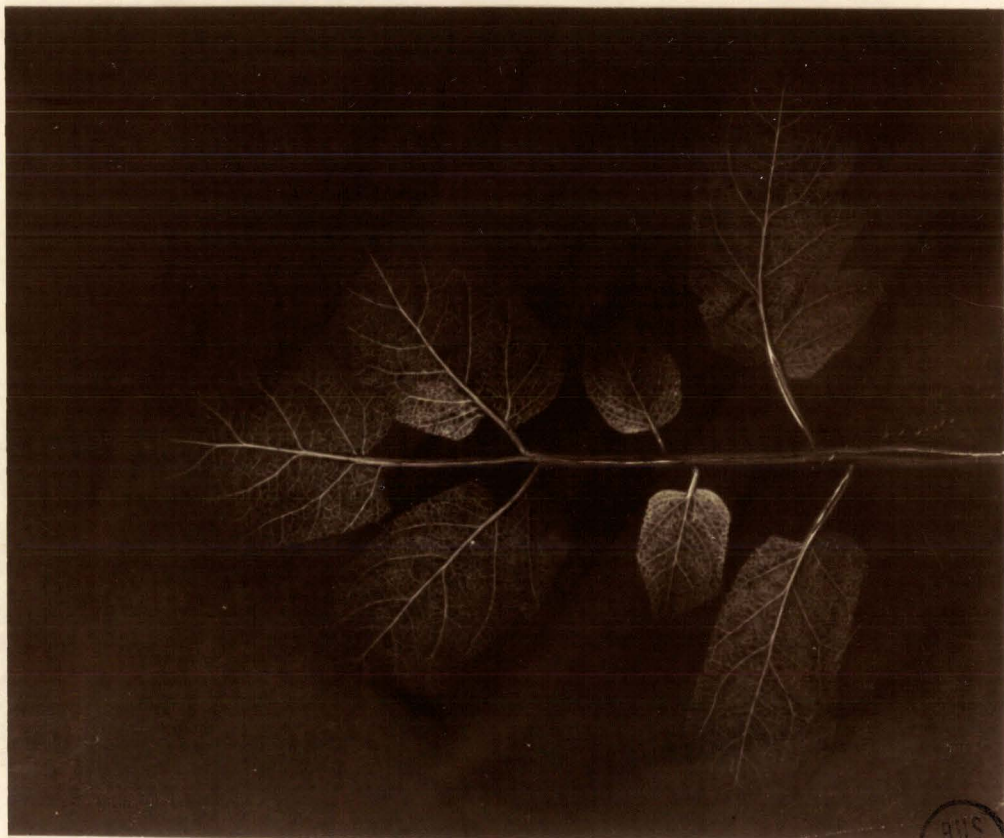
Temps d'exposition : 1 mois

(film Kodirex)





2 cm



BUS
LILLE

1 2

PLANCHE IVb

PLANCHE IVc : Distribution des traceurs dans une jeune feuille 1 h
===== après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une feuille adulte de tomate.

Les figures 1 et 2 correspondent respectivement aux autoradiographies des faces inférieure et supérieure du limbe d'une jeune feuille située à 14 cm du pétiole donneur (voir Planche IVa, figure 1).

Longueur de la jeune feuille : 15,5 cm (pétiole compris).

Temps d'exposition : 1 mois

(film Kodirex)





1 2

PLANCHE IVc

JUN 1911
LILLE

PLANCHE Va : Distribution des traceurs à différents niveaux, 3 h
===== après le début de l'assimilation de $^{14}\text{CO}_2$ assimilé par
une feuille adulte de tomate.

La figure 1 correspond à une section de pétiole de jeune feuille située à 10 cm au-dessus de la feuille donneuse.

Les figures 2 et 3 représentent une section de tige à 1 cm au-dessus de la feuille donneuse.

Les figures 4, 5 et 6 correspondent à des coupes de tige, situées respectivement à 1, 21 et 31 cm au-dessous du pétiole donneur.

Temps d'exposition : 1 mois pour les figures 1 et 2,
15 jours pour les figures 3, 4, 5 et 6.

(film Kodirex)

Notation : Pe, phloème externe ;
Pi, phloème interne.



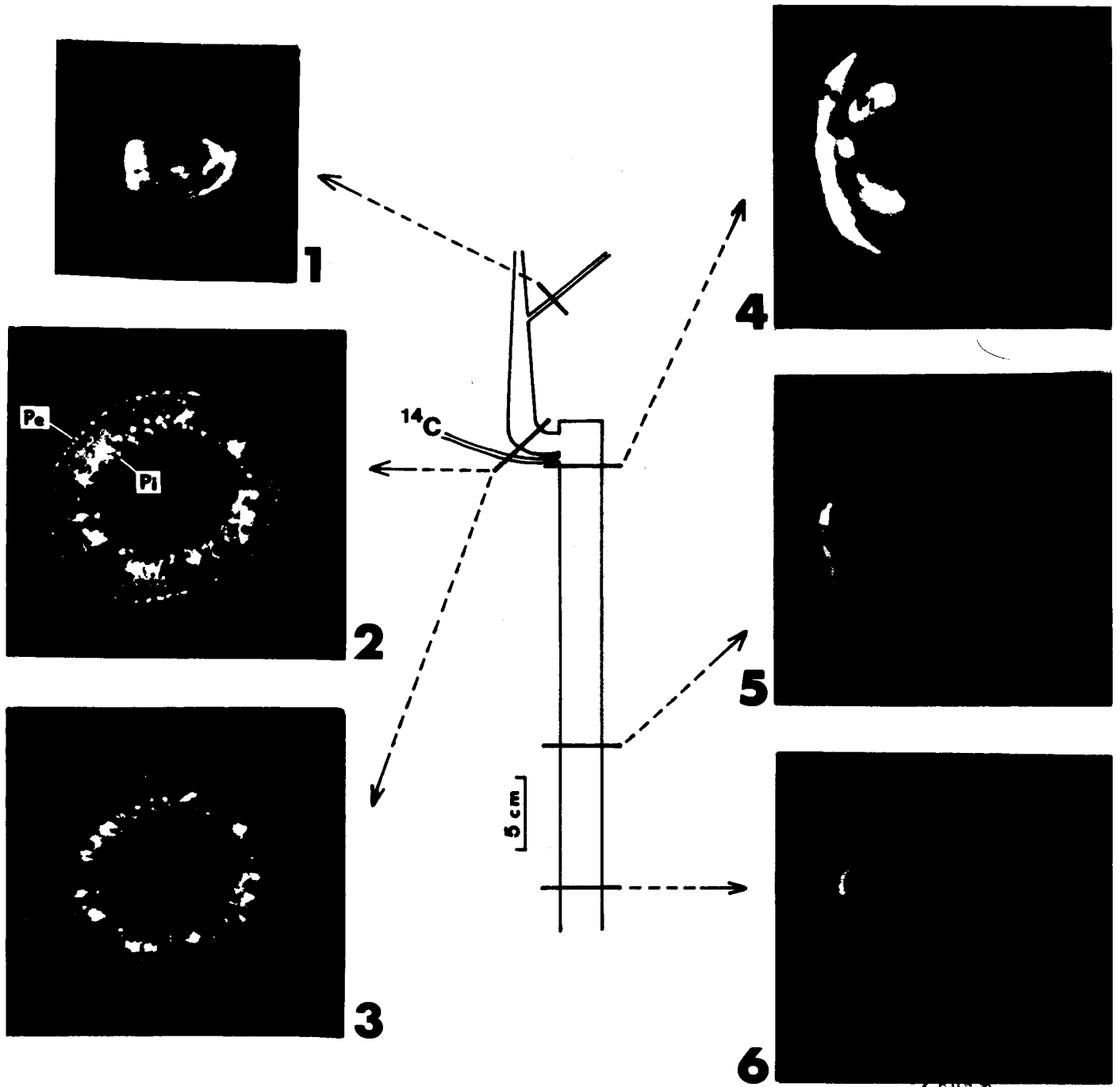


PLANCHE V a

BUS
LILLE

PLANCHE Vb : Distribution des traceurs dans une jeune feuille 3 h
===== après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une
feuille adulte de tomate.

