

CAHIERS O. R. S. T. O. M.

PHYSIOLOGIE DES PLANTES TROPICALES CULTIVÉES

Vol. II.

O. R. S. T. O. M.
P A R I S
1965

L'ABSCISSION FOLIAIRE CHEZ QUELQUES PLANTES TROPICALES

par

J. VALLADE

Attaché de recherches
à
l'OFFICE DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

SOMMAIRE

INTRODUCTION	5
CHAPITRE I	
L'ABSCISSION FOLIAIRE CHEZ LE COTONNIER	9
1 - Importance agronomique de la défoliation chez le cotonnier	9
2 - Les défoliant chimiques utilisés	10
3 - Changements anatomiques associés à la chute foliaire	12
4 - Influence de l'âge de la feuille et du défoliant sur la chute foliaire ..	12
5 - Influence de l'âge et des défoliant sur la composition chimique des limbes et des pétioles	14
6 - Effet de l'âge et des défoliant sur le taux respiratoire du limbe, du pétiole et des tissus de la zone d'abscission	14
7 - Le rôle de l'éthylène	15
8 - Le rôle de l'auxine	16
9 - La théorie de la balance auxine-éthylène	16
10 - Le facteur de sénescence	18
Conclusions	19
CHAPITRE II	
L'ABSCISSION FOLIAIRE CHEZ LE CITRUS	21
1 - La chute normale des feuilles de Citrus	21
2 - Caractères morphologiques et histologiques de l'abscission chez le Citrus	22
3 - La balance amidon-oxalate de calcium	23
4 - Epaissement de la cuticule et accroissement de la subérisation de la surface interne des cellules	24

5 - Technique utilisée pour l'étude de l'abscission foliaire "in vitro"	24
6 - Action de divers agents sur les explantats de Citrus	25
a - L'éthylène	25
b - Les défolians	25
c - L'AIA et le 2,4-D	25
d - Le tissu du limbe	26
e - L'oxygénation	26
Conclusions	26

CHAPITRE III

L'ABSCISSION FOLIAIRE CHEZ LE CAFEIER ET QUELQUES AUTRES PLANTES TROPICALES	27
1 - Le Caféier	27
2 - L'abscission foliaire chez quelques autres plantes tropicales	28
Conclusions	30

CHAPITRE IV

DISCUSSION	31
1 - Les enzymes responsables de l'abscission	31
2 - Le rôle de l'auxine et des substances auxiniques dans l'abscission	32
a - Effet retardant de l'auxine sur l'abscission	32
b - Effet accélérateur de l'auxine sur l'abscission	33
c - Discussion sur le rôle de l'auxine et des substances auxiniques	35
3 - Mode d'action de l'auxine sur les tissus	36
4 - Les enzymes capables d'inactiver l'AIA	36
5 - L'acide gibbérellique	36
6 - Le facteur de sénescence	37
7 - La balance auxine-éthylène	37
8 - Le rôle de l'oxygène	37
9 - Les défolians chimiques	38
10 - L'importance de l'azote et du calcium	38
11 - Les glucides	38
12 - L'eau	38
13 - La température	39
14 - La lumière	39
a - La qualité	39
b - L'intensité	40
c - La photopériode quotidienne	40

CONCLUSIONS GÉNÉRALES	43
---------------------------------	----

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	45
---------------------------------------	----

INTRODUCTION

Lorsqu'un fruit ou une feuille se détache de l'arbre, sous l'action de son propre poids ou de la faible poussée du vent, on dit qu'il " *abscisse* " (**34**); ce phénomène naturel et souvent en relation avec la sénescence est appelé abscission (du latin *abscissus* = séparation) et peut être défini d'une manière générale comme la séparation d'un organe (feuille, fleur, fruits, etc...) ou d'une portion d'organe de la plante.

Certains auteurs ont considéré les caractères histologiques de l'abscission, d'autres ses aspects physiologiques, ce qui explique la diversité des définitions et des classifications qui ont été proposées.

Si l'on s'appuie sur des données histologiques, on peut distinguer (**94**) :

- 1 - une abscission de nature méristématique caractérisée par l'apparition, à la base de l'organe, d'une couche de cellules se divisant activement. Ce mode d'abscission se rencontre surtout chez les feuilles (Coleus, Citrus, cotonniers, etc...)
- 2 - une abscission de nature mécanique où l'on n'observe pas d'activité méristématique. C'est le mode d'abscission le plus fréquent chez les fruits (Citrus, pêcheurs, pommiers, etc...), mais on la rencontre aussi chez les feuilles de certaines espèces.

Cette classification possède l'avantage de mettre en valeur les différences anatomiques, cependant elle ne paraît pas refléter la réalité physiologique.

Pour cette raison, il semble préférable de reprendre une autre classification déjà ancienne (**82**) et qui distingue dans l'abscission deux fonctions particulières : l'une de séparation, l'autre de protection.

- 1 - La séparation est typiquement le résultat d'une dissolution affectant soit les lamelles moyennes, soit la paroi cellulaire entière ou bien les cellules elles-mêmes (**3**).
- 2 - La protection de la cicatrice est réalisée grâce à une série de divisions cellulaires formant une couche protectrice qui se subérise ultérieurement.

Le rôle de l'activité méristématique est donc de préparer le bourrelet cicatriciel; son effet sur la séparation ne paraît alors qu'accessoire. Cette conception a pour elle que les divisions cellulaires peuvent, suivant le cas, s'effectuer avant la séparation ou au contraire après la chute de l'organe, ce qui indique qu'il n'existe pas une relation constante et directe entre l'activité méristématique et la réalisation de la séparation.

L'abscission se compose donc de deux phases distinctes. Nous nous préoccuperons plus spécialement de la première en recherchant quels sont les processus physiologiques amenant les feuilles à se détacher de la plante qui les porte.

Une des premières explications physiologiques de ce phénomène fut proposée dès 1933. C'est en effet à cette époque que LAIBACH (65) soupçonna le premier l'influence de l'auxine dans l'abscission foliaire du *Coleus*. Chez cette plante, lorsqu'on prive les feuilles de leur limbe, les pétioles ne tardent pas à se détacher. Mais LAIBACH s'aperçut qu'en plaçant des pollinies d'Orchidée à l'extrémité distale de ces pétioles sectionnés, ceux-ci étaient capables de prolonger de façon sensible leur longévité. Autrement dit, les pollinies (dont l'auteur avait montré au préalable qu'elles constituaient une source naturelle d'auxine) peuvent retarder la chute des pétioles du *Coleus* d'une manière significative.

Peu de temps après, MAI (78) attribua également à l'auxine des pollinies cet effet inhibiteur de l'abscission.

Mais en fait, il fallut attendre les expériences de LA RUE (66) pour avoir une confirmation expérimentale de cette hypothèse. Remplaçant les pollinies d'Orchidée par de l'AIA*, cet auteur réussit à prolonger de trois jours le maintien des pétioles sur la plante, et démontra d'une manière définitive le rôle déterminant de l'auxine.

Ces premiers résultats ouvrirent la voie à de nouvelles recherches effectuées pour l'essentiel par des auteurs anglo-saxons qui ont, par l'emploi de techniques et de méthodes nouvelles, contribué à accroître nos connaissances sur les processus physiologiques intimes de l'abscission.

Parallèlement à ces recherches fondamentales, certains auteurs développèrent les applications agronomiques des premières données obtenues au laboratoire. La possibilité de fabriquer à l'échelle industrielle des substances ayant des propriétés auxiniques (ou antiauxiniques) laissait prévoir qu'un tel contrôle de l'abscission sur le plan agronomique était réalisable. Certaines de ces études permirent à leur tour de faire progresser notre connaissance des problèmes physiologiques de l'abscission.

Nous tiendrons compte ici de ces deux types de recherches.

Nous nous limiterons à la seule abscission des feuilles. Nous devons souligner néanmoins que le contrôle de la chute des fruits, dont l'intérêt pratique est évident, pose des problèmes physiologiques pour l'essentiel identiques à ceux de l'abscission foliaire. Nous savons notamment, depuis 1948 (77), que la chute des fruits correspond à une réduction de la teneur en composés auxiniques au niveau des pédoncules. Les recherches à ce sujet sont d'ailleurs extrêmement nombreuses (13, 17, 84, 115, 116...).

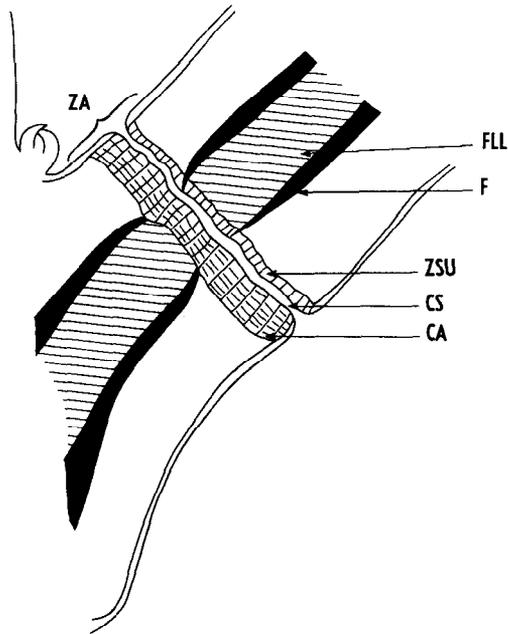
Certains termes relatifs à l'abscission ont reçu des significations variant avec les auteurs qui les ont utilisés. Pour éviter toute confusion, nous adopterons les définitions proposées par GAWADI et AVERY (38), et nous conviendrons d'appeler :

- zone d'abscission, la région basale de l'organe, à travers laquelle l'abscission apparaît éventuellement. Dans le cas des feuilles, cette zone se trouve en général à la jonction du pétiole et de la tige.

- la couche d'abscission se constitue dans la zone d'abscission de quelques espèces, mais pas de toutes, et consiste en plusieurs couches de cellules résultant d'une division cellulaire.

- la couche de séparation est l'endroit de la cassure qui se produit entre deux couches cellulaires par dissolution des lamelles moyennes. Chez les espèces sans couche d'abscission, la chute foliaire apparaît sans aucune altération cellulaire préparatoire visible. Chez les espèces possédant une couche d'abscission, la séparation apparaît à la portion distale de cette couche.

* AIA : acide β indolyl-acétique



- Figure 1 -

Coupe schématique d'un pétiole en phase d'abscission.

CA : couche d'abscission - CS : couche de séparation - F : fibres péricycliques - FLL : faisceau libéro-ligneux - ZA : zone d'abscission - ZSU : zone qui se subérise après la séparation.

Dans le cours du texte, nous envisagerons la chute des feuilles chez quelques plantes tropicales parmi les plus étudiées de ce point de vue. Le cotonnier nous retiendra d'abord, et nous aborderons le problème par son côté agronomique, la défoliation. Puis, nous rapporterons quelques observations et expériences effectuées sur les Citrus. Nous traiterons ensuite du caféier et de plusieurs plantes tropicales des forêts qui ont particulièrement retenu l'attention des auteurs. Enfin, dans un dernier chapitre, nous discuterons de la physiologie de l'abscission foliaire d'une manière plus générale, en essayant de dégager, à partir des données récentes touchant les plantes tropicales ou tempérées, les rôles respectifs des principaux facteurs qui affectent la chute des feuilles.

CHAPITRE I

L'ABSCISSION FOLIAIRE CHEZ LE COTONNIER.

Le cotonnier nous fournit l'exemple d'une plante dont des impératifs agronomiques et économiques ont amené un certain nombre de chercheurs à s'intéresser à l'abscission foliaire. C'est par le biais de la défoliation que ce problème fut abordé. On s'est aperçu en effet que la privation des feuilles à un certain stade de la maturation du cotonnier, pouvait avoir des conséquences bénéfiques pour la récolte du coton.

Aussi s'est-on employé à rechercher des inducteurs, le plus souvent chimiques, capables de provoquer rapidement une défoliation la plus complète possible, sans pour cela que le traitement altère les fonctions vitales de la plante.

1 - Importance agronomique de la défoliation chez le cotonnier.

Si les feuilles sont absolument nécessaires à la croissance et au développement de la plante, elles sont néfastes dans les stades ultimes de la maturation des fruits et peuvent gêner considérablement la récolte. Au moment du mûrissage des fruits, en effet, le feuillage produit de l'ombrage qui nuit à la maturation complète des capsules et retarde leur ouverture. Ces faits auxquels vient s'ajouter l'utilisation de procédés mécaniques modernes pour récolter les capsules (41), ont conduit à pratiquer la défoliation. Mais il fallait préciser les incidences de cette pratique sur la physiologie de la plante.

A vrai dire, seule une étude sommaire précéda la généralisation de la méthode de défoliation à l'échelle agronomique. Elle consista à déterminer le moment le plus favorable pour induire la défoliation. On s'est rapidement aperçu, en effet, qu'une perte trop précoce des feuilles (au stade de jeunes fruits) est néfaste pour la récolte. Par contre, lorsque la défoliation est produite plus tardivement, elle n'entraîne ni perte dans la production, ni diminution de la qualité du coton. Ces données furent suffisantes pour que la méthode de défoliation devienne très vite une pratique culturale (28).

Depuis, ces recherches se sont poursuivies dans plusieurs voies. La synthèse de défoliants chimiques d'une efficacité de plus en plus grande est une préoccupation constante des agronomes et des chimistes. Les tests effectués dans ce but ont permis de déterminer que les modes d'action pouvaient varier avec les substances utilisées. D'autre part, on a montré que l'état physiologique propre de la plante peut interférer notablement avec les traitements défoliants. On a donc été conduit à tester d'un côté l'effet des défoliants mais aussi, parallèlement, à étudier la chute foliaire naturelle, pour permettre en fin de compte de déceler les interactions possibles entre l'état physiologique et l'action des défoliants. Nous nous attacherons plus particulièrement à ces faits qui nous amèneront à considérer plus en détail la physiologie de l'abscission. Cependant, nous devons souligner que la pratique de la défoliation a ouvert d'autres domaines de recherches. La détermination des modifications microclimatiques créées par l'absence de feuilles en est un exemple. L'étude détaillée de ces recherches n'entre pas dans le cadre de cet article; néanmoins, à titre indicatif et pour mieux saisir les répercussions lointaines que peut entraîner

l'utilisation d'une nouvelle pratique culturale, nous indiquerons quelques résultats récents obtenus aux U. S. A. par RILEY et WILLIAMSON (97) relatifs à ces variations des micro-climats enregistrées au niveau des plantations et des conséquences agronomiques qu'elles peuvent entraîner.

Ainsi, la comparaison des mesures effectuées dans les champs non défoliés et défoliés montrent dans ces derniers que :

- la vitesse du vent est multipliée par quatre,
- la pénétration de la lumière solaire quotidienne dans les zones de la plantation est environ trois fois plus grande,
- la température présente de plus grandes fluctuations,
- l'humidité relative de l'atmosphère varie de façon différente.

Ce dernier facteur s'avère d'ailleurs d'une importance toute particulière et principalement au moment de la récolte. L'expérience montre en effet que le pourcentage d'eau contenu dans les graines doit se situer aux environs de 8 à 10 % à l'heure du début de la récolte quotidienne des capsules. Mais il a également été démontré qu'il existe une corrélation entre ce pourcentage et le taux d'humidité relative de l'atmosphère; ainsi, lorsque l'humidité de l'atmosphère atteint 50 %, on considère généralement que les graines ont acquis leur teneur en eau désirée. On devine alors l'importance des modifications micro-climatiques. HADDOCK (49), expérimentant dans les plantations du Mississipi, a pu ainsi déterminer les périodes quotidiennes présentant une humidité favorable à la récolte. Il a montré que la défoliation permet, dans cette région, d'avancer le début de la récolte de 27 minutes le matin, et de la prolonger de 17 minutes l'après-midi, soit au total un "gain" quotidien de trois-quart d'heure. Il s'agit là d'une des conséquences agronomiques de la défoliation. Il en existe de nombreuses autres dont les plus avantageuses peuvent être ainsi résumées (28) :

- précocité de l'ouverture des capsules,
- rapidité accrue de la cueillette à la main, en particulier dans les plantations denses de cotonniers,
- quantité de coton récoltée dans une journée, sensiblement augmentée (grâce à la facilité de la cueillette et à l'accroissement du temps de récolte quotidien),
- action protectrice contre l'invasion d'insectes parasites et contre le développement des pourritures,
- absence de coloration du coton par les feuilles restées vertes,
- utilisation de machines grandement facilitée pour la récolte des capsules.

A ce propos, les méthodes modernes de récolte mécanique exigent une défoliation presque complète (au moins de l'ordre de 80 à 90 %). Cette nécessité a provoqué de très nombreux travaux qui se sont orientés pour l'essentiel, vers la recherche de substances chimiques capables d'induire une défoliation à la fois rapide et efficace.

