

# LES AUXINES, AGENTS ESSENTIELS DE LA CROISSANCE DES VÉGÉTAUX

par Louis ROUSSEL

Conservateur des Eaux et Forêts E. R.

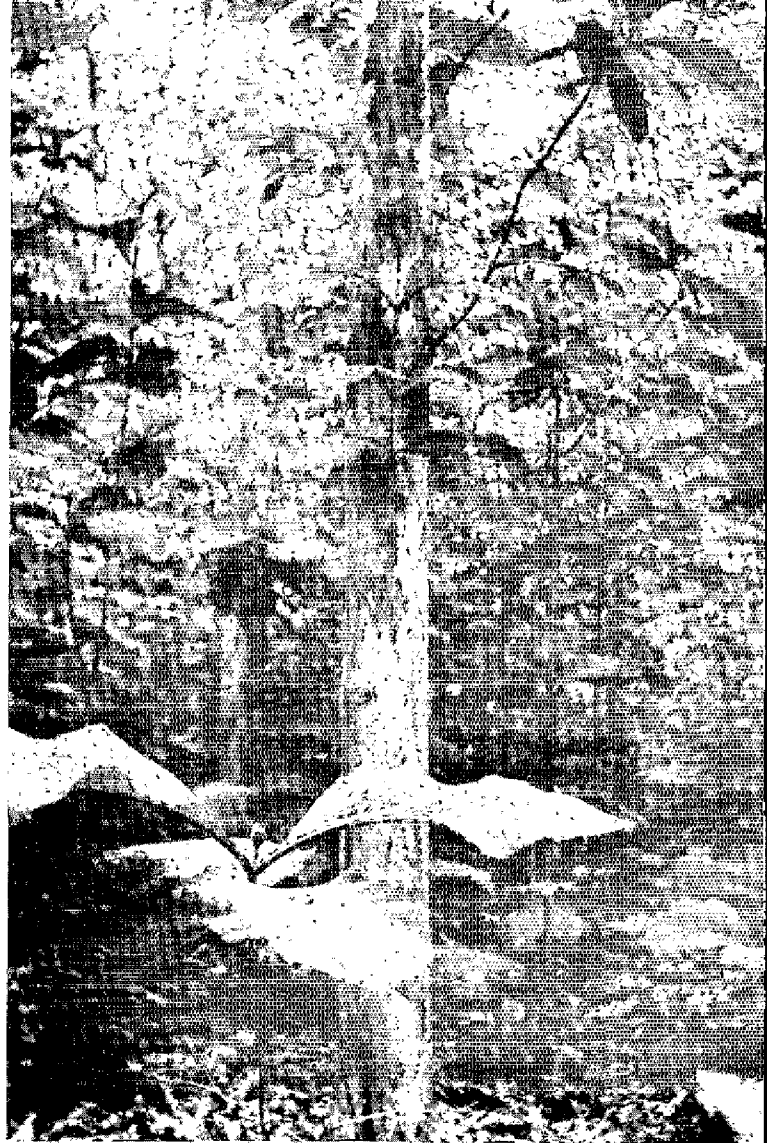


Photo Brunck.

*Teck. Après éclaircie, développement de gourmands sur un arbre à l'intérieur d'une parcelle. Bamoro, Côte d'Ivoire.*

## SUMMARY

### THE AUXINS, ESSENTIAL AGENTS IN VEGETABLE GROWTH

*The auxins, particularly A. I. A. (acetic indol B acid) determine the growth of vegetable structures in accordance with certain laws ; it is more particularly phototropism which has allowed of the discovery and isolation of A. I. A.*

*The author studies the constitution of A. I. A. and its molecular action, the formation and destruction of A. I. A. and its effects on vegetation, the part played by A. I. A. in geotropism and the other types of morphoses in which A. I. A. and might play a part.*

## LAS AUXINAS, AGENTES PRIMORDIALES DEL CRECIMIENTO DE LOS VEGETALES

*Las auxinas, y en particular el AIA (ácido  $\beta$  indolo acético), determinan en los vegetales el desarrollo de sus estructuras, y ello según ciertas leyes. En particular, el fototropismo ha permitido el descubrimiento y el aislamiento del AIA.*

*El autor estudia la composición del AIA y su forma de acción al nivel molecular, la formación y la destrucción del AIA y sus efectos sobre la vegetación, el papel desempeñado por el AIA en el geotropismo y el fototropismo y los demás tipos de morfosos en que intervienen el AIA y la luz.*

Dans une chronique précédente (1), on a rappelé la distinction, très importante, entre les matières « plastiques », éléments avec lesquels les végétaux se construisent, et les matières « oligodynamiques », dont le rôle paraît être de mettre en œuvre ces éléments, d'une façon ordonnée, afin d'aboutir à des structures harmonieuses et équilibrées. Parmi ces matières oligodynamiques, une place à part doit être faite aux « auxines », et tout spécialement à l'AIA (acide  $\beta$  indole acétique) dont on retrouve très

fréquemment la présence en physiologie végétale. Il est à noter que, primitivement, l'AIA était appelé « hétéro-auxine » ; il fut identifié ensuite comme étant l'acide  $\beta$  indole acétique, et, assez récemment, divers physiologistes ont proposé de l'appeler simplement « auxine ». Pour éviter toute confusion, car de nombreuses substances naturelles ou artificielles ont des propriétés très voisines, on le désignera, dans l'exposé qui va suivre, sous le sigle d'AIA (IAA dans les pays de langue anglaise).

## 1. — DÉCOUVERTE DE L'EXISTENCE DES AUXINES

Le phénomène qui a conduit d'abord à la notion d'hormone végétale, puis à l'isolement de l'AIA est, incontestablement, le phototropisme (autrefois appelé héliotropisme) ; il s'agit d'un processus assez général de la croissance des végétaux, qui consiste en l'orientation des tiges, des feuilles, et parfois d'autres organes, vers la lumière. En quelques lignes, on rappellera que, dès l'année 1880, C. et F. DARWIN, opérant sur un coléoptile de graminée (sorte de gaine très fugace protégeant la feuille cotyléonaire lors de la germination), avaient montré que c'était l'extrémité de cet organe qui percevait le stimulus lumineux (unilatéral, dans le phototropisme), mais que c'était la croissance (dissymétrique) d'une région un peu inférieure qui entraînait, en définitive, la courbure du coléoptile vers la lumière. D'où l'idée d'un « messenger chimique », responsable de cette action à distance, d'une façon un peu analogue à ce qui était constaté, vers cette époque, en physiologie animale.

