

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft

**Band:** 85 (1975)

**Heft:** 4

**Artikel:** Analyse factorielle de l'ultrastructure du chloroplaste d'épinard à l'état végétatif et floral. II, Transfert en photopériode continue (induction de la floraison)

**Autor:** Bonzon, Marc / Buis, Roger / Greppin, Hubert

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-60183>

### **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:** 17.04.2026

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

# Analyse factorielle de l'ultrastructure du chloroplaste d'épinard à l'état végétatif et floral.

## II. Transfert en photopériode continue (induction de la floraison)

*Marc Bonzon, Roger Buis et Hubert Greppin*

Laboratoire de Physiologie Végétale,  
Université de Genève

Manuscrit reçu le 22 décembre 1975

Bien qu'un transfert de jours courts de 8 heures en photopériode continue constitue, en quelque sorte, une „agression écologique“, l'épinard, dont l'héméropériode florale critique est d'environ 11 heures, résiste très bien à ce traitement et ne présente pas, comme la tomate, des signes de chlorose (Descomps et Deroche 1973). Selon Auderset (1974), durant les 40 premières heures de lumière continue, le méristème apical de l'épinard subit des modifications ultrastructurales, notamment au niveau des appareils transformateurs d'énergie (chloroplastes et mitochondries), qui constituent les premiers signes de l'évocation florale (Evans 1969).

La feuille (siège de la perception du stimulus lumineux inducteur, Knott 1934), informe donc très rapidement le méristème. A la suite de Greppin et al. (1973), Horwitz et Horwitz (1974) ont émis l'hypothèse que la feuille émet, en photopériode favorable, un signal bioélectrique, transmis par les membranes, qui modifie l'état de polarisation ou de conformation de certaines molécules et stimule ainsi les méristèmes. Le phytochrome et la photosynthèse sont impliqués dans cette réaction (Greppin et Horwitz 1975).

La photosynthèse, et par conséquent le chloroplaste, intervient dans les processus d'évocation florale soit par son apport en charges électriques (Ausländer et Junge 1974; Junge et Ausländer 1974; Fowler et Kok 1974), soit par son apport énergétique (Bavrina et al. 1969; Schuster et Kandeler 1970; Sawhney et Cumming 1971; Imhoff 1973), soit, enfin, par ses relations avec le phytochrome (Schneider et Stimson 1971, 1972; Greppin et al. 1973; Greppin et Horwitz 1975). Cependant, rien n'indique, a priori, que l'ultrastructure chloroplastique puisse donner une image de cette fonction particulière. Il a toutefois paru intéressant d'en rechercher une éventuelle manifestation, même si elle

s'exprime avec retard par rapport aux événements méristématiques. La difficulté de cette entreprise est renforcée par le fait qu'il faut distinguer, dans un tel système expérimental, ce qui revient à l'effet photopériodique (engendré par tout changement de photopériode) de ce qui revient à l'effet inducteur.

Comme précédemment, nous avons utilisé l'analyse factorielle en composantes principales. En gardant la même démarche que celle adoptée pour le jour court, nous allons rechercher les actions élémentaires dont témoignent les structures factorielles, et les comparer entre elles au cours du temps. Les déformations du schéma factoriel établi pour la photopériode courte seront considérées comme révélatrices des événements ultrastructuraux les plus particulièrement en dépendance (ou en interdépendance) avec le prolongement de l'éclairement et l'instauration de l'état induit dans l'ultrastructure chloroplastique.

## Matériel et méthodes

L'épinard, cultivé dans les conditions décrites précédemment (Bonzon et al. 1975), est soumis à un éclairage continu et suivi pendant 48 heures. Les heures inductrices sont comptées à partir de la fin de la phase lumineuse du jour court.

Rappelons les 7 paramètres ultrastructuraux: 1: longueur, 2: largeur, 3: nombre de grana, 4: nombre de thylakoïdes par granum, 5: nombre de faisceaux intergranaires, 6: nombre de grains amylières, 7: nombre de plastoglobuli.

## Résultats

Nous allons examiner les modifications subies par les structures factorielles, notamment au niveau des composantes précédemment interprétées en tant que facteur de „conformation“, facteur de „structure en largeur“ et facteur „granaire“.

