Zeitschrift: Archives des sciences et compte rendu des séances de la Société
Herausgeber: Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève
Band: 35 (1982)
Heft: 3

Artikel: Détection de l'état végétatif et floral de la feuille de l'épinard : emploi d'un indicateur biochimique

Autor: Karege, Félicien / Penel, Claude / Greppin, Hubert

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-740573

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 08.07.2025

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

Arch. Sc. Genève	Vol. 35	Fasc. 3	pp. 331-340	1982

DÉTECTION DE L'ÉTAT VÉGÉTATIF ET FLORAL DE LA FEUILLE DE L'ÉPINARD: EMPLOI D'UN INDICATEUR BIOCHIMIQUE

PAR

Félicien KAREGE, Claude PENEL et Hubert GREPPIN *

RÉSUMÉ

L'effet de quelques substances sur l'induction florale de l'épinard a été testé. L'apparition de l'état floral dans les feuilles a été détecté au moyen du changement de réponse des peroxydases basiques à 2 min de lumière rouge. Les résultats montrent que l'ouabaïne est sans effet sur l'acquisition de l'état floral, alors que le chlorure de lithium retarde cette acquisition. Si une seule feuille de la plante est induite photopériodiquement, elle est capable de transmettre l'état d'induction aux autres feuilles et à l'apex et cette transmission est retardée par le chlorure de lithium. L'induction de l'état floral, en conditions photopériodiques défavorables, par l'acide gibbérellique est également inhibée par le chlorure de lithium et par le dichlorophényldiméthylurée.

ABSTRACT

The effect of some substances was tested on the floral induction of spinach. The onset of the floral state in the leaves was detected by using the change of the basic peroxidase response to 2 min red light. The data show that ouabain has no effect on the floral state acquisition, while lithium chloride delays this acquisition. When a single leaf is photoperiodically induced, it is able to transmit the induced state to the other leaves and the apex and this transmission is slowed by lithium chloride. The floral induction under non-inductive photoperiod by gibberellic acid is also inhibited by lithium chloride and dichlorophenyldimethyluree.

INTRODUCTION

Le mécanisme de la floraison n'est pas encore clairement connu, malgré les nombreux travaux accomplis jusqu'à présent. Ceci concerne particulièrement la première partie du processus floral mettant en œuvre la production et la translocation du « stimulus floral », cette appellation pouvant recouvrir des réalités fort diverses (Champagnat et Jacques, 1979). Au vu des difficultés rencontrées, nous avons défini pour notre part une certaine méthodologie dans l'approche de ce problème, ainsi que de nouvelles hypothèses concernant la nature éventuelle du phénomène. Nos

* Laboratoire de Physiologie végétale, Université de Genève, 3, place de l'Université, CH-1211 Genève 4.

recherches sont focalisées depuis une quinzaine d'années sur une plante de jour long, l'épinard (Greppin, 1975; Greppin *et al.*, 1978).

Dans un premier temps, selon la même procédure que d'autres chercheurs, nous nous sommes intéressés à caractériser l'acquisition de l'état floral par le méristème caulinaire, puisque c'est par son examen que l'on peut savoir si une plante a été induite à fleurir. Grâce à l'examen histologique, cytochimique, biochimique et ultrastructural, il nous a été possible de préciser l'enchaînement d'un certain nombre d'événements se produisant dans le méristème caulinaire lors de l'évocation, puis de l'embryogenèse florales (Auderset et Greppin, 1976, 1977; Auderset *et al.*, 1980). Alors que la photopériode critique de l'épinard que nous utilisons est de l'ordre d'une douzaine d'heures de lumière, il est déjà possible de détecter dans le méristème caulinaire des événements biochimiques liés à l'évocation florale après quinze heures de lumière, soit trois heures après le début de la production du stimulus floral. Cette dernière peut être déclenchée dans la feuille de l'épinard en agissant par voie photopériodique (allongement de la durée du jour), thermique (abaissement de la température: $+5°$ C) ou chimique (acide gibbérellique). La nature du stimulus floral est inconnue et la caractérisation des feuilles induites est pour le moment problématique. Parallèlement à l'étude du méristème nous nous sommes intéressés à la caractérisation de la transition, dans la feuille, de l'état végétatif à l'état floral, en recherchant des événements précoces pouvant servir de marqueur de cette nouvelle situation. Nous avons remis à une étape ultérieure l'examen même de la nature exacte du stimulus floral.

