Zeitschrift:	Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber:	Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band:	70 (1960)
Artikel:	Facteurs externes et polarité électrique de fragments de racines de carotte
Autor:	Meylan, Suzanne
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-49486

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. <u>Siehe Rechtliche Hinweise.</u>

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. <u>Voir Informations légales.</u>

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. <u>See Legal notice.</u>

Download PDF: 05.05.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Facteurs externes et polarité électrique de fragments de racines de carotte

Par Suzanne Meylan

Laboratoire de physiologie végétale, Université de Lausanne

Manuscrit reçu le 29 juin 1960

Introduction

A propos d'observations sur la polarité électrique de fragments de racines de carotte cultivés *in vitro* (23), nous avions constaté que des fragments maintenus verticaux deux ou trois jours, la face inférieure, apicale ou basale, en contact avec un milieu humide, présentaient une même polarité électrique. Ainsi la polarité électrique paraissait dépendre non pas de la polarité apex-base, comme nous le supposions d'abord, mais plutôt de facteurs externes, parmi lesquels on pouvait envisager la pesanteur et les échanges entre le fragment et le milieu.

Nous nous sommes proposé de préciser la forme et les conditions du phénomène, notamment d'examiner s'il dépend de la vitalité des tissus. Une étude de la polarité électrique de fragments, où les corrélations organiques sont rompues, permettrait peut-être d'en saisir mieux la relation avec des phénomènes cellulaires.

Nous avons été dans l'obligation d'étendre sur une longue période ces expériences pour lesquelles nous n'avons pas pu suivre un plan méthodique strict. Elles ont été faites, de 1956 à 1959, durant les mois de mai à juillet et de septembre à novembre, avec des résultats qui concordent dans les limites d'ample variation du matérial biologique utilisé.

Matériel biologique. Techniques

Matériel. Nous avons utilisé des carottes d'une même variété, fournies toujours par le même cultivateur. Pour parer à l'inconvénient des fortes variations saisonnières constatées, nous avons tenté de conserver le matériel d'une même récolte; il s'avéra peu constant et rapidement altérable. Nous sommes revenue pour ces essais au matériel frais. Triées sur place, les racines étaient réparties aussi également que possible entre les lots parallèles et conservées quelques jours au plus au laboratoire, dans un linge humide. Préparation des fragments. Des segments de 3 ± 0.2 cm¹ (coupés à l'aide de deux lames de couteau distantes de 3 cm) sont prélevés dans la région moyenne de racines longues normalement de 10 cm environ, puis partagés au scalpel en 4 fragments longitudinaux, approximativement égaux, qu'on maintient accolés dans un support en plastique ou par un anneau de caoutchouc; on en marque ainsi l'origine commune et assure des conditions d'humidité plus proches de l'état normal sur les faces longitudinales.

Pour maintenir la turgescence, les fragments sont en contact par une extrémité avec un papier-filtre imbibé à saturation d'eau distillée, dans une boîte en verre ou en plastique servant de chambre humide. Ils sont conservés à l'obscurité, dans le local où se font les mesures, et jusqu'à trois jours sans qu'un traitement désinfectant soit nécessaire.

Conditions générales. Les fragments sont exposés, pendant l'examen seulement, à la faible lumière blanche (ampoule de 25 W) nécessaire pour la manipulation et les lectures. De mai à novembre, la température du local variait entre 17 et 25° C; mais la variation de température était toujours très lente.

Examen du fragment. Le fragment, dont les surfaces coupées sont d'abord séchées au papier-filtre, est piqué par son côté cortical à l'extrémité d'une pointe en os; un support articulé permet de lui donner l'orientation voulue.

On mesure la différence de potentiel² entre une électrode mobile EM, placée successivement à différents niveaux, et l'électrode de référence fixe, EF (figure 1).





Définition des différences de potentiel mesurées. CA: région cambiale. EF: électrode fixe, contact en 0, niveau de référence. EM: électrode mobile, placée successivement aux niveaux 1, 2, 3 et 4, correspondant aux différences de potentiel DP₁, ... DP₄.

Les essais préliminaires montraient la concordance des DP mesurées symétriquement, de part et d'autre de l'arête et la dispersion des mesures individuelles ne permettait pas de mettre en évidence une différence

¹ Dimension choisie, de même que la forme des fragments, par analogie avec les fragments cultivés *in vitro* auxquels nous nous proposions de revenir.

² Dans la suite du texte, différence de potentiel sera abrégée en DP.

systématique entre les DP mesurées sur le bois ou sur le liber. Les deux contacts sont donc pris sur la zone cambiale (CA; surface de quelques millimètres carrés); les niveaux 0, 1, 2, 3 et 4 sont distants de trois quarts de centimètre environ.

Mesures potentiométriques. Le montage et le potentiomètre ont été décrits ailleurs (22). Les DP sont mesurées par compensation: sur les fragments, à l'échelle de 1 div = 10^{-4} V; entre les électrodes abouchées, à l'échelle de 1 div. = 10^{-6} V.

Electrodes. Nous avons utilisé des électrodes du type déjà décrit: Ag/AgC1 dans KCl 0,1 n, dont la préparation et la conservation ont été améliorées. Dans l'intervalle entre les examens d'une série, elles sont abouchées et mises en court-circuit, d'où réduction de la dissymétrie qui tend à s'établir entre les cotons de contact; entre les séances de travail, elles sont conservées, en court-circuit, les pointes immergées dans une solution de KCl 0,1 n.

Correction. Pour tenir compte de la dissymétrie inévitable des électrodes, leur DP propre est mesurée immédiatement avant (E) et après (E') la série des mesures sur un fragment; chaque lecture est ensuite corrigée de la moyenne de E et E', arrondie à 0,1 mV. Cette correction suppose une variation faible et continue, hypothèse que la statistique des observations justifie *a posteriori*: 2749 cas; correction moyenne 0,5 mV, limite supérieure 2,4 mV. Limite tolérée de E'—E: 0,9 mV³, moyenne 0,2 mV, avec 64% des valeurs individuelles $\leq 0,25$ mV.

Stabilité des DP. L'instabilité des DP mesurées sur des organes jeunes, en voie de croissance et irritables, a été souvent signalée (22, 25, 26). Les essais préliminaires montraient que les DP mesurées sur ces fragments de racines évoluées sont relativement stables. Un contrôle était cependant indispensable. A priori, la mesure n'est pas exactement reproductible: le fragment en examen est exposé à l'air sec, à une faible lumière, à la manipulation; le coton de l'électrode laisse une trace de la solution saline sur la surface de contact qui, dans une nouvelle mesure, n'est plus exactement la même (localisation, étendue, pression). Nous avons prévu un contrôle statistique, en vue duquel la mesure de la DP prise du niveau 2 a été répétée systématiquement, après l'examen d'un fragment, dans une partie des essais (v. cette statistique, plus bas).

³ Les cas, exceptionnels, de E'-E ≥ 1 mV ont été systématiquement éliminés. Cette variation correspond plus fréquemment à un accroissement de la dissymétrie de la paire (81% des cas). Cette observation reste valable si l'on considère séparément les cas où l'électrode de référence était verticale et ceux où les deux électrodes étaient horizontales. L'hypothèse d'un effet de la position des électrodes sur les DP mesurées (6) peut être écartée.

Nous admettons que la suite des DP mesurées donne une image de la distribution momentanée de potentiel sur le fragment, d'autant plus fidèle que les mesures sont plus rapides (6 à 10 mn).