### A. Caractéristiques générales

Les résultats factoriels donnés au tableau I concernent l'analyse en composantes principales du chloroplaste après 24 heures de lumière continue. De même que pour les autres temps d'observation, l'extraction des trois premières composantes principales permet d'expliquer un pourcentage de variance totale légèrement supérieur à celui du jour court. Les structures factorielles correspondantes (fig. 1) mettent en évidence des éléments essentiels déjà vus: groupements de variables et antagonismes entre certaines d'entre elles. Des différences se manifestent toutefois dans la nature des associations et dans l'importance qu'elles occupent les unes par rapport aux autres. La lumière continue fait donc apparaître un nouveau type d'interrelations entre les variables ultrastructurales.

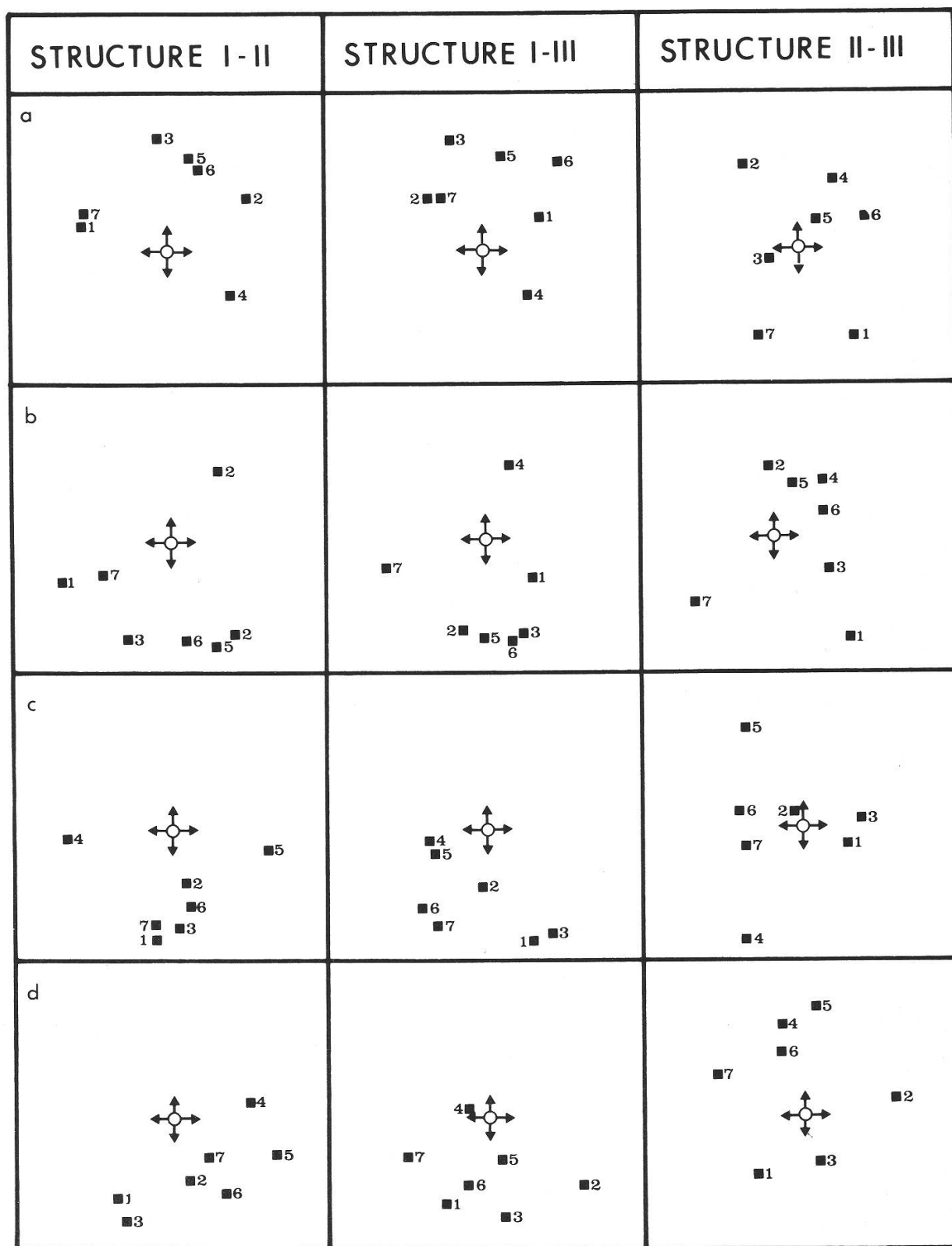


Fig. 1:

Structures factorielles des 7 paramètres ultrastructuraux du chloroplaste d'épinard soumis à des conditions d'évocation florale (photopériode continue). Seules les trois premières composantes sont prises en considération.