Dans cette optique, nous avons tout d'abord tenté de mettre en évidence, dans la feuille, l'apparition de protéines spécifiques nouvelles lors de l'induction photopériodique ou thermique (Balet et Greppin, 1976, 1977, 1979, 1980). Il faut attendre plus de dix-huit heures de lumière continue pour mettre en évidence des protéines spécifiques de l'état floral et l'induction du méristème caulinaire peut se faire malgré un traitement de la feuille par des agents inhibiteurs de la transcription ou de la traduction. Nous avons donc été amenés à l'idée que si l'expression de l'état floral dépend étroitement de la production de protéines spécifiques, par contre l'initiation et l'induction du processus dans la feuille, du moins dans un premier temps (environ six heures), ne font pas appel à un tel mécanisme. Par conséquent tout est déjà en place dans les cellules foliaires à l'état végétatif; à la suite de signaux provenant de l'environnement (photopériode, éclairement de qualité et d'intensité diverses, thermopériode, température critique, stress divers, etc.), selon les cas en fonction d'un programme précis (existence d'« horloges biologiques »), il y a mise en jeu des automatismes cellulaires et organiques, indépendante de la production de protéines spécifiques nouvelles, représentés par l'ensemble des mécanismes de régulation immédiate (voies électrochimiques, ioniques, conformationnelles et structurelles) et à court terme (essentiellement la voie hormonale et métabolique). Il en résulterait, selon l'alignement et la nature des signaux de l'environnement, des changements

dans les propriétés des systèmes membranaires et colloïdaux (organisation, structure, fonctionnement, création de molécules nouvelles par démasquage de groupements réactifs non fonctionnels, modification des récepteurs membranaires, etc.), mettant en place un nouveau réseau de relations métaboliques (changement de la compartimentation des diverses activités) cellulaires et organiques, amenant un nouveau type de fonctionnement correspondant à l'état floral, lequel sera stabilisé par des protéines spécifiques nouvelles (mise en jeu de la régulation génique; Greppin et Gagliardi, 1980).

Les événements primaires de l'induction florale nous semblent donc liés à la mise en jeu, par le biais de changements membranaires et des conséquences qui en découlent, des mécanismes immédiats et à court terme de régulation cellulaire, tissulaire et organique (charge énergétique, équilibre rédox, compartimentation ionique, métabolique et hormonale, état et hétérogénéité des populations d'enzymes, etc.). La complexité du problème nous interdit actuellement de spéculer sur la nature même du stimulus floral. Nous préférons rechercher dans la feuille un critère fonctionnel (puisque nous n'avons pas pu détecter de protéines nouvelles durant cette période) nous permettant de savoir, dès l'origine de l'événement, si une feuille est induite ou non. Il faut que ce marqueur soit toujours associé à l'induction, quel que soit le mode utilisé pour ce faire (photopériode, température, substances chimiques) et qu'il n'apparaisse jamais à l'état végétatif, quelles que soient les conditions de vie de la plante. Nous avons utilisé comme test la photomodulation immédiate de l'activité peroxydasique basique des feuilles de l'épinard. La peroxydase peut être associée aux membranes, et son activité peut être contrôlée par le phytochrome, qui peut aussi être associé à des récepteurs membranaires et contrôlé par la lumière (660 nm, 730 nm). Il avait été observé en 1973 (Penel et Greppin) que les lumières rouge claire et rouge sombre modulaient de manière différente l'activité peroxydasique avant et après induction florale. Ce changement de régulation immédiate se produisait aux environs de la photopériode critique de l'épinard, c'est-à-dire dès l'origine de l'induction dans la feuille amenant à la production du stimulus floral. Les travaux que nous présentons ici font suite à d'autres qui avaient précisé l'emploi possible de ce marqueur biochimique pour caractériser l'acquisition de l'état induit (Penel et Greppin, 1974, 1979; Karege *et al.* 1979, 1982*a*, 1982*b*).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les épinards (*Spinacia oleracea*, var Nobel) sont cultivés en phytotron à 20° C, 4000 lux de lumière fluorescente et 70% d'humidité relative. Les plantes sont utilisées après 4 semaines en jours courts (JC: 8 h. de lumière-16 h. d'obscurité). L'induction photopériodique s'obtient en laissant ces plantes sous une lumière continue (LC). Dans le cas de l'induction par une seule feuille, les plantes sont placées dans une boîte fermée, munie d'ouvertures permettant d'exposer une feuille à la LC.