Moyennes. Les graphiques de DP individuels sont souvent irréguliers; ils sont rarement exactement semblables, comme d'ailleurs la structure anatomique, pour les quatre fragments de même origine. Aussi avonsnous traité chaque fragment comme cas indépendant⁴.

Nos séries de mesures sur matériel vivant présentent une forte dispersion, augmentée par la présence de cas aberrants (DP renversée) que nous n'avons pas jugé devoir éliminer. Pour contrôler la qualité d'échantillon d'une série, nous avons établi pour chaque fragment le total des 4 DP mesurées et vérifié graphiquement que la distribution de ce total se rapprochait d'une distribution normale.

Pour chaque DP, nous avons calculé la moyenne M, l'écart-type s et l'écart-type de la moyenne $s_m = s/\sqrt{n}$. Dans le cas de tissus morts, s_m est de l'ordre de grandeur de l'erreur de mesure (≤ 0.5 mV); elle la dépasse fortement dans le cas de tissus vivants.

Pour la comparaison des moyennes, dans le cas de domaines $M \pm 2 s_m$ presque contigus, nous avons appliqué le test t (table graphique de Pätau (21) et tenons pour assurée une différence telle que

$$s_d = rac{M_1 - M_2}{\sqrt{s_{m_1}^2 + s_{m_2}^2}} > t_{n_1 + n_2 - 2}$$
, avec $P = 0,01.$

⁴ L'élimination de fragments par accident, pour anomalie ou variation excessive de E justifie d'autre part ce procédé. Un contrôle effectué sur les premières séries a montré que les écarts entre les moyennes par racines et les moyennes par fragments sont compris dans la marge des erreurs moyennes des moyennes retenues.

Observations

Les types de fragments examinés sont désignés par des symboles. La figure 2 les définit et indique, dans chaque cas, la face de référence pour les mesures de DP. La première lettre désigne la position : horizontale ou verticale; la deuxième, la face de référence : apicale ou basale; le signe *, l'absence d'une source d'eau sur la face de référence (apicale); une troisième lettre, la présence d'une source d'eau simultanément sur la face opposée.



Types de fragments et symboles. Le schéma indique la position des fragments, le sens apex-base, les surfaces appliquées contre un papier-filtre humide (PF) pendant la préparation et la face sur laquelle prendra contact l'électrode fixe (EF).

Distribution de potentiel et position

On compare ici des fragments VA, VB, HA, HB, prélevés pour examen 72-75 h après la mise en place:

les V sont debout dans la chambre humide dont un papier-filtre imbibé à saturation d'eau distillée couvre le fond; les H sont posés sur des baguettes de verre, la future face de référence appliquée contre un papier-filtre vertical, continuant celui qui couvre le fond de la boîte.

Les figures 3a et 3b résument les quatre séries d'observations, faites parallèlement sur du matériel d'été, chacune sur des fragments de cinq lots différents. On peut caractériser dans chaque série une distribution de potentiel moyenne, dont nous examinerons la relation avec le renversement de l'axe morphologique, puis avec la position du fragment.

Renversement de l'axe: groupes VA et VB, HA et HB.

Les moyennes des VA et VB ne sont pas distinctes; même la différence des DP_4 n'est pas significative. Malgré les variations irrégulières des distributions individuelles, on constate une chute de potentiel sur le segment 1–2 dans 90% des VA et 95% des VB, une remontée sur le segment 2–3 dans 30 et 35% des cas respectivement.

Les moyennes des HA et HB présentent au niveau 4 une différence faiblement assurée $(s_d=2,76, \text{ avec } t=2,6)$. Cette différence est de même signe que la différence non significative correspondante des V, observée d'ailleurs aussi dans des essais préliminaires.

On peut donc supposer qu'il existe bien une faible différence, à l'avantage des fragments qui reçoivent de l'eau sur la face basale, seul indice d'un effet de la polarité apex-base sur les DP mesurées.

Variation de la position: groupes VA et HA, VB et HB.

Les moyennes sont significativement différentes dans les deux groupes $(DP_1 \text{ du groupe B}, à \text{ la limite de signification})$. Sur les fragments verticaux on observe, en moyenne, une chute de potentiel dès la face de référence, et qui est plus abrupte sur le segment 1-2; sur les fragments horizontaux, une hausse de potentiel suivie d'une chute, qui est plus régulière dans la série HB.

La comparaison met nettement en évidence l'intervention de la pesanteur; mais elle montre aussi que la polarité électrique des fragments n'en dépend pas exclusivement. Si en effet la pesanteur était seule en cause, on s'attendrait à mesurer sur les fragments H des DP quelconques, qui devraient s'annuler par compensation dans la moyenne. Or tel n'est pas le cas: même dans la série HA, les écarts des DP_1 et DP_4 à 0 sont significatifs.

La distribution de potentiel sur les fragments horizontaux est-elle, comme on peut vraisemblablement le supposer, un effet de la présence d'une source d'eau à une extrémité ? Représente-t-elle plutôt un état électrique caractéristique de la région des racines d'où les fragments sont extraits, probablement altéré par le découpage, et que la pesanteur modifierait progressivement dans les fragments maintenus verticaux ? Il convenait d'étudier la variation des DP en fonction du temps et d'examiner la distribution de potentiel sur des fragments qui n'auraient pas subi de préparation.

Distribution de potentiel en fonction du temps

La forte dispersion imposait des séries nombreuses; les observations ont été limitées à des fragments VA et les mesures aux niveaux 2 et 4 (milieu et extrémité du fragment). L'essai porte sur 4 séries parallèles



Figure 3a

Distribution de potentiel le long de fragments horizontaux et verticaux (niveaux 1, ...4), 72 h après la mise en place. Référence sur la face apicale. HA: moyenne de 53 fragments; VA, moyenne de 58 fragments, chacune avec son écart-type s_m .

de 32 fragments, préparés à intervalles calculés; ils sont examinés après 1 h—1 h $\frac{1}{4}$, 4 h—4 h $\frac{1}{2}$, 24—26 h, 48—50 h. L'essai a été répété 3 fois, sur du matériel d'automne, fortement variable d'un lot à l'autre⁵. Le tableau 1 présente les moyennes d'ensemble des séries parallèles.

Les séries se répartissent en deux groupes: fragments de l h et de 4 h, dont les moyennes divergent à partir du niveau 2; fragments de 24 et

⁵ Dans deux des lots, la longueur des racines disponibles dépassait largement la dimension normale (m: 13–14 cm), mais les fragments ont été prélevés aussi dans la région moyenne. Chaque fois, les racines ont été réparties en lots équivalents, pris ensuite au hasard pour former les séries parallèles.



Figure 3b

Distribution de potentiel le long de fragments horizontaux et verticaux (niveaux 1,...4), 72 h après la mise en place. Référence sur la face basale. HB: moyenne de 55 fragments; VB: moyenne de 59 fragments, chacune avec son écart-type s_m .

48 h, dont les moyennes se confondent. La distribution de potentiel après 24 h est fixée, car la moyenne obtenue est très proche de celle des fragments VA de 72 h (figure 3a). Après 1 h de préparation seulement, quelques fragments ont commencé à réagir, mais aucun effet moyen n'est encore perceptible.