Par la suite, divers chercheurs (BOYSEN-JENSEN, PAAL, SÖDING, notamment) préparèrent la voie qui conduisit à la première théorie cohérente : celle qui porte, en général, les noms de CHOLODNY-WENT, lesquels, autour des années 1926-1928, en jetèrent les bases. C'est la répartition, inégale sur les faces,

éclairée et ombragée, d'une « substance de croissance », sensible à l'action de la lumière, qui provoque une *élongation différente des cellules de ces deux faces*, d'où résulte la courbure observée du coléoptile.

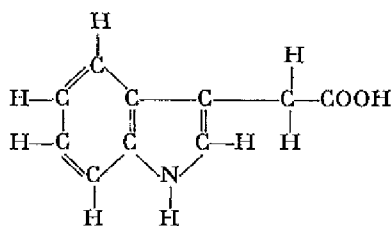
Une remarque importante doit être faite à ce sujet : c'est sur un organe mineur et transitoire qu'ont été effectuées la majorité des premières expériences, et c'est au phototropisme du coléoptile d'avoine que s'appliquent, évidemment, les théories explicatives. Or il est certain que si le phototropisme se manifeste chez de nombreux végétaux, et que si l'on y décèle facilement l'intervention de l'AIA, les modalités de ce phénomène peuvent varier sensiblement d'une espèce à l'autre ; ne serait-ce que si l'on considère que certaines graines ont une germination hypogée, et d'autres une germination épigée. Sur le coléoptile d'avoine, le phototropisme est observé pendant quelques dizaines d'heures, au maximum ; chez les végétaux ligneux, il peut se manifester pendant de très nombreuses décennies. Il faut donc faire preuve de beaucoup de prudence en examinant les résultats des expériences effectuées, et les théories élaborées, quand il s'agit de les étendre à l'ensemble du règne végétal. Cette idée sera reprise un peu plus loin.

Une autre remarque est à faire au sujet des expériences de SÖDING, cité plus haut : dès l'année 1923, il avait montré que, toujours chez le coléoptile de graminée, l'allongement de cet organe à l'obscurité avait la même origine que la courbure : l'action d'une substance de croissance, sensible à l'action de

la lumière. Les théories ultérieures ont surtout retenu l'effet « courbure », et très peu l'effet « allongement ». Actuellement, quand l'on constate ce second effet, on pense la plupart du temps à l'action obligatoire du phytochrome (1).

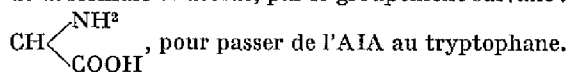
## 2. — CONSTITUTION CHIMIQUE DE L'AIA, MODE D'ACTION DES AUXINES AU NIVEAU MOLÉCULAIRE.

WENT avait, pour détecter la présence des substances de croissance, d'abord indéterminées, mis au point le « test Avena ». Un coléoptile d'avoine, d'une variété fixée, décapité avant d'avoir atteint sa taille définitive, recevait sur une partie de son extrémité un petit bloc de gélose renfermant la substance à étudier. Si cette substance était active, et diffusait de haut en bas, la région située sous le bloc de gélose s'allongeait plus que l'autre, et il en résultait une courbure du coléoptile. Plus cette courbure était marquée, plus la substance était active. Divers extraits biologiques étaient capables de produire ce phénomène, en particulier l'urine humaine. KÖGL et HAAGEN-SMIT, en 1934, isolèrent dans ce produit plusieurs substances qui reçurent le nom général d'auxines. En fait, seule l'une d'elles se révéla stable et active : l'AIA dont la formule développée est donnée ci-dessous, et qui fut, on l'a dit plus haut, appelée « hétéro-auxine » à l'époque, car elle différait de deux autres substances que l'on avait, d'abord, considérées, sans doute à tort, comme les véritables auxines *a* et *b*.



Acide  $\beta$  indole acétique ou AIA.

Cette formule est très voisine de celle d'un acide aminé, le tryptophane, abondant chez les végétaux. Il suffit, en effet, de remplacer le groupement COOH de la formule ci-dessus, par le groupement suivant :



D'où l'idée, assez généralement admise, que le premier est dérivé du second. Et comme la synthèse du tryptophane nécessite la présence, transitoire, de

zinc, en quantité infinitésimale du reste, on comprend mieux pourquoi certains sols, fortement carencés en zinc, sont très défavorables à la croissance des végétaux - et pourquoi un apport, même minime - de cet élément, peut dans ce cas avoir d'heureux effets sur la végétation. L'exemple bien connu des forestiers australiens est tout à fait démonstratif à cet égard.

De nombreuses autres substances, de synthèse parfois, jouissent des mêmes propriétés que l'AIA, quand on les soumet au « test Avena ». Il semble que leurs caractéristiques chimiques communes soient :

- de posséder un noyau cyclique comprenant au moins une double liaison. Dans ce noyau, certains atomes de chlore peuvent très bien, du reste, prendre la place d'atomes d'hydrogène ;
- d'avoir une chaîne latérale acide d'une certaine longueur (ni trop courte, ni trop longue) ;
- de revêtir une certaine configuration spatiale, conformément aux principes de la stéréochimie.

Certains auteurs (WAIN) estiment actuellement que, pour qu'une substance ait une activité auxinique, il faut qu'elle puisse « s'accoler » à un accepteur, placé sans doute dans le cytoplasme de la cellule, par 3 points : le noyau cyclique, le carboxyle, et un atome d'hydrogène de la chaîne latérale. D'autres physiologistes (MURK et coll.) pensent que 2 points suffisent. La figure 1, p. 54, représente approximativement le mode d'action de l'AIA dans ce second cas. Ces concepts sur le rôle de la configuration spatiale des molécules physiologiquement actives (hormones, à action éloignée, ou enzymes, à action rapprochée), sont actuellement admis dans beaucoup de phénomènes biologiques, et ils en expliquent la très grande efficacité. On trouvera de nombreux détails sur les théories relatives au mode d'action des auxines dans un petit ouvrage très documenté de RICARD (1960) (2).