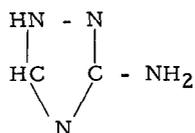
2 - Les défoliants chimiques utilisés.

Les défoliants sont appliqués soit sous forme de poudre, soit en solution dans l'eau. L'application des poudres est indiquée lorsqu'il existe une certaine humidité sur les feuilles; dans les conditions de sécheresse, des défoliants en solution sont nettement préférables (28).

Sous une forme ou sous une autre, de très nombreux défoliants ont été expérimentés et nous ne pouvons citer ici que les plus utilisés ou les plus étudiés. Dans le tableau ci-après, les noms commerciaux des défoliants et leur composition chimique sont précisés.

Nom commercial	Composition chimique
DEF	S, S, S - Tributylphosphorotrithioate
Shed-A-leaf "L"	{ Chlorate de Sodium (18,5 %) Métaborate de Sodium
Folex, Merphos	Tributylphosphotrithioite
Aéro défoliant	Cyanamide de Calcium
Golden harvest Crop dryer	Pentachlorophénol (44 %)
Penco Endothal Harvest aid	Endothale (6,3 %)
Cyanamide de Sodium	
Thiocyanate d'Ammonium	
Cyanate de Potassium	
Monochloracétate de Sodium	
Amizol	Amino-triazole
De-Fol-Ate	{ Chlorate de Sodium Chlorate de Magnésium

Ces diverses substances chimiques sont parmi celles qui ont donné les meilleurs résultats aux champs. Elles sont utilisées sous plusieurs formes et dans des quantités très variables; le cyanamide de Calcium par exemple, connu dans le commerce sous le nom d' " *aéro-défoliant* ", est très largement utilisé sous forme de poudre contenant approximativement 60 % d'ingrédient actif (Ca CN₂). Il peut être répandu sur la plantation lorsque la rosée apparaît. Son efficacité est fonction du temps pendant lequel la feuille conserve son humidité. Cette période doit être supérieure à deux heures. La quantité employée varie de 250 g à 500 g/100 m², suivant les conditions atmosphériques et l'état de la plante (28). L'amino-triazole, par contre, est généralement employé en solution dans l'eau. C'est un défoliant efficace (20) (28), qui est avant tout un inhibiteur de croissance et un facteur d'abscission agissant par destruction de la chlorophylle et blocage de sa synthèse ultérieure dans les tissus formés avant ou après l'absorption du produit. CANETTO (23), considérant la similitude entre le noyau triazole et les noyaux pyrroliques de la chlorophylle, pense "que l'amizole se substitue à un ou plusieurs noyaux pyrroliques et bloque ainsi l'un des stades précédant la formation de la photochlorophylle".



3 - amino - 1, 2, 4 triazole

C'est un des rares défoliants qui possède une véritable action systémique, atteignant les feuilles par voie interne (sève); de plus, il empêche la repousse pendant trois à six semaines (20). On peut l'additionner à plusieurs défoliants du commerce dont il accroît l'efficacité.

Ces deux exemples, en particulier celui de l'amino-triazole, laissent entrevoir que le mode d'action varie avec la composition chimique des défoliants utilisés; l'étude histologique vient d'ailleurs confirmer ce point de vue et permet de distinguer au moins deux types de substances agissant de façon différente.

3 - Changements anatomiques associés à la chute foliaire.

Dans les conditions naturelles, chez le cotonnier non traité, le premier changement macroscopique précédant la chute foliaire, se produit avant que la feuille n'atteigne le tiers de sa taille finale et consiste en un jaunissement de la région de l'abscission. Il se forme ensuite une zone hyaline pétiolaire au moment de l'apparition des principaux symptômes de chlorose sur le limbe foliaire. Le pétiole jaunit dans la portion distale par rapport à la zone d'abscission, tandis que la région proximale reste verte. La séparation prend place à la limite de ces deux régions, et la cicatrice foliaire se forme au bout de sept à dix jours après la chute des feuilles.

Microscopiquement, un certain nombre de modifications sont visibles bien avant la séparation. Le fait le plus caractéristique est la formation d'une couche d'abscission. La sénescence normale de la feuille de cotonnier est en effet accompagnée de divisions cellulaires secondaires apparaissant dans la zone d'abscission (38). Cette couche correspond bien à la région hyaline mentionnée dans l'étude macroscopique (67, 70). Elle se compose en général de deux à trois rangées de cellules qui se divisent dans plusieurs plans (38), mais en fait, ces divisions sont limitées à la partie adaxiale du pétiole, au moins chez les variétés Stoneville 2 B et Deltapine 15 étudiées par les auteurs (67, 70). La séparation apparaît ensuite comme le résultat de la dissolution des substances intercellulaires entre deux couches de cellules vivantes. Cette couche de séparation est immédiatement adjacente à la couche d'abscission de son côté distal. Les vaisseaux, qui constituent la majeure partie des tissus morts, sont envahis par des bouchons de tylose. Cette obstruction débute du côté distal de la zone d'abscission, tandis qu'elle n'apparaît du côté proximal qu'après séparation complète (67, 70). Le xylème et autres tissus morts ne devenant plus fonctionnels, se rompent mécaniquement (50). Après l'abscission de la feuille, les cellules de la couche d'abscission subissent un épaississement marqué de leurs parois et forment alors la cicatrice, sorte de "couche de protection" (38). Mais en fait, ces processus normaux ne sont pas toujours respectés lors de l'induction chimique de la défoliation. En effet, bien que GAWADI et AVERY placent le cotonnier dans la catégorie des plantes qui présentent une couche d'abscission, certains défoliant, tels que le Shed-A-leaf et l' amino-triazole induisent l'abscission foliaire sans provoquer l'apparition d'une telle couche avant la séparation. D'autres défoliant par contre, tel que l'endothale, provoquent l'abscission rapide en accélérant les processus normaux précédemment décrits.

Ces observations histologiques permettent déjà de distinguer deux catégories de défoliant.

Ces investigations anatomiques sont aussi importantes d'un autre point de vue : elles permettent de caractériser avec précision différents stades physiologiques des feuilles. LEINWEBER et W.C. HALL, pour la commodité de l'étude, en distinguent quatre, qu'ils ont ainsi déterminés :

Stade I : jeunes feuilles au limbe incomplètement développé.

Stade II : feuilles adultes à limbe vert, pas de différenciation de la zone d'abscission.

Stade III : feuilles adultes avec souvent stades initiaux de chlorose.

Stade IV : feuilles sénescentes partiellement ou complètement chlorotiques.

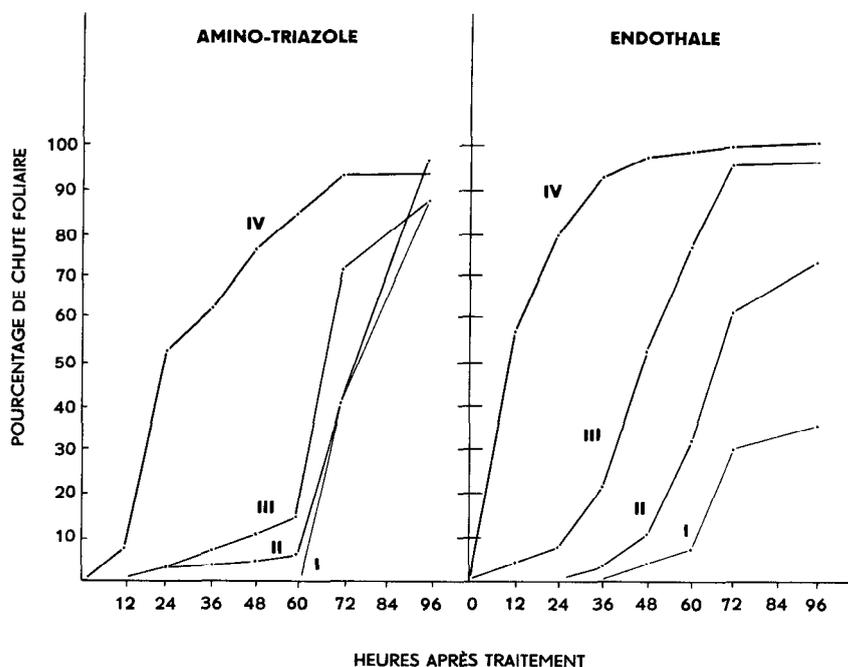
La détermination de ces différents stades a facilité l'étude physiologique des processus de l'abscission. Elle a permis en premier lieu de préciser l'influence de l'état physiologique de la feuille (âge, composition chimique) sur l'efficacité des défoliant.

4 - Influence de l'âge de la feuille et du défoliant sur la chute foliaire.

L'abscission foliaire, qu'on peut considérer comme une des dernières phases de la sénescence des feuilles, est un phénomène naturel. On peut penser à priori, que les défoliant, substances chimiques accélérant la chute des feuilles, peuvent agir en activant

la sénescence. De ce fait, il est prévisible que l'âge physiologique des feuilles pourra interférer avec les défoliant, et par là modifier leur efficacité.

Le moment de l'application du défoliant sur le cotonnier est connu depuis longtemps déjà pour être d'une grande importance sur le résultat de la défoliation. Cependant, aucune étude systématique n'avait été réalisée avant les travaux de LEINWEBER et W.C. HALL (68). Ces auteurs ont expérimenté sur les feuilles de quatre âges différents (stades I à IV), en utilisant deux substances : l' amino-triazole et l' endothale. Les courbes ci-après mettent en évidence les principaux résultats obtenus sur le *Gossypium hirsutum* variété Deltapine 15.



- Figure 2 - -

Pourcentages de chute foliaire cumulés de 12 heures en 12 heures chez des cotonniers d'âges différents (stades I, II, III, IV) après traitements par l'endothale et l' amino-triazole. (D'après LEINWEBER et HALL (68)).

Les feuilles du groupe IV abscissent les premières, quel que soit le traitement défoliant utilisé. L'état sénescé des feuilles contribue donc à accélérer l'effet du défoliant. Cet effet de l'âge sur la rapidité de la défoliation est particulièrement net à tous les stades lorsque l'endothale est employé; il est beaucoup moins sensible dans le cas de l' amino-triazole pour les feuilles jeunes et adultes (stades I, II et III).

Cette différence entre les deux types de défoliant s'accroît encore lorsqu'est comparée leur efficacité. L' amino-triazole, 96 heures après le traitement, produit une défoliation à 85 et 90 %, quel que soit l'âge des feuilles. L'endothale, au contraire, provoque une défoliation d'autant plus importante qu'il agit sur des feuilles plus âgées.

En définitive, l'efficacité et la rapidité d'action de l'endothale s'accroissent avec l'âge des feuilles sur lesquelles il est appliqué, tandis que pour l' amino-triazole, l'âge augmente la rapidité d'action de ce défoliant mais non son efficacité. La présence d'une couche d'abscission dans les pétioles de feuilles traitées par l'endothale, alors qu'elle n'existe pas dans les pétioles de feuilles traitées par l' amino-triazole confirme bien la différence entre les deux inductions chimiques de la défoliation.

Ces données, tant physiologiques qu'histologiques, permettent d'affirmer qu'il existe au moins deux mécanismes d'induction de l'abscission foliaire. L'un ne paraît pas en relation directe avec l'abscission normale, tandis que l'autre, au contraire, semble résulter d'une accélération de la sénescence des feuilles.

Il paraît alors intéressant d'étudier les variations de la composition chimique des feuilles en fonction de leur âge et du défoliant employé.

5 - Influence de l'âge et des défoliants sur la composition chimique des limbes et des pétioles.

LEINWEBER et W.C. HALL (69) ont étudié, pendant la croissance, les variations de la composition chimique des feuilles de deux variétés de cotonniers : Stoneville 2B et Deltapine 15. Ils se sont intéressés à la fois à quelques composés minéraux et aux composés organiques les plus importants. Ainsi, ils ont pu constater que, chez ces plantes, le potassium, le calcium et le magnésium s'accumulent graduellement avec l'âge. Le phosphore, par contre, diminue une fois que les feuilles ont atteint le stade de maturité (stade III). Les facteurs azotés solubles et insolubles diminuent rapidement avec la sénescence. Il en est de même avec les sucres totaux et l'amidon, tandis que la quantité d'hémicellulose s'accroît de façon sensible (69).

Après traitement par les défoliants (endothale et amino-triazole), on n'observe pas de changement significatif en ce qui concerne les composés minéraux des limbes foliaires. Par contre, l'effet des produits chimiques est plus marqué sur les carbohydrates et les fractions azotées. Les plantes traitées à l'endothale par exemple, montrent une plus grande accumulation de l'amidon dans les jeunes feuilles; mais ces réserves décroissent ensuite rapidement avec l'âge. On a d'abord cru que cette chute dans la teneur en carbohydrates de la feuille influençait directement le pourcentage de chute foliaire. V.L. HALL (49) avait émis l'hypothèse de l'existence d'une relation inverse entre le taux des carbohydrates et le pourcentage de défoliation. Mais W.C. HALL considère qu'il s'agit plutôt d'une interaction entre le traitement et la composition de la feuille lors du processus de défoliation. En fait, ce problème est très complexe; les réponses apportées ne sont encore que partielles et laissent subsister quelques contradictions. Ainsi, LANE et W.C. HALL (64) ont obtenu une meilleure défoliation en additionnant du saccharose aux défoliants (endothale et Shed-A-leaf) alors que LIVINGSTON (75), expérimentant sur des explantats foliaires de Citrus, a pu obtenir un retard de l'abscission par action du sucre. Ces résultats opposés proviennent-ils, comme le pense W.C. HALL, des concentrations en saccharose différentes?

Quoiqu'il en soit, les sucres doivent jouer un rôle indirect important car ils constituent en effet le substrat principal qui est oxydé lors de la respiration aérobie (44), phénomène qui, nous allons le voir, joue probablement un rôle important dans l'abscission.

6 - Effet de l'âge et des défoliants sur le taux respiratoire du limbe, du pétiole et des tissus de la zone d'abscission.

L'importance de la respiration dans les processus d'abscission est suggérée par les travaux de plusieurs auteurs (24, 26, 75). LIVINGSTON, notamment, a montré le rôle joué par l'oxygène dans l'abscission d'explantats de Citrus. Chez le cotonnier les mesures des taux respiratoires effectuées par LEINWEBER et W.C. HALL (67 à 70) sur les différentes parties de la feuille et à plusieurs stades de croissance, mettent en évidence des faits intéressants. Les taux respiratoires mesurés simultanément sur la limbe, le pétiole et la zone d'abscission elle-même, varient sensiblement entre eux.

En ce qui concerne la zone d'abscission, le taux respiratoire présente des variations en fonction de l'état de croissance. Ainsi, lorsque les limbes atteignent les trois-quarts de leur grandeur définitive, le taux respiratoire montre un "pic" associé semble-t-il au gonflement initial du pulvinus et juste avant son apparition. A ce moment-là d'ailleurs,

le taux décroît, puis augmente à nouveau jusqu'à un maximum coïncidant avec le moment de la séparation. Il tombe alors rapidement à un minimum dans la feuille abscisée (67 à 70).

Dans le limbe foliaire, la respiration diminue avec la sénescence.

L'influence des défoliants sur la respiration est extrêmement nette. Le taux respiratoire double en effet pendant la période de 72 heures qui suit l'application de la substance chimique (64).

Cet ensemble de faits suggère le rôle primordial que peut jouer la respiration dans les processus d'abscission. Mais ce rôle est-il direct ou indirect? Certains auteurs pensent que son action peut être directe, d'autres font intervenir l'action d'un gaz, l'éthylène, dont la production est corrélative de l'évolution du gaz carbonique.

7 - Le rôle de l'éthylène.

La production du gaz éthylène par les fruits est connue depuis longtemps (30). Il est apparu ensuite que ce gaz est un produit de la respiration décelable chez la plupart des végétaux et qui émane de tous les organes de la plante. Les quantités d'éthylène dégagées varient de presque rien à des valeurs approchant $500 \mu\text{l/kg/heure}$ pour certains fruits (99). Ce caractère de généralité a conduit à tester l'effet de ce gaz notamment sur l'abscission. Cette idée n'est pas récente et bien avant que l'on sache d'une manière certaine que les feuilles produisent de l'éthylène, GOODSPEED et Col. (39), puis SKOK (109) émirent l'hypothèse d'une action possible de ce gaz dans l'abscission foliaire du tabac et du Citrus d'une part, de la tomate d'autre part.

Chez le cotonnier, W.C. HALL et LANE (44) ont pu constater que l'éthylène seul est capable de provoquer les mêmes symptômes macroscopiques que ceux observés lors de la sénescence naturelle ou après l'induction chimique de l'abscission (du type endothale). D'une manière générale, dans une atmosphère enrichie en éthylène, les feuilles deviennent chlorotiques et abscissent rapidement.