1: longueur, 2: largeur, 3: nombre de grana, 4: nombre de thylakoïdes par granum, 5: nombre de faisceaux intergranaires, 6: nombre de grains d'amidon, 7: nombre de plastoglobuli.  
a, b, c et d: respectivement après 16, 24, 40 et 48 heures de lumière continue.

Tableau I:

Analyse factorielle en composantes principales d'un ensemble de 7 variables ultrastructurales du chloroplaste d'épinard soumis à des conditions d'évocation florale (photopériode continue). Matrices des corrélations et des saturations et communauté de chaque variable après 24 heures de lumière continue.

|   | Matrice des corrélations       |        |       |        |        |        |                | Composantes principales |        |        |        |        |        |        | Communautés |       |       |       |
|---|--------------------------------|--------|-------|--------|--------|--------|----------------|-------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-------------|-------|-------|-------|
|   | 1                              | 2      | 3     | 4      | 5      | 6      | 7              | I                       | II     | III    | IV     | V      | VI     | VII    | I-III       | I-IV  | I-V   | I-VI  |
| 1 | 1.000                          | -0.024 | 0.495 | -0.269 | -0.027 | 0.309  | 0.240          | -0.345                  | -0.786 | 0.369  | -0.197 | 0.107  | -0.018 | -0.275 | 0.873       | 0.912 | 0.923 | 0.924 |
| 2 |                                | 1.000  | 0.373 | -0.099 | 0.611  | 0.481  | 0.063          | 0.682                   | 0.539  | 0.212  | -0.117 | -0.166 | 0.324  | -0.231 | 0.801       | 0.814 | 0.842 | 0.947 |
| 3 |                                |        | 1.000 | -0.316 | 0.435  | 0.387  | 0.150          | -0.761                  | -0.275 | 0.250  | -0.198 | -0.421 | 0.061  | 0.250  | 0.717       | 0.756 | 0.934 | 0.937 |
| 4 |                                |        |       | 1.000  | -0.203 | -0.237 | -0.233         | 0.486                   | 0.416  | 0.216  | -0.732 | 0.082  | -0.041 | 0.023  | 0.456       | 0.992 | 0.998 | 1.000 |
| 5 |                                |        |       |        | 1.000  | -0.555 | 0.045          | -0.775                  | 0.389  | -0.046 | -0.008 | -0.023 | -0.490 | -0.074 | 0.723       | 0.725 | 0.725 | 0.964 |
| 6 |                                |        |       |        |        | 1.000  | 0.016          | -0.760                  | 0.173  | 0.202  | 0.037  | 0.555  | 0.138  | 0.152  | 0.648       | 0.650 | 0.958 | 0.997 |
| 7 |                                |        |       |        |        |        | 1.000          | -0.245                  | -0.479 | -0.746 | -0.324 | 0.131  | -0.024 | 0.064  | 0.873       | 0.978 | 0.995 | 0.996 |
|   | % de variance totale expliquée |        |       |        |        |        | par composante | 37.7                    | 22.4   | 13.1   | 10.5   | 7.8    | 5.3    | 3.2    |             |       |       |       |
|   |                                |        |       |        |        |        | somme          |                         | 60.1   | 73.2   | 83.7   | 91.5   | 96.8   | 100.0  |             |       |       |       |

Si l'on retient les trois premiers facteurs, les communautés (tableau I) présentent aussi des changements par rapport au jour court, où seules les variables du stroma avaient systématiquement une certaine spécificité. Les 24 premières heures du transfert inducteur font apparaître une communauté faible (donc une spécificité) pour l'épaisseur des grana (composante IV). Après 40 heures, c'est la largeur qui comporte un très fort facteur spécifique. Enfin, à 48 heures, l'épaisseur des grana est à nouveau caractérisée par la composante IV qui lui est plus ou moins spécifique, tandis que l'amidon et les plastoglobuli sont fortement saturés par la composante V qui induit un antagonisme entre ces deux paramètres stromatiques.

## B. Structure factorielle du chloroplaste après le transfert inducteur

### 1. La forme du chloroplaste

L'antagonisme longueur-largeur, normalement maximum en fin de jour court, reste très fort jusqu'à 24 heures de lumière continue. Il disparaît ensuite pour réapparaître un peu atténué à 48 heures. Les plastoglobuli sont assez étroitement liés à la longueur (sauf à 40 heures où ce facteur de forme disparaît).