De toutes façons, on estime que l'AIA, fixé sur son accepteur, intervient dans l'activité des cellules végétales en augmentant la plasticité des membranes, en accélérant l'absorption de l'eau par ces membranes, en stimulant le métabolisme général, et en particulier la respiration, etc...

### 3. — FORMATION, DESTRUCTION ET EFFETS LOCALISÉS DES AUXINES SUR LA VÉGÉTATION.

Chez le coléoptile d'avoine, fragment isolé d'un végétal, l'AIA est élaboré à l'apex et diffuse, de haut en bas, dans l'ensemble de cet organe, à une vitesse de l'ordre de 1 à 2 cm par heure. Il semble qu'il en soit de même pour certaines plantules entières, chez lesquelles l'AIA est élaboré dans les tissus actifs de l'extrémité apicale, pour diffuser ensuite, de haut en bas, jusqu'aux racines. Mais les feuilles, jeunes surtout, et plus tard le cambium (assise de cellules très actives situées entre le bois et le liber) sont également le siège de la production de l'AIA (3). Dans d'autres cas, l'AIA est élaboré dans les cotylédons, et, dans le cas de germination épigée, doit alors circuler de bas en haut. En fait, DAVID, dans son petit ouvrage sur les hormones végétales cité précédemment (1), relatant en particulier les travaux de BOUILLENNE et de PALM-

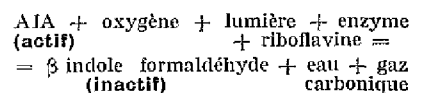
QUIST, estime que, dans une plante entière, la circulation de l'AIA peut se faire dans tous les sens.

Cependant, il est très probable que des renseignements extrêmement précieux seront fournis sur ce problème, grâce à l'emploi de l'AIA « marqué » au carbone 14, appliqué sur des feuilles, des bourgeons, etc..., ou injecté dans divers organes des végétaux. On peut ainsi suivre les déplacements de cette hormone, grâce à des compteurs du type *GEIGER-MULLER*, ou bien par auto-radiographie. En France, BONNEMAIN et ses collaborateurs ont commencé très récemment des recherches dans cette direction, et les résultats obtenus sont des plus prometteurs.

Comme l'AIA semble « s'user » très peu lors de son intervention dans les phénomènes de croissance, et qu'il est produit en permanence, il devrait s'accumuler dans les tissus. En fait, on ne le rencontre, en général, que dans une proportion infime (en poids, de l'ordre du milliardième, ou du millionième); ceci est dû à des phénomènes antagonistes, également permanents, que l'on peut classer en deux catégories :

— la fixation des molécules d'AIA sur d'autres molécules organiques formant un ensemble provisoirement inactif, une sorte de mise en réserve (SIEGEL et GALSTON, 1953);

— la destruction des molécules d'AIA par oxydation, sous l'influence d'une enzyme : l'auxine-oxydase (TANG et BONNER, 1947). Cette destruction a été obtenue expérimentalement « in vitro » par GALSTON et BAKER en 1949, à la lumière, en présence d'une substance photosensibilisante présente dans de nombreux tissus végétaux : la riboflavine. Ce type de réaction est appelé : effet photodynamique. Il se déroulerait schématiquement de la façon suivante :



Mais, si la perte d'activité est certaine, les modalités de cette réaction ont été discutées. On a pensé aussi, plus récemment, à la transformation de l'AIA, sous l'action de la lumière, en substance temporairement inhibitrice de la croissance (STILL et Coll. 1963).

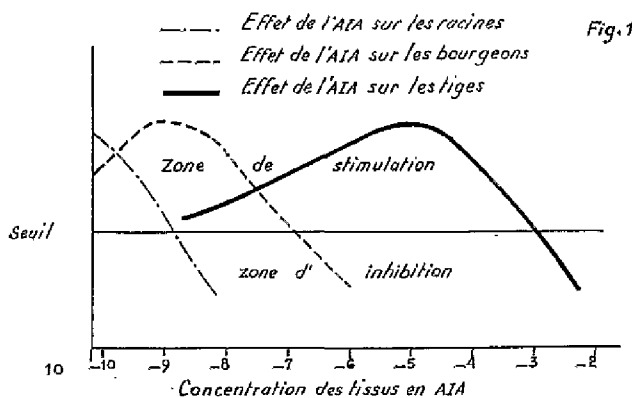
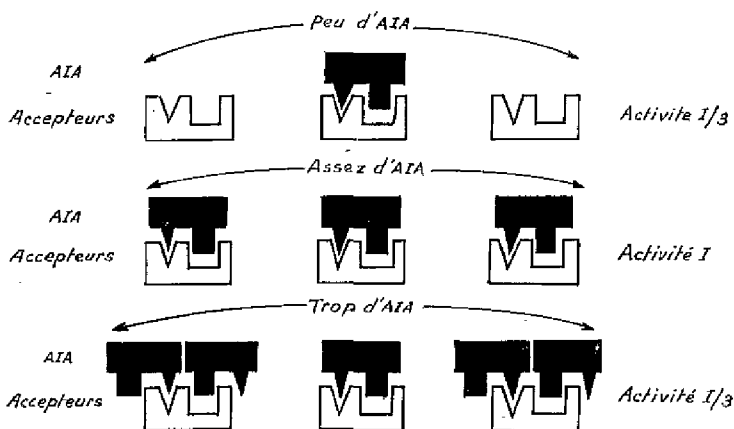
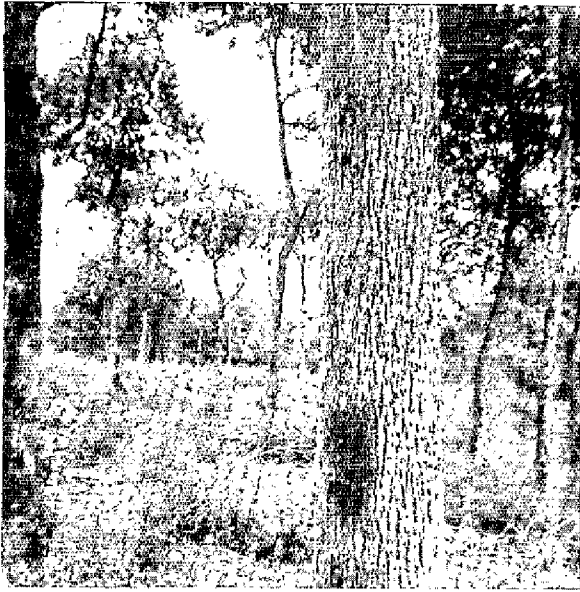


Fig. 1

Représentation, d'après K.V. THIMANN, de l'influence de la concentration des tissus en AIA sur leur développement, selon la nature des appareils.