Parallèlement, des mesures effectuées sur des cotonniers poussant dans des conditions naturelles, montrent que la production de l'éthylène s'accroît avec l'âge, pour atteindre un maximum au moment de la maturité (formation des fruits).

D'autre part, les feuilles détachées dégagent un maximum d'éthylène lorsqu'elles sont adultes mais encore bien vertes; elles n'en produisent plus lorsqu'elles deviennent sénescentes et chlorotiques (46, 47).

Le traitement des cotonniers par un défoliant (à concentration non létale) entraîne un accroissement sensible dans la production de ce gaz. Ainsi, la pulvérisation de sel de sodium du 2,4-D* sur des cotonniers de la variété Deltapine 15 possédant sept à huit feuilles a donné les résultats suivants :

- les plantes traitées ont produit $1407 \mu\text{l}$ d'éthylène/kg de tissu pendant 154 heures, tandis que les témoins n'en ont dégagé que $58 \mu\text{l/kg}$ dans le même temps; l'augmentation est donc de l'ordre de 2 400 % et l'effet majeur a lieu pendant les premières 48 heures après le traitement (83).

Cet ensemble de fait milite en faveur d'une action déterminante de l'éthylène dans l'induction naturelle de l'abscission. Mais ce gaz agit-il seul? L'auxine, dont on a vu le rôle fondamental découvert par LAIBACH et LA RUE (65, 66) n'est-elle pas dans ce cas plus importante encore?

* 2,4-D : acide 2,4 dichlorophénoxy-acétique

8 - Le rôle de l'auxine.

Chez le cotonnier, lorsque les limbes jaunissent avant l'abscission, l'auxine libre diminue dans les pétioles et tend vers zéro, tandis que la faculté de transporter l'AIA décroît d'environ 80 % et la faculté d'inactivation de l'AIA s'accroît.

En même temps, dans la tige l'auxine libre augmente faiblement, tandis que la faculté de transporter l'AIA diminue d'environ 35 % et la faculté d'inactivation de l'auxine tombe à zéro (110).

En accord avec ces faits, CARNIS (.) a également montré que peu de temps avant l'abscission, le gradient auxinique à travers la zone d'abscission diminue sensiblement. Ce même auteur a aussi établi qu'une fertilisation élevée en azote accroît l'auxine dans les feuilles du cotonnier qui montrent alors une abscission retardée et une augmentation de la résistance à l'action des défoliants chimiques.

Ces résultats obtenus chez le cotonnier confirment ceux de LAIBACH et LA RUE, et mettent en évidence le rôle probable de l'auxine dans l'inhibition de l'abscission. Cette inhibition serait levée au cours de la sénescence qui est marquée entre autre par une diminution sensible de la production d'auxine par les feuilles.

L'auxine aurait par conséquent un effet opposé à celui de l'éthylène dont la production augmente avec l'âge et qui, nous le savons, peut accroître la vitesse et le taux d'abscission. Ces observations ont conduit à développer une théorie expliquant les principaux processus physiologiques de l'abscission. Elle est connue sous le nom de "balance auxine-éthylène".

9 - La théorie de la balance auxine-éthylène.

Cette hypothèse, proposée dès 1950 par GAWADI et AVERY (38), fut reprise et complétée plus tard par W.C. HALL (43). Cet auteur expérimenta sur le Coleus et le cotonnier, en utilisant d'une part de l'AIA et d'autre part un anti-auxine (l'acide trans-cinnamique), des défoliants classiques (endothale et le mélange pentoborate et chlorate de sodium), ainsi qu'un liquide volatile (l'éthylène chlorhydrine) comme source d'éthylène. Des pastilles de lanoline, contenant les différentes substances à tester, étaient appliquées à l'extrémité des pétioles encore attachés à la plante, mais dépourvus de leur limbe.

Les résultats de ces expériences sont à peu près les mêmes chez le cotonnier et le Coleus; dans les deux cas, l'AIA inhibe complètement l'abscission des pétioles. L'endothale et l'éthylène chlorhydrine induisent au contraire une abscission complète dans le cas du Coleus et un très fort pourcentage chez le cotonnier. L'acide trans-cinnamique, en provoquant une abscission plus importante que celle constatée chez les témoins, indique bien qu'il doit inhiber l'action de l'auxine.

Mais les faits les plus importants sont obtenus chez le cotonnier lorsque l'endothale, le Shed-A-leaf, l'acide trans-cinnamique et l'éthylène chlorhydrine sont combinés avec de l'AIA à différentes concentrations. Les résultats de ces expériences montrent en effet que la réduction dans le pourcentage d'abscissions est à peu près proportionnelle à la concentration d'AIA utilisée. Autrement dit, dans les différents mélanges testés, plus la quantité d'AIA est grande, moins il se produit d'abscissions.

La substance la plus intéressante paraît être l'éthylène chlorhydrine. C'est elle qui provoque en effet le plus fort pourcentage d'abscissions quand elle est utilisée en mélange et en concentration égale avec l'AIA (1 %). Les résultats obtenus par W.C. HALL avec l'éthylène-chlorhydrine et l'AIA sont d'ailleurs mentionnés dans le tableau ci-après :

TABLEAU I

Effets de l'application d'AIA et d'éthylène-chlorhydrine sur l'abscission de pétioles sans limbe de feuilles de jeunes cotonniers en préfloraison (43).

Substance	% total d'abscissions
Témoins	9
Lanoline seule	20
1 % AIA	0
3 % Ethylène-chlorhydrine	90
1 % Ethylène-chlorhydrine	92
0,5 % Ethylène-chlorhydrine	92
1 % Ethylène-chlorhydrine + 1 % AIA	75
1 % Ethylène-chlorhydrine + 0,1 % AIA	84
1,5 % Ethylène-chlorhydrine + 0,1 % AIA	33

Ces résultats ont suggéré que l'éthylène peut avoir lui-même un effet marqué sur l'abscission, tandis que les autres produits utilisés comme défolians (endothale, chlorate et pentoborate de sodium, etc...) ne font qu'accélérer la production d'éthylène dans les pétioles. Des résultats comparables obtenus directement à l'aide de gaz éthylène confirment ce point de vue. De plus, on note que lorsque des plantes sont prétraitées par l'ANA * avant d'être placées sous les cloches à éthylène, leur défoliation est sévèrement inhibée (43).

Mais existe-t-il une interaction directe entre ces deux substances au cours de la croissance des feuilles? Des quantités relativement élevées d'AIA sont capables d'inhiber la respiration et il ne paraît pas impossible qu'une importante quantité d'AIA puisse également diminuer la production d'éthylène. En accord avec cette hypothèse, LIVINGSTON (75) et MICHNER (89) ont pu montrer (mais "in vitro" seulement) que la production d'éthylène par l'action d'enzymes sur la pectine et l'arabinose est effectivement inhibée par l'AIA.

D'un autre côté, l'éthylène pourrait jouer un rôle efficace dans la destruction de l'auxine. Les résultats dans ce sens sont encore assez peu nombreux, mais MORGAN et W.C. HALL (83), toutefois, ont pu mettre en évidence un accroissement considérable de l'activité auxine-oxydasiq ue chez des cotonniers de six feuilles, après action du gaz éthylène. Des échantillons tige-pétiole au contact de 1 000 ppm d'éthylène pendant 40 heures présentent une activité AIA-oxydasiq ue accrue de 5 à 6 fois. Les limbes foliaires, par contre, se montrent moins sensibles à cette action de l'éthylène et la stimulation enzymatique est faible (13 à 33 %). Cependant, comme le soulignent les auteurs, la destruction de l'auxine "in vivo" reste encore à démontrer.

HERRERO et W.C. HALL (54) ont de leur côté déterminé que l'éthylène est capable d'accroître l'activité des amylases, des phosphatases, des pectinestérases, des peroxydases et des catécholases; le catabolisme hydrolytique et la respiration seraient de ce fait accélérés, ce qui aurait pour conséquence la mise en activité d'autres hydrolases comme les enzymes cellulolytiques et pectolytiques. Cette série de réactions se solderait finalement par la réalisation de l'abscission.

* ANA : acide α naphtyl-acétique

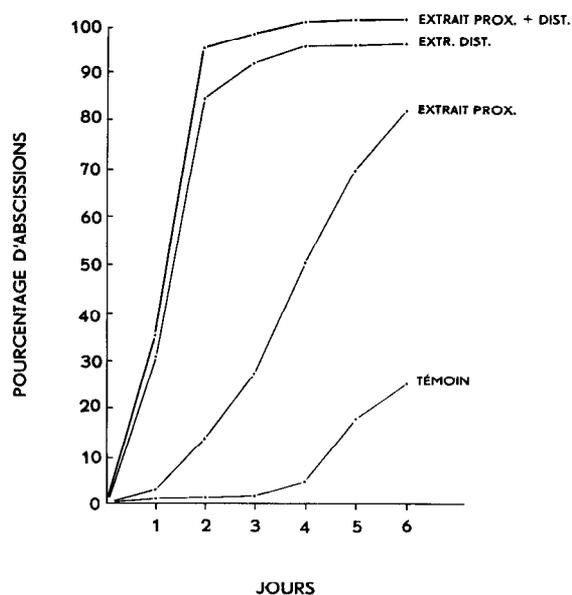
Il semble donc que l'éthylène et l'AIA, possédant des propriétés opposées, puissent jouer le rôle fondamental dans le déterminisme de l'abscission. L'effet de l'éthylène, produit en petites quantités durant les phases de jeunesse des feuilles, serait inhibé par l'auxine durant cette période. Au moment de la maturité, juste avant la sénescence, l'augmentation de la production d'éthylène est suivie d'une diminution de l'auxine dans les feuilles. Produit en plus grande quantité et libéré de l'inhibition de l'auxine, l'éthylène provoquerait alors l'abscission. Tel est schématiquement décrit l'essentiel de la théorie proposée par W.C. HALL.

En fait, si l'on est certain du rôle joué par l'éthylène exogène dans le contrôle de l'abscission, on sait encore peu de chose sur le mode d'action de l'éthylène endogène. Ceci explique pourquoi certains auteurs ne partagent pas ce point de vue et n'admettent pas l'existence d'une balance éthylène-auxine contrôlant normalement l'abscission.

Le problème est d'autant moins tranché que l'auxine et l'éthylène ne semblent pas les seules substances pouvant avoir une action déterminante dans les processus de l'abscission. C'est en tout cas l'avis de chercheurs qui ont découvert l'existence d'un facteur naturel autre que l'éthylène capable d'accélérer l'abscission.

10 - Le facteur de sénescence.

OSBORNE, effectuant des recherches sur quelques plantes des climats tempérés (89), est la première qui ait mis en évidence la présence d'un tel facteur de sénescence. Elle retrouva ensuite des résultats similaires sur plusieurs plantes tropicales (90-91). Chez le cotonnier, W.C. HALL et Col. (48) ont ensuite entrepris des recherches dans ce sens. Les auteurs réalisant des extractions éthérées et éthanoliques à partir de portions de pétioles (au niveau du pulvinus) ont réussi, en utilisant la méthode des explantats, à accélérer sensiblement l'abscission. Cette accélération marquée est obtenue par des applications de pastilles de lanoline du côté proximal ou distal ou bien par application simultanée aux deux extrémités des pétioles. Le degré d'accélération s'accroît comme le montrent les courbes ci-après :



- Figure 3 -

Abscission d'explantats de cotonniers traités soit par la lanoline seule (témoins), soit par des pastilles de lanoline contenant un extrait éthéré de pétioles sénescents. Traitements proximal, distal et proximal + distal.

(D'après LEINWEBER et HALL (48)).

Pour le moment, la nature chimique de ce facteur de sénescence reste inconnue. Il s'agirait d'un facteur thermostable, résistant à l'action d'une température de 100° C pendant trente minutes.

Une substance similaire a été rencontrée dans les capsules jeunes et dans les fruits mûrs du cotonnier; elle est aussi capable d'accélérer l'abscission de pétioles dépourvus de leur limbe. On a convenu d'appeler "abscissine" une telle substance généralement considérée, pour le moment, comme un nouveau groupe d'hormones végétales (9). Seules des recherches ultérieures pourront préciser avec certitude quel est le rôle exact de ce facteur dans l'abscission.

CONCLUSIONS.

Le cotonnier nous a permis, par le biais de la défoliation, de pénétrer plus profondément dans les processus intimes de l'abscission. Cette défoliation chimique, exemple de contrôle de l'abscission, peut être influencée par de nombreux facteurs dont l'étude nous a conduit à exposer dans ses grandes lignes une des théories qui tente d'expliquer l'abscission dans son ensemble.

Compte-tenu de ces connaissances fondamentales, nous sommes en mesure maintenant de proposer une explication physiologique de la défoliation. Selon leur nature, on peut considérer que les défolians agissent :

- en inhibant ou détruisant l'auxine produite par les limbes foliaires,
- en favorisant la production d'un facteur de sénescence (éthylène ou autre substance),
- en bloquant un processus vital de la feuille (en empêchant la synthèse de la chlorophylle comme, par exemple, dans le cas de l'amino-triazole).

Cependant, il persiste encore de nombreux points obscurs. On a noté des différences d'ordres génétiques portant sur les aptitudes à la défoliation selon les espèces et même les variétés. Ainsi BROWN et RHYNE (20), étudiant 21 variétés de cotonniers, ont pu déterminer trois grands groupes, l'un composé de variétés se défoliant bien, quel que soit l'état physiologique des sujets, l'autre comprenant des variétés qui ne se défolient que faiblement à n'importe quelle époque, enfin le troisième groupe rassemble des variétés dont la défoliation est nettement influencée par l'état physiologique de la plante (état de maturation).

Ces données compliquent sérieusement le problème et montrent que les extrapolations en ce domaine doivent être prudentes. L'étude d'autres plantes s'avère nécessaire pour établir sur des bases plus solides, ce qui dans ces premiers résultats peut être généralisé.

CHAPITRE II

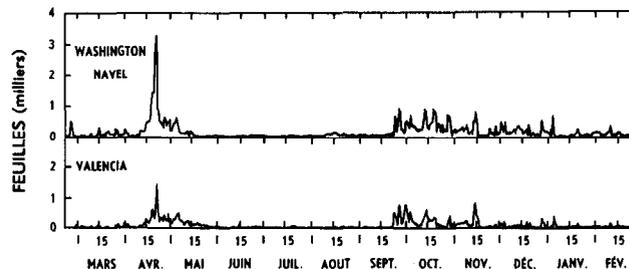
L'ABSCISSION FOLIAIRE CHEZ LES CITRUS.

La chute des feuilles chez les Citrus ne constitue pas, comme chez le cotonnier, un problème agronomique ou économique important. Aussi, la recherche sur l'abscission a-t-elle été abordée différemment. Les études consacrées à ce sujet sont certes moins abondantes que celles réalisées chez le cotonnier, mais s'avèrent cependant d'un intérêt aussi fondamental pour la physiologie de l'abscission. Dans le cas des Citrus en effet, la chute naturelle des feuilles et la recherche de ses causes ont été étudiées avec plus de détails que chez le cotonnier. Par contre, on a moins de renseignements sur le contrôle expérimental de l'abscission, la défoliation n'étant pas ici une pratique culturale.

1 - La chute normale des feuilles de Citrus.

Les Citrus, à quelques exceptions près, sont des arbres à feuilles "persistantes", autrement dit dont la chute foliaire est étalée sur toute l'année. Ainsi, chaque jour un certain nombre d'abscissions se produisent. On a remarqué qu'une feuille peut rester deux années et plus sur l'arbre avant de se détacher. Les problèmes physiologiques qui sont posés sont donc complexes et assez différents, à priori, de ceux rencontrés chez le cotonnier. Il s'agit d'abord de savoir si la chute des feuilles est régulière, c'est-à-dire indépendante des conditions du milieu et de l'état physiologique général de la plante. Autrement dit, il convient de rechercher si la chute des feuilles ne dépend que de leur propre état de sénescence.

Pour résoudre ce problème, un dénombrement quotidien des feuilles détachées de l'arbre s'imposait. Ce travail de patience a été réalisé pour la première fois récemment, en 1958, par ERICKSON et BRANNAMAN (33). Ces auteurs ont réussi à établir jour par jour une courbe annuelle de chute foliaire. Les comptages ont porté sur deux variétés d'orangers, Washington Navel et Valencia, à raison de cinq arbres par variété, cultivés dans les mêmes conditions de milieu.



- Figure 4 -

Moyenne de la chute foliaire quotidienne établie à partir de cinq arbres pour chacune des variétés d'orangers Navel et Valencia.
(D'après ERICKSON et BRANNAMAN (33)).

Ces courbes mettent en évidence deux périodes pendant lesquelles la chute des feuilles est supérieure à la moyenne normale. La première période se situe au printemps, au moment de la floraison, la seconde (octobre-novembre) suit l'application d'insecticides effectuée le 24 septembre (cf. courbes précédentes).