Tableau 1

	DF	9
Temps de préparation	2	4
1 h 4 h 24 h 48 h	$\begin{array}{ c c c c c }\hline & - & 2,2 \ \pm & 1,0 \\ & - & 2,3 \ \pm & 1,3 \\ & - & 13,2 \ \pm & 0,8 \\ & - & 13,6 \ \pm & 0,9 \end{array}$	$egin{array}{cccc} - & 0,1 \pm 0,9 \ - & 7,1 \pm 1,5 \ - & 14,4 \pm 0,8 \ - & 14,9 \pm 0,9 \end{array}$

Variation en fonction du temps des différences de potentiel mesurées sur des fragments VA. Moyennes de séries de 96 fragments. DP \pm s_m, en millivolts

Dans les séries de 1 h, les DP sont irrégulières et nombreux sont les cas de polarité renversée (DP_1 et DP_4 positives), de même encore dans la série de 4 h, tandis qu'on n'en compte plus qu'un seul parmi les fragments de 24 h et aucun parmi ceux de 48 h.

Ce résultat est en bon accord avec les observations faites ultérieurement, sur du matériel d'été (témoins VA, tableau 5).

Distribution de potentiel initiale. En marge de l'essai principal, des fragments ont été examinés dans les conditions suivantes: VA et VA*, $\frac{1}{4}$ h à $\frac{1}{2}$ h après la mise en place; HA*, 10 mn à 2 h après le découpage. Les moyennes sont données dans le tableau 2.

Tableau 2

Différences de potentiel moyennes mesurées sur des fragments VA* et VA, 15 à 30 mn après la mise en place, et sur des fragments HA*, 10 mn à 2 h après le découpage.

 $DP \pm s_m$, en millivolts

Туре	Nombre		Р		
	de fragm.	1	2	3	. 4
VA* VA HA*	64 64 32	$ \begin{vmatrix} +5,0 \pm 1,0 \\ -0,0 \pm 0,5 \\ - \end{vmatrix} $	$ +2,5\pm0,9 $ $-1,3\pm0,6 $ $+10.3\pm0.9 $	$+4.5 \pm 1.0$ -0.2 ± 0.6	$+0.4 \pm 0.8$ -2.2 ± 0.7 $+7.5 \pm 0.9$

Quoique non strictement parallèles, les séries VA et VA* sont comparables, les fragments provenant des mêmes lots de racines. Ces moyennes mettent en évidence l'effet de la source d'eau en contact avec la face apicale (VA), de même sens que celui de la pesanteur. Parmi ces fragments VA, dont la préparation a duré au plus $\frac{1}{2}$ h, la proportion des cas de DP positives est élevée (la moitié des DP₁, les tiers des DP₄), comme dans la série VA de 1 h de l'essai principal. Dans la série VA*, les DP moyennes sont positives, de même que dans la série HA*; mais les fragments de cette dernière série proviennent de lots de racines différents et ont été examinés un temps variable après le découpage; on ne peut donc attribuer avec certitude la différence des DP positives mesurées à l'effet de la pesanteur sur les fragments VA*⁶.

Une distribution de potentiel comparable à celle de la série HA* ci-dessus a été retrouvée sur des fragments extraits de jeunes racines de printemps, très courtes, comme de racines d'été plus longues, à l'état frais ou conservées depuis quelques jours (tableau 3).

Long. des	Nombre		D	P	
racines cm	de fragm.	1	2	3	4
5-6	32	$+4,3\pm1,0$	$+4,8\pm0,9$	$+4,9\pm0,9$	$+2,6\pm0,8$
7-8	32	$+3,6\pm0,6$	$+$ 3,5 \pm 0,9	$+$ 2,4 \pm 1,0	$-0,5\pm0,9$
7-8	52	$+$ 3,3 \pm 0,8	$+$ 2,3 \pm 0,9	$+$ 1,1 \pm 1,0	$-3,2\pm0,9$
9–11	44	$+3,9\pm0,6$	$+$ 3,3 \pm 0,6	$+2,7\pm0,6$	$+1,9\pm0,6$

Tableau 3

Distribution de potentiel initiale: DP moyennes, mesurées sur des fragments frais coupés $DP \pm s_m$, en millivolts

HA* de différents lots

Les fragments frais coupés présentent donc une distribution de potentiel caractéristique, qui s'oppose à celle des fragments VA dans la région apicale. Caractérise-t-elle la région moyenne des racines ? Est-elle un effet du découpage ? Ces observations seules ne permettent pas de la fixer. La similitude des distributions sur des fragments tirés de racines de longueur très différente, de même que leur forme (région médiane positive par rapport aux extrémités) sont en faveur plutôt de la seconde supposition. Toutefois, il ne s'agit pas d'un état passager, puisqu'on l'observe jusqu'à 2 h après le découpage, ni d'un simple effet traumatique, les électrodes prenant contact l'une et l'autre sur une surface coupée.

On passe facilement de cette distribution de potentiel à celle des fragments horizontaux, dans l'hypothèse qu'un contact prolongé avec la source d'eau a rendu la face de référence plus positive. La persistance de cet état électrique initial rendrait compte de la présence de cas de polarité inverse parmi les fragments préparés, en nombre décroissant quand la durée de préparation augmente.

⁶ On retrouve ici, nettement accusée, la remontée de potentiel sur le segment 2–3, signalée déjà dans une proportion importante des fragments VA et VB de 72 h et constatée de nouveau sur du matériel d'automne (tabl. 6). Nous ne pouvons pas en donner encore d'interprétation.

Distribution de potentiel sur des fragments en contact avec deux sources d'eau

Pour confirmer l'effet du contact avec une source d'eau, tout en conservant aux tissus leur turgescence, nous avons tenté de rétablir la symétrie externe en plaçant les fragments entre deux sources d'eau. On pouvait s'attendre que la dissymétrie entre les extrémités soit atténuée ou supprimée.

L'essai sur des fragments horizontaux de 72 h, pour éliminer l'intervention simultanée de la pesanteur, n'a pas donné de résultat quantitatif significatif; nous en retenons toutefois l'indication d'une distribution de potentiel plus symétrique (faible négativité de la région moyenne) et la concordance des mesures sur les témoins HA avec les résultats antérieurs.

Repris sur des fragments verticaux⁷ de 24 h : VAB et VBA (figure 4), cet essai a donné un résultat positif, mais différent de ce que nous prévoyions. La distribution de potentiel est modifiée et la DP entre extrémités diminuée dans les VAB comparés aux VA de 24 h⁸. (Quelques mesures de contrôle ont montré qu'il en est de même pour les VBA comparés à des VB de 24 h.) Mais surtout, les DP mesurées sur les fragments VBA sont, en moyenne, supérieures à celles qu'on observe sur les fragments VAB. L'essai a été répété quatre fois, au cours du même mois d'été: trois fois avec une différence nette en faveur des VBA; une fois cependant, les moyennes étaient pratiquement confondues. D'un lot à l'autre, la variation quantitative est forte, mais sans relation avec la longueur des racines utilisées, ni avec la durée de conservation au laboratoire; les résultats sont donc combinés en série unique. Marquée dès le niveau 2, la différence paraît bien assurée.

Ainsi, quand les faces opposées sont symétriquement en contact avec une source d'eau, la polarité électrique des fragments est effectivement atténuée; mais dans ces conditions une dissymétrie interne a pu être mise en évidence.

⁷ Le papier-filtre imbibé d'eau distillée en excès est appliqué sur la face supérieure par le poids d'un godet de verre retourné, de diamètre supérieur à celui du fragment, comme ce dernier est appliqué par son propre poids contre le papier humide sur lequel il est posé.