Les traitements chimiques sont effectués par vaporisation sur les feuilles, généralement à la fin des JC, ou au moment du transfert en LC, Karege (1981).

La lumière rouge (R) utilisée pour irradier les plantes est obtenue avec un projecteur Prado (Leitz) muni d'un filtre interférentiel B40 de Balzers ayant un maximum de transmission à 659 nm (0.045 W/m^2).

L'extraction et la mesure des peroxydases basiques ont été déjà abondamment décrites (Penel et Greppin, 1973; Karege, 1981). En bref, les feuilles sont broyées dans une solution contenant 50 mM de Na_2CO_3 et 50 mM de NaCl. Après centrifugation à 10 000 g pendant 10 min, une quantité déterminée de CM Sephadex C50 est ajoutée aux extraits. Les protéines basiques retenues par l'échangeur d'ions sont éluées avec 2 ml de NaCl 1 M. Les peroxydases sont alors mesurées avec le mélange gaïacol-H_2O_2 et les protéines basiques avec la méthode de Hartree (1972). L'activité spécifique des peroxydases basiques ainsi obtenue est comparée chez des plantes irradiées par de la lumière rouge et chez des plantes témoins non-irradiées et broyées au même moment. L'effet de l'irradiation est exprimé en pour cent de variation par rapport au témoin.

RÉSULTATS

Le tableau I montre l'action d'un éclairement de deux minutes de lumière rouge sur l'activité des peroxydases basiques mesurée immédiatement après l'irradiation dans des feuilles de plantes à l'état végétatif (TJC) et dans des feuilles de plantes transférées en lumière continue (TLC). Nous constatons qu'à l'état végétatif la lumière rouge claire inhibe l'activité peroxydasique alors que celle-ci est stimulée à l'état floral. L'induction de la feuille est pleinement réalisée après quinze heures de LC. Les effets de l'ouabaïne et du chlorure de lithium sont très différents. Alors que le premier composé n'a pas d'effet sur la floraison et sur la réponse des peroxydases (jusqu'à 10^{-3} M), le chlorure de lithium est fortement inhibiteur comme l'atteste l'examen des méristèmes caulinaires et le retard dans l'inversion de la réponse peroxydasique après seulement 72 h. de LC. Un travail préalable (Karege, 1981) a permis d'établir une relation précise entre l'état du méristème et l'apparition dans la feuille du changement de la régulation des peroxydases basiques par la lumière rouge claire.

Qu'en est-il maintenant, non pas de l'acquisition par une feuille de l'état induit, mais de la transmission de cet état d'une feuille induite aux autres feuilles de la même plante et au méristème apical, cible du stimulus floral? Pour étudier ce transfert nous avons utilisé un dispositif qui permet de cacher toutes les feuilles sauf une (feuille la plus âgée) et nous avons répété l'expérience présentée précédemment. Les tableaux II et III résument les résultats obtenus. Alors que dans une plante entièrement soumise à la LC toutes les feuilles sont induites après 14 h. de lumière, il faut attendre 16 h. pour observer le même phénomène dans la feuille placée seule

TABLEAU I

Traitement	Effet de 2 min. R (Δ%)						
	0	15	24	48	72	96	120h
T_{LC}	-31,1	+29,3*	+28,0*	+32,7*	+31,4*	+25,1*	+27,0*
T_{JC}	-28,4	-27,3	-21,0	-31,4	-30,9	-27,4	-37,1
Ouab. 10^{-4}M	-30,4	+25,0*	+23,0*	+36,4*	+29,4*	+29,7*	+32,1*
LiCl 10^{-4}M	-27,1	-25,8	-21,5	-30,0	+27,1*	+30,7*	+28,0*

