Zeitschrift: Archives des sciences et compte rendu des séances de la Société
Herausgeber: Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève
Band: 52 (1999)
Heft: 1

Artikel: Activité électrique et floraison
Autor: Greppin, Hubert / Wagner, Edgar / Degli Agosti, Robert
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-740104

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: 05.08.2025

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

Archs Sci. Genève	Vol. 52	Fasc. 1	pp. 29-40	Mai 1999

Communication présentée à la séance du 25 mars 1999

ACTIVITÉ ELECTRIQUE ET FLORAISON

PAR

Hubert GREPPIN*, Edgar WAGNER, Robert DEGLI AGOSTI* & Patrick FAVRE***

ABSTRACT

Electrical activity and flowering. - Plasmalemma and surface electrical biopotentials have been measured in *Spinacia oleracea*, *Phaseolus vulgaris* and *Chenopodium murale*. Both ultradian and circadian oscillations were observed. The structure of the light off induced electrical perturbation seems to be under the control of circadian property of the plasmalemma and could be enslaved by the light/dark photoperiodic cycle. The connection with the flowering process is hypothesized as a model for a coded frequency communication between leaves and apices (flowering evocation).

Key-words: electrical biopotential, plasmalemma, ultradian oscillations, circadian rhythm, flowering, photoperiodism.

INTRODUCTION

Les systèmes cellulaires sont caractérisés par le fait qu'ils échangent, sans arrêt, de la matière, de l'énergie, voire de l'information avec leur environnement interne et externe. Situés thermodynamiquement hors de l'équilibre (GREPPIN *et al.*, 1993), ils doivent, sans cesse, recevoir et débiter de l'énergie et par ce biais, créer des gradients rédox et de pH et, d'une manière générale des gradients électrochimiques, sources d'entropie négative, au dépens de l'environnement extérieur (BONE & ZABA, 1992; CAPLAN *et al.*, 1995; WALZ *et al.*, 1995).

Près de la moitié de l'énergie produite par le métabolisme respiratoire et photosynthétique sert à cela. Il en résulte, dans les différents compartiments cellulaires, le maintien d'une certaine homéostasie et rhéostase cellulaires, hors de l'équilibre, et qui se traduit par l'existence d'un potentiel électrique membranaire (chloroplaste, mitochondrie, vacuole, noyau) dont le mieux connu est celui du plasmalemme à la périphérie de la cellule. Ce dernier est de l'ordre de -40 à -160 mv (au repos) chez les végétaux, selon la nature et le travail de la cellule: l'intérieur de la membrane étant négatif, l'extérieur positif. Des dépolarisations et repolarisations séquentielles d'une région de la membrane, pouvant même se propager (potentiel d'action) selon les cas, apparaissent de manière spontanée ou à la suite d'une perturbation de l'environnement interne ou externe de

* Laboratoire de biochimie et physiologie végétales, place de l'Université 3, CH-1211 Genève 4 Suisse. Hubert.Greppin@bota.unige.ch

** Institut für Biologie II, Universität Freiburg im Br., Schänzlestrasse 1, D-79104, Germany.

la plante (PICKARD, 1973; AIMI & SHIBASAKI, 1975; TREBACZ, 1989; SIMONS, 1992; RATAJCZAK *et al.*, 1997; TREBACZ *et al.*, 1997). Enfin, l'ensemble des cellules induisent un faible potentiel électrique de surface de la plante, ainsi qu'un gradient électrique entre la racine et l'apex (MEYLAN, 1971).

Pendant le jour, deux moteurs principaux: chloroplastes et mitochondries entretiennent cet équilibre dynamique, le premier étant le plus puissant; la nuit, seules les mitochondries réalisent ce travail. L'induction florale par voie photopériodique est associée à des changements importants de la charge énergétique et rédox, de même que de nombreuses propriétés physico-chimiques et biochimiques de la membrane plasmique (LARSSON & MÖLLER, 1990; LESHEM, 1992; VAN DEN DRIESSCHE *et al.*, 1996; VIGH *et al.*, 1998; VIE, 1999), en particulier les ATPases à protons. Il a donc paru intéressant de mieux caractériser la réponse électrique du plasmalemme dans différentes contraintes de l'environnement (GREPPIN *et al.*, 1978; MILLET & GREPPIN, 1990; PENEL & GREPPIN, 1991; CRESPI & GREPPIN, 1994; BELLAMINE & GREPPIN, 1997).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Plantes

Epinards (*Spinacia oleacera*, L) cultivés pendant 4 semaines dans un phytotron: Température, 20±0,5°C; humidité: 70±5% à la lumière et 50±5% à l'obscurité. L'illumination est faite par des tubes *Sylvania*, TL-33, daylight, 40W donnant 6000 lux au niveau des plantes. Différentes durées du jour sont produites (jours courts de 8 h., 16 h. d'obscurité; transfert inducteur en lumière continue; transfert de plantes induites en lumière continue, en jours courts de 8 h., 16 h. d'obscurité. (NOVAK & GREPPIN, 1978, 1979; FAVRE, 1997).

Haricots (*Phaseolus vulgaris*, L) cultivés pendant 3 semaines dans un phytotron dans les mêmes conditions que précédemment (GREPPIN *et al.*, 1996b).

Chénopodes (*Chenopodium murale*) cultivés pendant 3 semaines. Les mesures sont faites à l'état végétatif: traitement photopériodique, 5 h. de lumière et 19 h. d'obscurité, et à l'état floral, 7 h. de lumière et 17 h. d'obscurité (WAGNER *et al.*, 1998).