Les courbes des deux variétés marquent un "pic" se produisant le même jour (23 avril). Cependant, cette très forte chute foliaire se situe avant la pleine floraison chez les Valencia, tandis qu'elle a lieu juste après ce stade chez les Navel. Cette remarque indique que les facteurs endogènes ne déterminent probablement pas seuls le déclenchement de la chute des feuilles. Le "pic" enregistré le 23 avril faisant suite à une journée exceptionnellement chaude pour cette époque (la température a dépassé 37° C le 20 avril), il semble que les conditions extérieures doivent être retenues comme causes essentielles de la chute foliaire excessive.

Il convient de noter également que conditions de milieu et état physiologique des plantes ne sont pas indépendantes : c'est le beau temps persistant du mois d'avril 1958 au lieu d'expérience qui est en effet largement responsable de la mise à fleurs des orangers à ce moment.

Pour interpréter le "pic", les auteurs suggèrent l'action combinée de l'état physiologique (période de floraison) et des conditions extérieures (température en particulier). Pour ce qui est de ce dernier facteur, son action paraît encore plus complexe. Même en période de floraison, la haute température n'est pas suffisante pour induire la chute foliaire. En juillet par exemple, la température de l'air a atteint 43° C et pourtant, aucune abscission anormale ne s'est produite. ERICKSON et Col. (33) pensent qu'il faut rechercher l'explication de ce phénomène dans la différence excessive de la température de l'air et celle du sol au niveau des racines : en avril, le sol se trouve relativement frais tandis qu'en juillet, il a atteint sa température optimum. Mais quelle est la part des conditions externes et celle des facteurs internes? Ce problème fort complexe reste à résoudre.

La seconde période de chute intense qui suit le traitement par des insecticides semble être plus facile à interpréter. A la lumière des résultats obtenus sur le cotonnier, il est permis de penser que les substances chimiques employées possèdent une activité défoliante marquée comparable à celle des défoliants classiques dont les formules chimiques sont extrêmement variées.

Le mieux pour étudier l'influence respective des différents facteurs est d'observer comment se déroule l'abscission chez les Citrus et d'expérimenter sur des explantats de feuilles. En premier lieu, une étude morphologique et histologique de la région d'abscission s'impose.

2 - Caractères morphologiques et histologiques de l'abscission chez le Citrus.

Une des particularités de la feuille de Citrus réside, en premier lieu, dans la morphologie de son pétiole. Celui-ci a en effet la singularité de posséder deux régions d'abscission, l'une située à la base du limbe, l'autre à la base du pétiole. Ces caractères morphologiques conditionnent la chute qui s'effectue en général en deux temps : le limbe s'abscisse d'abord (abscission laminaire) suivi à quelque temps du pétiole lui-même (abscission nodale).

Du point de vue histologique, la première diffère de la seconde par la présence d'une couche d'abscission qui se différencie avant la séparation. Cette couche est constituée par environ une dizaine de cellules d'épaisseur; elle se reconnaît par la très petite taille des cellules à activité méristématique prolongée et par l'absence d'espaces intercellulaires. La séparation se produit à la face distale de la zone d'abscission.

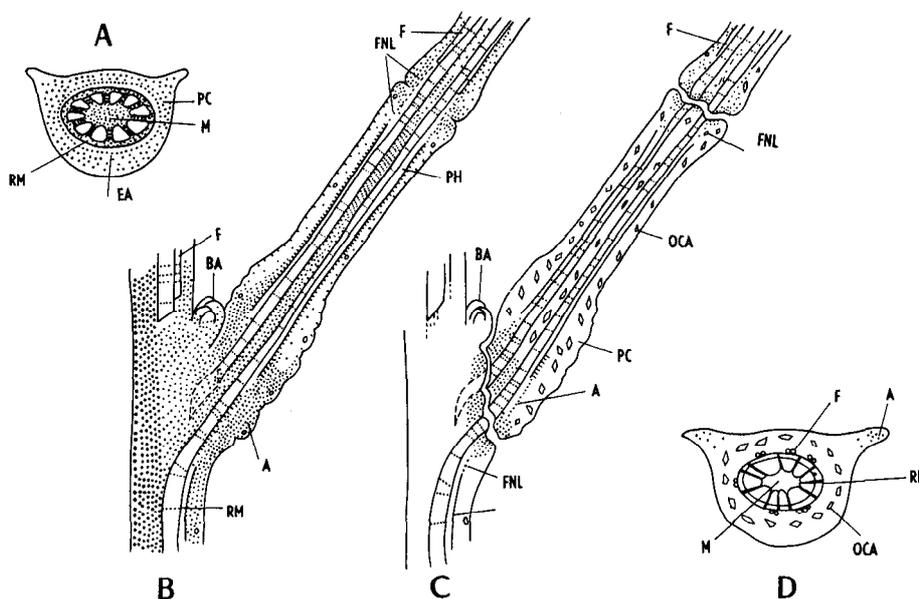
Au contraire, aucun tissu de ce genre ne se forme dans la région de l'abscission nodale. Cependant, des changements dans le contenu cellulaire apparaissent d'une manière

semblable dans les deux zones. Ces changements, qui touchent en particulier l'amidon et l'oxalate de calcium, semblent préparer la chute foliaire.

3 - La balance amidon-oxalate de calcium.

Au moment de la maturité de la feuille, les réserves en amidon sont relativement abondantes dans les tissus foliaires. L'amidon se trouve particulièrement concentré dans les cellules des parenchymes tels que rayons médullaires et moelle, mais est un peu moins abondant dans les deux régions d'abscission et dans la partie la plus interne du parenchyme cortical de la nervure principale.

Au cours de la sénescence, on assiste au remplacement de cet amidon par de l'oxalate de calcium dans tous les tissus, à l'exception cependant de la portion la plus externe de la moelle, des faisceaux vasculaires et des régions d'abscission.



- Figure 5 -

Diagrammes de la balance amidon-oxalate de calcium.

A : amidon - BA : bourgeon axillaire - EA : "étui" d'amidon - F : fibres - FNL : fibres non lignifiées - M : moelle - OCA : oxalate de calcium - PC : parenchyme cortical - RM : rayons médullaires.

A) coupe transversale effectuée à la base du limbe d'une feuille adulte.

B) coupe longitudinale d'une feuille adulte montrant la distribution de l'amidon.

C) coupe longitudinale d'une feuille abscissant et montrant la répartition de l'oxalate de calcium.

D) section transversale d'une feuille abscissant.

(D'après SCOTT, SCHROEDER et TURRELL (105)).

Mais le rôle de cette balance amidon-oxalate de calcium dans la physiologie de l'abscission reste encore à préciser. On sait qu'une déficience en calcium dans les feuilles est susceptible d'entraîner une abscission prématurée (27). Peut-être existe-t-il une liaison entre ces faits.

Ces variations dans les contenus cellulaires ne constituent d'ailleurs pas les seules marques de la sénescence. Dans le même temps, la subérisation s'accroît et des dépôts de cutine se forment dans plusieurs régions.

4 - Épaississement de la cuticule et accroissement de la subérisation de la surface interne des cellules.

L'épiderme des feuilles les plus âgées est plus fortement cutinisé que celui des jeunes feuilles. Ces épaississements de cutine s'étendent vers l'intérieur sur environ un tiers de la longueur des parois radiales. Une subérisation apparaît autour des fibres de la région péricyclique et sporadiquement à l'intérieur du phloème (105). La subérisation se développe d'une manière importante au niveau des zones d'abscission, principalement dans la moelle et du côté distal de la zone (deux à trois couches de cellules). Du côté proximal, par contre, le dépôt de subérine est discontinu et mince. Cette subérisation intense qui touche les cellules parenchymateuses est facilitée dans les régions d'abscission par le manque de lignification des fibres péricycliques, la réduction du cylindre vasculaire et la diminution ou l'absence des fibres du xylème dans ces zones.

Ces détails anatomiques ont leur importance dans l'explication de l'abscission. Il faut reconnaître d'abord que cette hétérogénéité, cette discontinuité des tissus, créent indiscutablement une faiblesse mécanique. D'autre part, il n'est pas exclu de penser que ces conditions histologiques troublent des fonctions fondamentales telles que la perméabilité cellulaire, la transpiration, ainsi que le transport de l'eau et de la sève (105). Tenant compte de ces données histologiques, LIVINGSTON (75) a proposé une explication physiologique. Il considère que la subérisation peut arrêter des substances de croissance et les empêcher de diffuser dans les régions voisines du limbe ou du pétiole. Par contre, l'absence de cylindre vasculaire dans cette région favorise la translocation latérale. Bien que SCOTT (105) considère que ces substances puissent diffuser légèrement par les plasmodesmes, la translocation de ces substances du côté peu subérisé (proximal) de la zone d'abscission serait plus grande qu'ailleurs et pourrait expliquer l'activité méristématique du parenchyme à cet endroit. Cette explication physiologique faisant intervenir des substances de croissance est inspirée des résultats anciens de LAIBACH et LA RUE. Mais elle s'appuie aussi et surtout sur des résultats expérimentaux obtenus par plusieurs auteurs qui ont utilisé pour cela une méthode originale; il s'agit de la technique des explantats pétiolaires dont nous donnerons les grandes lignes.

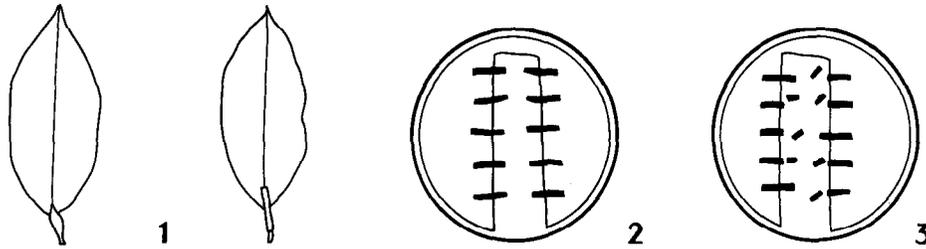
5 - Technique utilisée pour l'étude de l'abscission foliaire "in vitro".

Une étude précise des processus de l'abscission foliaire nécessite la réalisation d'expériences dans des conditions contrôlées afin de pouvoir les reproduire facilement. Pour cela une méthode de laboratoire a été mise au point par ADDICOTT, LYNCH, LIVINGSTON et HUNTER (10). Elle consiste à exciser de petites parties de tissus contenant une ou plusieurs zones d'abscission, et à utiliser ces pièces appelées explantats dans l'expérimentation. De tels explantats ont été obtenus à partir de plusieurs plantes très utilisées pour l'étude de l'abscission tels que le haricot et le Coleus, mais aussi le Citrus et le cotonnier (11). L'explantat de Citrus par exemple comprend 10 mm de nervure centrale et 6 mm de pétiole attaché.

De l'agar à 4 % est coulée dans le fond d'une boîte de Pétri. Une surface rectangulaire est ensuite prélevée au centre de la boîte comme l'indique le schéma ci-après (fig.6).

Les explantats sont ensuite déposés sur l'agar par leur extrémité proximale, la portion distale (nervure) se trouvant au-dessus du centre de la boîte. Ces explantats sont alors conservés à l'obscurité à 25° C. Une pression standard est appliquée à intervalles de temps réguliers, à l'extrémité libre de chaque explantat, à l'aide d'un "abscisneur" (utilisant le principe d'une balance afin de produire une force constante égale à deux grammes par exemple). A partir du moment où cette pression est suffisante pour provoquer la séparation, on considère que l'abscission est réalisée.

Les expériences renouvelées ont montré que l'excision n'interfère pas apparemment avec les processus physiologiques normaux dans la zone d'abscission. En fait, des données récentes et que nous mentionnerons au cours de la discussion incitent à nuancer cette affirmation.



- Figure 6 -

- 1) feuille de Citrus montrant la portion prélevée pour un explantat.
- 2) explantats de Citrus sur la gélose au début d'une expérience.
- 3) explantats de Citrus sur la gélose montrant les effets d'un traitement expérimental.
(D'après ADDICOTT, LYNCH, LIVINGSTON et HUNTER (10)).

Néanmoins, ces tests ont permis la réalisation d'une très grande variété d'expériences notamment sur les Citrus chez lesquels de nombreux agents soupçonnés d'avoir une action sur l'abscission ont été expérimentés.

6 - Action de divers agents sur les explantats de Citrus.

a - L'éthylène

On sait déjà qu'il peut accroître le taux d'abscission des feuilles encore attachées aux branches; il s'avère également un excellent accélérateur "in vitro". Mais comment agit ce gaz, à quel niveau des processus intervient-il? Ces questions posées lors de l'étude du cotonnier sont encore valables ici. Selon LIVINGSTON (75), l'hypothèse la plus vraisemblable est une destruction de l'auxine par l'éthylène, ce qui est en accord avec les résultats obtenus par MICHNER (81).

b - Les défoliants

L'hydrate de chloral et le cyanamide de calcium utilisés pour défolier les cotonniers ont été testés sur les explantats de Citrus. Le premier, en solution à 1 % et le second dissous dans l'eau distillée de 0,001 % à 3 %, se sont montrés dans tous les cas inhibiteurs de l'abscission. Ce résultat, assez étonnant au premier abord, s'explique par l'action toxique des substances employées : elles entraînent l'inactivation et la mort des cellules de la feuille. On retrouve d'ailleurs ce phénomène dans la nature lorsque la concentration des défoliants est trop importante : les feuilles meurent, se dessèchent mais ne tombent pas.

Il pourrait être intéressant de tester un défoliant du type de l'endothale qui accélère les processus normaux de l'abscission et semble donc agir différemment de l'hydrate de chloral et du cyanamide de calcium.

c - L'AIA et le 2,4-D

Ce sont des inhibiteurs de l'abscission dans les conditions naturelles; ils le sont de la même façon "in vitro" à toutes les concentrations utilisées.

DAY et ERICKSON (29), en 1954, ont pu préciser que pour les acides phénoxy-acétiques, l'activité maximum est associée aux composés ayant le chlore en position 2 et 4 et l'hydrogène en position 6. Ainsi, par exemple, le 2,4-D et le 2,4,5-T* sont les composés di- et tri substitués les plus actifs.

* 2,4,5-T : acide 2,4,5-trichlorophénoxy acétique

Il convient de remarquer que dans les expériences sur les explantats de Citrus réalisées par LIVINGSTON, l'absorption de l'AIA et du 2,4-D par le pétiole, s'effectuait par le côté proximal de la zone d'abscission. Il n'y a donc pas dans ce cas d'effet accélérateur des substances de croissance comme ADDICOTT et Col. ont pu en mettre en évidence chez le haricot (108).

On doit noter aussi que si les solutions d'AIA déposées sur des feuilles retardent toujours l'abscission, il en va tout autrement pour le 2,4-D et les acides phénoxy-acétiques en général, qui sont capables de provoquer dans certaines conditions la défoliation. Nous l'avons vu dans le cas du cotonnier. Le Citrus paraît ici se comporter différemment. Nous reviendrons d'ailleurs ultérieurement sur ce point (p. 41).

d - Le tissu du limbe

MYERS (85) a montré sur le Coleus que la vitesse d'abscission est accrue quand on prélève une portion de limbe foliaire. Plus la surface prélevée est importante, plus l'abscission est rapide. Partant de ces faits, LIVINGSTON (75) a également vérifié sur explantats de Citrus l'existence d'une haute corrélation entre le pourcentage d'abscission en un temps donné et la quantité de limbe présent : la conservation d'un fragment de limbe a contribué à inhiber pendant un temps, l'abscission de la portion distale de l'explantat. Ce résultat paraît de toute évidence en relation avec la teneur des limbes en auxine.

e - L'oxygénation

Des explantats placés dans de l'eau distillée ou des solutions aqueuses ont leur abscission inhibée. LIVINGSTON (75) a étudié l'influence du temps d'immersion sur le pourcentage d'explantats abscissés. Une très courte immersion de l'ordre de la minute s'avère même efficace. Cette voie a été poursuivie ensuite mais sur des explantats de haricots par CARNES, ADDICOTT et LYNCH (96). L'immersion a été réalisée cette fois dans l'huile minérale, tandis que, d'autre part, l'influence de l'azote était testée. Des résultats semblables aux précédents ont été constatés. Toutes ces expériences possèdent un facteur commun qui est l'absence de l'apport d'oxygène. On peut donc supposer qu'il intervient dans l'inhibition de l'abscission. Mais il convient de déterminer si le liquide lui-même n'a pas une action propre. Pour élucider ce problème, les auteurs ont réalisé les expériences suivantes : ils ont placé des explantats soit dans de l'eau distillée dans laquelle barbotait un mélange gazeux oxygène-azote, soit dans un dessiccateur dont l'atmosphère était également composée de mélanges oxygène-azote. Ces gaz, dans les deux cas, se trouvaient dans des proportions variables (100, 60, 40, 20, 10, 5 et 0 % d'oxygène). Les résultats obtenus à partir du premier dispositif ont montré qu'il existe une corrélation entre le pourcentage d'abscissions et la concentration en oxygène pour des mélanges gazeux comportant de 20 à 55 % d'oxygène. Les résultats sont équivalents dans le dessiccateur lorsque l'atmosphère comporte de 10 à 40 % d'oxygène. Ce gaz accélère donc dans ce cas l'abscission des explantats. Partant de ces résultats, on peut penser que son rôle est général et qu'il accroît sensiblement la vitesse d'abscission. Intervient-il directement en oxydant l'auxine ou indirectement en augmentant la respiration? Ces problèmes, déjà évoqués au sujet du cotonnier, sont encore valables pour les Citrus comme pour d'autres plantes (le haricot par exemple). Nous en discuterons dans le chapitre IV.