⁸ Il n'est pas sans intérêt de rapprocher ce résultat de celui d'essais préliminaires qui n'ont pas été poursuivis : par rapport aux témoins, posés sur la face apicale et sur un papier humide, des fragments dont la face supérieure était couverte soit d'un papier humide, soit d'une couche de lanoline, présentaient des DP nettement atténuées. Ajoutons, avec la réserve qu'impose un petit nombre d'observations, que l'interposition d'un disque de carotte entre le papier humide et la face supérieure du fragment supprimait l'effet constaté.



Figure 4

Distribution de potentiel sur des fragments verticaux entre deux papiers-filtre humides (niveaux 1,...4), 24 h après la mise en place. Moyennes de 160 fragments, chacune avec son écart-type s_m . Fragments posés sur la face apicale: VAB ou sur la face basale: VBA.

Teneur en eau des fragments. En complément des mesures électriques, des déterminations de teneur en eau ont été faites, pour des fragments de 24 h de préparation; l'une en été: VA et VB, l'autre en automne, VA, VB, VAB, VBA et HA. Le tableau 4 donne les résultats de la seconde, où les fragments VA et VB présentent une différence de même sens que dans la première.

Conservées 48 h dans un linge humide, les racines ont été réparties en 6 lots, les fragments prélevés comme à l'ordinaire et le poids frais des témoins déterminé aussitôt, tandis que les autres fragments étaient placés dans les conditions de préparation fixées. Pour la détermination du poids frais, puis sec (à 10^{-4} g près), les fragments sont débités en tranches (A, B... F) et les tranches correspondantes réunies.

Après 24 h de préparation, les conditions différentes se marquent à la fois dans la quantité d'eau absorbée et dans la distribution de l'eau le long du fragment: la teneur en eau moyenne est la plus faible dans les témoins et la plus forte dans les VA; elle est moins élevée dans les fragments entre deux sources d'eau que dans ceux qui reçoivent de l'eau à une extrémité seulement, la différence étant plus grande entre les VA et VAB, qui ont absorbé plus d'eau, qu'entre les VB et VBA. On voit aussi qu'un gradient d'hydratation décroissante à partir de l'extrémité apicale caractérise les témoins et les VA, que les VB présentent un minimum proche

Tableau 4

		TE	VA	VB	
\mathbf{F}		87,27	89,58	88,42	A
E		87,63	89,65	88,40	В
D		87,64	89,69	88,31	C
С		87,62	89,73	88,31	D
В		87,79	89,77	88,30	Е
A ¹		87,82*	89,97*	88,47*	F
	m:	87,63	89,73	88,37	
		НА	VAB	VBA	
\mathbf{F}		88,04	88.73	88.37	A
\mathbf{E}		88,07	88,67	88.08	B
D		88,19	88,79	88.08	Ē
С	1.22	88,32	88,81	88.07	D
в		88,53	88,57	87,87	Ē
Α		88,43	89,06*	88,12*	F
	m:	88,26	88,77	88,10	

Teneur en eau par tranches (F, E...A) et moyenne : m, de séries de 8 fragments des différents types (VA,..., VBA; TE: témoin). Ces valeurs sont données en % du poids frais

¹ A désigne la tranche apicale et * la tranche inférieure.

de l'extrémité apicale et les HA un faible maximum dans la tranche B; enfin, que la variation de la teneur en eau est quasi oscillante dans les VAB et VBA.

Dans tous les cas les tissus ont donc absorbé de l'eau et la comparaison tranche par tranche montre qu'ils tendent à se saturer. Il est remarquable que la quantité d'eau absorbée soit la plus grande dans les fragments auxquels on donne leur position naturelle (VA) et que les fragments placés entre deux sources d'eau s'hydratent moins que les autres. Il semble que l'absorption soit gênée quand la face supérieure est couverte, alors même qu'en chambre humide l'évaporation par cette surface ne doive jouer qu'un rôle secondaire.

Polarité électrique et vitalité des tissus

La polarité électrique des fragments végétaux, objets de notre étude, acquise sous l'action de facteurs externes, dépend-elle ou non de la vitalité des tissus ? Pour élucider la question, nous avons soumis des fragments à divers traitements: immersion dans de l'eau très chaude, réfrigération énergique, anesthésiques. Tous les essais ont porté sur des fragments VA.

Traitement par l'eau chaude

Réunis par 4, les fragments sont plongés pendant 5 mn dans de l'eau désionisée qu'on vient de porter à ébullition ($t_i: 95-90^\circ C; t_f: 75-70^\circ C$). L'eau adhérente est ôtée au papier-filtre et les fragments mis en place, en même temps que les témoins.

Les observations, sur du matériel d'été, sont résumées dans le tableau 5. L'essai a été répété 9 fois, par séries parallèles de 8 à 16 fragments, dont 7 fois avec un résultat très net; dans 2 autres cas, les témoins présentaient des DP anormalement faibles; ils sont cependant inclus dans la moyenne (fragments de 4 h).

Tableau 5

	Nombre	DP			
Essais	de fragm.	1	2	3	4
I TR TE	$\begin{array}{c} 101 \\ 102 \end{array}$	$-1,7 \pm 0,1 \\ 0,0 \pm 0,9$	$ \begin{vmatrix} -1,6 \pm 0,1 \\ -2,2 \pm 1,1 \end{vmatrix} $	$-1,3 \pm 0,1 \\+0,1 \pm 1,1$	$-1.7 \pm 0.2 \\ -7.9 \pm 1.1$
II TR TE	40 117	$-0.9 \pm 0.1 + 0.4 \pm 1.2$	$-0.9 \pm 0.2 \\ -5.4 \pm 1.4$	$-0.6 \pm 0.2 \\ -5.7 \pm 1.3$	$-1,3 \pm 0,1 \\ -12,0 \pm 1,2$

Effet d'un traitement préalable par l'eau bouillante: différences de potentiel moyennes mesurées sur des fragments VA, 4 h (essai I) et 24 h (essai II) après la mise en place. TR: traités; TE: témoins $DP \pm s_m$, en millivolts

Crainte d'altération rapide, la durée de préparation a été fixée à 4 h (examen après 4 à 5 h). Le résultat a pu être confirmé cependant sur une série moins nombreuse de fragments de 24 h.

Parallèlement, des observations étaient faites sur des témoins de 4 h et de 24 h, qui devaient fournir en même temps un contrôle, sur le matériel d'été, de la distribution de potentiel en fonction du temps (cf. tableau 1).

La différence entre traités et témoins apparaît clairement. Chez les témoins de 4 h, en accord avec les observations antérieures, les distributions de potentiel individuelles sont encore très variables, les DP_4 sont seules significatives, tandis qu'on observe la distribution caractéristique chez les témoins de 24 h, où cependant les DP sont relativement faibles. Les DP mesurées sur les fragments traités, de même signe, très voisines les unes des autres, sont <2 mV dans la série de 4 h et <1,5 mV dans celle de 24 h. La DP moyenne entre les extrémités n'est plus respectivement que 21% et 11% de celle que présentent les témoins. On remarque aussi que la variation individuelle a diminué.

Cependant, à la conclusion que la polarité électrique dépend de l'état vivant des tissus, on peut objecter que les mesures se font ici sur des fragments dont la surface reste humide; d'autre part, que ce traitement altère profondément la structure et donc les propriétés physico-chimiques des membranes cellulaires. Il convenait donc d'examiner l'effet de traitements moins brutaux.