* Feuilles induites

Effet de 2 min. R sur l'activité des peroxydases basiques des plantes traitées au LiCl 10^{-4}M ou à l'ouabaïne 10^{-4}M, transférées en photopériode continue et broyées après différentes périodes de LC. T_{LC} et T_{JC} signifient respectivement plantes témoins en lumière continue et en jours courts. Les résultats représentent le pourcentage d'écart des plantes irradiées par rapport aux plantes non irradiées broyées en même temps. Max. d'écart entre témoins: 5%. Chaque valeur est la moyenne de 5 analyses.

en LC et 60 h. pour que les feuilles de la même plante maintenues en JC soient induites. Si l'on examine le méristème à ce moment, celui-ci est encore à l'état végétatif sur le plan histologique. L'emploi des inhibiteurs (tableau III) met en évidence que l'ouabaïne n'a pas d'effet sur le transfert de l'état induit, contrairement au chlorure de lithium. Non seulement ce composé empêche, pendant un certain temps, l'induction florale de la feuille (LC), mais encore il retarde le transfert du stimulus floral jusqu'aux autres feuilles et au méristème apical, restés en JC. Nous rappelons ici que les expériences de greffe de feuilles induites ont montré qu'il était possible de transférer l'état floral à des feuilles non-induites, certains ont même parlé « d'infection florale ». Chez l'épinard, la translocation de l'état floral d'une seule feuille à l'ensemble de la plante prend environ une quarantaine d'heures (s'agit-il d'un déplacement acropète unique ou de l'évolution de flux antagonistes activateurs et inhibiteurs de la floraison?). La présence de chlorure de lithium allonge cette période de plus de cinq jours. Le retard est nettement plus fort comparé aux feuilles soumises à la LC et traitées au chlorure de lithium (tableau I).

Si l'on peut inhiber (JC) ou déclencher (LC) l'induction florale par voie photopériodique, il est aussi possible d'agir par voie chimique (JC). L'épinard peut être induit en JC par un traitement à l'acide gibbérellique (AG) et un inhibiteur de la photosynthèse (photosystème II): le dichlorophényldiméthylurée (DCMU), peut bloquer l'effet inducteur de la LC. Nous avons déjà eu l'occasion de présenter les effets de l'acide gibbérellique sur l'induction florale des feuilles et des méristèmes caulinaires de l'épinard en JC (Karege *et al.*, 1982*a*). Le test de photomodulation

TABLEAU II

Heures de LC.	Plantes avec toutes les feuilles en LC	Plantes avec 1 feuilles en LC. et les autres en JC.	
		Feuilles JC	Feuilles LC
10 h.	-22,7	-30,1	-27,1
14 h.	+12,5*	-29,7	-21,3
16 h.	+24,6*	-31,7	+26,4*
24 h.	+30,3*	-36,1	+27,4*
32 h.	+31,4*	-30,7	+28,7*
48 h.	-	-29,1	+31,4*
60 h.	-	+32,1*	+30,4*
68 h.	-	+30,3*	+33,7*

* Feuilles induites

Effet de 2 min. R sur les peroxydases basiques des plantes en JC ayant la feuille la plus âgée en LC. Les résultats sont exprimés comme dans le tableau I.

immédiate de l'activité des peroxydases basiques peut être utilisé pour détecter l'acquisition de cet état sous l'action de cette hormone. Nous présentons ici l'interaction entre l'AG qui, chez certaines plantes en rosette de jour long, favorise le processus d'induction florale et le chlorure de lithium qui, apparemment, empêche la translocation du stimulus floral et retarde l'induction photopériodique dans la feuille. La figure 1 présente le protocole expérimental utilisé et le tableau IV les résultats obtenus comparés à des témoins laissés en jour court (état végétatif) et non traités par l'AG et le chlorure de lithium ou n'ayant subi que la seule action de l'hormone (état floral). Nous observons que le lithium donné avant ou pendant la pulvérisation de l'AG rend les feuilles traitées insensibles à l'action stimulatrice de cette hormone chez l'épinard. Au contraire, si l'hormone est donnée seize heures avant l'inhibiteur (au début de la nuit longue du JC), la réponse est différente: la plante s'induit. L'action de l'hormone est devenue irréversible et l'inhibiteur employé incapable d'agir. Si nous utilisons un autre inhibiteur, le DCMU, qui inhibe l'induction photopériodique chez les plantes de jour long, nous constatons que le type d'interaction avec l'AG est de nature différente (tableau V). Le DCMU empêche l'induction florale pendant deux jours, lorsque les feuilles sont placées en lumière continue. L'application simultanée d'AG accélère la levée de l'inhibition que l'on