Hypothèses permettant de comprendre les effets variés de l'AIA suivant son abondance, par rapport aux accepteurs existant au niveau cellulaire.



*Aussitôt après la coupe des taillis, les chênes de taillis sous futaie ont un tronc lisse, sans aucune branche latérale (à gauche). Cinq ans après la coupe (à droite) de nombreux gourmands se sont développés et deviennent des branches véritables, dépréciant le bois tout entier (à droite). L'effet est ici très marqué car la parcelle a été livrée au bétail et les rejets de taillis n'ont pas pu se développer.*

Selon certaines conceptions, l'excès d'AIA pourrait, à lui seul, provoquer la formation de l'auxine-oxydase, réalisant ainsi un bon exemple d'auto-compensation, assez courante dans divers processus biologiques. On pense ainsi, que la teneur en auxine-oxydase des tissus du collet des végétaux est élevée, et ceci correspond au fait, assez bien établi, que la concentration en AIA des cellules des racines est normalement beaucoup plus faible que dans les tiges, en particulier dans les méristèmes terminaux.

Outre la lumière, une température élevée (de l'ordre de  $+ 50^{\circ}\text{C}$ ) peut provoquer, chez des graines, la destruction de l'AIA.

Plusieurs substances chimiques ont une action inhibitrice sur la production et sur la circulation de l'AIA : l'acide transcinnamique, par exemple. D'autres ont une action stimulante, ou synergique, comme l'acide 2-3-5 tri-iodo-benzoïque.

Un caractère important du mode d'action des auxines, parfois controversé, mais cependant admis par la majorité des physiologistes, est le suivant : l'AIA n'intervient dans un processus physiologique donné qu'à un degré de concentration, chaque fois bien fixé. La figure 1, proposée par THIMANN en 1937, et reprise par cet auteur en 1955 (4), puis en 1969, schématise assez ce genre d'influence. Elle présente, comme on le verra plus loin, un intérêt certain et permet de relier, en un ensemble cohérent les résultats d'un certain nombre d'expériences en laboratoire, ou d'observations dans le milieu forestier. Sans doute, certains phénomènes échappent-ils, en apparence, au cadre de ce schéma simple, et doit-on, pour les y faire rentrer, élaborer des hypothèses complémentaires ? peut-être, la teneur en AIA d'un

organe ne constitue-t-elle que l'un des éléments qui déterminent son développement ? Il n'en reste pas moins que le schéma de THIMANN possède une valeur figurative qui s'étend à de nombreux phénomènes de la vie des arbres.

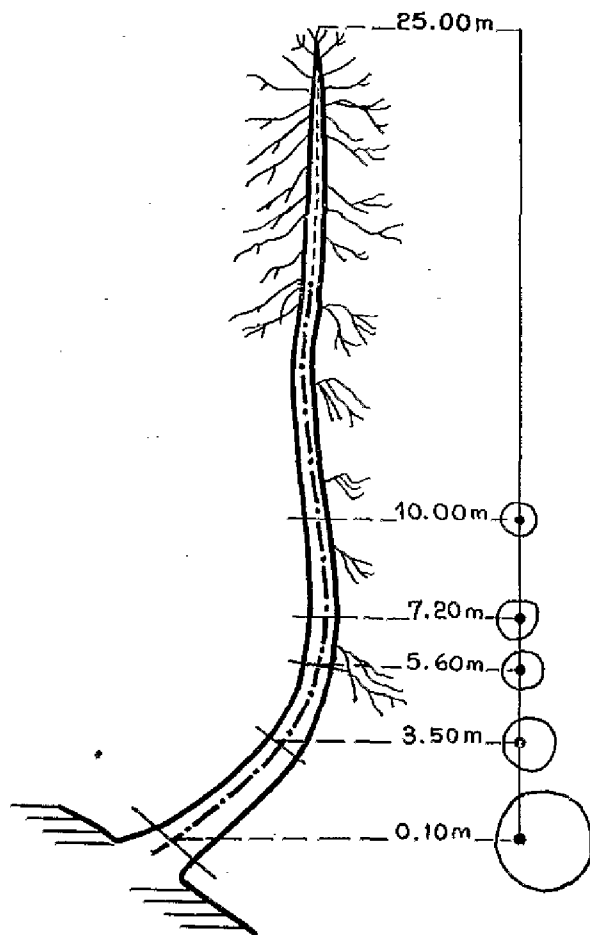
Il est à noter que KOPFER (5), spécialiste de ces problèmes, qui les expose d'une façon détaillée dans son récent ouvrage, cite des expériences tendant à établir que l'apparition et le développement des bourgeons adventifs (se développant sur des fragments de tissus blessés), sont déterminés par des concentrations encore inférieures à celles, déjà très faibles, nécessaires à la croissance des racines (STOUGHTON).

D'une façon générale, les considérations sur le mode de jonction des molécules d'AIA sur les accepteurs au niveau cellulaire, et les variations possibles du nombre de ceux-ci suivant la nature des organes en cause, permettent d'imaginer des dispositions qui stimulent, ou inhibent la croissance, ainsi que l'on a tenté de le faire sur la figure 1.

Ces remarques étant faites, on admet que l'AIA peut avoir sur les végétaux, seul, ou accompagné d'autres co-facteurs, et aux concentrations convenables, les genres d'effets suivants :

— il agit sur l'auxèse, c'est-à-dire sur l'allongement des cellules constituées des tiges, des branches, des pétioles des feuilles et des racines. C'est cet effet qui a été le mieux établi ;

— il agit sur la mèresse, c'est-à-dire sur la multiplication des cellules ; cet effet a surtout été mis en évidence sur la prolifération du cambium, la formation des cals sur les blessures. Mais il semble que cette action soit plus générale ;



*Vieux mélèze des Alpes dont la lige, d'abord oblique, s'est redressée sous l'effet du géotropisme négatif. Remarquez l'excentricité des cernes au cours du redressement géotropique.*

D'après A. Engler, 1924.