Traitement par réfrigération

Liés par 4, les fragments, couchés, sont placés dans un congélateur à -23° C, d'où lls sont retirés après 1 h $\frac{1}{2}$, pour être mis en place (conditions VA) en même temps que ies témoins, préparés simultanément et restés couchés durant le traitement. Traités et témoins sont examinés, en alternance, 4–6 h après la mise en place.

Le traitement a des effets visibles: les fragments sont moins opaques et la limite des régions anatomiques moins distincte; ils sont aussi électriquement moins résistants et ils se conservent plus humides que les fragments normaux.

L'essai a porté sur 6 lots parallèles de 12 ou 16 fragments, à quelques jours d'intervalle, sur du matériel d'automne. Le résultat en est donné dans le tableau 6.

Tableau 6

Effet d'un traitement préalable par congélation: moyennes des différences de potentiel mesurées sur des fragments VA, 4 h après la mise en place. Séries de 88 fragments. $DP \pm s_m$, en millivolts

	' DP				
	1	2	3	4	
TR TE	$\left \begin{array}{c} -0.3 \pm 0.3 \\ -2.8 \pm 1.1 \end{array}\right $	$ \begin{vmatrix} -0.5 \pm 0.5 \\ -6.7 \pm 1.3 \end{vmatrix} $	$ \begin{vmatrix} -0.3 \pm 0.5 \\ -1.4 \pm 1.2 \end{vmatrix} $	$ \begin{vmatrix} -3.4 \pm 0.4 \\ -8.2 \pm 1.3 \end{vmatrix} $	

TR: traités; TE: témoins

Les témoins de 4 h présentent des DP_2 et DP_4 moyennes plus élevées (mais non significativement) que celles des témoins de l'essai précédent; mais on y remarque une oscillation accusée, notée dans les deux tiers des cas individuels.

Chez les fragments traités, la DP_4 seule est significative; elle représente ici encore 41% de celle des témoins. Les autres DP moyennes résultent de la compensation de valeurs positives et négatives, dont les écarts sont plus grands que dans le cas des fragments immergés dans l'eau chaude. La comparaison des effets des deux traitements suggère la conclusion que le froid a paralysé temporairement les tissus et provoqué un retard dans l'établissement de la polarité électrique.

L'examen de fragments ainsi traités, après 24 h (matériel d'arrièresaison) nous a permis de constater que la réfrigération conserve aux tissus la capacité d'une polarisation électrique, même très accusée⁹.

Traitement par des anesthésiques

I Vapeurs d'éther ou de chloroforme. Les fragments sont posés debout, sans contact entre eux, dans des godets de verre dont le fond est recouvert d'un papier-filtre imbibé d'eau distillée. Ces godets sont introduits dans une cuve de verre $(14 \times 14 \times 24 \text{ cm})$, aux angles de laquelle sont placés des béchers contenant 20 ml de l'anesthésique et, sur deux faces opposées, des béchers remplis d'eau distillée. Fermée par une plaque de verre appliquée contre le bord vaseliné, la cuve, obscurcie, est mise sous la hotte, ventilateur en marche. Les fragments y séjournent durant 4 h, dans une atmosphère saturée d'humidité et de vapeurs anesthésiantes (il reste du liquide dans les béchers après le traitement). Après évacuation rapide des vapeurs, les fragments sont prélevés successivement pour l'examen, qui se place 4 à 5 h après le début du traitement. Anesthésique en moins, les témoins sont maintenus durant 4 h dans les mêmes conditions.

Dans les 3 séries de l'essai, pour chacune desquelles un jour est réservé, les fragments proviennent de racines d'un même lot. Parallèlement, des témoins de l'état initial (HA*) sont examinés 10 à 20 minutes après le découpage. Les mesures sont limitées aux niveaux 2 et 4.

La pénétration de l'anesthésique dans les fragments traités se marque par la couleur gris brunâtre de l'écorce et celle du cylindre central, franchement jaune, d'une nuance plus vive sous l'action du chloroforme, observable dans la profondeur même.

Deux essais ont été faits sur du matériel de printemps. Dans le premier (racines de 6 à 8 cm), les témoins présentaient des DP faibles et irrégulières. Dans le second, à deux jours d'intervalle (racines de 8 à 10 cm), ils ont réagi fortement et de façon plus homogène (figure 5). Dans les 2 cas, les fragments traités et les témoins de l'état initial HA* ont montré une remarquable uniformité: les DP mesurées sur les fragments traités sont très faibles, négatives en moyenne. Elles sont un peu plus grandes dans le cas du chloroforme, mais la différence n'est pas assurée: dans l'essai de la figure 5, la DP₄ est de $-1,2\pm0,16$ mV dans le cas de l'éther, contre $-1,8\pm0,13$ mV dans le cas du chloroforme. Par l'uniformisation et le signe des DP, les fragments traités s'opposent aussi aux fragments HA*, dont la moyenne accuse une région médiane positive: DP₂ $= +3,5\pm0,9$ mV.

⁹ Sur de tels fragments, nous avons mesuré des DP plus grandes que sur les témoins et même d'un ordre de grandeur exceptionnel. L'analyse de cet effet n'a pas été poursuivie, sortant trop du cadre que nous nous étions fixé. Nous signalons toutefois cette observation, dont la répétition permet de penser qu'elle n'est pas fortuite.



Figure 5

Effet de l'exposition aux vapeurs d'éther ou de chloroforme pendant la préparation. Résultats d'un essai, sur des séries parallèles de 32 fragments. Distribution de potentiel sur des fragments verticaux (niveaux 1,...4), 4 h après la mise en place. La moyenne est donnée avec son écart-type. Te: témoins VA; Tr: traités, aux vapeurs d'éther (E), de chloroforme (C) – écart-type des moyennes de la dimension des cercles. HA*: témoins de l'état initial.

II Immersion dans l'éther. Ce traitement devait permettre d'étudier l'effet d'un anesthésique sur des fragments de 24 h.

Les fragments à traiter sont immergés dans un bécher, par 4, en contact par les faces corticales convexes, l'éther sans peroxydes les recouvre entièrement. Les béchers sont placés dans des cuves de verre fermées et obscurcies, sous la hotte. Après 15 ou 30 mn, on verse l'éther et on évapore rapidement l'excès (10 mn). Les fragments traités sont alors placés dans les conditions VA en même temps que les témoins, mais dans des chambres humides distinctes, pour être examinés 24 à 26 h plus tard. Ce traitement produit le même changement de coloration que le précédent et l'éther se colore en jaune très pâle, signe qu'une extraction a été opérée.

Les essais, sur du matériel d'été, sont résumés dans le tableau 7. Le même essai, sur du matériel d'une autre provenance (racines longues, très grêles) a donné le même résultat qualitatit, avec une distribution de potentiel moyenne sur les témoins normale, mais des DP plus petites.

Tableau 7

Effet d'un traitement préalable par immersion dans l'éther: 15 mn (essai I), 30 mn (essai II). Différences de potentiel mesurées sur des fragments VA, 24 h après la mise en place.

TR: traités; TE: témoins. TE': témoins de l'état initial (HA*).

	Nombro	D	P
Essais	de fragments	2	4
I			
TR	64	$+$ 0,6 \pm 0,3	$+ 0,1 \pm 0,5$
TE	64	$=$ 4,7 \pm 1,1	-9.5 ± 1.2
TE'	52	$+$ 2,3 \pm 0,9	$=$ 3,2 \pm 0,9
TT			
TR	48	-0.2 + 0.1	$-1,0 \pm 0,2$
TE	48	$-7,7 \pm 0,9$	$9,7\pm1,0$
TE'	44	$+$ 3,3 \pm 0,6	$+$ 1,9 \pm 0,6

 $DP \pm s_m$, en millivolts

L'immersion dans l'éther agit comme l'exposition prolongée aux vapeurs de cet anesthésique: on ne mesure plus sur les fragments traités que des DP minimes, non significatives, tandis que les témoins VA présentent la chute de potentiel caractéristique et les témoins de l'état initial HA* la DP₂ positive habituelle.