CONCLUSIONS.

L'observation de la chute des feuilles chez le Citrus a conduit à envisager deux séries de causes susceptibles d'influencer le moment et l'intensité de la chute foliaire. Il s'agit d'une part des facteurs externes, climatiques, en particulier la température, et d'autre part des facteurs physiologiques propres à la plante telle que la période de floraison.

L'expérimentation sur des explantats a donné des résultats qui convergent avec ceux obtenus sur le cotonnier. L'auxine jouerait dans le déterminisme intime de l'abscission un rôle particulièrement important, mais elle ne paraît pas seule en cause. Le rôle de l'éthylène ou d'un autre facteur de sénescence reste à préciser de même que celui de la respiration.

CHAPITRE III

L'ABSCISSION FOLIAIRE CHEZ LE CAFÉIER ET QUELQUES AUTRES PLANTES TROPICALES

1 - Le Caféier.

A notre connaissance, il existe peu de travaux sur l'abscission foliaire chez cette plante. Elle est en tout cas incomparablement moins étudiée de ce point de vue que le cotonnier ou le Citrus. Néanmoins, par le biais de la phytopathologie, SEQUEIRA et STEEVES (106) sont parvenus à mettre en évidence le rôle des substances auxiniques au cours de la défoliation du caféier et leurs résultats témoignent en faveur d'un contrôle auxinique naturel de l'abscission. *Omphalia flavida* Maubl. et Rang. est l'agent d'une des maladies les plus dévastatrices du caféier. Cette maladie cryptogamique est caractérisée par le développement sur les feuilles de cette plante, de taches de 0,4 à 1 cm de diamètre. Le nombre des lésions par feuille peut aller jusqu'à une centaine. En général, le principal effet pathologique du champignon se traduit par une sévère défoliation prématurée.

On avait considéré que cette chute foliaire anormalement abondante était le résultat d'une lésion localisée à la base du limbe, à l'intérieur ou à l'extérieur du pétiole. On avait remarqué en effet, que les feuilles qui restaient attachées n'avaient pas de lésion du pétiole et que réciproquement, une seule lésion à la base du limbe suffisait à provoquer la chute de la feuille. Mais cette explication de la destruction mécanique de pétiole ne s'appuyait sur aucune preuve scientifique. Aucune expérimentation n'avait été faite pour tenter de vérifier cette hypothèse jusqu'au travail de SEQUEIRA et STEEVES. Ces auteurs ont pu montrer dans un premier temps que la perforation du limbe et de la portion distale du pétiole n'est pas suffisante pour provoquer la chute de la feuille. Autrement dit, la seule lésion mécanique n'accélère pas la chute des feuilles du caféier, ni d'ailleurs celle du *Coleus blumei* pris comme témoin. Par contre, l'inoculation des feuilles de *Coleus* par le champignon entraîne une rapide abscission qui peut être retardée par application d'AIA sur le pétiole au-dessus de la lésion.

Compte-tenu de ces faits, il paraît vraisemblable que l'auxine produite naturellement par les feuilles est impliquée directement dans le contrôle de l'abscission. *O. flavida* arrête donc la "diffusion" normale de l'auxine du limbe vers le pétiole par une voie qui n'est pas mécanique. Les expériences précédentes ont suggéré à SEQUEIRA et STEEVES deux hypothèses :

- a) ou bien le champignon utilise l'hormone de croissance comme substrat et la catalyse,
- b) ou bien le champignon produit une substance qui est capable d'inactiver l'auxine ou d'empêcher son transport.

Des vérifications ultérieures ont montré que *O. flavida* inactive en réalité l'AIA inclus dans un milieu de culture. Le filtrat de culture lui-même (en l'absence du mycélium) inactive plus de 500 $\mu\text{g/l}$ d'AIA en une heure. La substance responsable de cette inactivation n'a pu être encore identifiée; toutefois, elle s'est montrée thermolabile, non

dialysable et sensible au pH. Elle est fortement inhibée par l'acide ascorbique, la cystéine et l'azote gazeux et paraît être sensible au cyanamide de potassium et à l'hydroxylamine. Il s'agit donc très probablement (pensent les auteurs) d'un enzyme oxydatif, mais il ne semble pas que ce soit une peroxydase ou une polyphénol-oxydase.

Si l'on a réussi à inhiber l'abscission des feuilles de caféiers infestés par l'*O. flavida*, il a été possible également de provoquer leur chute par l'utilisation de défoliant classiques. Cette plante s'est même avérée répondre très rapidement à certaines substances, ainsi BRUN, CRUZADO et MUZIK (21) ont pu provoquer en 24 heures une défoliation à 60 % chez le *Coffea*.

2 - L'abscission foliaire chez quelques autres plantes tropicales.

BRUN et Col. (21), dans leurs essais de défoliant ne se sont pas limités au seul *Coffea*. Ils ont aussi testé 24 autres espèces tropicales ligneuses. Pour cela, ils ont utilisé 51 formules de compositions chimiques variées, dont 37 seulement se sont révélées être de véritables défoliant, les 14 autres provoquant d'abord une dessiccation ou une décoloration des feuilles avant d'entraîner leur chute. Ceci confirme l'existence de modes d'action très différents des diverses compositions chimiques utilisées en agriculture. Du même coup, ces expériences ont permis de mettre en évidence des réactions très diverses chez les espèces testées après application d'un même défoliant. De tels résultats, qui confirment ceux de BROWN et RHYNE (20) portant sur les différences d'ordre génétique chez les cotonniers, ont incité les auteurs à conclure qu'il n'existe pas de défoliant universel.

Ces considérations sur la valeur des défoliant chimiques, ont été complétées par quelques remarques sur l'influence des conditions climatiques (température, humidité, etc...). BRUN et Col. ont pu constater que l'induction de la chute foliaire est en général plus efficace sous les climats secs que sous les climats plus humides des régions de l'intérieur.

Ces essais de défoliant, aussi intéressants fussent-ils pour l'agronomie, ne nous donnent tout compte fait que peu de renseignements sur la physiologie de l'abscission. Les expériences sur les plantes tropicales ligneuses menées en 1958 par OSBORNE (90-91) apportent au contraire des précisions intéressantes. Cet auteur étudia la défoliation de quelques plantes du Nigéria par traitements chimiques à l'aide de substances du groupe des acides phénoxy-acétiques. On savait déjà que ces régulateurs de croissance (du type 2,4-D et 2,4,5-T) possédaient une activité défoliant sur certaines plantes tropicales. Or, ces faits s'opposaient à ceux enregistrés chez les espèces des régions tempérées (89), chez lesquelles ces substances étaient la plupart du temps sans effet. Ce problème méritait donc d'être reconsidéré.

D'autre part, lors d'un précédent travail (89), OSBORNE avait mis en évidence chez des espèces britanniques, une substance dite "de sénescence", capable d'accélérer l'abscission. Il convenait de savoir si l'on pouvait généraliser son existence au groupe des plantes tropicales.

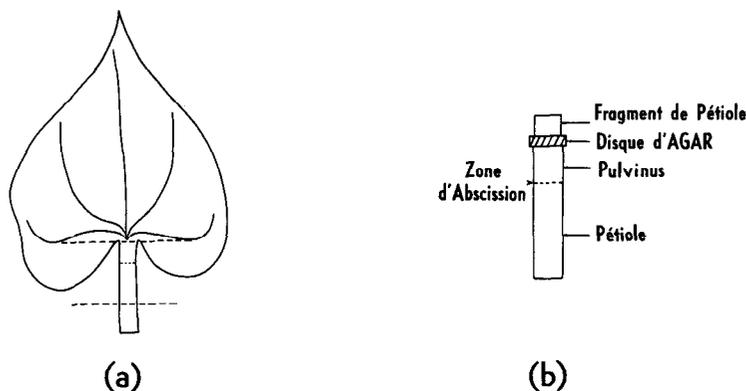
Tels furent les deux buts essentiels des recherches extensives qu'OSBORNE entreprit au Nigéria.

L'application, à la face supérieure des limbes foliaires de l'ester n-butyle de l'acide 2,4,5-T sous forme de micro-gouttelettes a permis de vérifier une fois de plus que les plantes possèdent des sensibilités très variables. Ainsi, des quantités analogues d'une même substance peuvent provoquer des réponses très différentes selon les espèces.

Chez le *Vernonia amygdalina*, 0,5 mg de 2,4,5-T par feuille produit une nécrose rapide des parties du limbe traitées, alors que le reste de la feuille jaunissait. La chute foliaire se produit environ deux semaines après le traitement.

Pour le *Chrysobalanus orbicularis* et l'*Anona muricata* au contraire, le limbe jaunit et se dessèche sauf aux emplacements de gouttelettes de 2,4,5-T qui restent bien verts. L'abscission se produit au bout de 2 à 4 semaines environ. Il en est à peu près de même chez le *Nerium oleander*, dont les feuilles tombent alors qu'elles sont assez peu endommagées. Chez le *Combretum platypterum*, les points traités restent verts et les feuilles abscissent avant de jaunir. Enfin, on n'observe pas d'effet sur l'*Ixora congesta*.

Cette accélération de l'abscission chez la plupart des espèces est-elle concomitante de la production d'un facteur de sénescence? Pour vérifier cette hypothèse, OSBORNE utilise la technique, mise au point par elle sur des espèces britanniques (91), dont voici le principe. Une portion de 3 mm de pétiole d'une feuille à tester est accolée à un disque d'agar d'1 mm d'épaisseur; l'ensemble est ensuite apposé à l'extrémité distale de la partie pulvinaire d'un pétiole de haricot (*Phaseolus vulgaris* var. *Canadian Wonder*), selon le schéma suivant :



- Figure 7 -

- a) feuille de *Phaseolus vulgaris* montrant la portion qui est excisée pour l'explantat.
 b) explantat auquel est accolé un disque de gélose et un fragment de pétiole à tester.
 (D'après D.J. OSBORNE (90-91)).

Ces explantats, déposés dans des boîtes de Pétri, sont ensuite placés à l'obscurité à 25° C (+ 2° C) selon la méthode préconisée par ADDICOTT et Col. (10).

Comme chez les plantes des climats tempérés, la plupart des plantes tropicales testées ont répondu positivement et les feuilles sénescentes de *Vernonia amygdalina*, *Nerium oleander*, *Rospola* sp. (Acanthacées) et *Jatropha* sp. (Euphorbiacées) accélèrent l'abscission des explantats de haricots, tandis que les pétioles issus de feuilles vertes au contraire n'accélèrent pas sensiblement l'abscission. Après une application de 2,4,5-T sur les feuilles vertes, une activité retardant l'abscission peut être démontrée dans les diffusats de pétiole traversant la mince couche d'agar, mais cette activité décroît rapidement avec le temps et est remplacée par une activité accélératrice de l'abscission avant la chute des feuilles. Pour OSBORNE, un facteur accélérant l'abscission dont la production atteindrait son optimum au moment de la sénescence serait le véritable responsable de la chute des feuilles. Les acides phénoxy-acétiques et certains autres défoliants précipiteraient la chute foliaire en activant les processus de sénescence. L'auteur propose le schéma explicatif suivant :

En accord avec les résultats obtenus par FRENCH et BEEVERS en 1953, les substances de croissance (2,4-D et 2,4,5-T) augmentent la respiration des tissus traités en particulier à l'emplacement des gouttelettes. Ceci provoquerait une activité métabolique plus élevée aux endroits traités que dans le reste du limbe, ce qui se traduirait par un verdissement de ces zones. Il en résulterait alors un drainage des substrats métaboliques

des régions non traitées vers les régions traitées, ce qui entraînerait une sénescence prématurée de la plus grande partie du limbe. Pendant que le limbe devient de plus en plus sénéscent, une grande quantité de substance serait sécrétée et la chute des feuilles s'ensuivrait alors.

Ce schéma, on le voit, ne fait pas intervenir l'auxine endogène, mais seulement le facteur de sénescence. Il explique l'accélération de la chute foliaire, mais n'interprète pas la différence des réponses aux acides phénoxy-acétiques mentionnées entre plantes tropicales et tempérées.

D'autre part, le facteur de sénescence est-il seul responsable de l'abscission?

CONCLUSIONS.

Dans la maladie cryptogamique du caféier provoquée par *Omphalia flavida*, le rôle de l'auxine est particulièrement bien mis en évidence.

Par contre OSBORNE, étudiant l'abscission chez d'autres plantes tropicales a insisté sur le rôle déterminant des facteurs de sénescence.

Quel est le rôle respectif de l'auxine et des facteurs de sénescence? Peut-on parler ici de "balance auxiné - facteur de sénescence" comparable à la "balance auxine-éthylène" dont nous avons déjà parlé? Nous en discuterons dans le chapitre suivant non sans avoir au préalable apporté quelques précisions supplémentaires dues à l'étude de certaines plantes de nos régions tempérées.

CHAPITRE IV

DISCUSSION.

Des résultats obtenus à partir d'expérimentation sur diverses plantes tropicales, on peut dégager quelques notions générales sur la physiologie de l'abscission foliaire. Mais en fait, nos connaissances sont encore trop fragmentaires et il reste trop de points obscurs pour qu'une synthèse soit possible. Pour ces raisons, au cours de la discussion, nous apporterons quelques données complémentaires fournies grâce à des travaux réalisés sur d'autres plantes telles que le Coleus ou le haricot, ce qui nous permettra d'établir une liste des principaux facteurs susceptibles d'agir sur l'abscission foliaire.

Nous commencerons par citer les agents effecteurs de l'abscission (enzymes pectolytiques et cellulolytiques en particulier) et nous remontrons jusqu'aux différents stimuli-inducteurs de la chute foliaire (action de la lumière par exemple).

1 - Les enzymes responsables de l'abscission.

Les enzymes sont directement responsables de la phase cytolytique de l'abscission. Les composés pectiques et souvent la cellulose et la lignine sont digérés pendant l'abscission. Très tôt, on a tenté de déterminer la nature de ces enzymes. Dès 1918, SAMPSON (104), étudiant chacun des tissus de la zone d'abscission, a pu établir un accroissement de l'activité oxydasique avec l'âge, ceci dans l'ensemble des tissus à l'exception du xylème.

HEINICKE (51) signala de son côté une activité supérieure de la catalase dans la zone d'abscission.

Ces études enzymatiques ont été reprises plus récemment. OSBORNE (91), notamment, s'intéressa à l'activité de la pectine-méthyle-estérase (PME). La lamelle moyenne ayant une constitution pectique, l'activité de cette enzyme paraît particulièrement importante à suivre. Une diminution de l'activité de la PME entraînerait un accroissement de la quantité de pectine soluble dans l'eau, au détriment des composés pectiques insolubles. De fait, au moment de l'apparition normale de l'abscission foliaire chez le *Phaseolus vulgaris* ou lorsque cette abscission est induite par des substances chimiques, on assiste à une diminution de l'activité de la PME. Par contre, après l'application de substances auxiliaires (qui retardent l'abscission), une telle diminution est retardée (91). Le problème qui se pose alors est de savoir si la dissolution de la lamelle moyenne est provoquée par la seule diminution de l'activité de la PME, ou bien si elle est le résultat de l'action d'autres enzymes pectiques supplémentaires (telle que la pectine-polygalacturonase). En effet, YAGER (123) suggère deux rôles possibles de ces enzymes au cours de l'abscission.

- 1) La diminution de l'activité de la PME peut provoquer l'abscission du fait de l'accumulation de pectine qui est soluble dans l'eau.

- 2) D'autres enzymes peuvent être responsables de la production de pectine et ultérieurement de la dissolution de la lamelle moyenne par une autre voie chimique. On sait déjà que des enzymes variés se sont montrés actifs et capables de réaliser cette dissolution "in vitro" (123 à 126).

Le problème en est actuellement là. Nous avons vu que l'AIA peut, dans certaines limites, contrôler l'activité enzymatique de la PME. C'est la seule donnée que nous possédions sur le déterminisme de l'action de ces enzymes. Par contre, l'importance de ce facteur auxinique dans la physiologie de l'abscission est bien mieux connue, et il nous faut en discuter d'une manière plus précise.