— il peut provoquer la parthénocarpie, c'est-à-dire la formation des fruits à partir de l'ovaire, sans fécondation par le pollen ;

— son insuffisance, à l'automne, dans nos régions, entraîne la formation d'assises cellulaires imperméables sur les pétioles et les pédoncules, provoquant la chute des feuilles et des fruits ;

— sa répartition dans l'ensemble des végétaux détermine, sans doute en équilibre avec certains inhibiteurs, les « corrélations de croissance », spécialement étudiées par CHAMPAGNAT (4), et il intervient aussi dans la « néoformation » des racines et des bourgeons sur des organes tronçonnés ou blessés ;

— plusieurs auteurs estiment également que d'autres hormones végétales récemment décrites (comme les gibberellines, agissant surtout sur l'allongement des cellules, et les kinines, agissant plutôt sur leur multiplication), n'agissent bien qu'en présence d'AIA, qui en augmente sensiblement les effets ;

— enfin, on sait que les auxines de synthèse (surtout celles comportant des atomes de chlore), à dose assez élevée, et parce qu'elles ne sont pas détruites par l'auxine-oxydase, peuvent provoquer des malformations, des nécroses... et que cette propriété est utilisée culturellement, dans les désherbages par exemple. On pensera aux produits désignés sous les noms de 2,4 D, de 2,4,5 T, de méthoxone, etc...

Comme on le voit, les effets de l'AIA et des autres substances à propriétés auxiniques, sont des plus nombreux et des plus variés.

#### 4. — INTERVENTION, ORDINAIREMENT ADMISE, DE L'AIA DANS CERTAINS TROPISMES.

Les végétaux sont plus ou moins sensibles à divers facteurs du milieu extérieur, et paraissent s'orienter pour les rechercher, ou pour les fuir ; on citera parmi ces facteurs la pesanteur, la lumière (ou certaines radiations invisibles), le frottement de contact avec un obstacle, l'eau du sol, la présence de certaines substances chimiques, la différence de potentiel électrique, etc... C'est ce que l'on appelle, en général, des tropismes. Mais deux cas ont été spécialement étudiés par les physiologistes : le géotropisme et le phototropisme. En ce qui concerne les arbres forestiers, ENGLER (6) a effectué, il y a une cinquantaine d'années, de nombreuses observations et expériences sur les conséquences morphologiques et technologiques de ces tropismes.

##### Le géotropisme.

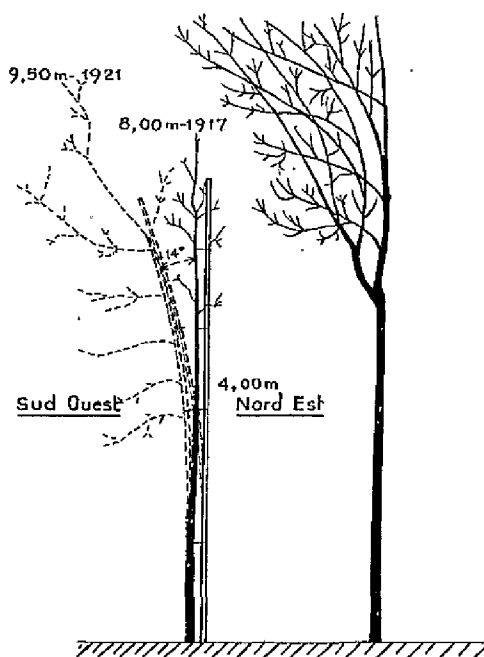
C'est l'orientation générale des racines dans le sens de l'attraction de la pesanteur (géotropisme positif), et des tiges dans le sens contraire (géotropisme négatif). Ce phénomène a depuis longtemps été l'objet de l'attention des botanistes et sa réalité est incontestable. Une preuve, indirecte, que le géotropisme est bien dû à l'intervention de l'AIA est que si l'on bloque la circulation de cette hormone par certaines substances inhibitrices mentionnées ci-dessus, ce tropisme disparaît. On peut même, en dosant les effets, inverser les réactions habituelles (racines se dirigeant vers le haut et tiges se dirigeant vers le bas). RESPLANDY (1967) a effec-

tué une intéressante mise au point sur les recherches effectuées récemment dans cette direction.

Quand on place un coléoptile d'avoine horizontalement, on trouve rapidement, en utilisant le test de WENT, que le 1/3 environ de l'AIA total se trouve dans la moitié supérieure, alors que les 2/3 sont rassemblés dans la moitié inférieure. Il en résulte une croissance différentielle des cellules du coléoptile, qui se redresse et se dirige vers le haut. Pourquoi cette répartition différente ? la question semblait très claire, il y a quelques années, et TRONCHET (7), en 1972, expose avec de nombreux détails les idées d'HABERLANDT et de ses successeurs : des corpuscules extrêmement petits, dénommés « statolithes » (en fait, on les assimile aux grains d'amidon) se déplaçant lentement dans les cellules sous l'action de la pesanteur, entraînent les molécules d'AIA, lesquelles provoquent, par leur répartition différente, l'effet indiqué. Cependant, ces idées ne sont pas universellement admises : on a objecté que le phototropisme se manifeste, chez certains organes, en l'absence de grains d'amidon et l'on a pensé à un déplacement des ions sous l'influence d'une différence de potentiel électrique (effet géo-électrique de BRAUNER).

Si l'on considère maintenant une racine placée horizontalement, on observe la même différence de concentration des tissus en AIA : nettement plus d'hormone dans la partie inférieure que dans la partie supérieure. Pour expliquer que la racine se dirige vers le bas, on fait intervenir la différence d'action de l'AIA, selon l'organe intéressé et selon sa concentration (voir la fig. 1). Si, par exemple, la partie supérieure de la racine a une concentration en hormone de  $10^{-10}$  à  $10^{-11}$  g/cm<sup>3</sup>, elle s'accroît. Mais si sa partie inférieure (qui est plus riche en auxine) renferme une concentration de  $10^{-8}$  à  $10^{-9}$  g/cm<sup>3</sup>, sa croissance est stoppée. La racine se courbe donc vers le bas. On ne doute plus guère, actuellement, que l'AIA ne soit, d'une façon ou d'une autre, l'agent essentiel et obligatoire qui intervient dans le phénomène du géotropisme. Il reste à trouver — si l'on n'accepte pas la théorie des statolithes (malgré un nombre important d'observations concordantes) — les raisons qui font que les molécules d'AIA sont, dans un milieu riche en corpuscules de toutes sortes animés de mouvements variés, attirés sélectivement par la pesanteur.