Les figures 1 et 2 représentent des autoradiographies des faces inférieure et supérieure du limbe d'une jeune feuille située à 10 cm au-dessus du pétiole donneur (voir Planche Va, figure 1).

Longueur de la feuille : 17 cm.

Temps d'exposition : 6 jours.

(film Kodirex)





2 cm



BUS
LILLE

1 2

PLANCHE Vb

PLANCHE VIa : Distribution des traceurs à différents niveaux 3 h
===== après le début de l'assimilation de $^{14}\text{CO}_2$ par une
feuille adulte, après décortication de la tige autour
de l'insertion du pétiole de la feuille donneuse.

Les figures 1 et 2 correspondent à des sections de
pétioles de jeunes feuilles distantes de 20 et 21,5 cm
de la feuille donneuse.

Les figures 3, 4 et 5 représentent des niveaux situés
respectivement à 20, 14 et 1 cm au-dessus du pétiole
donneur.

Les figures 6 et 7 correspondent à des sections
situées respectivement à 2 et 12 cm de la feuille donneuse.

Temps d'exposition : 15 jours pour les figures 1 à 6 ;
2 mois pour la figure 7.

Notation : Pe, phloème externe ;
Pi, phloème interne.



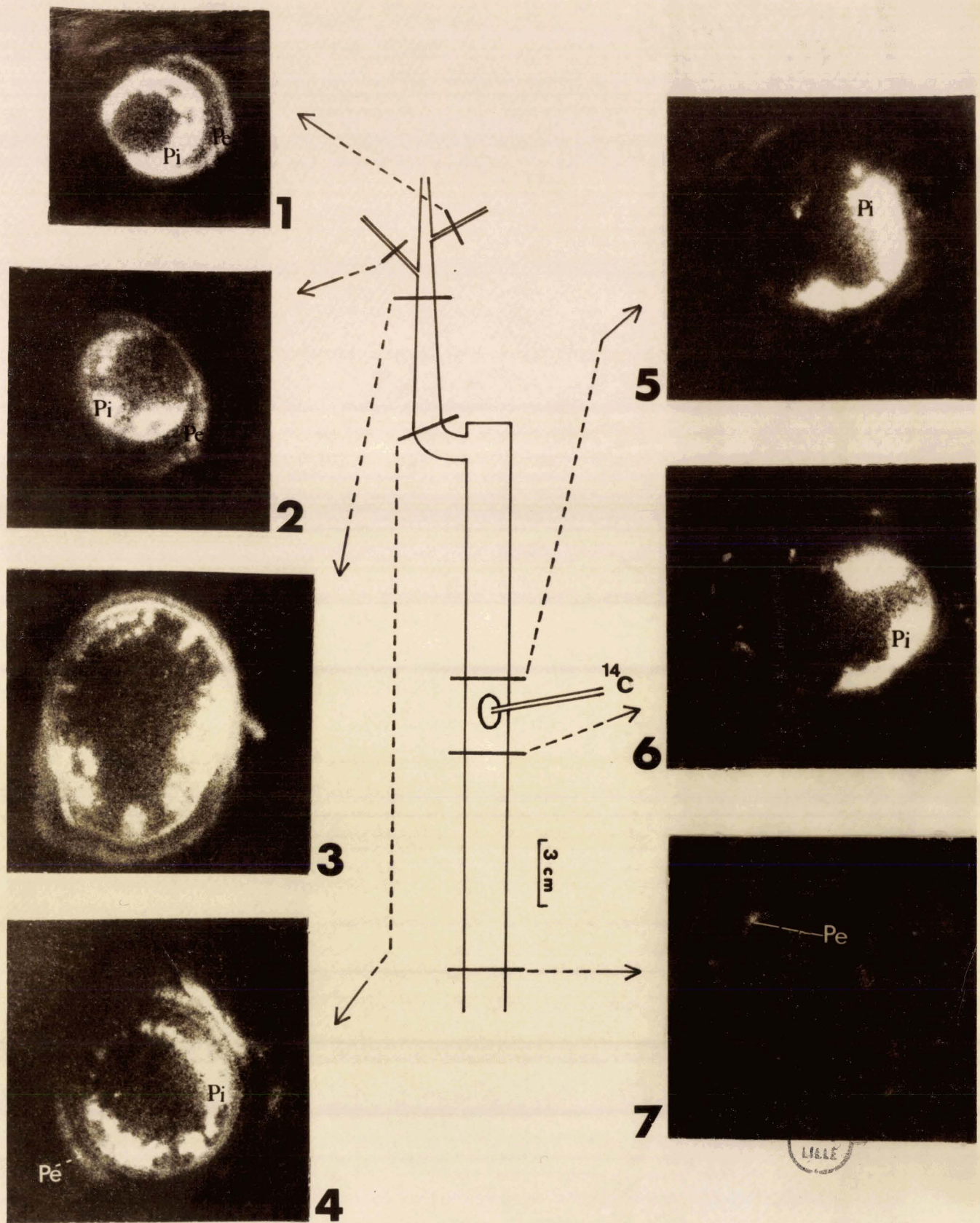


PLANCHE VIa

PLANCHE VIb : Détail de la figure 4 de la planche VIa

=====

Temps d'exposition : 5 semaines

(plaque Kodak N.T.B.)

Notation : Pe, phloème externe ;
Pi, phloème interne ;
X, xylème.