Mesures électriques

Le potentiel électrique du plasmalemme de cellules du mésophylle de feuilles d'épinard est mesuré à l'aide de microélectrodes (A_g/A_gCl) métalliques et de microcapillaires de verre (0,5 M KCl): résistance de pointe de 30 MΩ. Le signal est enregistré par un électromètre de Keythley ($10^{12}\Omega$).

La mesure du potentiel électrique de surface de la tige du haricot se fait avec des électrodes de contact liées à du coton entourant la tige (KCl, 0,01 M) sur une largeur de 3mm. L'électromètre à haute impédance est muni d'un filtre éliminant les fréquences du réseau électrique (50Hz). La mesure se fait dans une enceinte climatisée. Dans le cas du chénopode, il est procédé de même avec des électrodes de platine et un gel de contact. On mesure le potentiel de surface entre le pétiole d'une feuille et l'entre-nœud situé en dessous. L'électrode de référence est située à la base de la plante dans le pot.

RÉSULTATS

Rythmes ultradiens

Le potentiel électrique du plasmalemme de feuilles d'épinard manifeste, au repos, des petites fluctuations périodiques (variations de potentiel), de type ultradien, durant le jour et la nuit (Fig. 1). Le tableau I résume les différentes valeurs observées à l'état végétatif ($2{,}18.10^{-3}$ Hz; $8{,}35.10^{-4}$ Hz), en jours courts, et lors de l'induction florale par transfert en lumière contiue; l'épinard étant une plante de jours longs. Après induction, le transfert de lumière continue en jours courts ne permet pas de revenir au rythme initial, en présence de lumière. Le plasmalemme présente donc des propriétés oscillatoires différentes, lorsque la plante est induite à fleurir.

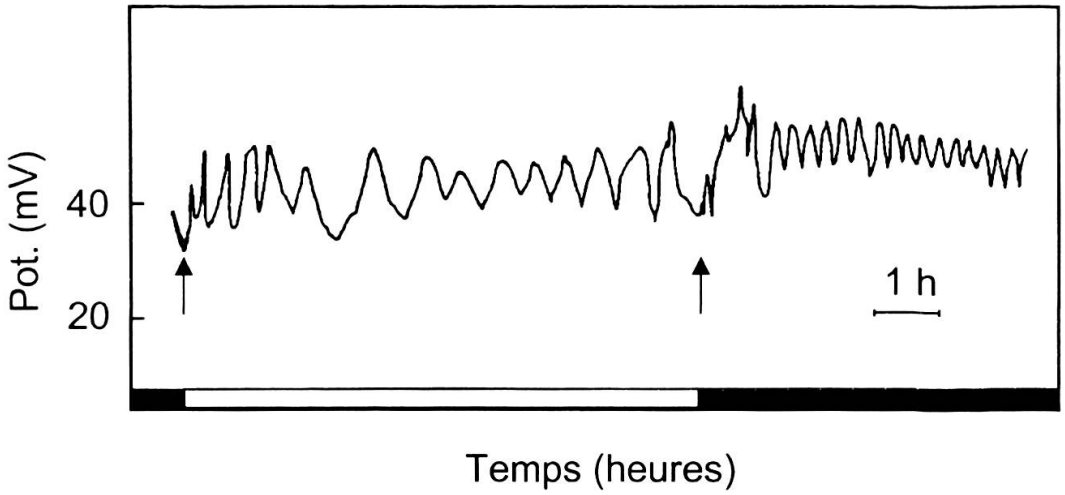

FIG. 1.

Enregistrement du potentiel électrique membranaire de feuille d'épinard (plante âgée de 4 asemaines) à l'état végétatif. Jours courts (8 h. lumière; 16 h. obscurité). Flèches: enclenchement et déclenchement de la lumière.

Enclenchement et déclenchement de la lumière

Le passage du jour à la nuit (light off) et de la nuit au jour (light on) sont des moments critiques pour les plantes à sensibilité photopériodique (entretien et ajustement des rythmes biologiques par le biais d'horloges endogènes à fondement génétique et thermocompensées) puisque ces signaux peuvent provoquer l'initiation de l'induction photopériodique foliaire qui est à la base du processus de floraison, lorsque les signaux (émis par la feuille) arrivent dans l'apex méristématique (évocation puis morphogenèse florales). La Fig. 2 montre les effets de ces transitions obscurité/lumière et vice versa sur la variation du potentiel de surface de la tige du haricot, lequel a une polarité inverse du potentiel membranaire dont il est issu (fluctuation du sens de la polarité électrique provoquée par le light on ou le light off). Une analyse de la relation entre l'amplitude et la durée du signal global lors de light off est présentée dans la Fig. 3. Celui-ci a été décomposé arbitrairement en 5 segments dont nous observons l'évolution pour des light

TABLEAU I.

Oscillation du potentiel électrique membranaire

Mesure de la fluctuation périodique du potentiel membranaire de repos, au cours de la journée (épinard), suivant différents traitements nyctophotopériodiques et à l'état végétatif et floral.