On doit remarquer — et ceci est valable pour tous les essais d'interprétation qui vont être proposés plus loin — que la figure 1 (le schéma de THIMANN) traduit bien plus un état de fait, un ensemble de constatations, qu'elle ne constitue une explication fondamentale. Car, si l'on a observé d'une façon fréquente que tel ou tel degré de concentration en AIA agit de façon préférentielle sur le développement de tel ou tel organe, les théories qui permettraient d'en comprendre les raisons physiologiques profondes, ne recueillent pas une adhésion unanime.



*Jeune bouleau se développant sous un frêne plus âgé, manifestant en 4 années une courbure phototropique très marquée (silhouette en pointillés), et entraînant un robuste fûteur mis en place pour maintenir son axe vertical. D'après A. ENGLER-1924.*

### Le phototropisme.

Il est, on l'a dit, à l'origine des expériences qui ont abouti à la découverte des auxines, à l'isolement de l'AIA, et, ultérieurement, à la mise au point des hormones de synthèse. On s'est beaucoup intéressé au coléoptile d'avoine, car c'est un matériel vivant simple, peu coûteux, constant dans ses réactions, et qui peut être rapidement mis en œuvre (en quelques jours, on obtient des résultats utilisables). Mais ce phototropisme se manifeste fréquemment dans le milieu forestier, non seulement sur des semis âgés d'un ou deux ans, mais sur de jeunes arbres, et même sur des tiges puissantes dont l'âge dépasse un siècle ou deux, et qui ont, sur une partie de leur tronc, conservé l'orientation spéciale qu'elles avaient prise dans leur jeunesse, sous l'influence de conditions locales qui ont disparu par la suite.

Les anciens sylviculteurs l'avaient bien observé. BAUDRILLART, ce « compilateur consciencieux et infatigable », rapporte dans son *Traité Général des Eaux et Forêts* publié en 1825, que l'orientation des troncs de chêne, vers la lumière, permettait d'obtenir des bois de marine de courbures variées et destinés à de multiples usages. Il semble même que cet effet ait été systématiquement utilisé aux XVII<sup>e</sup> et XVIII<sup>e</sup> siècles, par les forestiers royaux.

Pour en revenir au minuscule coléoptile d'avoine, des dosages d'AIA, analogues à ceux effectués pour l'étude du géotropisme, ont montré que cet organe,

exposé à la lumière latérale, renfermait environ 27 % d'hormone, du côté éclairé et environ 57 %, du côté ombragé (par rapport à un témoin, non éclairé, qui en renfermait par définition 100 %). Ces dosages mettaient en évidence une répartition différente de l'AIA sur les côtés, éclairé et ombragé, et également une disparition de 16 % environ de l'AIA primitif (ou supposé tel, par rapport au témoin).

Pour résumer les interprétations auxquelles ont donné lieu les expériences sur le phototropisme, on indiquera que la théorie de CHOLODNY-WENT souligne, on l'a déjà dit, la répartition différente de l'AIA — que GALSTON relève la disparition d'une partie de cette hormone — et que BLAUW et ses successeurs (GUTTENBERG en particulier) insistent, au contraire, sur le ralentissement des facultés d'allongement et de multiplication des cellules éclairées, ce qui renforcerait considérablement les effets ci-dessus exposés. On trouvera un exposé détaillé de ces différents points de vue dans une étude de BRIGGS (6) parue en 1964.

Toutes ces théories doivent cependant tenir compte des faits suivants : c'est la lumière bleue, présente dans la lumière naturelle (de longueur d'onde allant de 340 à 500 nm, avec maximum d'efficacité au voisinage de 440 nm) qui semble de beaucoup la plus efficace dans le phénomène du phototropisme. Or, la courbe spectrale d'action de ces radiations correspond assez bien à la courbe spectrale d'absorption par des pigments présents chez le coléoptile d'avoine : des flavoprotéines tout spécialement. D'où l'idée, précédemment exposée, que ces substances pouvaient jouer le rôle de photosensibilisants. Au contraire, l'effet photopériodique, on l'a dit précédemment (1), paraît sous la dépendance de radiations de plus grandes longueurs d'onde (le rouge clair et le rouge sombre).

Il est bien évident que si l'on ne peut expliquer

parfaitement le mécanisme du phototropisme, chez un organe d'aussi faible importance que le coléoptile de graminée, qui se développe pendant une centaine d'heures, et qui a été étudié depuis près d'un siècle, on ne peut s'étonner des lacunes actuelles concernant les processus qui se déroulent chez des arbres qui, pendant de très nombreuses saisons, arrêtent, puis reprennent leur croissance, et sont soumis, sur l'ensemble de leurs troncs, à une action plus ou moins déséquilibrée de radiations variées, qui les pénètrent parfois profondément. En effet, des mesures nombreuses effectuées depuis une quinzaine d'années (papier photographique-microdensitométrique) ont montré que les écorces d'arbres, même âgés, ne sont pas complètement opaques. Chez des sujets de quelques années, on dépasse rarement des densités optiques supérieures à 4 ou 5 (soit un facteur de transmission optique de 1/10.000 à 1/100.000). Or, avec une densité optique de 6, un centimètre carré de cambium reçoit, chaque seconde, dans une tige bien éclairée, quelques  $10^9$  photons de lumière visible, dont l'énergie individuelle varie de 1 à 3 eV. Sous ce même centimètre carré se trouvent, à une concentration admissible de  $10^{-6}$  à  $10^{-10}$  g/cm<sup>2</sup>, de  $3 \cdot 10^{11}$  à  $3 \cdot 10^{16}$  molécules d'AIA. Qu'en présence d'auxine-oxydase, et grâce à la flavoprotéine photosensibilisante un certain nombre de puissances de 10 de ces molécules soient oxydées, et perdent ainsi leur efficacité, n'est nullement invraisemblable — ceci, en accord avec les processus admis dans de nombreux domaines de la photophysologie.