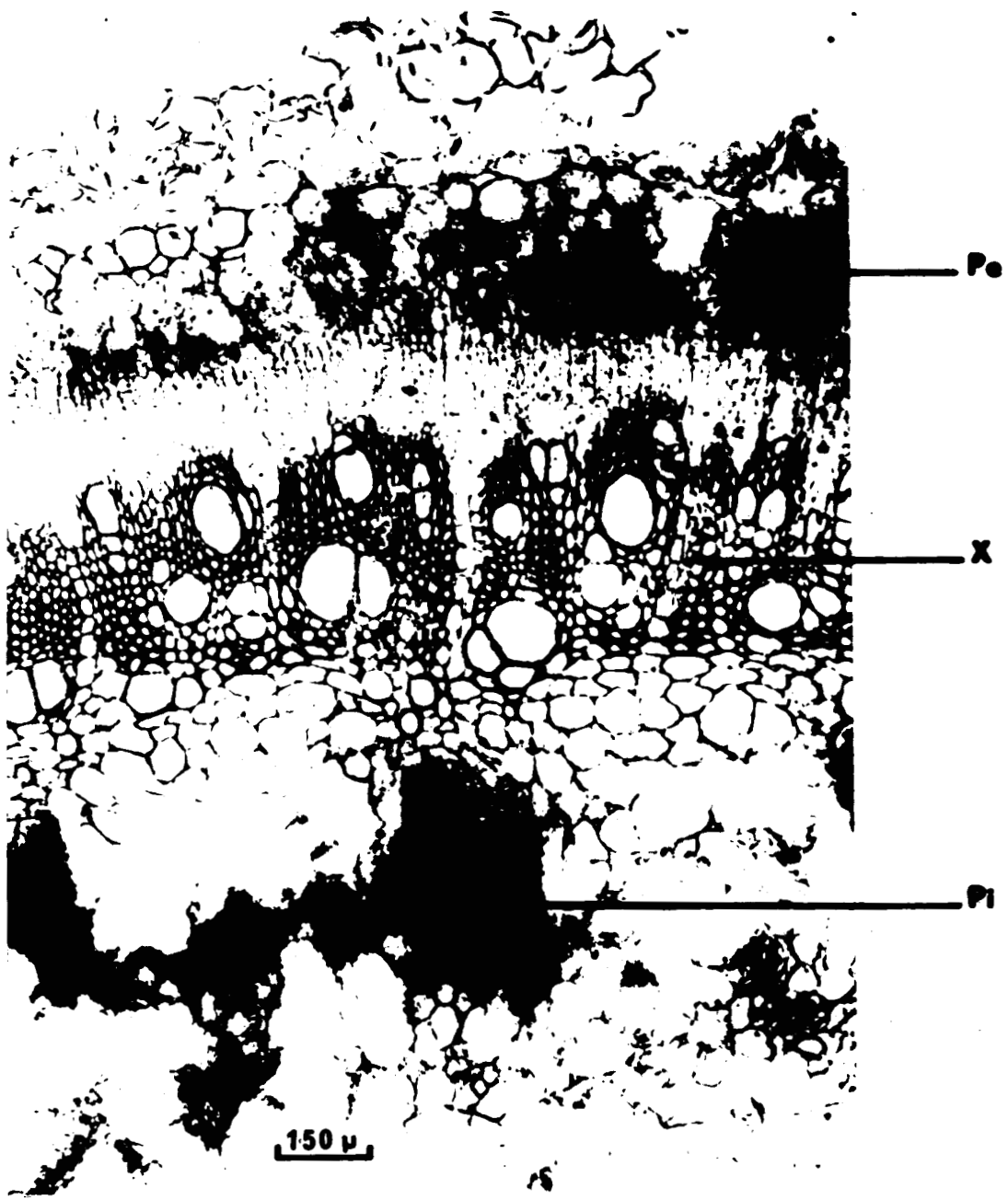


PLANCHE VIb



PLANCHE VIc : · Détail de la figure 2 de la Planche VIa

=====

Temps d'exposition : 5 semaines

(plaque Kodak N.T.B.)

Notation : Pe phloème externe ;

Pi, phloème interne ;

X, xylème.



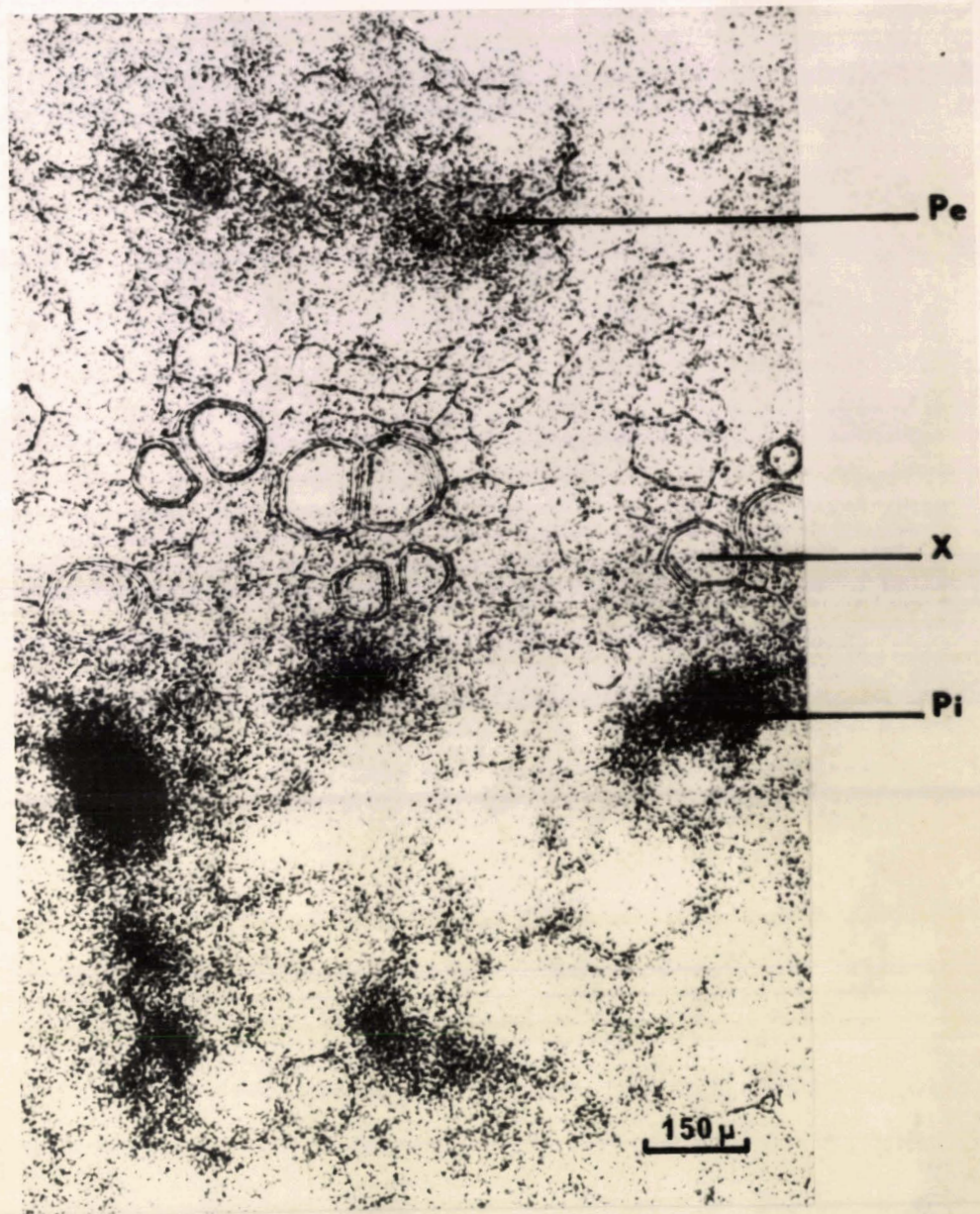


PLANCHE Vlc



PLANCHE VI d : Distribution des traceurs dans une jeune feuille 3 h
===== après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une feuille adulte. (le phloème externe a été enlevé autour du pétiole donneur à son point d'insertion sur la tige).