Ce facteur de conformation évolue donc au cours du traitement inducteur par l'intensité de l'antagonisme qui le caractérise. Comme en jours courts, l'évolution des moyennes du contenu en amidon (fig. 3 in Bonzon et al. 1975) n'est pas synchrone avec les fluctuations de cet antagonisme factoriel.

### 2. La structure en largeur

Le facteur dit de structure en largeur, caractérisé par l'opposition épaisseur des grana-nombre de faisceaux intergranaires, se superpose, durant les 24 premières heures, avec le facteur granaire (opposition nombre et épaisseur des grana).

Après 40 heures de lumière continue, le facteur de structure en largeur correspond à la première composante principale et apparaît avec une netteté extrême: les variables 4 et 5 sont situées à deux pôles opposés de la structure factorielle. Concomitamment, le facteur de forme disparaît, longueur et largeur étant alors saturées avec le même signe par la deuxième composante.

Le maximum de ce facteur à 40 heures peut paraître plus ou moins comparable au maximum noté au milieu de la nuit du jour court. Toutefois, ce facteur de structure en largeur n'est pas identique dans les deux cas en raison des variables accompagnant ou non le pôle défini par la variable 4. Sa disparition à 48 heures, si nettement perceptible à l'analyse factorielle, est le signe d'une importante modification des interrelations ultrastructurales, obéissant à une cinétique particulière. Cette affinité contraste fortement avec les autres temps d'observation où l'épaisseur des grana et le nombre de faisceaux intergranaires sont antagoniques. Par rapport au jour court, ce fait constitue une différence extrêmement importante: c'est le signe d'une *modification ultrastructurale essentielle*.

### 3. Les grana

L'opposition entre le nombre et l'épaisseur des grana fluctue relativement peu et reste constamment observable. La lumière continue n'influence donc que très peu cet antagonisme.

### 4. Le remplissage

L'amidon disparaît presque totalement après 16 heures de lumière continue, puis augmente fortement pour atteindre une quantité supérieure à celle du jour court (fig. 3 in Bonzon et al. 1975). Du point de vue factoriel, l'amidon est associé, à 16 heures, avec la longueur plutôt qu'avec la largeur. Les plastoglobuli, par contre, s'opposent plus ou moins à la longueur à 24 heures. Il y a donc des inversions dans les associations de ces variables par rapport au jour court. A 40 et 48 heures, les deux paramètres du remplissage se trouvent bien saturés dans un facteur général (composante I), ce qui est analogue à 12 heures en jour court.

Pour expliquer la disparition du facteur de structure en largeur à 48 heures, il faut noter que le contenu en amidon atteint son maximum vers 40–48 heures, ce qui devrait provoquer, semble-t-il, dès 40 heures un très fort antagonisme entre l'épaisseur des grana et le nombre des faisceaux intergranaires. Or, l'analyse factorielle montre qu'il n'en est rien. A 40 heures, cet antagonisme est véritablement de nature granaire et ne concerne donc pas l'amidon. La contrainte mécanique de l'accumulation des granules amylofères n'est donc pas explicative de ces phénomènes: la dissociation des grana est soumise à une autre influence dont nos variables ne permettent pas d'identifier la nature. Le fait essentiel est donc l'évolution distincte (tout au moins non-synchrone) du remplissage amylofère et de l'antagonisme des deux variables ultrastructurales explicatives de la largeur: l'épaisseur des grana et le nombre des faisceaux intergranaires.

## Conclusion

Les variations des structures factorielles engendrées par le transfert en lumière continue portent essentiellement sur les antagonismes longueur-largeur et épaisseur des grana-nombre de faisceaux intergranaires. La cinétique particulière de cette dernière opposition est caractérisée, à 40 heures, par un maximum très net qui en fait l'événement d'autant plus marquant du changement de photopériode qu'il disparaît ensuite à 48 heures. Ce comportement singulier contraste avec celui du facteur granaire qui ne subit que très peu de variations. L'action de la lumière influence donc *très différemment* la structure en largeur du chloroplaste et les grana proprement dits.

L'ensemble des structures factorielles après le transfert inducteur révèle une certaine cohérence si on les examine sous l'angle des *variations rythmiques des antagonismes*. Il est bien clair que des changements se manifestent, tant dans la *fréquence* que dans l'*amplitude* des rythmes observés en jours courts. La présence de facteurs plus ou moins généraux sous cette dernière photopériode (à 12 heures de façon très nette et à 16 heures de façon moins marquée) et après 40 et 48 heures de lumière continue est à signaler, bien que ne permettant pas de conclure quant à la nature (endogène ou exogène) de ces fluctuations. Ceci montre que l'alternance des jours et des nuits a une action très forte sur la fréquence des rythmes. Il se pourrait aussi que, en lumière continue, seule une partie de la population chloroplastique examinée continue à manifester une activité rythmée et que ce fait soit à l'origine de l'aspect un peu diffus des structures factorielles après le transfert inducteur en lumière continue.