Etat	Conditions	Cycles/24 heures
Végétatif	16 heures obscurité	188,5 ± 8,3
	8 heures lumière	72,2 ± 1,2
Induction florale	16 heures obscurité	
	+ 10 heures lumière	107,7 ± 8,6
	+ 20 heures lumière	67,9 ± 5,1
	+ 30 heures lumière	96,0 ± 3,8
Floral	24 heures lumière	120,5 ± 5,3
		77,0 ± 9,2
	Endorythme:	
	25,2 ± 0,9 heures	
Floral	Transfert en jours courts:	198,6 ± 4,4
	16 heures obscurité	42,9 ± 4,7
	8 heures lumière	198,8 ± 4,2
	16 heures obscurité	58,2 ± 4,4
	8 heures lumière	

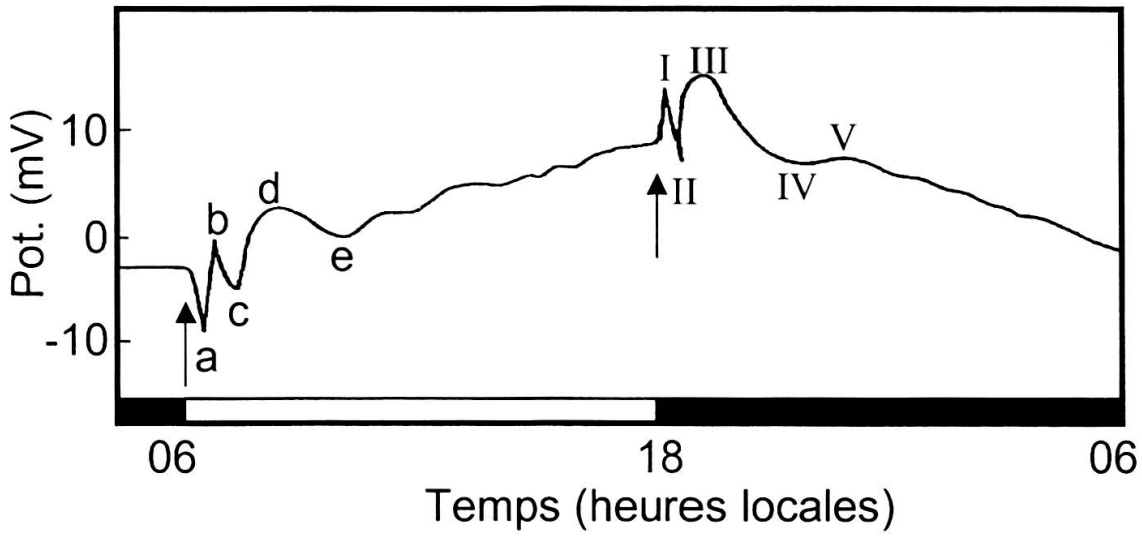

FIG. 2.

Effet de l'enclenchement et du déclenchement de la lumière sur le potentiel de surface de la tige du haricot (photonyctopériode de 12 h.; plantes âgées de 3 semaines). Décomposition arbitraire de la variation du potentiel électrique en 5 éléments (variation du potentiel, durée des composantes).

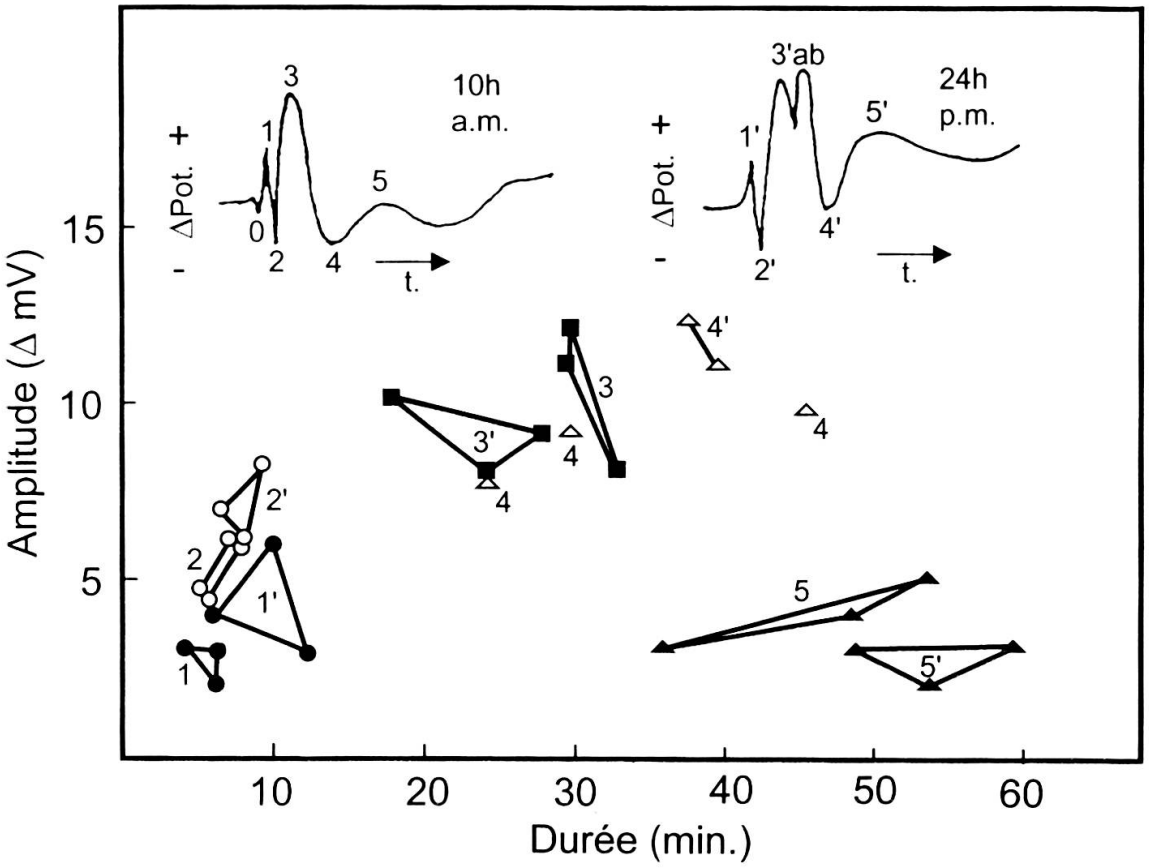

FIG. 3.