Si le mode d'action des anesthésiques reste problématique, les hypothèses aujourd'hui retenues (Danielli, 11) s'accordent à leur attribuer un effet immédiat sur des composants essentiels du protoplasme. Ces essais montrent donc, de façon concluante, que la polarité électrique des fragments végétaux étudiés dépend de l'état vivant de leurs tissus.

Stabilité des DP et reproductibilité des résultats

Le contrôle par la répétition de la mesure de la DP_2 devait permettre d'estimer la variation probable des DP pendant l'examen d'un fragment et d'en déceler une variation systématique.

Ce contrôle a été fait dans chaque cas d'abord, plus tard dans 1 cas sur 4, à l'exclusion de quelques séries où le gain de temps était essentiel. Nous disposons ainsi de 1339 paires de valeurs DP_2 et DP_2 '. Le cas des fragments «normaux» et celui des fragments «traités» seront examinés séparément.

Fragments «normaux»: 1149 cas

Ecart nul	14 cas	Ecart moven
Ecart positif	522 cas de moyenne $3,24$ mV	3.31 mV
Ecart négatif	613 cas de moyenne $3,45$ mV	

On note une prédominance des écarts négatifs (baisse de la DP_2). Les écarts sont fortement concentrés entre les limites de -5 et +5 mV (78 % des cas). Quelques écarts de grande amplitude sont nettement accidentels.

Fragments «traités»: 190 cas

Ecart nul	23 cas	Ecart moven
Ecart positif	85 cas de moyenne 0,54 mV	0.53 mV
Ecart négatif	82 cas de moyenne 0,51 mV	,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,

La fréquence des écarts nuls est plus grande et on est plus près de la symétrie des écarts positifs et négatifs, avec une statistique moins étendue. Les écarts sont concentrés entre les limites de -0.5 et +0.5 mV (68% des cas); un seul a atteint 2.5 mV.

La comparaison des deux séries montre donc que les facteurs de la variation sont surtout d'ordre biologique.

La variation de la DP propre des électrodes, comprise dans la différence $DP_2'-DP_2$ n'en est qu'un facteur, et non pas le principal, car dans l'une et l'autre séries leurs signes ne coïncident même pas dans la moitié des cas. La prédominance des écarts négatifs dans la série des fragments «normaux» est l'indice d'une variation systématique, liée peutêtre au contact prolongé de l'électrode fixe sur la surface de référence.

Outre l'impossibilité de reproduire les conditions exactes de la première mesure de la DP_2 (voir plus haut), on pouvait prévoir une variation d'origine biologique, que la comparaison des fragments «normaux» et «traités» (tués ou de vitalité diminuée) met bien en évidence, tout en confirmant qu'elle est ici, en général, moins ample et moins rapide que dans les tissus en pleine croissance.

Nous avons dû nous accommoder de la forte variabilité du matériel, après avoir constaté que l'uniformisation des conditions expérimentales ne réduisait la dispersion que dans une faible mesure. Non seulement les racines de carotte présentent une forte variation saisonnière ou liée aux conditions particulières d'une récolte, mais dans un même lot la variation est gênante; d'autres auteurs l'ont constaté avant nous (voir par exemple James et Ritchie, 16), à propos de mesures d'un autre ordre.

De plus, des hétérogénéités locales, anatomiques et physiologiques, telles que la distribution irrégulière des rayons, la naissance de radicelles, etc., sont une cause d'irrégularité dans la distribution de potentiel et d'une amplitude de dispersion accrue.

La comparaison des séries correspondantes montre cependant que les observations sont au moins qualitativement reproductibles.

Conclusion

Ces observations confirment que la polarité électrique des fragments de racines étudiés, dans les conditions décrites, est sous la dépendance directe de facteurs externes. Alors que la région moyenne des fragments frais coupés est faiblement positive par rapport aux extrémités, les fragments placés debout sur un papier-filtre humide présentent, après quelques heures, une chute de potentiel dès l'extrémité inférieure. La distribution de potentiel intermédiaire qu'on observe, dans les mêmes conditions, sur des fragments horizontaux, met en évidence, selon le terme de comparaison, l'effet de la pesanteur et celui du contact avec une source d'eau. L'intervention de ce second facteur est confirmée par le fait que la présence d'un papier-filtre humide sur la face supérieure aussi de fragments verticaux modifie la distribution de potentiel à leur surface et diminue la DP entre leurs extrémités.

La polarité apex-base ne joue ici qu'un rôle secondaire. Le renversement de l'axe morphologique ne change pas le sens des DP mesurées et son effet sur leur grandeur n'est même pas statistiquement assuré dans tous les essais. Il ressort cependant de l'examen, après 24 h, de fragments verticaux dont les deux extrémités sont en contact avec une source d'eau: les DP sont plus grandes à la surface des fragments posés sur la face basale. Au contraire, après 72 h, sur des fragments tant horizontaux que verticaux, nous n'avons constaté que de faibles différences, à la limite de signification, mais de sens concordant. Le renversement de l'axe coïncidant avec un déficit dans la quantité d'eau absorbée en 24 h, on peut supposer qu'il a pour effet d'en ralentir l'absorption, et l'on s'expliquerait ainsi que la différence observée aille s'atténuant quand la durée de préparation se prolonge.

La polarité électrique de ces fragments végétaux dépend étroitement de la vitalité des tissus. Cette conclusion se dégage d'une série d'essais concordants, sur des fragments verticaux qui présentent, à l'état normal, la polarité électrique la plus marquée. Immergés préalablement dans l'eau bouillante ou dans l'éther, aussi bien qu'exposés durant la préparation aux vapeurs d'éther ou de chloroforme, ils ne montrent plus qu'une polarité très faible du sens habituel ou des DP non significatives. Une forte réfrigération précédant la préparation diminue les DP mesurées, mais sans que les tissus aient perdu leur capacité de se polariser. L'état électrique s'uniformise dans les tissus morts où, contrairement à ce qu'on observe dans le cas de fragments vivants, frais coupés ou préparés, l'amplitude de variation des DP mesurées se confond avec la marge d'erreur expérimentale.

On peut conclure de l'efficacité des anesthésiques que le cytoplasme même est impliqué dans le mécanisme cellulaire de la polarité électrique; mais les effets des traitements appliqués étant irréversibles, il ne suit pas de là nécessairement que les DP soient d'origine métabolique. D'après la nature même des facteurs reconnus déterminants, leur origine semble devoir être cherchée plutôt dans les phénomènes ioniques au niveau des membranes cellulaires, et alors les observations indiquent que la membrane protoplasmique y joue un rôle prépondérant – que sa perméabilité sélective soit contrôlée directement par le métabolisme (Thomas, 26) ou qu'elle dépende de son intégrité chimique (H. Metzner, 17). Nous verrions un effet persistant des membranes squelettiques dans la faible polarité que présentent encore des fragments aux tissus morts, polarité résiduelle que Clark (10) et Thomas (26) ont observée aussi sur d'autres objets¹⁰.