L'exagération de ces variations reflète à la fois le changement de traitement lumineux et l'induction de la floraison. Le seul élément susceptible de révéler l'instauration de l'état induit dans l'ultrastructure chloroplastique est l'exacerbation de l'antagonisme entre l'épaisseur des grana et le nombre des faisceaux intergranaires à 40 heures, puis sa disparition à 48 heures. Il serait intéressant de vérifier si cette dernière est fugace ou si elle est durable, puisque l'état d'induction irréversible n'est en tout cas pas atteint à ce moment. Cette exagération peut paraître un indice assez mince, d'autant plus qu'elle se manifeste tardivement par rapport aux réactions des chloroplastes contenus dans les méristèmes, réactions qui se manifestent dès la 16ème heures du transfert inducteur (Auderset 1974). Si notre critère ultrastructural est valable, le retard entre les deux types de chloroplastes pourrait s'expliquer par le fait que, dans les feuilles, ce sont des organites complètement différenciés et fonctionnels et que leurs réactions tardives sont dues à la difficulté de réorganisations des complexes membranaires qui constituent leur ultrastructure. Il est aussi vraisemblable que *l'expression de l'instauration de l'état induit est susceptible d'être contenue dans la modification des variations rythmiques des variables ultrastructurales*. En effet, le résultat le plus marquant de ces analyses factorielles comparées réside dans cette notion d'oscillations temporelles des relations intra-chloroplastiques et l'effet majeur du traitement inducteur est d'entraîner une modification profonde du *régime* intime de ces variations. Les fortes *fluctuations temporelles des antagonismes* entre certains paramètres chloroplastiques, dont on ne trouve pas la trace au niveau de l'évolution de leurs valeurs moyennes, constituent une caractéristique, sans doute essentielle, du passage vers l'état induit.

## Résumé

L'analyse factorielle en composantes principales des sept paramètres ultrastructuraux du chloroplaste d'épinard soumis à des conditions d'évocation florale (photopériode continue) fait apparaître un nouveau type d'interrelations entre ces variables. Parmi les différences essentielles avec le schéma factoriel établi pour le jour court, ce sont les antagonismes entre la longueur et la largeur et ceux entre l'épaisseur des grana et le nombre des faisceaux intergranaires qui présentent les caractéristiques les plus remarquables. En particulier, la cinétique d'évolution de ce dernier antagonisme, représentatif du facteur de structure en largeur, permet de mettre en évidence, après 40 heures de lumière continue, un maximum très net de ce facteur, suivi de sa disparition à 48 heures, ceci étant l'événement le plus marquant du changement de photopériode. A l'opposé, le facteur de conformation (antagonisme longueur-largeur) disparaît à 40 heures et se manifeste à nouveau à 48 heures. Le facteur granaire, par contre, ne présente que peu de variations. L'expression de l'état induit dans l'ultrastructure chloroplastique se marque donc par de fortes fluctuations temporelles des antagonismes factoriels; l'exagération de ces variations rythmiques constitue, sans doute, une caractéristique essentielle de l'instauration de l'état induit dans le chloroplaste.

## Zusammenfassung

*Faktorenanalyse der Ultrastruktur von Spinatchloroplasten im vegetativen und blühenden Stadium.*

*II. Übertragung in Dauerlicht (Induktion des Blühens).*

Die Faktorenanalyse in Hauptkomponenten der sieben ultrastrukturellen Parameter von Spinatchloroplasten unter Bedingungen der Blühinduktion (Dauerlicht) lässt einen neuen Typ von Beziehungen zwischen diesen Variablen erkennen. Die wesentlichsten Unterschiede gegenüber dem Faktorenschema des Kurztages sind die Gegensätze zwischen Länge und Breite der Chloroplasten und zwischen der Dicke der Grana und der Zahl der Intergranalbündel. Der zuletzt genannte Gegensatz zeigt nach 40 h Dauerlicht ein deutliches Maximum und verschwindet nach 48 h wieder. Im Gegensatz dazu verschwindet der Gegensatz zwischen Länge und Breite nach 40 h und tritt nach 48 h wieder auf. Der Grana-Faktor variiert nur wenig. Der Zustand der Blühinduktion wird somit durch starke Veränderungen der Faktorengegensätze charakterisiert.