Mesure du potentiel de surface de la tige du haricot placé en lumière continue: amplitude et durée des composantes (1 à 5) du signal light off (déclenchement de la lumière) donné à différents moments de la journée (6 périodes en 24 heures: a.m., p.m.). Le détail du signal global est présenté à 24 h. et 10 h.

off donnés à différents moments de la journée, chez une plante placée en lumière continue. On constate qu'il est possible de classer les données en deux catégories (matin, soir) selon le moment de la journée où le light off est imposé à la plante (durée du signal obscurité: 30 minutes). Le plasmalemme manifeste une structure circadienne dans sa réponse au light off et les différentes étapes (1 à 5) du signal électrique (polarité) n'ont pas les mêmes durées, selon le moment de la journée, traduisant ainsi un changement périodique des propriétés membranaires intrinsèques. Lorsqu'on soumet la plante à une photopériode alternante jour/nuit, on constate un ajustement des durées des éléments du signal (allongement du temps de réaction); ce qui pourrait signifier un asservissement de la structure temporelle du signal light off par la durée du jour et de la nuit, donc une mesure possible de celle-ci, via les signaux membranaires divers qui en découlent (externalités biochimiques et électrochimiques) (VANDEN DRIESSCHE *et al.*, 1996).

Floraison

Chenopodium murale est à l'état végétatif dans un cycle lumière-obscurité de 5 h./19 h.; par contre il est induit à fleurir dans un cycle 7 h./17h. Nous avons donc testé

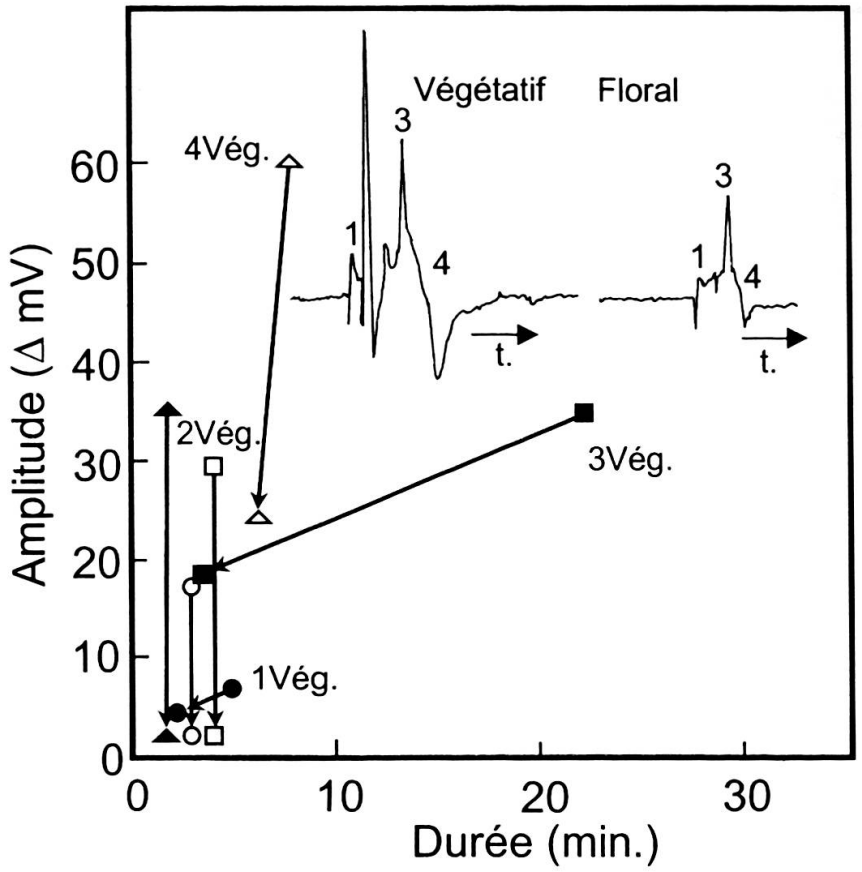

FIG. 4.

Mesure du potentiel électrique du chénopode à l'état végétatif (vég): 4 composantes du signal light off (déclenchement de la lumière), et à l'état floral (une flèche partant de la valeur végétative indique le sens du changement des composantes du signal). Les plantes sont soumises à une nyctophotopériode respectivement de 19 h. d'obscurité et 5 h. de lumière contre 17 h. d'obscurité et 7 h. de lumière (floraison).

la réponse light off dans ces deux conditions (Fig. 4). Nous observons pour les mêmes composantes cinétiques du signal, un raccourcissement de la durée de la relaxation électrochimique, lors du traitement inducteur de floraison. Les résultats globaux du light on et light off sont représentés dans le tableau II. C'est le light off qui manifeste les plus fortes variations par rapport au light on et en particulier lors du passage de l'état végétatif à l'état floral.