Pour atteindre le mécanisme même des DP observées, une analyse plus fine, sur un matériel plus homogène, serait nécessaire. Aussi nous bornerons-nous à examiner, d'un point de vue qualitatif, si les hypothèses formulées dans notre première note (Pilet et Meylan, 23) sont compatibles avec ces nouvelles observations.

Une difficulté essentielle pour l'interprétation des DP mesurées sur les fragments verticaux réside dans l'intervention simultanée de la pesanteur et de la source d'eau, nécessaire pour le maintien de la turgescence. Elle se complique du fait, dont nous ferons d'abord abstraction, que les effets des deux facteurs ne sont pas indépendants, comme on aurait pu le supposer: la position seule influe sur l'hydratation des fragments (HA et VA, tableau 4).

L'hypothèse d'un effet géoélectrique (Brauner, 2, 3) était fondée sur l'observation que l'extrémité inférieure, tant basale qu'apicale, des fragments verticaux, alors seuls examinés, était toujours l'extrémité positive. La même observation sur des segments de tiges et de coléoptiles, dans des conditions comparables à celles de nos fragments de racines, a été faite incidemment par Clark (9) et par Hellinga (15) et leur a suggéré la même interprétation.

Nous avons reconnu que la polarité des fragments verticaux n'est pas un effet de la pesanteur seule. Cependant, la DP entre leurs extrémités est plus grande que dans les fragments horizontaux; il y a donc «positivation» relative de l'extrémité inférieure, de même que devient positif le côté inférieur d'un organe cylindrique ou d'une tranche de tissus soumis à l'action transversale de la pesanteur. Nous relèverons toutefois

¹⁰ L'observation de P. Metzner (18), que la conductibilité préférentielle de disques de carotte est considérablement réduite après traitement par l'eau bouillante est en bon accord avec les nôtres. Que ce traitement, qui diminue la dissymétrie électrique dans des parenchymes, puisse au contraire la renforcer dans des tissus tels que les téguments des graines (Brauner, 2; P. Metzner, 18) pourrait être la conséquence de l'importance relative qu'y prennent les membranes squelettiques imprégnées.

que nous n'avons pas observé d'effet de la pesanteur aussi rapide que l'effet géoélectrique – ce qui est peut-être imputable à la méthode; d'autre part, on ignore encore combien de temps peut se maintenir cet effet, suivi durant quelques heures $(2, 4)^{11}$.

Difficilement conciliables avec le résultat des expériences sur modèles (Brauner, 4, 5, 6; Brauner et Amlong, 7¹²), nos observations sont en désaccord aussi avec l'affirmation du caractère strictement non vital de l'effet géoélectrique (2, 5, 6). La contradiction n'est cependant pas décisive, car Wilkes et Lund (27), qui ont retrouvé l'effet géoélectrique dans le cas de coléoptiles, ont constaté la perte de polarité électrique après traitement par l'eau bouillante ou les vapeurs de chloroforme, résultat confirmé par Schrank (24, 25), qui observe l'absence d'effet géoélectrique dans des coléoptiles ébouillantées¹³. La notion même de l'effet géoélectrique doit-elle être revisée, comme y invite la critique de Schrank (24)? Ou confond-on sous la même désignation des phénomènes différents? La discussion restant ouverte, nous nous bornons à constater que l'effet de la pesanteur sur les fragments de racines étudiés ici n'est pas incompatible avec ce que l'on sait des réactions géoélectriques d'organes vivants; mais notre analyse ne permet pas d'affirmer avec certitude qu'il relève du même mécanisme.

Dans les conditions de ces essais, le fragment végétal ne peut qu'absorber de l'eau et perdre des matières dissoutes par son extrémité en contact avec un papier-filtre imbibé d'eau distillée. La pénétration de l'eau pourrait donc entretenir dans les tissus une chute de concentration du suc cellulaire et la diffusion d'ions, en sens inverse, de cellule en cellule. L'effet de valve des membranes végétales, sélectivement perméables aux cations (Brauner, 3; Meyer et Sievers, 19), souvent constaté – sur des racines mêmes (Amlong, 1; Thomas, 26; H.Metzner, 17), des disques de parenchyme (Hasman, 14) et notamment des disques de carotte (Briggs et Robertson, 8) – expliquerait que la face de référence, restée plus ou moins longtemps en contact avec la source d'eau, soit trouvée positive par rapport aux autres niveaux du fragment.

¹¹ L'examen, après deux mois, de fragments cultivés *in vitro*, dans différentes positions, ne nous a montré aucun indice d'un effet géoélectrique persistant. Le cas diffère d'ailleurs beaucoup de celui qui nous occupe par l'état physiologique des fragments, sur milieu nutritif, et la présence des néoformations (20).

¹² Dans le fragment assimilé à une chaîne de concentration – qui ne serait pas symétrique comme dans le cas d'un organe cylindrique – l'effet géoélectrique devrait diminuer la DP entre les extrémités, que nous trouvons plus grande dans la position verticale.

¹³ Résultats à rapprocher de celui de Clark (10) qui, constatant que les vapeurs d'éther diminuent fortement la polarité électrique de segments de coléoptiles verticaux, n'attribue plus à l'effet géoélectrique que leur faible polarité résiduelle.

L'essai complémentaire suggéré par cette hypothèse confirme que dans tous les cas les fragments s'hydratent pendant la préparation; il montre qu'après 24 h la distribution de l'eau aussi bien que la teneur en eau moyenne sont différentes d'un type à l'autre (tableau 4). Mais le cas d'un gradient d'hydratation décroissante dès l'extrémité où l'eau pénètre n'est pas général, et la correspondance supposée entre positivité relative et teneur en eau plus élevée ne l'est pas non plus – autant que les données disponibles, tirées de séries non parallèles, autorisent une conclusion. Ainsi schématisée, l'hypothèse est plausible dans le cas des fragments horizontaux. L'intervention de la pesanteur rendrait-elle compte de son désaccord avec les observations faites sur les fragments verticaux ? Il faudrait, pour pouvoir l'établir, élucider d'abord la nature de la relation signalée entre la position des fragments et leur hydratation.

L'absorption de l'eau par ces fragments pose un problème: des fragments qui reçoivent de l'eau symétriquement aux deux extrémités s'hydratent moins que s'ils n'en peuvent absorber que par leur extrémité inférieure; dans les deux cas, ils en absorbent davantage s'ils sont posés sur la face apicale; enfin, par la même extrémité morphologique, davantage s'ils sont debout que couchés.

On peut supposer que lorsqu'un papier-filtre humide est appliqué sur la face supérieure, la circulation est interrompue dans les vaisseaux obturés et que l'eau absorbée circule de cellule en cellule, processus plus lent, que les conditions asphyxiques aggravées des cellules profondes pourrait ralentir encore. Ainsi s'expliquerait le déficit, après 24 h, par comparaison avec les fragments dont la face supérieure est libre.