TABLEAU III

Heures de LC	Ouabaïne 10^{-4}M		LiCl 10^{-3}M	
	FEUILLES EN			
	LC	JC	LC	JC
16 h.	+30,2*	-18,1	-31,3	-27,1
24 h.	+27,1*	-24,3	-30,4	-28,3
32 h.	+36,3*	-27,1	-37,2	-28,7
48 h.	+42,1*	-23,1	-36,1	-26,4
56 h.	+30,3*	+30,3*	+29,7*	-31,4
72 h.	+31,4*	+34,1*	+28,1*	-24,5
96 h.	+33,1*	+33,4*	+27,2*	-33,3
120 h.	+32,4*	+29,4*	+30,3*	-37,1
168 h.	-	-	-	+32,1*

* Feuilles induites

Effet de 2 min. R sur les peroxydases basiques des plantes en JC avec la feuille la plus âgée en LC. Cette dernière a reçu de l'ouabaïne ou du LiCl. Les extractions sont faites à différentes périodes de LC. Les résultats sont exprimés comme dans le tableau I.

TABLEAU IV

Heures de traitement à l'A.G.	Test après 3j Δ%	4j Δ%	6j Δ%
1: -16 h.	+32,2*	+27,4*	+28,3*
2: 0 h.	-30,3	-36,1	-31,4
3: + 8 h.	-29,4	-33,3	-32,7
4: +24 h.	-25,3	-30,7	-28,6
Témoins (-AG; -LiCl)	-29,8	-23,4	-27,3
A.G. seul	+32,4*	+29,8*	+43,0*

* Feuilles induites

Effet de 2 min. de R sur les peroxydases basiques des feuilles d'épinards traitées à l'A.G.3 (10^{-5}M) et au LiCl (10^{-3}M). Les résultats expriment le pourcentage d'écart entre plantes irradiées et plantes non irradiées broyées au même moment. Ecart entre témoins: 5%. Valeurs moyennes de 5 analyses. Les heures sont comptées à partir du 1er traitement au LiCl (voir Fig. 1).

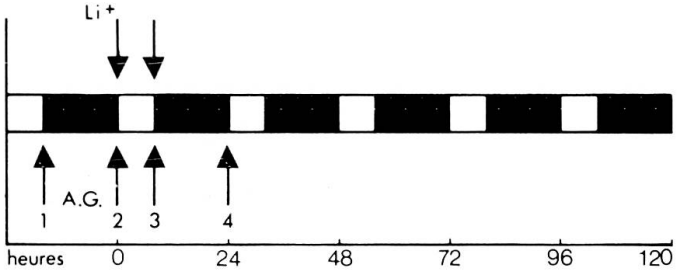

FIG. 1. — Protocole du temps de traitement des plantes à l'A.G. et au LiCl. (Le temps 0 correspond au 1er traitement au lithium). Dans un cas l'A.G. a été donné 16 h. avant le lithium (−16 h.). Le traitement est fait par vaporisation des solutions aqueuses sur les feuilles. Le 1er dosage a été fait après 72 h.

peut déjà observer chez les plantes placées en LC en présence de DCMU. Par contre, en JC la situation est différente, le DCMU semble jouer le même rôle que le chlorure de lithium (cf. tableau IV).