DISCUSSION

Le plasmalemme des cellules foliaires des plantes à sensibilité photopériodique a ses propriétés biophysiques, biochimiques et physiologiques précocement modifiées, dès la photo-nyctopériode critique dépassée (GREPPIN *et al.*, 1995, 1997; WAGNER *et al.*, 1996; CREVECOEUR *et al.*, 1998). L'initiation de l'induction florale sur l'ensemble de la plante se fait rapidement par une action à distance, par voie physique et chimique liées au réseau membranaire, de même que par la communication intercellulaire rapide (ions, messagers

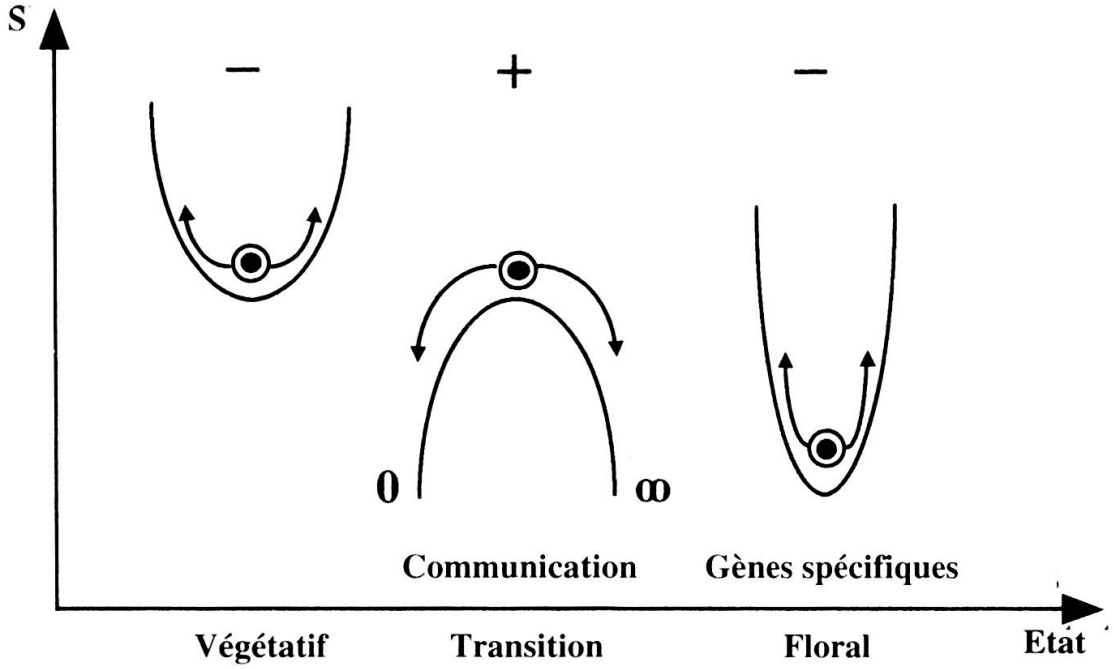

FIG. 5.

Schéma de l'évolution générale de la plante lors de l'induction florale (mobile plante et son enveloppe énergétique, membranaire, informationnelle et cybernétique de contraintes). S: entropie. Homéostasie végétative et florale (feedbacks négatifs). Transition (induction florale): feedbacks positifs (tendance momentanée de fonctions vers zéro ou l'infini).

TABLEAU II.

Analyse globale: Chenopodium murale
Enclenchement, déclenchement de la lumière

Analyse globale chez le chénopode de l'effet de l'enclenchement et du déclenchement de la lumière (+; -) en relation avec l'état végétatif ou induit à fleurir (variation de l'amplitude et de la durée du signal électrique).

Lumière	Amplitude: mV		Durée: minutes	
+	≪	≫	≪	≫
−	30% ≪	≫	50% ≪	≫
Etat	Floral	Végétatif	Floral	Végétatif

secondaires, hormones, sucres, etc.) jouant un rôle important dans l'induction de la transition florale. L'implication du réseau symplatique et électrochimique semble justifiée (MONTAVON & GREPPIN, 1983; MONTAVON *et al.*, 1988; ADAMEC *et al.*, 1989; MACHACKOVA & KREKULE, 1991). Les résultats obtenus, concernant l'ajustement rythmique de la croissance et du développement par les horloges physiologiques de l'apex et de la feuille, lors de l'induction florale, induisent l'idée d'un contrôle du développement par codage de fréquences (WAGNER *et al.*, 1996; ZIVANOVIC & VUCINIC, 1996). L'effet observé de contraintes externes électriques pulsées sur le poids frais et la floraison, renforce cette hypothèse (SI AMMOUR, 1996).

Les oscillations endogènes et régulières, mais d'amplitudes réduites, traduisent probablement la dynamique relationnelle entre les différents compartiments cellulaires et la réactivité du plasmalemme. A la lumière, le cycle ultradien est plus lent et de plus forte amplitude qu'à l'obscurité, la capacité des mitochondries étant plus faible que celle des chloroplastes. On constate d'une part l'existence d'un endorythme du fonctionnement alternatif ultradien du plasmalemme sur deux fréquences, ayant d'une part une périodicité globale circadienne, et étant entraînable par la durée de la photonyctopériode. Après induction les caractéristiques ultradiennes du rythme électrochimique sont modifiées, de même que les propriétés générales du plasmalemme, ainsi que la charge rédox et énergétique et les pompes à protons (NOVAK & GREPPIN, 1978, 1979; MILLET & GREPPIN, 1990; BELLAMINE & GREPPIN, 1997).