Dans ce dernier cas, l'absorption est plus active par la face apicale; la polarité apex-base intervient donc dans l'absorption de l'eau, comme nous l'avons déjà relevé. Mais la différence subsiste, quoique atténuée, dans le cas des fragments entre deux sources d'eau, où l'on s'attendrait que la quantité *totale* d'eau absorbée fût la même, qu'ils soient posés sur une face ou sur l'autre. L'examen des distributions permet de conclure que de l'eau est absorbée aux deux extrémités; c'est donc qu'il entre moins d'eau par la face supérieure, que l'eau circule plus facilement, non seulement dans le sens apex-base, mais de bas en haut¹⁴, ce que confirmerait l'absorption plus active dans les fragments debout que couchés. Serait-ce que l'effet électrique de la pesanteur contribue à l'ascension de l'eau ? Une expérience sur modèle de H as m an (14) suggère l'hypothèse d'une polarisation des membranes horizontales (leur face inférieure serait positive), d'où

¹⁴ Sur de jeunes tiges coupées, reliées chacune à un réservoir d'eau distillée, Fensom (13) a observé directement que de l'eau était absorbée aux deux extrémités, mais avec prédominance du courant ascendant – comme dans nos fragments de racines – différence qui correspondrait, pense-t-il, à la chute de potentiel de la base vers l'apex.

résulterait une électroosmose, phénomène dont Fensom (12, 13) a montré qu'il pourrait jouer dans le transport un rôle beaucoup plus important qu'on ne l'admet jusqu'ici.

Nous avons considéré notre objet d'étude comme un simple réactif sous l'action de facteurs externes. Il n'est cependant pas douteux que des composantes proprement bioélectriques contribuent aux DP mesurées; leurs fluctuations importantes, qui disparaissent dans les tissus morts, en sont la preuve. Toutefois, l'effet peu marqué du renversement de l'axe morphologique montre qu'elles correspondent à des variations de caractère local et non pas à des gradients physiologiques. Il en est autrement dans les fragments cultivés *in vitro* (20), dont la polarité électrique reflète l'hétérogénéité des tissus anciens et des tissus néoformés, et plus encore dans les très jeunes racines, où sa correspondance avec des gradients physiologiques a été mise en évidence (22). La comparaison fait ressortir la disparition de la corrélation fonctionnelle dans les fragments isolés, où les facteurs externes prennent le pas sur les facteurs internes et déterminent le sens de la polarité électrique.

Ma reconnaissance va à MM. les professeurs F. Cosandey et P.-E. Pilet, qui m'ont permis de travailler dans leurs laboratoires, et particulièrement à M. Pilet, qui a continué à suivre avec intérêt l'élaboration de ce travail, suite de celui que nous avions fait en collaboration.

Zusammenfassung

Die früher beobachtete Elektropolarität von aufrecht, auf feuchtem Filterpapier, normal- oder inversgestellten, längsgeschnittenen Wurzelstücken (*Daucus Carota* L.) und ihre Bedingungen werden näher untersucht. Potentialdifferenzen sind durch die Kompensationsmethode gemessen worden. Trotz großer Variabilität des biologischen Materials konnten folgende Feststellungen gemacht werden:

Die Elektropolarität ist durch Wassereindringung und durch die Schwerkraft bedingt. Dabei spielt die organische Polarität eine nur untergeordnete Rolle. Dagegen ist die Elektropolarität vom Lebenszustande der Gewebe abhängig. Durch heißes Wasser oder Narkotika getötete Gewebe weisen unwesentliche Potentialdifferenzen auf; eine vorläufige starke Temperaturerniedrigung verursacht eine vorübergehende Verminderung der gemessenen Potentialdifferenzen. Daraus folgt, daß das Zytoplasma am Mechanismus der Elektropolarität teilnimmt, der wahrscheinlich membranelektrischer Natur, aber aus den vorliegenden Beobachtungen nicht bestimmt festzustellen ist. Bestimmungen des Wassergehalts lassen eine Beeinflussung der Wasserabsorption durch die von der Schwerkraft bedingte Elektropolarität vermuten.

Bibliographie

- 1. Amlong H.U.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen geoelektrischem Effekt und Geotropismus. Planta, 21, 211 (1933).
- Brauner L.: Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. Jahrb. f. wiss. Bot., 66, 380 (1927).
- 3. Id. II. Jahrb. f. wiss. Bot., 67, 711 (1928).
- 4. New experiments on the geoelectric effect in membranes. Rev. Fac. Sc. Istanbul, Ser. B VII, 46 (1942).
- 5. Über den Primäreffekt der Schwerkraft beim Geotropismus der Pflanzen. Naturwiss. Rundschau, Heft 12, 466 (1956).
- 6. Neue Versuche zur Analyse des geoelektrischen Effekts. Planta, 53, 449 (1959).
- 7. Amlong H.U.: Zur Theorie des geoelektrischen Effekts. Protoplasma, 20, 279 (1934).
- 8. Briggs G.E., Robertson R.N.: Diffusion and absorption in disks of plant tissue. The New Phytologist, 47, 265 (1948).
- 9. Clark W.G.: Electrical polarity and auxin transport. Plant Physiol., 12, 409 (1937).
- 10. Electrical polarity and auxin transport. Plant Physiol., 13, 529 (1938).
- 11. Danielli J.F.: Cell physiology and pharmacology. Elsevier Publ. C. INC New York, Amsterdam, London, Brussels, 1950.
- 12. Fensom D.S.: The bioelectric potentials of plants and their functional significance. I. An electrokinetic theory of transport. Can. Journ. of Bot., 35, 573 (1957).
- 13. Id. II. The patterns of bioelectric potential and exudation rate in excised sunflower roots and stems. Can. Journ. of Bot., 36, 367 (1958).
- Hasman M.: On polar water movement in osmotic systems. Rev. Fac. Sc. Istanbul, Ser. B XIV, 77 (1949).
- Hellinga G.: Heteroauxin und Polarität, morphologische und elektrische, bei Coleus-Stecklingen. Extr. de Mededeel. v. d. Landbouwhoogschool, Deel. 41, Ver. 1, Wageningen, 1937.
- James W.O., Ritchie Ann F.: The anaerobic respiration of carrot tissue. Proc. R. Soc. London, Ser. B Biol. Sc., 143, 302 (1955).
- Metzner H.: Elektrochemische Messungen an ungereizten Pflanzenzellen. Planta, 38, 605 (1951).
- Metzner P.: Über polare Leitfähigkeit lebender und toter Membranen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. XLVIII, 207 (1930).
- Meyer K.H., Sievers J. F.: La perméabilité des membranes. I. Théorie de la perméabilité ionique. II. Essai avec des membranes sélectives artificielles. IV. Analyse de la structure des membranes végétales et animales. Helv. Chim. Acta, 19, 649, 665, 987 (1936).
- 20. Meylan S.: Polarité électrique et néoformations de tissus cultivés *in vitro* dans différentes positions. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., **67**, 267 (1960).
- 21. Pätau K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. (Eine neue t-Tafel). Biol. Zbt., 63, 152 (1943).
- 22. Pilet P.E., Meylan S.: Polarité électrique, auxines et physiologie des racines du Lens culinaris Medikus. Ber. Schw. Bot. Ges., 63, 430 (1953).
- 23. Polarité électrique de fragments de carotte cultivés in vitro. Exper. XI, 147 (1955).

- 24. Schrank A.R.: Analysis of the effects of gravity on the electric correlation field in the coleoptile of *Avena sativa*. In Lund E.J. et coll.: Bioelectric Fields and Growth, Austin, Univ. of Texas Press (1947), p. 75.
- 25. Electrical polarity and auxins. In Folke Skoog: Plant Growth Substances. Univ. of Wisconsin Press (1951), p. 123.
- 26. Thomas J.B.: Electric control of polarity in plants. Rec. Trav. bot. néerl. XXXVI, 373 (1939).
- 27. Wilkes S.S., Lund E.J.: The electric correlation field and its variations in the coleoptile of *Avena sativa*. In Lund E.J. et coll.: Bioelectric Fields and Growth, Austin, Univ. of Texas Press (1947), p. 24.