Ce raisonnement conduit à d'autres effets, encore mal connus dans tous leurs détails, mais qui se rencontrent fréquemment dans le milieu forestier. JACQUIOT (3) et CATINOT (9) en ont relevé récemment un certain nombre dans les forêts des régions tempérées ou tropicales ; la lecture de leurs études sera très utile pour mieux comprendre les développements qui suivent.

## 5. — AUTRES TYPES DE MORPHOSES OÙ INTERVIENNENT, PROBABLEMENT, L'AIA ET LA LUMIÈRE.

### **Cas des jeunes arbres dont les cimes sont maintenues en pleine lumière, alors que leurs tiges sont ombragées plus ou moins fortement.**

Si l'on dispose, en plein découvert, de jeunes chênes rouvres et pédonculés, assez espacés pour que leurs tiges reçoivent une lumière latérale suffisante, on obtient, au bout de quelques années, des sujets courts, ramassés, et pourvus de nombreux rameaux latéraux. Le fait d'ombrager latéralement les tiges seules de certains d'entre eux, en laissant les feuillages bien éclairés, provoque une sensible elongation. La forme des sujets abrités latéralement

se rapproche de celle des arbres de futaie — alors les sujets non abrités sont semblables à des arbres isolés, de taillis sous futaie par exemple. La longueur individuelle des cellules qui constituent les tiges reste la même, dans les deux cas : ce qui montre que l'ombragement latéral a favorisé bien plus la multiplication que l'allongement cellulaire. Mais la disposition horizontale des cellules est un peu modifiée. Les cernes des sujets abrités (longs) sont, au collet, plus étroits et plus riches en bois de printemps, et les rayons ligneux y sont moins nombreux que chez les sujets non protégés.

Ce genre d'expérience est relativement facile à



Chênes prédonculés âgés de 3 ans. A gauche, sujet dont la tige a été ombragée par un, puis par deux manchons de poterie, atteignant 0,90 m de longueur totale. A droite, sujet à tige non ombragée, atteignant à peine 0,25 m de hauteur totale.

réaliser, et la réaction d'allongement a été observée sur des sujets âgés de 4 à 5 ans au maximum. DELVAUX, à la station de recherches des Eaux et Forêts de Groenendaal, en Belgique, a obtenu récemment un effet d'allongement net sur des boutures de peupliers dont certaines étaient abritées par des écrans latéraux de plastique noir.

Pour des sujets plus âgés, il faudrait pousser la protection latérale sur une hauteur de plus en plus grande, ce qui n'est pas toujours facile pratiquement. Mais il existe, dans le milieu naturel, des exemples de ce que peut donner la protection latérale pendant une durée bien plus longue (cas de certains arbres feuillus se développant dans des plantations résineuses très denses, et qui croissent surtout en longueur, alors que leur diamètre reste faible). Là encore, on constate que les dimensions longitudinales des cellules des tiges restent les mêmes dans tous les cas (sujets « longs » et sujets « courts ») (10).

Quand on procède de cette façon sur des sujets résineux très jeunes (pendant les mois qui suivent leur germination, alors qu'ils manifestent un phototropisme très net), on obtient, par l'ombragement latéral, des sujets à axes hypocotylés longs, et à racinelles courtes. Plus l'ombragement latéral s'atténue, plus les axes deviennent courts, alors que les racines s'allongent. Il s'agit d'une photomorphose spéciale, provoquée ici par la plus ou moins grande intensité de la lumière latérale. Mais les mêmes effets sont observés dans le milieu forestier, ou bien en chambre de climatisation, sur des sujets germant dans une ombre générale plus ou moins dense, ou au contraire, en pleine lumière. Les conséquences culturales sont importantes car, de la forme des plantules, réglée ici par la seule lumière, dépendent leurs exigences en eau et en matières minérales, leur sensibilité éventuelle à certaines substances phytotoxiques, etc..., dont la distribution n'est pas homogène dans les couches superficielles du sol. Et ceci constitue, sans doute, une justification « a posteriori » de la vieille pratique culturale des coupes d'ensemencement.

On réalise assez bien ce qui peut se passer : la lumière, pénétrant à l'intérieur des tissus, vient, d'une façon générale, inactiver partiellement l'AIA, soit au moment de son transfert, soit à l'endroit où il agit. Si, par suite de l'ombragement latéral de la tige, la lumière interne diminue, la concentration des tissus en AIA augmente. On peut ainsi passer, en théorie, sur la figure 1, d'une concentration de



$10^{-8}$  (sujets à tige bien éclairée, s'allongeant modérément, et à rameaux latéraux assez développés), à une concentration de  $10^{-6}$  à  $10^{-5}$ , par exemple (sujets à tige ombragée, nettement plus fongue, alors que les rameaux latéraux sont réduits). Le schéma de THIMANN est donc encore valable ici. De toutes façons, cet « effet manchon » doit être rencontré fréquemment dans le milieu forestier, son étude n'est qu'à peine commencée, mais ses incidences culturales sont certainement nombreuses.

**Cas des arbres développés en peuplements denses, et dont les troncs sont brusquement mis en lumière.**

Il est d'observation courante, dans le Nord-Est de la France, que les arbres de certaines espèces (chênes et charmes notamment), développés en peuplements denses, ont des troncs nets et à peu près dépourvus de branches latérales ; ceci, sur une bonne partie de la hauteur de leurs fûts. Si, à la suite d'une opération culturale d'intensité un peu marquée : coupe des taillis dans un taillis sous futaie

à réserves peu nombreuses, éclaircie très forte dans une jeune futaie, mise en lumière de plantations résineuses installées dans des peuplements feuillus, etc... l'intensité de l'éclairement des troncs vient à être sensiblement majorée, on ne constate pas d'effets bien marqués dans l'été qui suit l'opération. Mais, dès la seconde année, et de plus en plus au fur et à mesure que les années s'écoulent, on observe que les troncs des arbres ainsi isolés se couvrent de petits rameaux latéraux, qui deviennent ensuite de petites branches (gourmands) et dont la présence peut déprécier la qualité du bois formé ultérieurement. CATINOT (9) fait la même remarque dans les massifs équatoriaux.