TABLEAU V

Traitement	Test après 1j. Δ%	2j. Δ%	3j. Δ%
LC: + DCMU	-29,4	-31,0	+43,4*
+ DCMU + A.G.	-37,4	+34,7*	+31,9*
JC: + A.G.	-45,7	-31,7	+30,8*
+ DCMU + A.G.	-28,7	-26,4	-27,8

* Feuilles induites

Effet de 2 min. de R sur les peroxydases basiques des feuilles d'épinard, de JC ou transférées en LC et traitées avec du DCMU, de l'A.G., ou les deux à la fois. Les résultats sont exprimés comme dans le tableau I.

DISCUSSION

Les résultats obtenus confirment et élargissent les travaux antérieurs, ils permettent de vérifier la validité de l'emploi du test biochimique que nous proposons pour détecter et caractériser l'acquisition de l'induction florale dans les feuilles de l'épinard quelles que soient les voies utilisées pour enclencher ou inhiber ce phé-

nomène. L'emploi d'inhibiteurs de la perméabilité membranaire permet d'établir une relation entre la voie de production et de translocation du stimulus floral et la voie des transmissions rapides et à court terme entre feuilles (Karege *et al.*, 1982*b*). Si l'ouabaïne n'a aucune action, tel n'est pas le cas du chlorure de lithium, lequel inhibe aussi bien l'élaboration du stimulus floral que son transport. L'action de ce composé sur les systèmes vivants a été largement décrite, particulièrement chez les animaux où un grand nombre de processus physiologiques sont perturbés. Chez les plantes son action est moins bien connue. Ainsi, il ralentit les rythmes internes du Kalenchoe (Engelmann, 1972), il supprime la préséance des bourgeons axillaires chez *Bidens pilosus* (Desbiez et Thellier, 1977) il annule l'augmentation de l'activité peroxydasique lors de la thigmomorphogénèse (Boyer *et al.* 1979) et il perturbe le transport du méthyl-glucose chez *Pelargonium zonale* (Carlier et Thellier, 1979). Un modèle a été proposé fondé sur l'antagonisme avec le potassium. En 1970, Kandeler a montré l'inhibition de la floraison par le lithium chez *Lemna gibba* (plante de jour long). Chez *Lemna perpusilla* (plante de jour court), placé en jour long, le même composé stimule la floraison. Kandeler interprète ces résultats en relation avec le phytochrome dont l'action serait bloquée à la suite de modifications des propriétés membranaires. Les perturbations de la distribution ionique et les modifications des propriétés membranaires semblent être la cible de cet inhibiteur.

Les mécanismes d'action de l'acide gibbérellique ainsi que son influence sur l'induction florale ne sont pas encore clairement connus. Certains travaux (Neumann et Niedon, 1974) ont montré qu'il modifie la distribution ionique (potassium et calcium). L'AG et la lumière rouge claire (via le phytochrome) semblent procéder par un même mécanisme, à savoir la redistribution ionique à l'intérieur de la cellule. Cette redistribution ionique est modifiée par la présence de lithium qui empêche par exemple l'entrée du potassium et d'autres ions, selon le modèle proposé par Thellier et Desbiez (1977). L'interaction entre l'AG et le chlorure de lithium semble indiquer que le réseau membranaire est impliqué dans l'induction florale et qu'une action structurante plus ou moins irréversible est exercée sur le système cellulaire et symplastique. L'effet du DCMU apparaît complexe. Son interprétation dépend à la fois de l'éclaircissement des connaissances sur son action dans l'activité photosynthétique et sur les propriétés membranaires. En conclusion, au vu du présent travail et des précédents, il nous paraît évident que le test biochimique que nous proposons est un excellent marqueur permettant de caractériser l'état induit d'une feuille chez l'épinard. D'autre part, l'étude précise des interactions entre la peroxydase, les membranes, le phytochrome, la gibbérelline et le chlorure de lithium nous semble une voie très prometteuse dans la compréhension des événements primaires menant à la production du stimulus floral ainsi qu'à la compréhension du mode de propagation de l'état floral à travers la plante jusqu'au méristème apical.

BIBLIOGRAPHIE

AUDERSET, G. et H. GREPPIN (1976). Etude de l'apex caulinaire de l'épinard avant et après l'induction florale. *Saussurea* ,7, 73-103.

AUDERSET, G. et H. GREPPIN (1977). Effet de l'induction florale sur l'évolution ultrastructurale de l'apex caulinaire de *Spinacia oleracea*, Nobel. Protoplasma 91, 281-301.