## Summary

### *Factor Analysis of Spinach Chloroplast Ultrastructure in Vegetative and Floral State. II. Transfer into continuous Light (Induction of Flowering).*

Factor analysis in principal components of seven ultrastructural parameters of spinach chloroplasts submitted to floral evocation conditions (continuous light) show a new pattern of interrelations between these variables. Among the differences with the short day's factorial scheme, the antagonisms between the length and the width of the chloroplast, and between the grana thickness and the number of inter-granal bundles are the most prominent. In particular, the kinetics of the transformation of this latter antagonism show, after 40 hours of continuous light, a very sharp maximum and disappears at 48 hours. This being the most important event subsequent to the change of photoperiod. Contrary to this, the granal factor stays rather constant. The expression of the evoked state in the chloroplast is therefore marked, in a factorial sense, by strong temporal fluctuations in the antagonisms between variables. These exaggerated rhythmic variations constitute the most striking characteristic of the establishment of the induced state in the chloroplasts' ultrastructure.

## Bibliographie

- Auderset G. 1974. Etude du méristème caulinaire de *Spinacia oleracea* à l'état végétatif et floral. Thèse. Université de Genève.
- Ausländer W. and W. Junge 1974. The electric generator in the photosynthesis of green plants. II. Kinetic correlation between protolytic reactions and redox reactions. *Biochim. Biophys. Acta* 357, 285–298.
- Bavrina T.V., N. Askenova and T. Konstantinova 1969. The participation of photosynthesis in photoperiodism. *Fiziol. Rastenii* 16, 381–391.
- Bonzon M., R. Buis et H. Greppin 1975. Analyse factorielle du chloroplaste d'épinard à l'état végétatif et floral. I. Jours courts de 8 heures (conditions végétatives). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85 (4), 265–278.
- Descomps S. et M.-E. Deroche 1973. Action de l'éclairement continu sur l'appareil photosynthétique de la Tomate. *Physiol. vég.* 11, 615–631.
- Evans L.T. 1969. The Induction of Flowering. MacMillan of Australia PTY.
- Fowler C.F. and B. Kok 1974. Direct observation of a light-induced electric field in chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta* 357, 308–318.
- Greppin H., B. Horwitz and L. Horwitz 1973. Light-stimulated bioelectric response of spinach leaves and photoperiodic induction. *Z. Pflanzenphysiol.* 68, 336–345.
- Greppin H. and B. 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, 243–249.
- Horwitz B. and L. Horwitz 1973. Electronic distribution coding in cellular differentiation. *J. theor. Biol.* 42, 169–176.
- Imhoff C. 1973. Action d'un inhibiteur de la photosynthèse, le 3-(3,4-dichlorophényl)-1,1-diméthylurée (DCMU), sur la floraison de l'*Anagalis arvensis*. *C.R. Acad. Sc. Paris* 276, 3303–3306.

- Junge W. and W. Ausländer 1974. The electric generator in photosynthesis of green plants. I. Vectorial and protolytic properties of the electron transport chain. *Biochim. Biophys. Acta* 333, 59–70.
- Knott R. 1934. Effect of localized photoperiod on spinach. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 31, 152–158.
- Sawhney R. and B.G. Cumming 1971. Inhibition of flowering in *Chenopodium rubrum* by a photosynthetic inhibitor. *Can. J. Bot.* 49, 2233–2243.
- Schneider M.J. and W.R. Stimson 1971. Contribution of photosynthesis and phytochrome to the formation of anthocyanin in turnip seedlings. *Plant Physiol.* 48, 312–315.
- Schneider M. and W. Stimson 1972. Phytochrome and photosystem I interaction in a high-energy photoresponse. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 69, 2150–2154.
- Schuster M. und R. Kandeler 1970. Die Bedeutung der Photosynthese für die Langtag-Blüte der Kurztagpflanze *Lemna perpusilla* 6746. *Z. Pflanzenphysiol.* 63, 308–315.

Marc Bonzon et Hubert Greppin  
Laboratoire de Physiologie végétale  
3, Place de l'Université  
CH-1211 Genève 4

Roger Buis  
Laboratoire de Biologie quantitative  
Ecole Nationale Supérieure Agronomique  
145 Avenue de Muret  
F-31 Toulouse