On peut penser à un réchauffement local des écorces, par les radiations solaires qui favoriseraient ainsi la production des gourmands. Mais on n'a pas de données précises, d'expériences concluantes, pour étayer cette hypothèse. Par contre, on peut être assuré que, par suite de cette opération culturale, la quantité de lumière qui atteint la surface extérieure des écorces, est fortement majorée. Des mesures instantanées faites au luxmètre, dans divers peuplements, et par des types de temps variés, permettent de fixer cette majoration de l'éclairement : en moyenne de 25 à 50 lux, dans un peuplement très dense, il peut passer à 1.000 ou 2.000 lux, dans un peuplement moyennement ouvert, et à 4.000 ou 5.000 lux, dans un peuplement très clair. Il s'agit,

bien entendu, de la valeur de l'éclairement à direction horizontale.

Comme la densité optique des écorces, bien que très élevée, n'est nullement infinie (on peut mettre en évidence des facteurs de transmission optique de l'ordre de 1/1.000.000), on doit admettre que l'assise cambiale reçoit, chaque seconde, un flux de  $10^9$  photons de lumière visible, par centimètre carré. On constate donc un processus inverse de celui décrit au paragraphe précédent sur « l'effet manchon ». A la suite du brusque éclairement des troncs, la teneur en AIA des tissus voisins du cambium diminue, et l'on repasse de la concentration favorisant la croissance de la tige à celle stimulant la croissance des bourgeons, lesquels se développent en gourmands. La plupart des auteurs admettent que ceux-ci ont une origine proventive (GUINIER, PERRIN, VENET). Par ailleurs, les gourmands donnent naissance à de petites branches qui détournent à leur profit une partie de l'eau et des substances minérales absorbées par les racines ; elles peuvent alors se développer considérablement et provoquer l'arrêt de la croissance des parties supérieures (descentes de cimes).

Ainsi donc, le schéma de THIMANN est encore valable, et il permet, sinon de comprendre parfaitement, tout au moins d'englober dans un système de représentation cohérent, un certain nombre de morphoses dues probablement à l'intervention simultanée de l'AIA et de la lumière.

## CONCLUSIONS

On peut tirer des quelques considérations qui précèdent de nombreux commentaires, dont certains sont déjà venus, probablement, à l'esprit du lecteur ; un point important est sans doute le suivant :

En photologie forestière, on mesure, en général, la composante verticale de l'ensemble du rayonnement naturel (ou des seules radiations visibles). Ceci, pour travailler en parfait accord avec les météorologistes, lesquels considèrent surtout l'éclairement énergétique — (ou lumineux) — reçu sur une surface horizontale. Il faut reconnaître le bien-fondé de cette position, en remarquant, en outre, que les feuilles étant assez souvent dans une position pas très éloignée de l'horizontale, l'intensité de la lumière verticale conditionne la marche de la photosynthèse. Mais, ce faisant, on néglige une partie importante du rayonnement circumglobal : celui dont la composante horizontale semble, au niveau des tiges, ou au travers des écorces, agir d'une façon parfois très marquée sur la morphogenèse (phototropisme, allongement des tiges, développement des rameaux latéraux). Il sera donc utile, dans le milieu forestier, de procéder à des mesures de l'éclairement à direction horizontale, tout aussi bien que de celui à direction verticale.

Passant de la méthodologie à la physiologie, on ne peut, avec KOPFER (5), que s'étonner « qu'une molécule aussi simple que celle de l'AIA ait, dans la cellule, un sort aussi mal connu ». Ceci tient, selon cet auteur, « aux nombreux systèmes régulateurs qui jouent autour de l'AIA, et contribuent à l'équilibre naturel de la croissance ; ils empêchent d'isoler son action, et augmentent la difficulté des recherches ». On doit évidemment souhaiter que ces travaux, d'un intérêt fondamental, soient poursuivis dans de nombreux laboratoires, et, de préférence, sur des espèces forestières économiquement intéressantes.

Enfin, d'un point de vue sylvicole plus pratique, on doit souligner l'intérêt qu'il y aurait à procéder à des recherches photologiques dans le sens indiqué par CATINOT (9) : quelles espèces tropicales sont sensibles au phototropisme ? à l'éclairement circumlatéral ? quelles sont les variations des caractères morphologiques, anatomiques et technologiques des sujets selon les traitements appliqués ? Travail de longue haleine, certainement difficile, mais exaltant et probablement fructueux...

## BIBLIOGRAPHIE SUCCINCTE

1. ROUSSEL (L.) 1973. — Un nouveau venu en physiologie végétale : le phytochrome, *Bois et Forêts des Tropiques* N° 149, p. 53-57.
2. RICARD (J.) 1960. — La croissance des végétaux, Presses Universitaires de France, 128 p.
3. JACQUIOT (G.) 1970. — La Forêt, Masson, 170 p.
4. THIMANN (K. V.) et CHAMPAGNAT (P.) 1955. — Colloque consacré à la croissance des végétaux et aux corrélations de croissance, *Bulletin de la Société Française de Physiologie végétale* N° 1, p. 7-23.
5. KOPFER (L.) 1969. — Croissance et développement des plantes, Gauthier Villars, 234 p.
6. ENGLER (A.) 1924. — Heliotropismus und Geotropismus der Bäume und deren waldbauliche Bedeutung. Mitteilungen der schweizerischen Centralanstalt für das forstliche Versuchswesen, Zurich.
7. TRONCHET (A.) 1972. — Les dispositifs sensoriels des végétaux supérieurs, Institut Botanique de Besançon, 97 p.
8. BRIGGS (W. R.) 1964. — Phototropism in higher plants (In *Photophysiology*, Vol. 1), Academic Press, p. 223-271.
9. CATINOT (R.) 1969. — Les éclaircies dans les peuplements artificiels de la forêt dense africaine, *Bois et Forêts des Tropiques* N° 126, p. 15-33.
10. ROUSSEL (L.) 1972. — Contribution à l'étude de l'effet manchon. *Annales scientifiques de l'Institut Botanique de Besançon*, 3<sup>e</sup> série Botanique, Fasc. 12, p. 15-22.

*N. B.* On trouvera, en outre, de nombreux développements sur le sujet traité, dans un important article de CHARTIER P., BECKER M., BONHOMME R. et BONY J. P. : « Effets physiologiques et caractérisation du rayonnement solaire dans le cadre d'une méthode d'aménagement sylviicole en forêt dense africaine. » *Bois et Forêts des Tropiques* (1973), N° 152, pp. 19-35.