AUDERSET, G., P. B. GAHAN, A. L. DAWSON and H. GREPPIN (1980). Glucose-6-phosphate dehydrogenase as an early marker of floral induction in shoot apices of *Spinacia oleracea* var. Nobel. *Plant Sci. Letters*, 20, 109-113.

BALET, A. et H. GREPPIN (1976). Etude immunochimique de l'induction photopériodique chez *Spinacia oleracea*. *Saussurea*, 7, 65-72.

BALET, A. et H. GREPPIN (1977). Etude immunochimique de l'induction florale chez *Spinacia oleracea*. *Saussurea*, 8, 57-64.

BALET, A. et H. GREPPIN (1979). Caractérisation immunochimique de l'état végétatif et floral de la feuille de l'épinard. *Saussurea*, 10, 1-9.

BALET, A. et H. GREPPIN (1980). Etude immunochimique de la floraison chez *Perilla nankinensis*. *Saussurea*, 11, 63-70.

BOYER, N., B. CHAPELLE and T. GASPAR (1979). Lithium inhibition of the thigmomorphogenetic response in *Bryonia dioica*. *Plant Physiol.*, 63, 1215-1216.

CARLIER, G. et M. THELLIER (1979). Li^+ perturbation of the induction of a Me-glucose transport during aging of foliar disk of *Pelargonium zonale*. *Physiol. Vég.*, 17, 13-26.

CHAMPAGNAT, P. et R. JACQUES (1979). La physiologie de la floraison. Editions du CRNS, Paris.

DESBIEZ, M. O. et M. THELLIER (1977). Induced precedence between cotyledonary buds: ionic or ouabaïn treatments and memorisation effect. In Echanges ioniques transmembranaires chez les végétaux, eds, M. Thellier, A. Monnier, M. Demarty et J. Dainty. CNRS Paris.

ENGELMANN, W. (1972). Lithium slows down the *Kalanchoe* clock. Z. Naturforsch. 25b, 447.

GREPPIN, H. (1975). La floraison: ébauche d'une nouvelle stratégie. *Saussurea*, 6, 245-252.

GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON et C. PENEL (1978). Changement d'état membranaire et mécanisme de la floraison. *Saussurea*, 9, 83-101.

GREPPIN, H. et R. GAGLIARDI (1980). Quelques aspects de la régulation chez les plantes supérieures. *Saussurea*, 11, 43-48.

HARTREE, E. F. (1972). Determination of protein: A modification of the Lowry method that gives a linear photometric response. *Anal Biochem.*, 48, 422-427.

KANDELER, R. (1970). Die Wirkung von Lithium und ATP auf die Phytochromsteuerung der Blütenbildung. *Planta*, 90, 203-207.

KAREGE, F. (1981). L'activité peroxydasique: indicateur de floraison et d'inter-relations organiques chez *Spinacia oleracea*. Thèse Université de Genève.

KAREGE, F., C. PENEL et H. GREPPIN (1979). Reaction of a peroxidase activity to red and far red light in relation to the floral induction of spinach. *Plant Sci. Letters*, 17, 37-42.

KAREGE, F., C. PENEL et H. GREPPIN (1982a). Floral induction in spinach leaves by light, temperature and gibberellic acid: use of the photocontrol of basic peroxidase activity as biochemical marker. Z. *Pflanzenphysiol.*, 107, 357-365.

KAREGE, F., C. PENEL et H. GREPPIN (1982b). Rapid correlation between the leaves of spinach and the photocontrol of a peroxidase activity. *Plant Physiol.*, 69, 437-441.

PENEL, C. et H. GREPPIN (1973). Action des lumières rouge et infrarouge sur l'activité peroxydasique des feuilles d'épinard avant et après l'induction florale. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 83, 253-261.

PENEL, C. et H. GREPPIN (1974). Variation de la photostimulation de l'activité des peroxydases basiques chez l'épinard. *Plant Sci. Letters*, 3, 75-80.

PENEL, C. et H. GREPPIN (1979). Effect of calcium on subcellular distribution of peroxidases. *Phytochem.*, 18, 29-33.