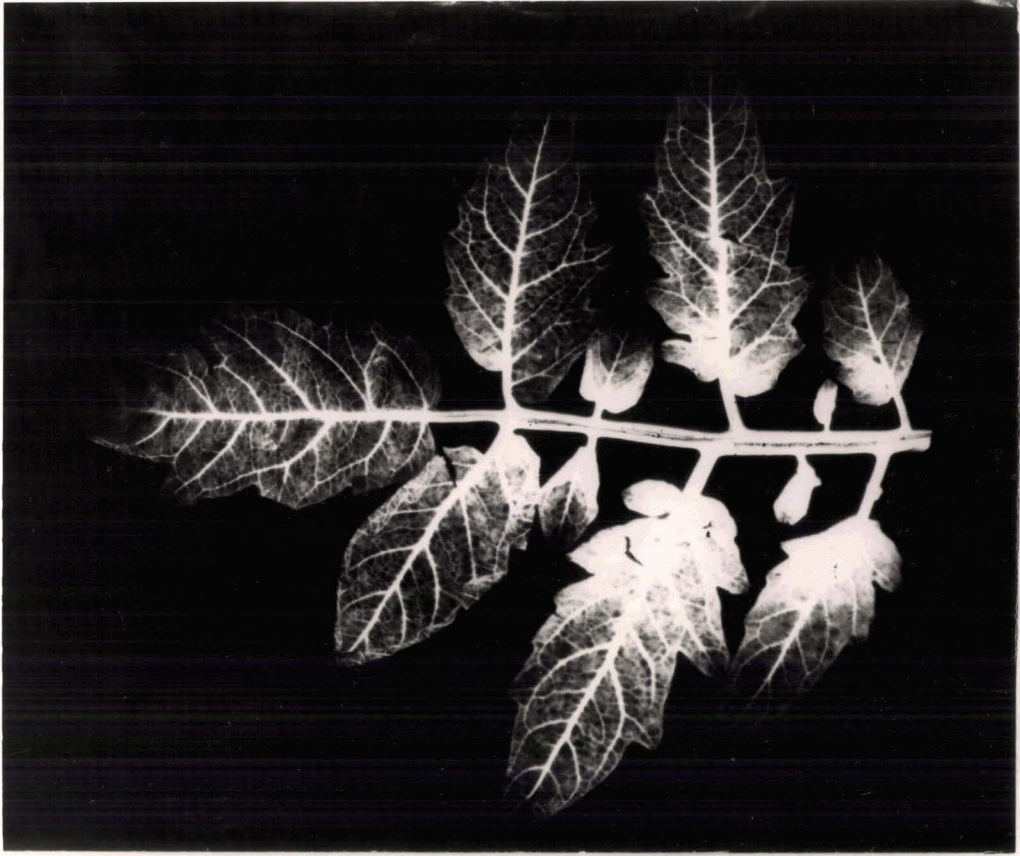
Les figures 1 et 2 représentent des autoradiographies des faces inférieure et supérieure de la feuille située à 20 cm au-dessus de la feuille assimilatrice.

Longueur de la feuille : 17 cm (pétiole compris)

Temps d'exposition : 5 jours

(film Kodirex)





2

PLANCHE VI

2 cm



1



PLANCHE VII : Distribution des traceurs dans les jeunes feuilles du
=====
sommet de la plante 6 h après le début de l'assimilation
du $^{14}\text{CO}_2$ par une feuille adulte.

Les feuilles adultes de la tige ont été supprimées
au-dessus de la feuille donneuse dont le pétiole a
subi une décortication à son point d'insertion.

Temps d'exposition : 5 jours.

(film Kodirex)





2 cm

PLANCHE VII

BIS
LILLE

PLANCHE VIII : Distribution des traceurs à différents niveaux 12 h
===== après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une
feuille adulte. Les feuilles adultes sus-jacentes à
la feuille donneuse ont été supprimées, le pétiole
donneur a subi une décortication autour de son point
d'insertion.

La figure 1 correspond à une section située à
12 cm du sommet de la plante et à 10 cm au-dessus
de la feuille donneuse.

Les figures 2 et 3 représentent des niveaux situés
immédiatement au-dessus et au-dessous de la feuille
donneuse.

Les figures 4 et 5 sont des sections distantes res-
pectivement de 15 et de 25 cm du pétiole donneur.

Temps d'exposition : 1 mois pour les figures 1, 2 et 3 ;
2 mois pour les figures 4 et 5

(film Kodirex)

Notation : Pe, phloème externe ;

Pi, phloème interne.

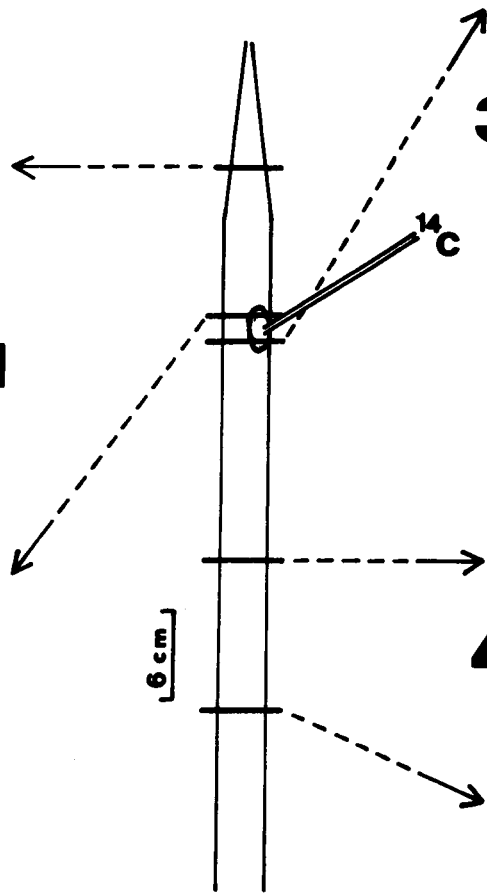




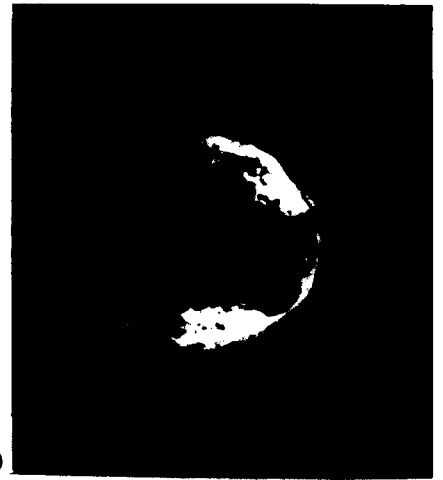
1



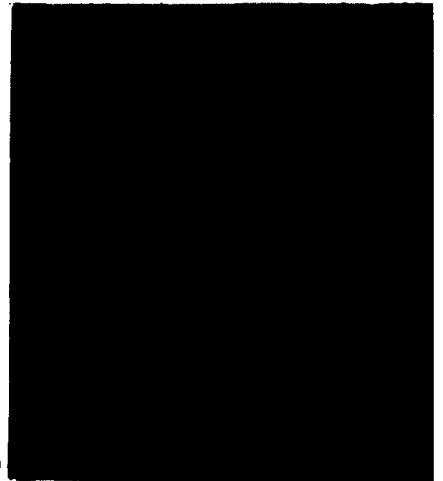
2



3



4



5

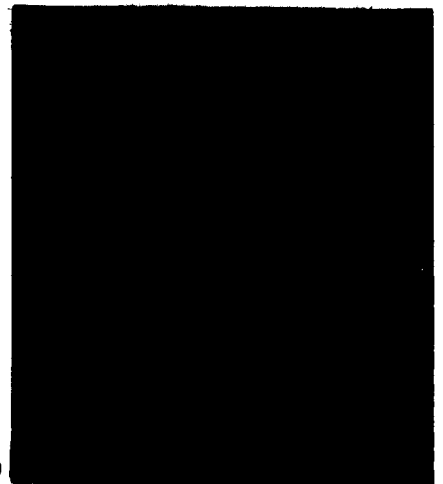


PLANCHE VIII

BUS
LILLE

PLANCHE IX : Distribution des traceurs à différents niveaux de la tige
=====

6 h après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une feuille adulte. Le phloème externe a été enlevé autour du point d'insertion du pétiole donneur sur la tige ; les jeunes feuilles sus-jacentes à la feuille donneuse ont été supprimées.