De par l'activité métabolique et la compartimentation cellulaire et membranaire, il résulte un champs électrochimique dynamique s'étendant sur l'ensemble de la plante (gradients chronotopologiques et contrôle temporel par horloges physiologiques), ce qui peut permettre une communication rapide par différentes voies (physicogénérique, électrochimique, hormonale, etc.) des états physiologiques entre les différentes parties de la plante (GREPPIN *et al.*, 1973; GREPPIN & HORWITZ, 1975; KAREGE *et al.*, 1982; GREPPIN *et al.*, 1997). Ainsi l'enclenchement (light on) et le déclenchement de la lumière (light off) produisent des variations rapides et spécifiques du potentiel électrique membranaire, et par voie de conséquence de celui de surface (Fig. 2). Ces signaux présentent des propriétés circadiennes (Fig. 3) dans la signature électrique (amplitudes; composantes temporelles de l'amortissement de la perturbation électrochimique) qui sont entraînables par la durée de la photonyctopériode, ce qui pourrait permettre ainsi une mesure de la durée du jour, le plasmalemme étant le siège d'horloges contrôlant son état biophysique et physiologique. La NADH oxydase membranaire est un des candidats à ce titre (rythme ultradien thermocompensé) (GREPPIN *et al.*, 1996a, 1996b; MONTAVON & GREPPIN, 1983, 1986; MORRE & MORRE, 1998; MORRE *et al.*, 1998).

L'induction photopériodique de la feuille pour initier les signaux induisant la floraison dans l'apex est accompagnée par de nombreux changements des propriétés du plasmalemme. Ainsi chez les chénopodes l'induction florale est associée à un raccourcissement important du temps de réponse de la plante à un light off à l'état végétatif (tableau II). Ce résultat est conforme au modèle théorique que nous avons proposé dans le passé (GREPPIN *et al.*, 1978) concernant la relation thermodynamique et cybernétique dans