2 - Le rôle de l'auxine et des substances auxiniques dans l'abscission.

Depuis LAIBACH et LA RUE, les expériences concernant l'action des substances de type auxinique sur l'abscission sont extrêmement nombreuses. Les importantes mises au point d'ADDICOTT et LINCH (7), JACOBS (61), ADDICOTT (3), GORTER (40), insistent plus particulièrement sur le rôle de ces facteurs dans la régulation de l'abscission et nous conseillons donc aux lecteurs de s'y reporter.

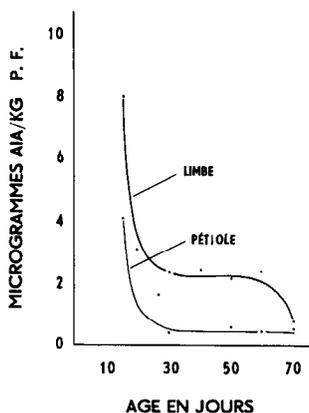
On peut considérer que les substances auxiniques agissent de deux façons, soit en retardant l'abscission, soit au contraire en l'accéléralant.

a - Effet retardant de l'auxine sur l'abscission

LA RUE, on s'en souvient, avait démontré sur le *Coleus* que l'AIA est capable de retarder la chute des pétioles dépourvus de leur limbe. MYERS (85), de son côté, a étudié avec beaucoup de détails la croissance des feuilles du *Coleus* et a déterminé que les feuilles abscissent d'autant plus rapidement que la surface du limbe prélevée est importante. Les recherches sur le *Coleus* ont été poursuivies et approfondies principalement par JACOBS (57 à 62). Ne pouvant reprendre ici en détail les expériences de cet auteur, nous ne noterons que les principales conclusions démontrant, avec beaucoup de précisions, l'importance de l'auxine dans les processus de l'abscission foliaire chez cette plante.

Il faut noter que JACOBS et Col., pour éliminer les variabilités d'ordre génétique, ont travaillé exclusivement sur des *Coleus blumei* Benth, obtenus par bouturage à partir d'un même pied. Sur ce matériel, génétiquement stable, ils ont pu ainsi confirmer les résultats des premiers chercheurs et apporter des précisions de grande importance.

L'existence d'une variation parallèle entre la longévitité normale des feuilles intactes et la production normale "d'auxine diffusible" par les limbes foliaires, soupçonnée depuis LA RUE, a pu être cette fois démontrée quantitativement (121 et 61).



- Figure 8 -

Variations de la concentration auxinique dans les limbes foliaires et les pétioles de haricot. L'auxine est déterminée par le test avoine; elle est exprimée en microgrammes d'AIA par kilogramme de poids frais.

(D'après SHOJI, ADDICOTT et SWETS (107)).

Cette expérience a été complétée par l'excision de la source d'auxine (limbes), ce qui contribue à diminuer sensiblement la longévité des pétioles qui abscissent plus rapidement alors.

De plus, l'auxine synthétique (AIA à 1 % dans la lanoline) substitué au limbe foliaire, est susceptible de le remplacer et permet de prolonger la longévité du pétiole (85). Notons que l'ANA s'avère à la même concentration plus efficace que l'AIA.

Ces résultats expérimentaux suffisent à démontrer le rôle de l'auxine dans le contrôle de l'abscission foliaire, au moins chez le *Coleus*. L'utilisation de la technique des explantats a d'ailleurs tout à fait confirmé ce point de vue. Ces données, ainsi que d'autres très précises, ont permis aux auteurs d'affirmer que, dans les conditions normales, c'est "l'auxine diffusible du limbe foliaire qui contrôle le processus d'abscission foliaire" (61). Des résultats similaires ont été établis par ADDICOTT et Col. (7) chez le *Phaseolus vulgaris*. Utilisant notamment des explantats prélevés à partir de folioles de haricots, ces auteurs ont pu retarder l'abscission de pétioles par application de substances auxiniques (AIA, ANA etc...) du côté distal.

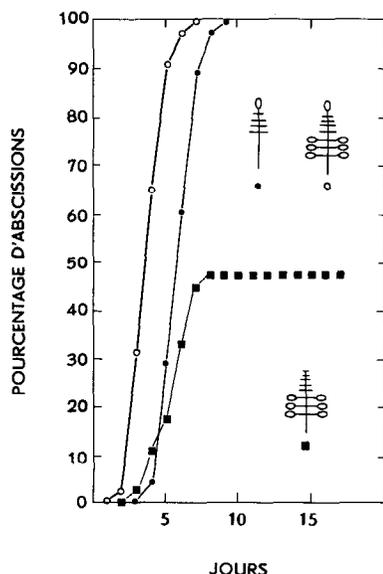
L'auxine semble donc inhiber, dans les conditions normales ou expérimentales, la chute des feuilles. C'est la diminution ou l'absence de production d'auxine par les limbes foliaires sénescents qui entraîne normalement leur chute. Mais d'autres expériences ont montré que les faits sont en réalité plus complexes.

b - Effet accélérateur de l'auxine sur l'abscission

Sur le *Coleus*, JACOBS a montré que la vitesse d'abscission des pétioles dépourvus de leur limbe, est influencée par la présence d'autres feuilles laissées intactes sur la plante (57 à 61).

Ainsi, la présence de jeunes feuilles situées près du bourgeon apical, accélère la chute des pétioles placés au-dessous.

D'autre part, le bourgeon apical, que l'on sait producteur d'auxine, agit de la même façon; quand on l'excise, l'abscission des pétioles est ralentie.



- Figure 9 -

Pourcentage cumulé d'abscissions de pétioles dépourvus de limbe chez le *Coleus* lorsque le bourgeon apical est excisé (carré sombre), lorsque les feuilles de la base sont prélevées (cercle clair), et enfin quand ces feuilles de la base sont laissées intactes (cercle sombre).
(D'après JACOBS (61)).

Ces faits prouvent que l'auxine du limbe foliaire ne contrôle pas seule l'abscission du pétiole. Celle-ci est en plus influencée par les autres feuilles conservées sur la plante et aussi par le bourgeon apical.

JACOBS a été conduit de cette façon à penser qu'une véritable "balance auxine-auxine" régit le déterminisme de la chute des feuilles, au moins chez le Coleus. Un fait pourtant venait troubler cette interprétation : la présence de feuilles âgées à la base des Coleus accélère en effet la chute des pétioles sans limbe placés au-dessus. L'hypothèse de l'action d'un facteur de sénescence invoqué par OSBORNE semble pouvoir expliquer cette accélération de l'abscission.

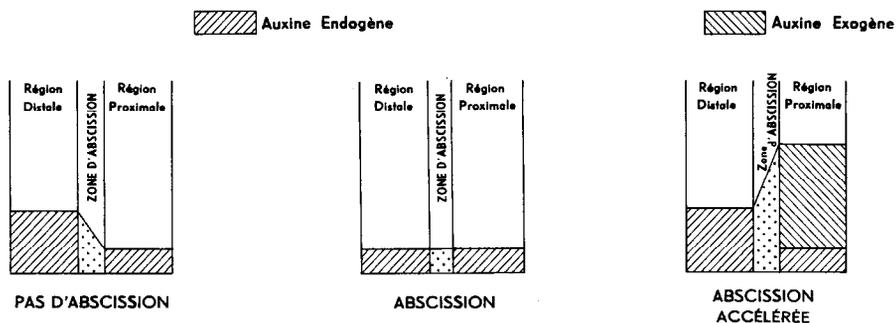
Sur le haricot, des résultats à peu près comparables ont été obtenus par ADDICOTT et Col. Les expériences ont porté cette fois plus particulièrement sur des explantats. L'application d'AIA ou d'ANA du côté proximal de pétioles excisés accélère l'abscission de ces pétioles, alors qu'une application distale, nous l'avons noté antérieurement, la ralentit de façon sensible.

Le fait nouveau dans cette interprétation, par rapport à celle de JACOBS, consiste à considérer les deux côtés de la zone d'abscission comme ayant des sensibilités différentes à l'auxine, même lorsqu'il s'agit d'explantats, donc de fragments isolés de la plante.

L'accélération produite par traitement proximal est d'ailleurs sensible, puisque les auteurs l'ont comparée à celle produite par de hautes concentrations d'oxygène ou par de l'éthylène (7).

TERPSTRA (113) a confirmé ces faits et LOUIE (76) les a complétés en montrant que le retard entraîné par application distale d'AIA peut être contrebalancé par une application proximale simultanée. Pour réaliser cet équilibre, une quantité double d'AIA proximal est en général nécessaire. Cet auteur a en outre montré que le prélèvement du bourgeon apical du cotonnier retarde l'abscission, tandis que l'application d'AIA sur la section de la tige accroît l'abscission des pétioles sans limbe placés juste au-dessous. Ces derniers résultats, en contradiction d'ailleurs avec ceux obtenus par W.C. HALL, s'accordent par contre avec ceux de JACOBS obtenus sur le Coleus. L'interprétation générale proposée par ADDICOTT et Col. est toutefois sensiblement différente de la "balance auxine-auxine" de JACOBS; l'ensemble des faits observés chez le haricot et le cotonnier a amené ADDICOTT, LYNCH et CARNS (8) à soutenir une théorie connue sous le nom de théorie du gradient auxinique de la régulation de l'abscission, dont les principaux points peuvent être très brièvement résumés ainsi :

- il existe normalement un gradient auxinique à travers la zone d'abscission,
- typiquement, ce gradient apparaît relativement haut du côté distal, et relativement bas du côté proximal lorsque la feuille est jeune ou adulte,



- Figure 10 -

Relations entre le gradient auxinique à travers la zone d'abscission et l'abscission. (D'après ADDICOTT et LYNCH (6, 7)).

- l'abaissement du gradient, conséquence normale de la sénescence de l'organe, conduit à l'abscission
- le degré d'abaissement et sa vitesse déterminent le taux et la vitesse d'abscission,
- une accélération de l'abscission peut être obtenue par un apport d'auxine du côté proximal en inversant le gradient auxinique normal à travers la zone d'abscission.

Cette théorie peut être objectivée à l'aide des trois schémas (page 34) empruntés à ADDICOTT et Col.

c- Discussion sur le rôle de l'auxine et des substances auxiniques.

Les auteurs paraissent tous d'accord pour attribuer à l'auxine un rôle important dans l'abscission. La plupart d'entre eux, depuis LAIBACH et LA RUE, s'accordent à penser que l'auxine constitue la seule substance empêchant, dans les conditions naturelles, l'abscission de se produire. Seul VENDRIG (118), à notre connaissance, s'oppose à cette conception et fait intervenir, en plus de l'auxine, une substance qu'il appelle ARS (abscission-retarding - substance), susceptible de retarder l'abscission des limbes foliaires. Mais ces résultats restent à confirmer et l'ARS à identifier.

En ce qui concerne l'effet accélérateur de l'abscission, les avis sont beaucoup plus partagés.

La théorie de la "balance auxine-auxine" ne paraît pas pouvoir tout expliquer, et JACOBS a dû admettre l'existence d'un facteur de sénescence (62). Notons toutefois que cette théorie, assez ouverte, et faisant intervenir l'ensemble de la plante, paraît à l'heure actuelle une des plus satisfaisantes. Elle implique que l'auxine peut agir soit comme stimulateur, soit comme inhibiteur, selon le sens de son action, sans pour cela invoquer l'existence d'un gradient auxinique.

D'autres auteurs ont insisté sur l'importance des concentrations relatives d'auxine au niveau de la zone d'abscission. Ainsi, GAUR et LEOPOLD (37) ont montré que de faibles quantités d'ANA peuvent accélérer l'abscission, qu'elles soient appliquées du côté distal ou du côté proximal. De fortes doses d'ANA, au contraire, ralentissent dans les deux cas l'abscission. Ces faits, confirmés par BIGGS et LEOPOLD (16 à 18) font penser aux auteurs que l'auxine agit selon deux phases ("two - phase - action") : une faible concentration accélère l'abscission, tandis qu'au-delà d'un certain seuil, de plus fortes concentrations la ralentissent.

Cette théorie ne fait pas intervenir d'effet de position. Elle s'oppose en cela à la théorie de JACOBS, mais aussi à celle d'ADDICOTT et Col. Cette dernière, d'ailleurs, devra vraisemblablement subir de profondes modifications. C'est en tout cas ce que laissent présager les récents résultats publiés par RUBINSTEIN et LEOPOLD (102) qui ont pu mettre en relief l'importance du moment d'application de la substance auxinique au cours du test-haricot. En considérant ce facteur qui jusqu'ici avait été négligé, ils ont pu déterminer l'existence :

- 1) d'une période d'induction d'environ 6 heures ou plus qui peut être inhibée par l'ANA (Notons que ce fait avait déjà été pressenti par BIGGS et LEOPOLD dès 1958) (18)
- 2) d'un stade ultérieur pendant lequel cette substance est stimulatrice de l'abscission.

Ces premiers résultats ont été complétés par des traitements avec de l'ANA marqué. Il était alors confirmé que dans les conditions du test-haricot, l'apparition de l'abscission dépend bien du moment d'application de la substance. De plus, cette induction de l'abscission s'est avérée indépendante du gradient auxinique dans la zone d'abscission, ainsi que de la concentration totale d'auxine qu'on peut extraire à partir de cette région.

Le problème demeure par conséquent ouvert. Il l'est d'autant plus que la plupart des chercheurs n'admettent pas que le contrôle de l'abscission soit le seul apanage de l'auxine. Mais avant d'envisager l'influence d'autres facteurs sur l'abscission, il convient de rechercher quel peut être le mode d'action de l'auxine sur les tissus; autrement dit, on peut se demander si l'auxine ne joue pas un rôle essentiel dans la perte de l'intégrité des membranes cellulaires qui précède l'abscission foliaire.

3 - Mode d'action de l'auxine sur les tissus.

SACHER (103) a expérimenté sur des segments de haricot. Il remarqua que des portions traitées par 4 ppm d'AIA conservent leur rigidité même au bout de 2 à 3 jours, alors que les segments témoins, plongés dans l'eau, deviennent flasques.

La rigidité observée dans le cas des segments traités n'est pas en relation directe avec la quantité d'eau absorbée, et des coupes ont montré que la différence provient des espaces intercellulaires. En effet, les espaces intercellulaires des segments traités par l'AIA sont remplis d'air, tandis que ceux des témoins contiennent du liquide. Il est apparu à l'auteur que le rôle de l'auxine dans le maintien de la rigidité du tissu du haricot est le résultat d'un effet sur la perméabilité de la membrane. L'auxine empêcherait l'exosmose des substances cellulaires dans les espaces intercellulaires.

A partir de ces données, SACHER étudia le comportement des tissus au niveau de la zone d'abscission. Pour cela, il expérimenta sur le *Coleus*. Les sections de pétioles montrent aussi les symptômes déjà observés chez le haricot : les pétioles dépourvus de leur limbe depuis trois jours possèdent des espaces intercellulaires remplis de liquide. Les cellules deviennent sphériques et se dissocient, et la séparation s'effectue au niveau de la lamelle moyenne. Il semble également possible que des pectinases soient parmi les substances libérées dans les espaces.

Les pétioles traités par l'AIA (1 % dans lanoline) à l'extrémité distale possèdent des espaces intercellulaires remplis d'air. Ces résultats viennent compléter et renforcer les théories auxiniques du contrôle de l'abscission. Cependant, l'auxine n'interviendrait pas seule. Certaines substances notamment s'opposeraient à son action inhibitrice de l'abscission.

4 - Les enzymes capables d'inactiver l'AIA.

Si l'AIA peut, dans une certaine mesure, contrôler l'activité de la pectine méthylestérase (91) SEQUEIRA et STEEVES (106) ont démontré que dans une maladie cryptogamique du caféier, un système enzymatique inactive l'auxine, ce qui provoque l'induction de l'abscission foliaire. Ce processus est-il exceptionnel ou avons-nous là un schéma explicatif général? Ce niveau des processus paraît encore obscur. Si l'auxine contrôle seule l'abscission, on doit admettre qu'à un certain moment, elle n'est plus produite, ou bien elle est catabolisée, ou bien, troisième solution, elle est inactivée. Suivant les plantes et les conditions du milieu, ces trois voies semblent pouvoir être empruntées. Tout comme les enzymes, des antiauxines tels que le TIB* (122) ou l'acide trans-cinnamique sont connus pour accélérer l'abscission. Qu'en est-il pour l'acide gibbérellique dont l'action est souvent synergique de celle de l'auxine?

5 - L'acide gibbérellique.