La figure 1 correspond à une section située à 25 cm au-dessus de la feuille exportatrice et à 15 cm du sommet de la plante.

Les figures 2 et 3 représentent des sections situées respectivement à 15 cm et 5 cm au-dessus de la feuille donneuse.

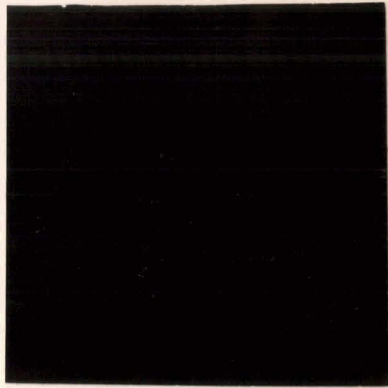
La figure 4 correspond à une section située juste au-dessous de la feuille donneuse.

Les figures 5 et 6 représentent des sections situées respectivement à 5 cm et 25 cm au-dessous du pétiole donneur.

Temps d'exposition : 1 mois pour la figure 1 ; 21 jours pour les figures 2, 3, 4, 5 et 6 (Film Kodirex)

Notation : Pe, phloème externe
Pi, phloème interne.

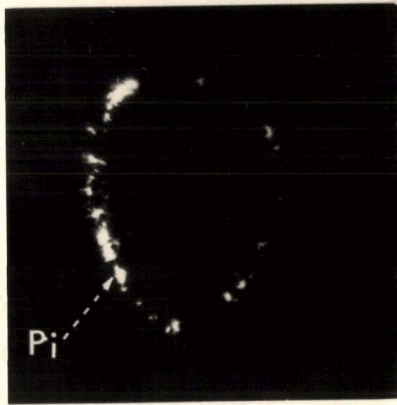




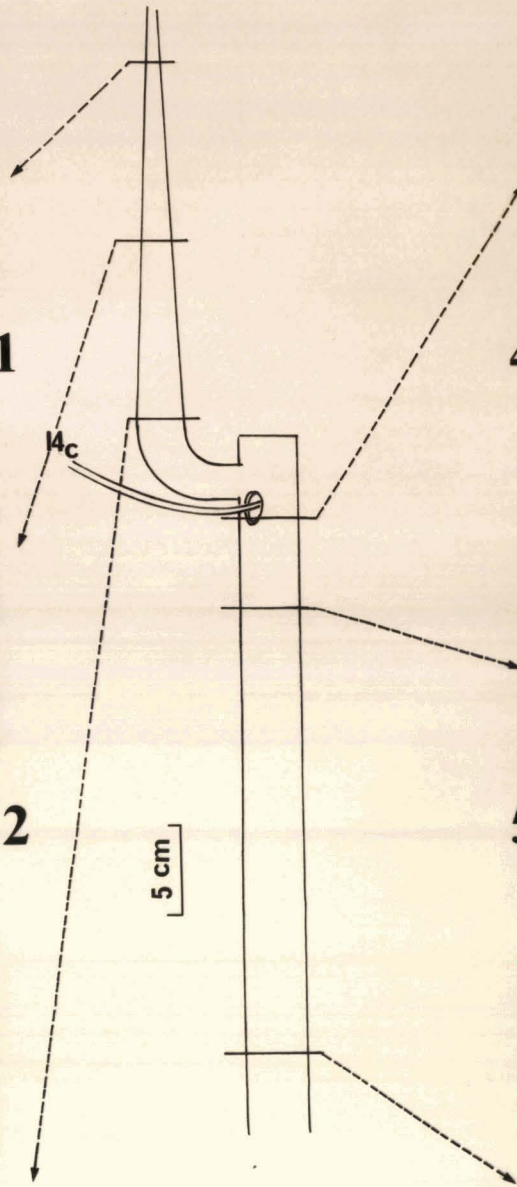
1



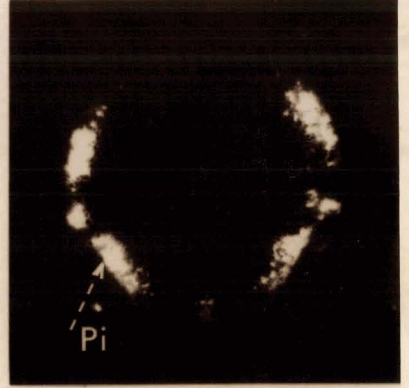
2



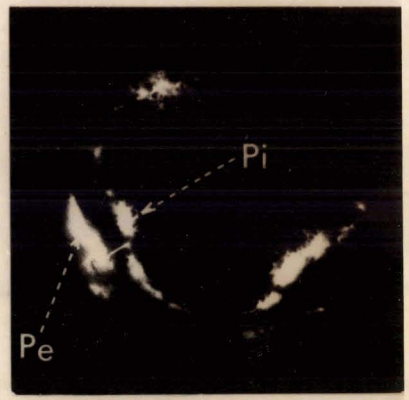
3



4



5



6

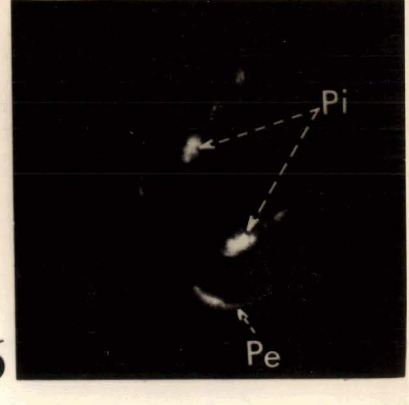


PLANCHE IX



PLANCHE X : Distribution des traceurs à différents niveaux de la tige 5 h
===== après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une feuille adulte. Le phloème externe a été enlevé autour du pétiole donneur à son point d'insertion sur la tige ; toutes les feuilles ont été supprimées au-dessus de la feuille donneuse, y compris les feuilles en voie de croissance.

La figure 1 correspond à une section située à 14,5 cm au-dessus de la feuille donneuse et à 12,5 cm du sommet de la plante.

Les figures 2 et 3 représentent une section située à 5 cm au-dessus de la feuille donneuse, les figures 4 et 5 des niveaux respectivement juste au-dessus et au-dessous de la feuille donneuse, les figures 6 et 7 une section sous-jacente à la feuille donneuse de 5 cm, la figure 8 une section distante de 20 cm du pétiole donneur.

Temps d'exposition : 10 jours pour les figures 1, 3, 4, 5 et 7 ;
5 jours pour les figures 2 et 6
2 mois pour la figure 8

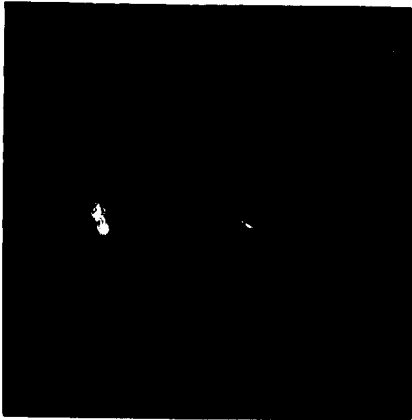
(film Kodirex)

Notation : Pi, phloème interne.