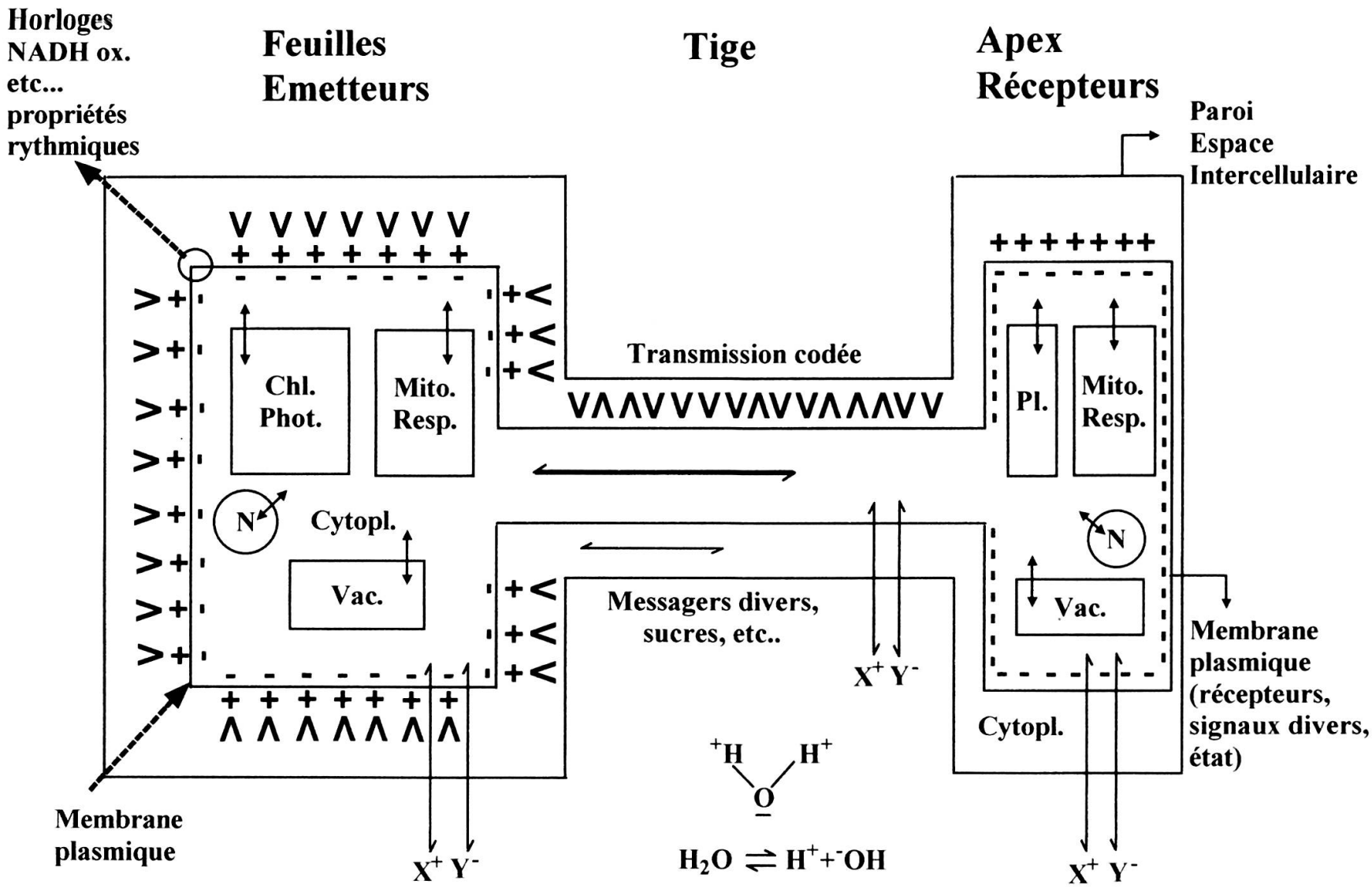

FIG. 6. Modèle d'un système de transmission par codage de fréquence de la polarité (V, Λ) des molécules d'eau (membranes, parois) des feuilles vers l'apex. Chl. = chloroplastes; Phot. = photosynthèse; Mito. = mitochondries; Resp. = respiration; Cytopl. = cytoplasme; N = noyau; Vac. = vacuoles; Pl. = plastes.

l'espace de contraintes énergétique et membranaire (Fig. 5): lequel expliquerait le changement d'amplitude et de période de la fluctuation électrique produite par le light off.

Etant donné que les potentiels d'action ne sont pas produits systématiquement lors d'un traitement nyctophotopériodique, il est nécessaire, si la voie électrochimique et impliquée dans la floraison, de trouver un moyen physique de transmettre à distance la perturbation électrique spécifique (variation de potentiel) locale dans les cellules. Pour ce faire, nous proposons (Fig. 6) une transmission membranaire et pariétale via un codage de fréquence par le light off d'une onde codée de polarité des molécules d'eau (V, Λ; tripôles électriquement sensibles). Celle-ci ne peut fonctionner que si elle dispose d'un support d'entretien du message qui pourrait être constitué par des horloges ultradiennes et circadiennes contrôlant l'état général périodique du plasmalemme, sur l'ensemble de la plante. Lorsque la bonne fréquence de polarité arrive dans l'apex, elle pourrait, par exemple, décrocher l'agent mitogène associé aux membranes et initier l'enclenchement de la mitose dans la zone subapicale, premier signe de l'évocation florale (méristème prosporogène). Une vérification de cette hypothèse peut se faire par des traitements électriques ou magnétiques pulsés de la feuille, en vue de faire transmettre à l'apex la fréquence induisant le message floral (Si Ammour, 1996).

RÉSUMÉ

Des mesures du potentiel électrique du plasmalemme et de la surface ont été réalisées sur *Spinacia oleracea*, *Phaseolus vulgaris* et *Chenopodium murale*. Des oscillations bioélectriques ultradiennes et circadiennes ont été observées. La signature électrique du déclenchement de la lumière semble être sous le contrôle circadien des propriétés du plasmalemme, lequel peut être entraîné par le cycle photopériodique lumière/obscurité. La liaison avec la floraison est faite sous la forme d'une hypothèse soutenant l'idée d'une communication entre les feuilles et l'apex, sous la forme d'un codage électrique par fréquence (polarisation des molécules d'eau soutenues par une horloge membranaire).

Mots-clés: biopotentiel électrique, plasmalemme, oscillations ultradiennes, rythme circadien, floraison, photopériodisme.

BIBLIOGRAPHIE

Adamec, L., I. Machackova, M. Novakova-Pospiskova & J. Krekule. 1989. Electric current inhibits flowering in the short-day plant *Chenopodium rubrum* L. *J. Plant Physiol.* 134: 43-46.

Aimi, R. & S. Shibasaki. 1975. Diurnal change in bioelectric potential of *Phaseolus* plant in relation to the leaf movement and light condition. *Plant Cell Physiol.* 16: 1157-62.

Bellamine, J. & H. Greppin. 1997. Effect of the photoperiod on the plasma membrane ATP-dependent H^+ pumping activity of spinach petioles. *Archs Sci. Genève* 50: 27-34.

Bone, S. & B. Zaba. 1992. *Bioelectronics*. J. Wiley, N.Y.

Caplan, S.R., I.R. Miller & G. Milazzo. 1995. *Bioelectrochemistry*. Birkhäuser, Basel.

Crespi, P. & H. Greppin. 1994. Investigations par résonance magnétique nucléaire (RMN) sur la membrane plasmique de l'épinard pendant l'induction florale. *Archs Sci. Genève* 47: 273-286.

CREVECOEUR, M., E. LESNIEWSKA, J.P. GOUDONNET, H. GREPPIN & C. LE GRIMELLEC. 1998. A.F.M. imaging of plasma membrane purified from leaf cells. In: *Colloque annuel de la CFMCP*. Strasbourg-Illkirch. p. 44.

FAVRE, P. 1997. *Détection et caractérisation de biopentiels chez les plantes par ordinateur*. Travail de diplôme, Université de Genève, Genève.

GREPPIN, H., & B.A. HORWITZ. 1975. Floral induction and the effect of red and far-red preillumination on the light stimulated bioelectric response of spinach leaves. *Z. Pflanzenphysiol.* 75: 243-9.

GREPPIN, H., B.A. HORWITZ & L.P. HORWITZ. 1973. Light-stimulated bioelectric response of spinach leaves and photoperiodic induction. *Z. Pflanzenphysiol.* 68: 336-345.

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

GREPPIN, H., M. BONZON & R. DEGLI AGOSTI. 1993. *Some physicochemical and mathematical tools for understanding of living systems*. University of Geneva, Geneva.