Déposé sur le feuillage de cotonnier et de tomate, il s'est montré sans effet important sur l'abscission. Quelques fois seulement, il a retardé la sénescence et par là l'abs-

* TIB : acide triiodobenzoïque

cission (4). Des expériences plus précises réalisées sur des explantats de cotonniers ont montré qu'à des concentrations élevées, il accélère l'abscission, l'application étant réalisée soit du côté proximal, soit du côté distal de la zone d'abscission. Au contraire, il retarde l'abscission lorsqu'il est appliqué à des concentrations relativement basses du côté proximal de la zone d'abscission (26). Il agirait probablement de façon directe et non pas en interaction avec l'auxine ou l'abscissine, comme on l'avait pensé tout d'abord (4). Plus important serait le rôle de cette dernière substance.

6 - Le facteur de sénescence.

Mis en évidence par OSBORNE (89) chez les plantes de climats tempérés, puis chez les plantes tropicales (90-91) et retrouvé ultérieurement par JACOBS et OSBORNE chez le Coleus (62), par RUBINSTEIN et LEOPOLD (101-102) chez le haricot, par W.C. HALL chez le cotonnier, ce facteur d'abscission n'a pu être encore identifié chimiquement. Son existence paraissant générale, ADDICOTT, LYON et SMITH ont proposé de lui donner le nom d'abscissine, et pourrait faire partie d'une nouvelle classe d'hormones végétales. Cette (ou ces) substance existerait dans les organes jeunes en petite quantité (on l'a mise en évidence dans de jeunes capsules de cotonnier), sa production s'accroîtrait avec l'âge des organes et son action deviendrait déterminante à la sénescence. Cependant, les auteurs pensent que sa seule présence n'est pas suffisante pour expliquer l'abscission. L'auxine est nécessaire dans sa phase inhibitrice. Peut-on parler alors de "balance auxine-facteur de sénescence" qui déterminerait en dernier lieu le moment de l'abscission? En fait, c'est un peu cette manière de voir qui est proposée par W.C. HALL en ce qui concerne "la balance auxine - éthylène", l'éthylène constituant alors le facteur accélérateur de la chute foliaire.

7 - La balance auxine-éthylène.

Nous avons développé les principes de cette théorie et ses fondements dans le chapitre relatif au cotonnier. Elle s'appuie sur le fait que l'éthylène exogène est un accélérateur de l'abscission (54). Or ce gaz étant naturellement produit par les végétaux et en particulier au niveau des feuilles (96), on a pensé qu'il était susceptible d'intervenir au cours de l'abscission.

De plus, l'AIA est capable d'inhiber la respiration, ce qui contribue à diminuer également la production de l'éthylène par le tissu vivant. D'autre part, LIVINGSTON et MICHNER (75, 81) ont pu montrer (in vitro il est vrai), l'effet inverse, c'est-à-dire l'inactivation de l'auxine et une accélération de l'activité respiratoire, par un apport artificiel d'éthylène.

Cet ensemble de faits milite effectivement en faveur d'une "balance auxine-éthylène". Mais il reste à démontrer que dans les conditions naturelles, il existe une corrélation étroite entre auxine et éthylène et que ces deux substances agissent au même niveau des processus.

8 - Le rôle de l'oxygène.

La production d'éthylène n'est pas indépendante de la respiration : elle augmente en général avec elle. Ce fait complique sérieusement le problème et il devient difficile de reconnaître quel est le propre rôle de l'éthylène et celui de la respiration. Certains auteurs pensent que les deux ont une action sur l'abscission et que la respiration en particulier joue un rôle essentiel (15).

LIVINGSTON et Col. ont insisté de leur côté sur l'importance de l'oxygène. Les principaux résultats obtenus par ces auteurs sont rassemblés dans le chapitre consacré aux Citrus. Pour l'essentiel, l'oxygène est considéré comme un accélérateur de l'abscission.

La privation de ce gaz (par immersion dans divers liquides) entraîne un retard sensible de l'abscission. Mais le mode d'action de ce gaz reste encore obscur. L'oxygène peut directement agir sur l'auxine en l'oxydant, ce qui déjà contribue à accélérer l'abscission. En activant la respiration il augmente le dégagement d'éthylène et facilite la sénescence.

Par tous ses effets, directs et indirects, l'oxygène apparaît comme un facteur important de l'abscission, bien que son mode d'action reste encore assez confus.

9 - Les défoliants chimiques.

Leur action est difficile à étudier à l'aide d'explantats. Ils ne sont plus efficaces quand on les place directement au niveau des zones d'abscission (7). Ils sont léthaux à des concentrations plus élevées (75). Certains défoliants véritables agiraient en réduisant la quantité d'auxine atteignant la zone d'abscission. Ceci est confirmé par le fait que l'effet des défoliants peut être compensé partiellement par application simultanée d'AIA ou d'un autre régulateur.

10 - L'importance de l'azote et du calcium.

L'azote retarde et réduit l'abscission. Réciproquement, la déficience en azote accroît l'abscission (86).

Ce besoin en azote pour empêcher l'abscission est en relation avec la synthèse d'auxine. Pour AVERY en effet, la quantité d'azote (de substances azotées) est corrélative de la concentration en auxine (12).

Des feuilles de Citrus déficientes en calcium abscissent prématurément. On a vu d'ailleurs chez cette plante l'importance de la distribution de l'oxalate de calcium lors de la préparation de l'abscission. De même, on peut mentionner l'importance du pectate de calcium dans la constitution de la lamelle moyenne. Certains auteurs ont également noté le rôle du zinc, du soufre et du magnésium, le premier étant nécessaire à la formation de l'auxine. Mais leur action directe sur l'abscission est encore mal connue. L'ion iode est capable d'induire prématurément l'abscission foliaire chez des plantes intactes (55).

11 - Les glucides.

Leurs effets sont certains mais encore mal précisés. On pense généralement que les glucides agissent de façon indirecte. Une faible teneur en carbohydrates favorise la défoliation (86). Ceci est en accord avec les résultats obtenus par BROWN et ADDICOTT (19), selon lesquels une application de sucre retarde ou réduit l'abscission. Cependant, il est nécessaire de faire une restriction : les glucides peuvent produire des parois cellulaires plus épaisses, ce qui rend l'abscission d'autant plus difficile.

On a une relation plus directe dans le cas des feuilles de Citrus ou de haricot chez lesquels la distribution de l'amidon peut varier dans la zone d'abscission ou dans les régions qui sont contiguës au moment de la chute foliaire (105,75). Chez quelques espèces, l'amidon y est présent avant l'abscission et y disparaît pendant. Chez d'autres espèces, il est absent avant l'abscission et n'apparaît que lorsqu'elle se réalise. Mais on doit avouer que la physiologie de la distribution de cet amidon (de même que celle de l'oxalate de calcium) est encore inconnue.

12 - L'eau.

L'eau est nécessaire pour que s'accomplissent les processus physiologiques normaux. Aussi son absence provoque la dessiccation qui conduit à inhiber l'abscission.

L'eau peut intervenir de façon indirecte. Par exemple en privant la zone d'abscission d'oxygène (75,96), elle retarde ou inhibe l'abscission.

Dans les conditions naturelles, un excès d'eau dans le sol est par contre considéré comme un facteur favorisant l'abscission, probablement du fait de l'absorption de substances minérales (79).

Enfin, une modification dans la perméabilité des membranes cellulaires permet à l'eau de passer dans les espaces intercellulaires. Ce phénomène, qui entraîne la séparation des cellules, est aussi un facteur d'abscission (103).

13 - La température.

L'exposition à des températures extrêmes est souvent suivie par un accroissement du taux d'abscission foliaire. Cependant, indépendamment de ces variations, la température semble avoir une action par elle-même. Des explantats de haricots marquent un taux minimum d'abscission à 5° C, alors qu'il atteint un maximum entre 25° C et 30° C et diminue pour les températures supérieures (7). Il est probable que la température agit indirectement en limitant la translocation des aliments, et aussi le taux respiratoire. Chez le cotonnier, l'action du premier froid est particulièrement sensible; à ce moment-là, l'abscission est accélérée ce qui produit une défoliation rapide. Toutefois, il faut noter que si le froid est trop intense, l'abscission est inhibée, les feuilles "gelées" restent attachées à la plante. Il s'agit dans ce cas d'une "blessure" qui empêche les processus physiologiques normaux de se dérouler.

14 - La lumière.

L'action de la lumière sur des processus biologiques dans lesquels l'auxine joue un rôle est bien connue (52,74). C'est le cas de la croissance de sections de coléoptiles d'avoine, de l'expansion de disques foliaires, de la germination de graines, etc... Du fait que l'auxine est impliquée dans l'abscission, il paraît important de tester l'action de la lumière sous ses différents aspects : qualité, intensité, photopériode quotidienne.

a - La qualité

On sait depuis quelque temps que les processus sous la dépendance de l'auxine ont leur réponse maximum dans la région rouge du spectre (6 500 Å). Cet effet est réversé dans la région infra-rouge (IR) vers 7 300 Å. D'autre part, l'auxine est inactivée par l'ultra-violet (UV) (14), mais le phénomène est photoréversible dans certaines conditions, sur les feuilles de soja en particulier (112).

Ces expériences sur l'interaction possible de la lumière et des substances de croissance ont été reprises à propos de l'abscission chez des "seedlings" de cotonniers (45).

L'ultra-violet, capable de détruire l'auxine, fut d'abord étudié. Un essai à l'aide d'UV de très courte longueur d'onde (2537 Å) a été tenté. Des "seedlings" exposés pendant une heure et demie sous cette lumière et transportés ensuite en chambre noire, montrent un pourcentage élevé d'abscissions, tandis que des expositions de durée supérieure (3 heures à 24 heures) diminuent le taux d'abscissions en produisant une blessure mortelle aux seedlings. L'accélération de l'abscission peut s'expliquer par l'inactivation de l'auxine des limbes foliaires par la lumière, de très courte longueur d'onde. Mais cet effet inactivant de l'ultra-violet est une réaction photoréversible : lorsque l'exposition des seedlings aux UV est suivie par un passage à la lumière rouge puis à la lumière fluorescente, le pourcentage d'abscissions diminue par rapport aux témoins (UV suivi de l'obscurité). Ce résultat est en accord avec celui obtenu par TANADA et HENDRICKS (112) sur les feuilles de soja. L'infra-rouge, au contraire, montre un effet synergique de celui de l'UV : il accroît le pourcentage d'abscissions. Comme le tableau suivant le met en évidence, c'est pour l'UV suivi de l'IR que l'effet inhibiteur de l'AIA est le moins prononcé.

Comparaisons de l'action d'irradiations continues avec
prétraitement à l'ultra-violet, sur le pourcentage d'abscissions
du cotonnier au bout de 7 jours et après traitement à l'AIA,
(D'après HALL et LIVERMAN (45)).

Traitement lumière	Témoins lanoline (% d'abscissions)	1 % d'AIA (% d'abscissions)
Obscurité continue	2	0
20 min. UV - obscurité	88	39
Rouge continu	0	0
20 min. UV - rouge	56	18
IR continu	3	5
20 min. UV - IR	92	63
Fluorescent continu	7	4
20 min. UV - fluorescent	38	47

b - L'intensité

Dans les champs de cotonniers, la défoliation est sensiblement facilitée par les journées bien ensoleillées. Expérimentalement, on a remarqué que l'obscurité réduit la défoliation. Ceci peut être en rapport avec la destruction importante de l'auxine sous de fortes intensités lumineuses, ce qui facilite d'autant l'action des défoliants (32).

La lumière intense semble donc avoir un effet sur l'abscission, en agissant sur la destruction de l'auxine des limbes foliaires. MYERS (85), cependant, a noté que l'obscurité était aussi capable d'accélérer l'abscission des feuilles de Coleus; un apport d'AIA étant capable de la retarder, on peut penser que dans ce cas, l'obscurité freine la production de l'auxine.

c- La photopériode quotidienne

L'influence de la photopériode quotidienne sur l'abscission foliaire est connue depuis longtemps. Les observations de CHODAT, rapportées par STROUN (111) et le travail plus systématique de MATZKE (80) qui observa avec précision les platanes bordant les rues et éclairées par les ampoules électriques des lampadaires, sont déjà anciennes. Elles montrent avec netteté qu'une lumière, même de faible intensité (ce qui permet d'écarter le rôle de la photosynthèse) peut, en prolongeant artificiellement la longueur du jour, empêcher la chute d'un bouquet de feuilles chez les arbres placés suffisamment près de la source lumineuse.

Ces observations n'ont pas été suivies de nombreuses études. Seul, à notre connaissance, l'important travail d'OLMSTED (88) apporte une confirmation expérimentale plus étayée de ces faits. Des expériences conduites durant plusieurs années sur l'*Acer saccharum*, il apparaît que la diminution naturelle de la photopériode quotidienne accélère la sénescence des feuilles et par suite, précipite leur chute.

Des expérimentations sous des photopériodes constantes ont permis de préciser quelle peut être l'influence réelle de ce facteur sur l'induction de l'abscission. OLMSTED a pu ainsi remarquer que les feuilles formées sous une photopériode constante de 20 heures persistent plus longtemps que celles formées sous une photopériode de 9 heures. L'abscission paraît donc se produire d'autant plus rapidement que la photopériode quotidienne est courte. Mais la comparaison avec les témoins cultivés dans des conditions photopériodiques naturelles, montre que les faits ne sont pas aussi simples. Chez ces témoins, la chute des feuilles est encore plus précoce que chez les plantes cultivées en photopériode artificielle constante de 9 heures. Il apparaît donc, qu'en plus de la longueur de la photopériode, les variations de régime (passage de jours longs en jours courts) sont susceptibles d'avancer le moment de l'abscission.

OLMSTED a précisé d'autre part que l'induction de l'abscission est dans une certaine mesure indépendante de l'âge des feuilles. Il a pu montrer que des feuilles formées dès février en serres chaudes et dans des conditions photopériodiques naturelles, persistent jusqu'en octobre; elles atteignent donc un âge de trois mois supérieur à celui des témoins placés dehors, et dont les feuilles n'apparaissent qu'en avril. Ces faits indiquent que l'âge respectif des différentes feuilles n'est pas la cause directe de leur chute; c'est la variation de la photopériode quotidienne qui constitue le stimulus primaire de l'abscission (88). Cela ne veut pas dire, bien entendu, que l'âge propre des feuilles ne joue aucun rôle; ainsi, il est remarquable que de très jeunes feuilles sont plus lentement affectées que les feuilles adultes par la variation de la photopériode. Il s'agit alors d'effets secondaires qui viennent s'ajouter au stimulus primaire pour accélérer ou retarder, selon les cas, le moment d'abscission.

La photopériode quotidienne joue donc, dans le cas de l'*Acer saccharum*, un rôle déterminant. Il est probable qu'il en est de même pour d'autres espèces et ce problème pourrait être repris chez certaines plantes tropicales, à feuilles caduques notamment.

BIBLIOGRAPHIE

1. ADDICOTT F.T. (1945) - Am. J. Botany, 32, 250-56, 1945.
2. ADDICOTT F.T. (1954) - VIIIe Congr. Internat. Botanique, Paris, 129-30, 1954.
3. ADDICOTT F.T. (1960) - Handb. der Pflanzenphysiologie, Berlin, vol. 15, 829-36, 1960.
4. ADDICOTT F.T. (1961) - Calif. Agricult., vol. 15, n° 9, 4, 1961.
5. ADDICOTT F.T., H.R. CARNS (1955) - Science, 121, 644-45, 1955.
6. ADDICOTT F.T., R.S. LYNCH (1951) - Science, 114, 688-89, 1951.
7. ADDICOTT F.T., R.S. LYNCH (1955) - Ann. Rev. Plant Physiol., vol. 6, 211-38, 1955.
8. ADDICOTT F.T., R.S. LYNCH, H.R. CARNS (1955) - Science, vol. 121, 644-45, 1955.
9. ADDICOTT F.T., J.L. LYON, O.E. SMITH (1962) - Plant physiol., 37, suppl., 36, 1962.
10. ADDICOTT F.T., R.S. LYNCH, G.A. LIVINGSTON, J.K. HUNTER (1949) - Plant physiol., 24, 537-39, 1949.
11. ADDICOTT F.T., G. SEKERA, R.S. LYNCH (1955) - Cotton Defol. Conf. Prod., 9, 76-82, 1955.
12. AVERY G.S., L. POTTORF (1945) - Am. J. Botany, 32, 666-669, 1945.
13. BARLOW H.W.B. (1950) - Jour. Exptl. Bot., I, 264-81, 1950.
14. BAWDEN F.C., A. KLECZKOWSKI (1952) - Nature, 169, 90-93, 1952.
15. BIALE J.B. (1960) - Handb. der Pflanzenphysiologie, 12, 536-92, 1960.
16. BIGGS R.H., A.C. LEOPOLD (1956) - Plant Physiol., suppl. 31, XX, 1956.
17. BIGGS R.H., A.C. LEOPOLD (1957) - Plant Physiol., 32, 626-32, 1957.
18. BIGGS R.H., A.C. LEOPOLD (1958) - Am. J. Botany, 45, 547-51, 1958.
19. BROWN H.S., F.T. ADDICOTT (1950) - Am. J. Botany, 37, 650-6, 1950.
20. BROWN L.C., C.L. RHYNE (1954) - Agron. J., 46, 128-32, 1954.
21. BRUN W.A., H.J. CRUZADO, T.J. MUZIK (1961) - Trop. Agr., 38, n° 1, 69-82, 1961.
22. BURG S.P. (1962) - Ann. Rev. Plant Physiol., 13, 265-302, 1962.
23. CANETTO R. (1956) - Jour. Fr. Inform. Fédér. Nation. Product. Cult., Paris, rapp. n° 7, 1956.
24. CARNS H.R. (1951) - Doctoral thesis Univ. Calif., Los Angeles, 1951.
25. CARNS H.R., F.T. ADDICOTT, K.C. BAKER, R.K. WILSON (1961) - Plant Growth Regulation, 559-65, 1961.
26. CARNS H.R., F.T. ADDICOTT, R.S. LYNCH (1951) - Plant Physiol., 26, 629-30, 1951.
27. CHAPMAN H.D., W.P. KELLEY (1958) - The Citrus Industry, I, 719-66. (H.W. Webber and L.D. Batchelor ed.), Univ. Calif. Press., Berkeley, 1958.
28. CHRISTIDIS G.B., G.J. HARRISON (1955) - Cotton growing problems, 450-62, (Mc Graw-Hill Book Company), New York, Toronto, London, 1955.

de la "chaîne" des réactions qui conduisent à l'abscission. Que ces deux "maillons" soient contigus, cela semble confirmé par les actions réciproques de ces deux substances (75, 81). Parler de "balance auxine-éthylène" cela serait vouloir limiter l'abscission à la seule influence de ces deux facteurs en les extrayant arbitrairement de la suite d'un processus. Parler de "balance auxine-éthylène" serait enfin négliger le rôle accélérateur de l'auxine mis en évidence par ADDICOTT, JACOBS et d'autres auteurs.