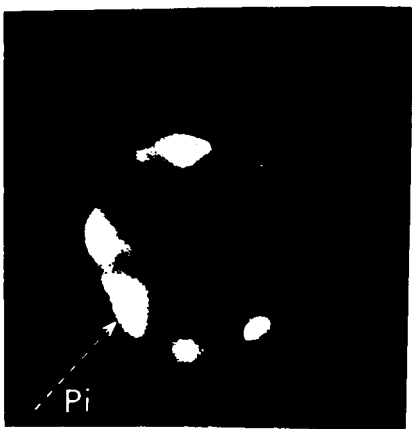
1



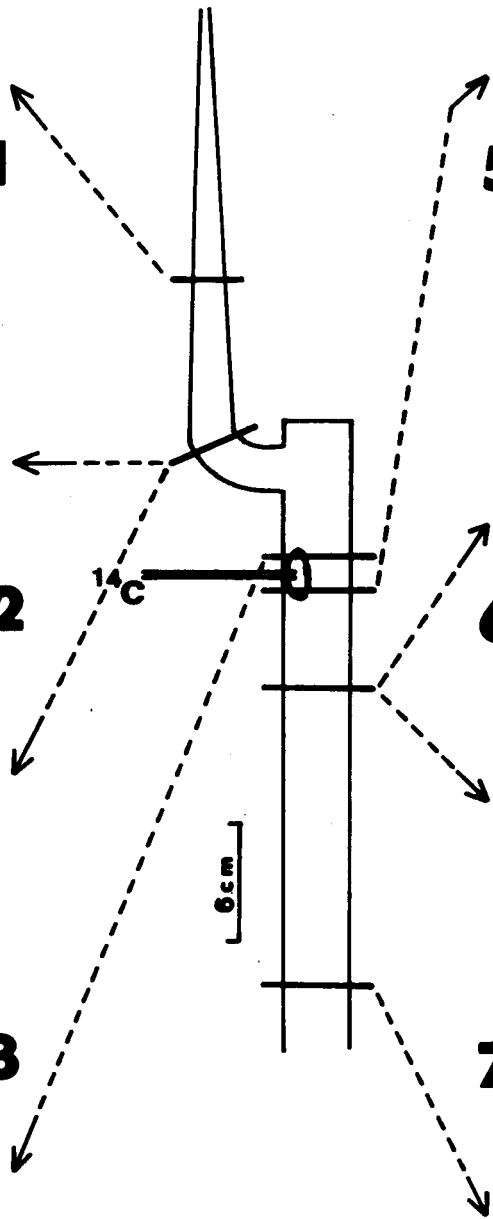
2



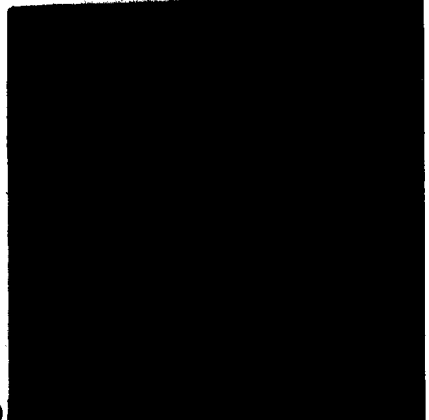
3



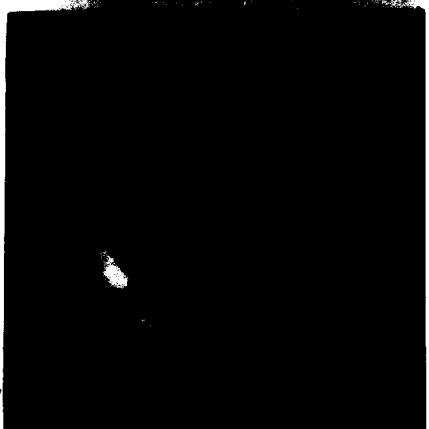
4



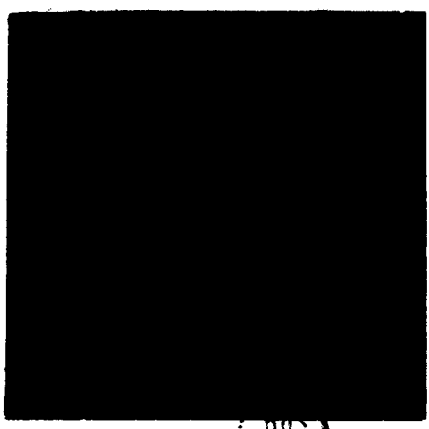
5



6



7



8

PLANCHE X

UNIVERSITE
LILLE

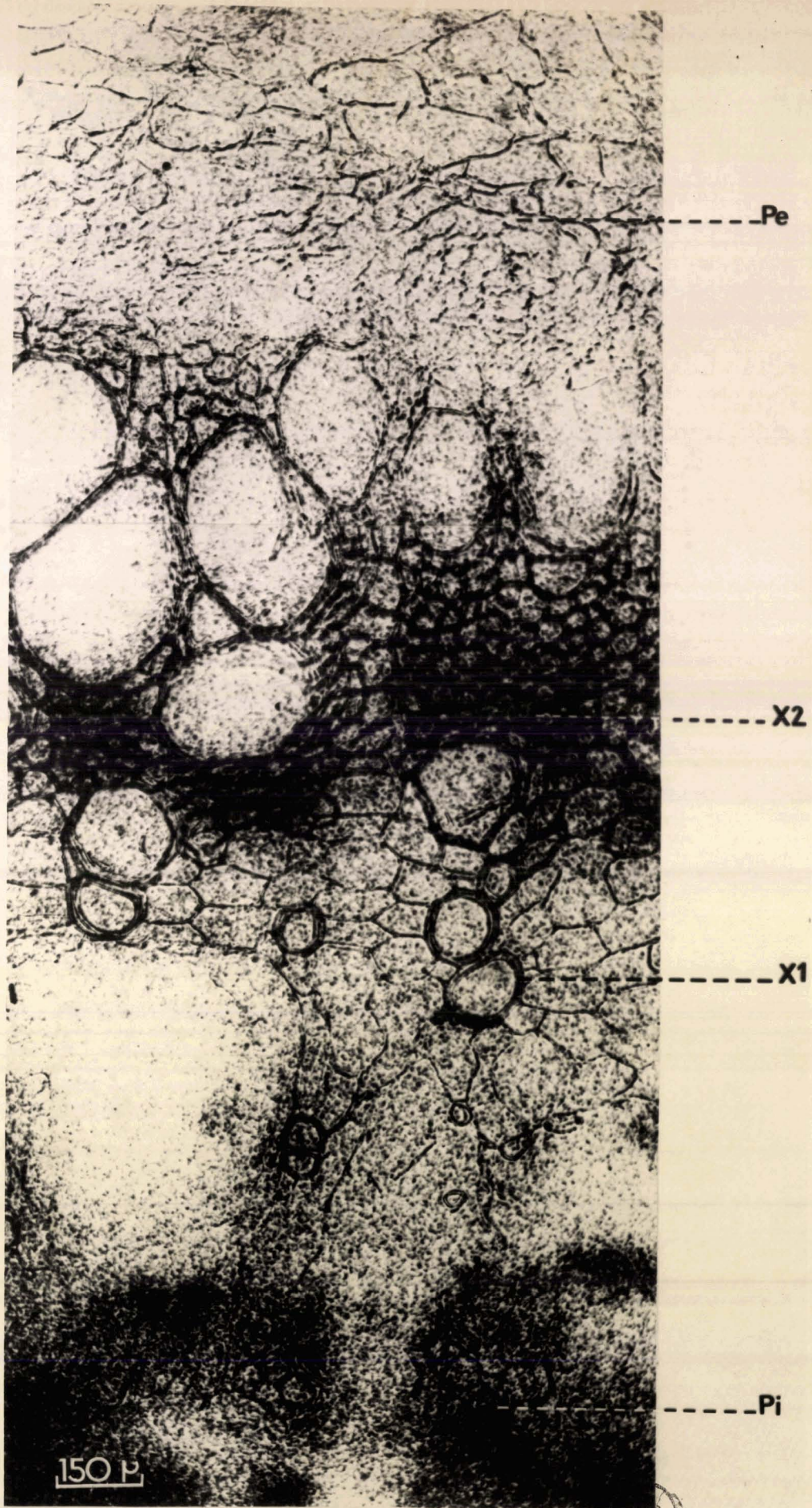
PLANCHE XI : Distribution des traceurs dans les tissus de la partie
===== supérieure de la tige située à 15 cm au-dessus de la
feuille exportatrice et à 17 cm du sommet, 6 h après
le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par cette dernière.