GREPPIN, H., C. PENEL & P. TACCHINI. 1995. Some indicators of flowering and floral stage. *Flowering Newsletter* 19: 20-27.

GREPPIN, H., R. DEGLI AGOSTI & M. BONZON. 1996a. *Vistas on Biorhythmicity*. University of Geneva, Geneva.

GREPPIN, H., S. KAYALI & M. MONTAVON. 1996b. Electrical signature and nyctophotoperiodic transition. In: *Vistas on Biorhythmicity* (H. Greppin, R. Degli Agosti et M. Bonzon, eds). University of Geneva. pp. 269-278.

GREPPIN, H., C. PENEL & P. SIMON. 1997. *Travelling shot on plant development*. University of Geneva, Geneva.

KAREGE, F., C. PENEL & H. GREPPIN. 1982. A rapid correlation between the leaves of spinach and the photocontrol of peroxidase activity. *Plant Physiol.* 69: 437-441.

LARSSON, C. & I.M. MOLLER, 1990. *The Plant Plasma Membrane*. Springer Verlag, Berlin.

LESHEM, Y. 1992. *Plant membranes*. Kluver, Dordrecht.

LÜTTGE, U. & N. HIGINBOTHAM. 1979. *Transport in plants*. Springer Verlag, N.Y.

MACHACKOVA, I. & J. KREKULE. 1991. The interaction of direct current with endogenous rhythms of flowering in *Chenopodium rubrum*. *J. Plant Physiol.* 138: 365-369.

MEYLAN, S. 1971. *Bioélectricité, quelques problèmes*. Masson, Paris.

MILLET , B. & H. GREPPIN. 1990. *Intra-and Intercellular communications in plants*. Ed. INRA, Paris.

MONTAVON, M. & H. GREPPIN. 1983. Effet sur le développement de l'épinard de l'application d'un potentiel électrique sur le pétiole d'une feuille. *Saussurea, Genève* 14: 79-85.

MONTAVON, M. & H. GREPPIN. 1986. Developpement apical de l'épinard et application d'un potentiel électrique de contrainte. *Saussurea, Genève* 17: 85-91.

MONTAVON, M., C. PENEL & H. GREPPIN. 1988. Preoxidase activity in relation to photoperiodic induction and electric potentials applied to petioles of spinach. *Plant Science* 56: 93-97.

MORRE, D.J. & D. MORRE. 1998. NADH oxidase activity of soybean plasma membranes oscillates with a temperature compensated period of 24 min. *The Plant Journal* 16: 277-284.

MORRE, D.J., D. MORRE, C. PENEL & H. GREPPIN. 1998. Auxin modulated protein disulfide thiol interchange activity from plasma membranes of spinach leaves responds to photoperiod and NADH. *Int. J. Plant Sci.* 159: 105-109.

NOVAK, B. & H. GREPPIN. 1978. The commutation of the membrane potential rhythms in relation to photoperiodism and development of spinach. *Physio. vég., Paris* 16: 823-824.

NOVAK, B. & H. GREPPIN. 1979. High-frequency oscillation and circadian rhythm of the membrane potential in spinach leaves. *Planta* 144: 235-240.

PENEL, C. & H. GREPPIN. 1991. *Plant signalling, plasma membrane, and change of state*. University of Geneva, Geneva.

PICKARD, B.G. 1973. Action potentials in higher plants. *Bot. rev.* 39: 172-201.

RATAJCZAK, R., FISCHER-SCHLIEBS, E. 1997. Control of higher plant activities by electrochemical proton gradients et up by H^+ pups at the plasma membrane and the tonoplast. In: *Travelling shot on plant development* (H. Greppin et al. eds.). University of Geneva. Pp. 183-199.

SI AMMOUR, A. 1996. *Essais de stimulations électriques sur l'épinard et la floraison.* Travail de diplôme. Université de Genève, Genève.

SIMONS, P. 1992. *The action plant.* Blackwell, Cambridge, USA.

TREBACZ, K. 1989. Light-triggered action potentials in plants. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 58: 141-156.

TREBACZ, K., M. STOLARZ, H. DZIUBINSKA & T. ZAWADZKI. 1997. Electrical control of plant development. In: *Travelling shot on plant development* (H. Greppin et al. eds). University of Geneva, pp. 165-181.

VAN DEN DRIESSCHE, TH., J.L. GUISSET & G.M. PETIAU-DE VRIES. 1996. *Membranes and circadian rhythms.* Springer Verlag, Berlin.

WAGNER, E., J. NORMANN, J.T.P. ALBRECHTOVA, P. WALCZYSKO, M. BONZON & H. GREPPIN. 1998. Electrochemical-hydraulic signalling in photoperiodic control of flowering: is «florigen» a frequency-coded electrical signal? *Flowering Newsletter* 26: 62-74.

WAGNER, E., M. BONZON, J. NORMANN, J.T.P. ALBRECHTOVA, J. MACHACKOVA & H. GREPPIN. 1996. Signal transduction and metabolic control of timing in photoperiodism. The case of flower initiation. In: *Vistas on Biorhythmicity* (H. Greppin et al. ed.). University of Geneva, pp. 3-23.

WALZ, O., H. BERG & G. MILAZZO. 1995. *Bioelectrochemistry of cells and tissues.* Birkhäuser, Basel.

ZIVANOVIC, B. & Z. VUCIVIC. 1996. Photoperiodic induction of flowering in *Chenopodium rubrum L.* might be controlled by an oscillatory mechanism. *J. Plant Physiol.* 149: 707-713.