Cette dualité de l'action de l'auxine est par ailleurs intéressante à considérer. Pour l'interpréter, plusieurs théories ont été proposées; nous les avons résumées au cours de la discussion. Selon les conditions, l'auxine peut accélérer ou inhiber l'abscission. Ainsi l'auxine des limbes, produite du côté distal de la zone d'abscission tend à retarder l'abscission tandis que l'auxine du bourgeon terminal et de la tige (auxine produite du côté proximal) tend au contraire à accélérer la chute des feuilles. Ces théories font intervenir en outre des différences tenant à la concentration de l'auxine, à son transport, au sens de son déplacement. Notons que JACOBS quand il parle de "balance auxine-auxine" s'oppose à la conception développée par W.C. HALL puisqu'il compare des variations qui se produisent à un même niveau du processus : l'étape à laquelle intervient l'auxine.

Mais cette façon de voir laisse penser que l'auxine est, en dernière analyse, l'unique facteur contrôlant directement l'abscission. En fait, l'étude du métabolisme de l'auxine et de son mode d'action n'épuise pas pour autant la connaissance de l'abscission. En particulier, on ne peut plus négliger désormais le rôle important des substances de sénescence du type de l'abscissine. Ces substances agiraient indépendamment de l'auxine et l'on ne peut donc parler d'une quelconque "balance auxine-abscissine". Enfin pour de nombreux autres facteurs tels que la température et la lumière, il n'est pas encore démontré qu'ils agissent par l'intermédiaire de l'auxine ou de l'abscissine.

A propos de l'effet de la lumière, les expériences réalisées sur *Acer saccharum* paraissent intéressantes à souligner. De simples changements de rythmes photopériodiques (passage de jours longs en jours courts) sont capables d'entraîner la chute de feuilles encore physiologiquement très actives. Ces faits montrent que la sénescence des feuilles n'est pas seule en cause. Les feuilles ne sont pas entièrement responsables de leur propre chute et l'abscission foliaire concerne la plante dans son ensemble.

En élargissant ainsi le problème, on est conduit à se demander s'il n'existe pas un rapport entre la chute et la genèse des feuilles. Rappelons que chez les végétaux supérieurs, les feuilles sont formées grâce au fonctionnement de méristèmes caulinaires qui conservent pendant toute la vie du végétal une potentialité organogène. Cette activité méristématique, qui assure une croissance dite "indéfinie", permet le rajeunissement continu de la plante. *Mais elle crée du même coup la possibilité d'éliminer les feuilles les plus âgées.*

De ce point de vue, on pourrait considérer l'abscission comme conditionnée par deux tendances contradictoires :

- une tendance au vieillissement des feuilles,
- une possibilité de rajeunissement de la plante due à l'existence de méristèmes capables de "produire" continuellement de nouvelles feuilles.

Cette conception a l'avantage de nous faire mieux saisir la dualité d'action de l'auxine (inhibitrice ou accélératrice) que nous avons évoquée précédemment. Cette double action de l'auxine pourrait en effet refléter à un niveau intime la contradiction qui existe entre le vieillissement naturel de chaque organe et le "rajeunissement indéfini", propriété des plantes supérieures.

La physiologie de l'abscission constitue donc, d'une façon générale, un aspect essentiel de cette sénescence partielle, caractéristique des végétaux les plus évolués. Les modalités physiologiques de l'abscission varient avec les espèces mais aussi avec les conditions écologiques ce qui accroît l'intérêt d'une comparaison entre plantes de régions tempérées et tropicales. Cette étude pourrait peut être jeter une lumière nouvelle sur l'important problème de la sénescence chez les végétaux.

63. JOHNSON R.E., J.L. LYON (1962) - *Plant Physiol.*, 37, suppl., 36, 1962.
64. LANE H.C., W.C. HALL (1952) - *Science*, 116, 427-428, 1952.
65. LAIBACH F. (1933) - *Ber. Deut. Bot. Ges.* 51, 336-40, 1933.
66. LA RUE C.D. (1936) - *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.*, 22, 254-59, 1936.
67. LEINWEBER C.L., W.C. HALL (1955) - *Proc. 9 th Ann. Cotton Defol. conf.*, Memphis, 75-76, 1955.
68. LEINWEBER C.L., W.C. HALL (1959) - *Bot. Gaz.*, 120, I, 144-51, 1959.
69. LEINWEBER C.L., W.C. HALL (1959) - *Bot. Gaz.*, 120, II, 183-86, 1959.
70. LEINWEBER C.L., W.C. HALL (1959) - *Bot. Gaz.*, 121, III, 9-16, 1959.
71. LEOPOLD A.C. (1958) - *Ann. Rev. Plant Physiol.*, vol. 9, 281-310, 1958.
72. LEOPOLD A.C. (1961) - *Science*, 134, 1727-1732, 1961.
73. LEOPOLD A.C., S.L. LAM (1962) - *Physiol. Plantarum*, 15, 631-38, 1962.
74. LIVERMAN J.L., J. BONNER (1953) - *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.*, 39, 905-16, 1953.
75. LIVINGSTON G.A. (1950) - *Plant Physiol.*, 25, n° 4, 711-721, 1950.
76. LOUIE D.S. (1960) - *Pb. D. Diss. Univ. Calif. Los Angelès*, 1960.
77. LUCKWILL L.C. (1948) - *J. Hort. Science*, 24, 19-31, 1948.
78. MAI G. (1934) - *Jahrb. Wiss. Botan.*, 79, 681-713, 1934.
79. MASON T.G. (1922) - *Ann. Botany*, 36, 458-84, 1922.
80. MATZKE E.B. (1936) - *Am. J. Botany*, 23, 446-52, 1936.
81. MICHNER H.D. (1938) - *Am. J. Botany*, 25, 711-20, 1938.
82. MOHL H. von. (1960) - *Botan. Zeit.*, 18, 273-74, 1960.
83. MORGAN P.W., W.C. HALL (1963) - *Cotton defol. and Physiol. conf.*, Dallas, 1963.
84. MURNEEK, A.E. (1940) - *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 37, 432, 1940.
85. MYERS R.M. (1940) - *Bot. Gaz.*, 102, 323-38, 1940.
86. NIGHTINGALE G.T., R.B. FARNHAM (1936) - *Bot. Gaz*, 97, 477-517, 1936.
87. NITSCH J.P. (1953) - *Fruits*, 8, I, 91-97, 1953.
88. OLMSTED C.E. (1951) - *Bot. Gaz.* 112, 365-93, 1951.
89. OSBORNE D.J. (1955) - *Nature*, 176, 1161-63, 1955.
90. OSBORNE D.J. (1958) - *Trop. Agr.*, 35, 145-158, 1958.
91. OSBORNE D.J. (1958) - *J. Exp. Bot.*, 9, 446-57, 1958.
92. OSBORNE D.J., M. HALLAWAY (1961) *Plant Growth Regulation*, Iowa State University Press, Iowa, U.S.A., 328-37, 1961.
93. PFEIFFER H. (1928) - *Handb. der Pflanzen anatomie*, Abt. 1, Teil 2, Bd.5, Lief 22, (Gebruder, Borntraeger), Berlin, 336 p., 1928.
94. PILET P.E. (1961) - *Les Phytohormones de Croissance*, 398-523, (Masson), Paris, 1961.
95. PORTHEIM L. (1941) - *Ann. Bot.* 5, 35-46, 1941.
96. PRATT H.K. (1954) - *Plant Physiol.*, 29, n° 1, 16-18, 1954.
97. RILEY J.A., E.B. WILLIAMSON (1961) - *Proc. fifteenth Ann. Belt. Cotton Defol. and Physiol.*, conf. 1961.
98. ROSEN L.A., S.M. SIEGEL (1963) - *Plant Physiol.*, 38, 189-91, 1963.
99. ROSSETTER F.N., W.P. JACOBS (1953) - *Am. J. Botany*, 40, 276-80, 1953.

29. DAY B.E., L.C. ERICKSON (1954) - Bot. Gaz., 115, n° 3, 285-88, 1954.
30. DENNY F.E. (1933) - Contrib. Boyce Thompson Inst. 5, 297-312, 1933.
31. EATON F.M. (1955) - Ann. Rev. Plant Physiol., vol. 6, 299-328, 1955.
32. EATON F.M., N.E. RIGLER (1945) - Plant physiol., 20, 380-411, 1945.
33. ERICKSON L.C., B.L. BRANNAMAN (1960) - Proceedings of the Amer. Soc. Hort. Sci., 75, 222-29, 1960.
34. ESAU K. (1953) - Plant Anatomy, (J. Wiley ed.), New-York, 459, 1953.
35. FACEY V. (1950) - New Phytol., 49, 103-116, 1950.
36. GARDNER F.E., W.C. COOPER (1943) - Bot. Gaz., 105, 80-89, 1943.
37. GAUR B.K., A.C. LEOPOLD (1955) - Plant physiol., 30, 487-90, 1955.
38. GAWADI A.G., G.S. AVERY (1950) - Am. J. Botany, 37, 172-180, 1950.
39. GOODSPEED J.H., J.M. Mc GEE, R.W. HODGSON (1918) - Univ. Calif. public. Botany, 15, 439-450, 1918.
40. GORTER C.J. (1961) - Handb. der Pflanzenphysiologie, vol. XIV, 1103-09, (Springer-Verlag), Berlin, 1961.
41. GULL P.W., J.E. ADAMS (1945) - Mississippi Agr. Expt. Sta. Bul., 423, 14, 1945.
42. HADDOCK D.J. (1963) - Cotton Defol. Physiol. Conf. Dallas, 1963.
43. HALL W.C. (1952) - Bot. Gaz., 113, 310-322, 1952.
44. HALL W.C., H.C. LANE (1952) - Plant physiol., 27, 754-68, 1952.
45. HALL W.C., J.L. LIVERMAN (1956) - Plant physiol., 31, 471-76, 1956.
46. HALL W.C., G.B. TRUCHELUT, H.C. LANE (1953) - Texas Agr. Exp. Sta. Bul. 759, 1953.
47. HALL W.C., G.B. TRUCHELUT, C.L. LEINWEBER, F.A. HERRERO (1957) - Physiol. Plantarum, 10, 306-17, 1957.
48. HALL W.C., F.A. HERRERO, F.R.H. KATTERMAN (1961) - Bot. Gaz. 123, IV, 29-34, 1961.
49. HALL V.L., (1951) - Plant Physiol., 26, 677-86, 1951.
50. HECTOR J.M. (1936) - Introduction to the botany of field crops, vol. II, 872-76, 1936.
51. HEINICKE A.J. (1919) - Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 16, 76-83, 1919.
52. HENDRICKS S.B., H.A. BORTHWICK (1954) - Aspects of Synthesis and Order in growth, Dorotea Rudwick ed., 149-169, (Princeton Univ. Presse.), Princeton, New-Jersey, 1954.
53. HERRERO F.A. (1959) - Texas Agr. and Mechanical College. College Station, 1959.
54. HERRERO F.A., (W.C. HALL (1958) - Cotton Defol. and Physiol. Conf., Houston, 1958.
55. HERRET R.A., J.R. HATFIELD, D.G. CROSBY, A.T. VLITONS (1962) - Plant physiol., 37, 358-63, 1962.
56. HODGSON R.W. (1918) - Univ. Calif. Public. Bot., 6, 417-28, 1918.
57. JACOBS W.P. (1955) - Sci. Am., 193, 82-89, 1955.
58. JACOBS W.P. (1955) - Am. J. Botany, 42, 594-604, 1955.
59. JACOBS W.P. (1958) - Am. J. Botany, 45, 673-675, 1958.
60. JACOBS W.P. (1959) - Dev. Biol., 1, 517-33, 1959.
61. JACOBS W.P. (1962) - Ann. Rev. Plant Physiol., vol. 13, 403-36, 1962.
62. JACOBS W.P., J. A. SHIELD, D.J. OSBORNE (1962) - Plant physiol., 37, 104-106, 1962.

100. RUBINSTEIN B., A.C. LEOPOLD (1962) - *Plant Physiol.* 37 suppl., 36, 1962.
101. RUBINSTEIN B., A.C. LEOPOLD (1962) - *Plant Physiol.*, 37, 398-401, 1962.
102. RUBINSTEIN B., A.C. LEOPOLD (1963) - *Plant Physiol.*, 38, 262-67, 1963.
103. SACHER J.A. (1957) - *Science*, 125, 1199-1200, 1957.
104. SAMPSON H.C. (1918) - *Bot. Gaz.*, 66, 32-53, 1918.
105. SCOTT F.M., M.R. SCHROEDER, F.M. TURRELL (1958) - *Bot. Gaz.*, 109, 381-411, 1948.
106. SEQUEIRA L., T.A. STEEVES (1954) - *Plant Physiol.*, 29, 11-16, 1954.
107. SHOJI, K., F.T. ADDICOTT (1954) - *Plant Physiol.*, 29, 377-82, 1954.
108. SHOJI K., F.T. ADDICOTT, W.A. SWETS (1951) - *Plant Physiol.*, 26, 189-191, 1951.
109. SKOK J. (1943) - *Bot. Gaz.*, 194, 486-489, 1943.
110. STOREY J.B. (1957) - Ph. D. Diss. Univ. California, Los Angelès, 1957.
111. STROUN M. (1956) - Thèse Fac. Sci. Univ. Genève, 1956.
112. TANADA T., S.B. HENDRICKS (1953) - *Am. J. Botany*, 40, 634-38, 1953.
113. TERPSTRA W. (1956) - *Acta bot. neerl.*, 5, 157-170, 1956.
114. TISON A. (1900) - *Mém. de la Soc. linéenne de Normandie*, 20, 121-37, 1900.
115. TUKEY H.B. (1954) - *Plant regulators in agriculture.* (Wiley), New-York, 1954.
116. ULRICH R. (1952) - *La vie des fruits.* (Masson et Cie Ed.), Paris, 1952.
117. VAN STEVENINCK R.F.M. (1957) - *Bot. Gaz.*, 119, 63-70, 1957.
118. VENDRIG J.C. (1958) - *Proc. Kon. ned. Akad. Wet. C* 61, 288-99, 1958.
119. WYWYAN M.C. (1946) - *J. Pomol. Hort. Sci.*, 22, 11-37, 1946.
120. WEINTRAUB R.L. (1952) - *Bot. Gaz.* 113, I, 348-62, 1952.
121. WETMORE R., W.P. JACOBS (1953) - *Am. J. Botany*, 40, 272-76, 1953.
122. WHITING A.G., M. MURRAY (1948) - *Bot. Gaz.* 109, 447-73, 1948.
123. YAGER R.E. (1960) - *Plant Physiol.*, 35, 157-62, 1960.
124. YAGER R.E. (1960) - *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 1960.
125. YAGER R.E., R.M. MUIR (1958) - *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 99, 321-23, 1958.
126. YAGER R.E., R.M. MUIR (1958) - *Science*, 127, 82-83, 1958.