Une décortication a été pratiquée autour du point d'insertion sur la tige du pétiole donneur ; toutes les feuilles ont été supprimées au-dessus de la feuille exportatrice, y compris les feuilles en voie de croissance.

Temps d'exposition : 6 semaines (sur plaque Kodak N.T.B.)

Notation : Pe, phloème externe
Pi, phloème interne
X₁, xylème primaire
X₂, xylème secondaire.





LILLE

3

PLANCHE XIIa : Distribution des traceurs dans une jeune feuille 3 h
===== après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une
feuille adulte. Le pétiole a subi une décortication
autour de son point d'insertion sur la tige. L'image
représente une autoradiographie d'une portion de foliole
dont une nervure secondaire a été sectionnée (Flèche).

Temps d'exposition : 8 jours

(film Kodirex)



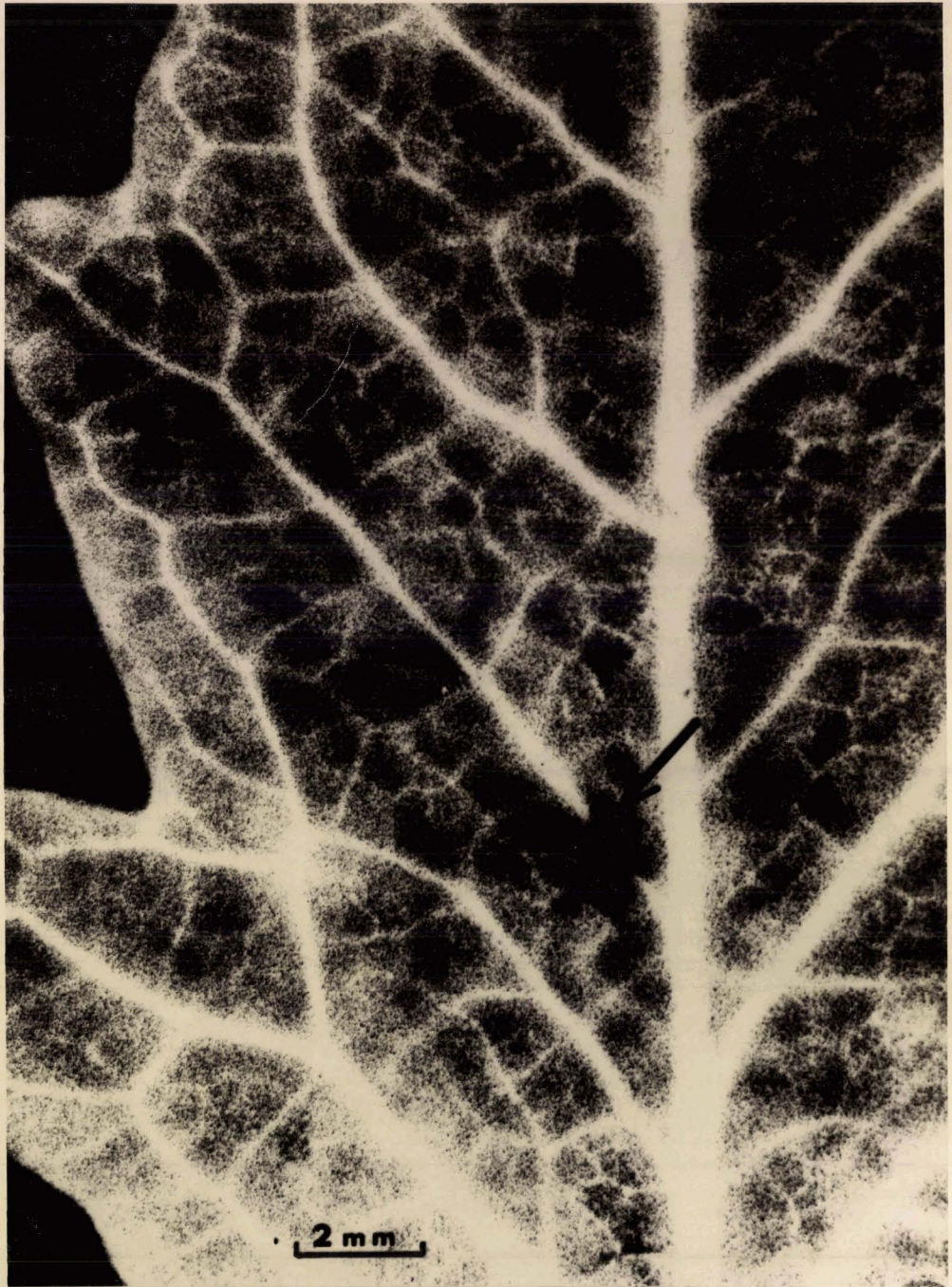


PLANCHE XIIa

PLANCHE XIIb : Distribution des traceurs dans une jeune feuille 6 h
===== après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par une
feuille adulte. Le phloème externe a été enlevé autour
du point d'insertion sur la tige du pétiole donneur ;
au début de l'assimilation, certaines nervures secondaires
ont été sectionnées (flèches).

Les figures 1 et 2 représentent des autoradiographies
des faces inférieure et supérieure de la jeune feuille
située à 10 cm au-dessus de la feuille assimilatrice.

Longueur de la jeune feuille : 15 cm (pétiole compris).

Temps d'exposition : 10 jours (film Kodirex)



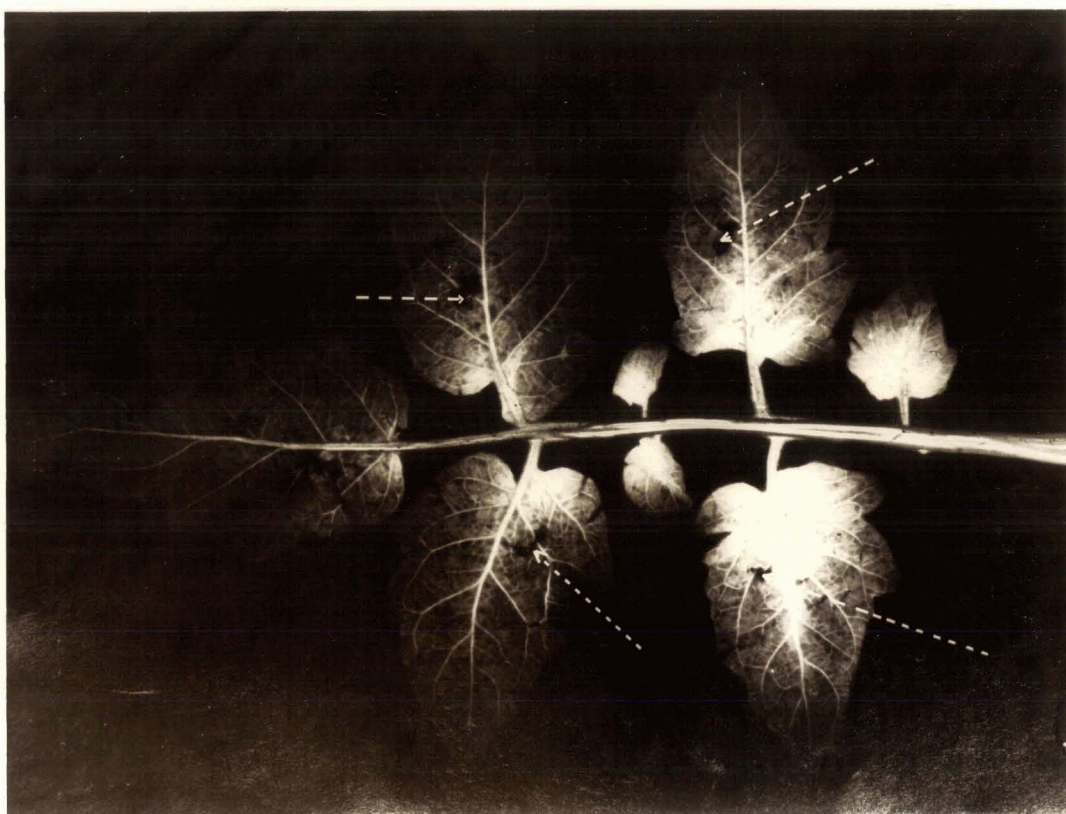
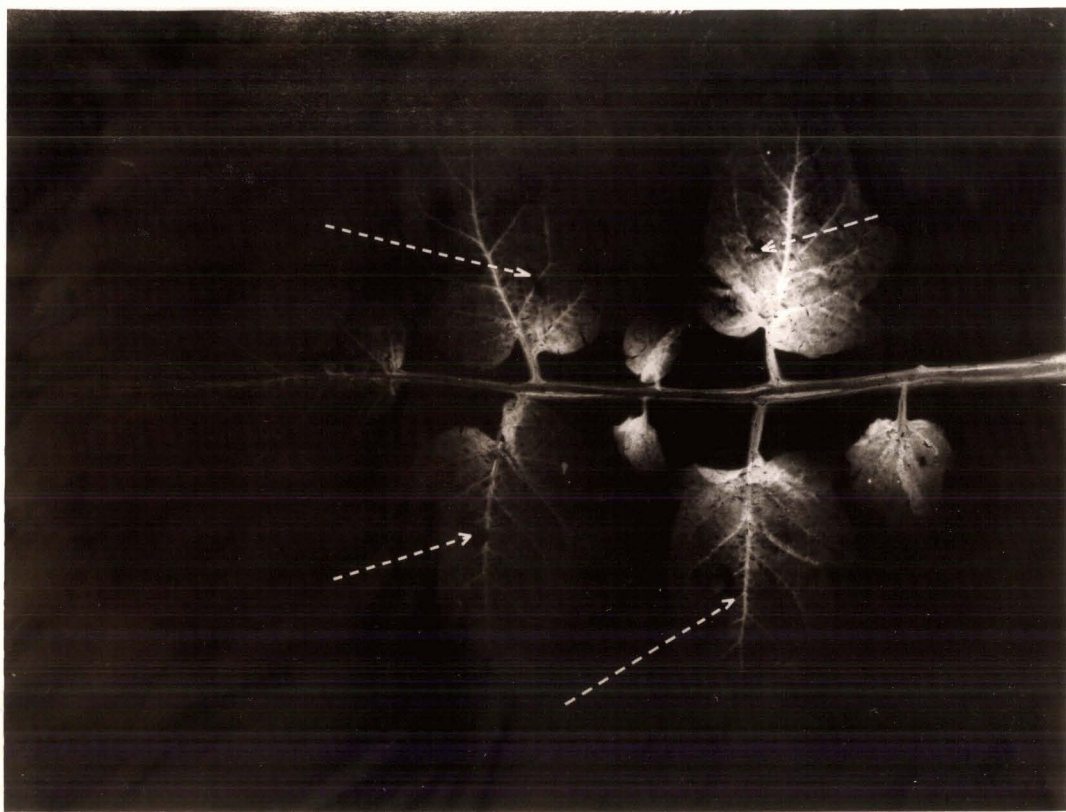


PLANCHE XIIc : Distribution des traceurs dans une jeune feuille
===== 3 h après le début de l'assimilation du $^{14}\text{CO}_2$ par
une feuille adulte.

Une décortication a été pratiquée autour du point
d'insertion sur la tige du pétiole donneur.

La figure 1 représente une autoradiographie d'une
jeune feuille (vue partielle) située à 12,5 cm de
la feuille donneuse.

Deux ouvertures en "U" ont été pratiquées, la
première au niveau de la nervure principale d'une foliole
médiane II et la seconde, au niveau d'une nervure
secondaire de foliole médiane I.

La figure 2 représente la foliole médiane I de la
figure 1.

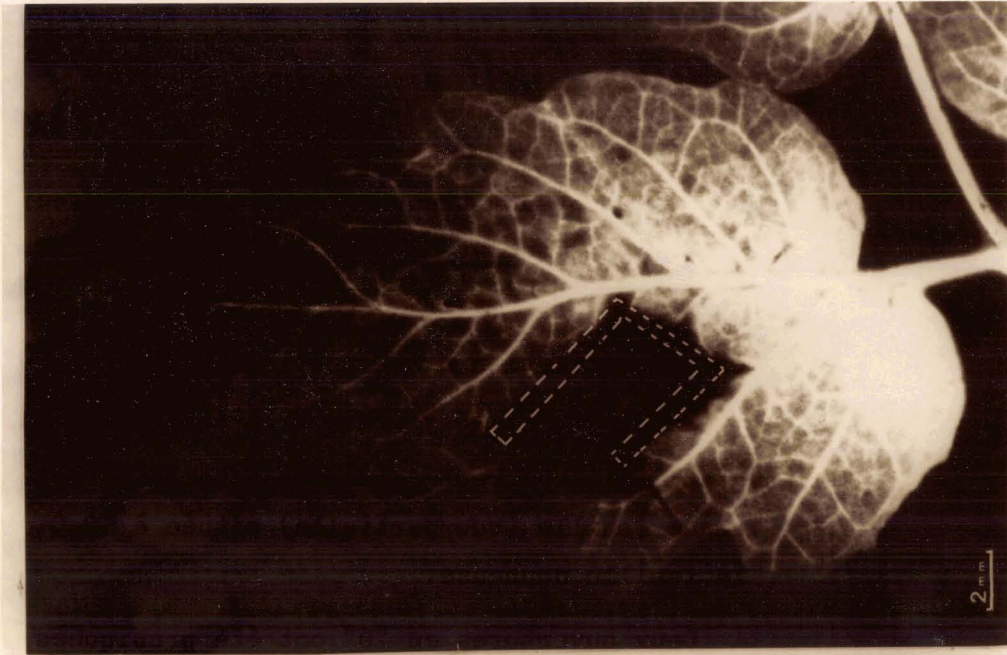
Longueur de la feuille : 17,5 cm (pétiole compris)

Temps d'exposition : 21 jours (film Kodirex)





1



2

BOULLE