

<b>Zeitschrift:</b>	Botanica Helvetica
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Botanische Gesellschaft
<b>Band:</b>	98 (1988)
<b>Heft:</b>	1
<b>Artikel:</b>	Mise en évidence du mouvement des feuilles chez l'épinard ( <i>Spinacia oleracea</i> cv. Nobel) : rythme endogene
<b>Autor:</b>	Degli Agosti, Robert / Greppin, Hubert
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-68575">https://doi.org/10.5169/seals-68575</a>

### 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:** 13.02.2026

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

# Mise en évidence du mouvement des feuilles chez l'épinard (*Spinacia oleracea* cv. Nobel): rythme endogène

Robert Degli Agosti et Hubert Greppin

Laboratoire de Physiologie végétale, Université de Genève, Pavillon des Isotopes, 1211 Genève 4

Manuscrit accepté le 26 janvier 1988

## Abstract

Degli Agosti, R. and Greppin, H. 1988. Study of the leaf movement of spinach (*Spinacia oleracea* cv. Nobel): evidence for an endogenous rhythm. Bot. Helv. 98: 103–110.

In short day, the angle between the two adjacent leaves of spinach increases during the light period, whereas it decreases in darkness. In primary leaves this movement is only present from 2½ to 4½ weeks. The endogenous nature of the rhythm is confirmed by its persistence under constant conditions (light, temperature and relative humidity).

## Introduction

Le mouvement des feuilles chez les végétaux et l'existence de propriétés rythmiques endogènes sont bien connus; ainsi, on peut citer le mouvement de la feuille du haricot (Bünning 1967, Rensing 1973, Millet et Manachère 1983). Chez cette plante, les feuilles oscillent entre une position horizontale (dite de veille ou de jour) et une position verticale (dite de sommeil ou de nuit). Dans ce cas le mouvement a son origine dans les variations de turgescence d'un tissu spécialisé se situant entre la feuille et le pétiole: le pulvinus. Bien qu'un tel organe n'existe visiblement pas chez toutes les plantes, on peut supposer qu'il est le signe d'une spécialisation, particulièrement prononcée chez le haricot, et qu'en conséquence les mouvements de feuilles doivent pouvoir être observés chez d'autres plantes dont l'épinard.

A ce propos, signalons que l'épinard a déjà fait l'objet, il y a plus de 110 ans, d'une observation anecdotique du botaniste Fabre, qui écrivait: "L'épinard, quand vient l'obscurité, redresse ses feuilles vers le haut de la tige et les applique contre la sommité encore tendre de la pousse" (Fabre 1876, p. 177).

Le but de ce travail est de préciser l'éventuelle nature endogène de ce rythme foliaire chez l'épinard et de le caractériser dans différentes conditions photopériodiques, ainsi que durant l'ontogenèse.

## Matériel et méthodes

### Matériel

Les akènes d'épinard (*Spinacia oleracea* L. cv. Nobel) sont semés dans du terreau: après 1 semaine, les plantules sont repiquées, à raison de 4 par pot (dim 9×9×9 cm), dans du terreau.

L'épinard, plante de jour long (Parlevliet 1966), est maintenu à l'état végétatif grâce à une photopériode de jour court dès le semis (8 heures de lumière s'allumant à 8 h le matin et s'éteignant à 16 h suivie de 16 heures d'obscurité). La germination et la croissance sont obtenues dans des enceintes climatisées (phytotrons) où la température est maintenue constante à  $20 \pm 0,5^\circ\text{C}$ , et l'humidité relative de  $70\% \pm 5\%$  à la lumière et de  $50\% \pm 5\%$  à l'obscurité. L'éclairement lumineux qui est diffusé par des tubes fluorescents (Sylvania «daylight» F40T12 de 40 W) vaut 6000 lux au niveau moyen des feuilles, ce qui correspond à une énergie de  $20,6 \text{ W/m}^2$  (400–700 nm, Spectroradiometer ISCO).

### Mesure de l'angle entre deux feuilles primaires

L'évolution de l'angle entre les feuilles primaires au cours du temps est mesuré au moyen d'un rapporteur. Les plantes sont prélevées et déposées horizontalement sur ce dernier; 20 à 30 plantes sont utilisées par point.

### Mesure continue du mouvement

Le mouvement d'une feuille d'épinard est suivi, en continu, au moyen d'un appareillage constitué d'un levier très sensible relié au pétiole à environ 1,5–2 cm de sa base. La force de rappel est négligeable, puisqu'elle est plus petite ou égale à un poids exercé par 3 mg (Degli Agosti et al. 1981). Le tracé continu du mouvement est échantillonné grâce à une tablette digitalisatrice connectée à un micro-ordinateur personnel (Commodore C64). Les valeurs des mesures, en ordonnée, représentent le déplacement du levier provoqué par le mouvement de la feuille, sans qu'il soit possible d'évaluer l'angle formé entre les deux feuilles primaires.

### Croissance

La croissance est estimée en suivant l'évolution, au cours du temps, de la longueur des pétioles et des limbes (20–30 plantes par mesure).

## Résultats

Les angles formés entre pétioles primaires de plantes d'épinard âgées de 4 semaines à différents moments du jour court sont de  $59,85 \pm 12,22$  ( $^\circ$ ) le matin à 8 h, de  $58,53 \pm 11,78$  ( $^\circ$ ) à 16 h et de  $44,09 \pm 14,22$  ( $^\circ$ ) à 22 h.30. Un test de Student «t» sur la moyenne montre, avec un risque d'erreur inférieur à 0,1%, qu'il n'y a pas de différence entre les angles à 8 h et 16 h, mais en revanche qu'il y a entre l'angle à 16 h et celui à 22 h.30. Ainsi, on observe bien un mouvement des feuilles de l'épinard. Celles-ci s'écartent l'une de l'autre pendant la lumière et se rapprochent pendant l'obscurité. Ce mouvement n'est pas une réaction directe à l'obscurité, car lorsqu'on prolonge la phase lumineuse du jour court, les feuilles se rapprochent même si elles sont en lumière continue (22 h.30,  $\alpha = 38,06 \pm 10,37$  ( $^\circ$ )).

La figure 1 montre l'évolution dans le temps des angles formés entre les deux pétioles primaires lors du jour court et du transfert photopériodique inducteur de la floraison (prolongation de la phase lumineuse du jour court).

Comme on peut le constater, le rapprochement des feuilles qui a lieu en jour court, vers 16 h, a également lieu lors de la prolongation en lumière continue. Ce fait indique

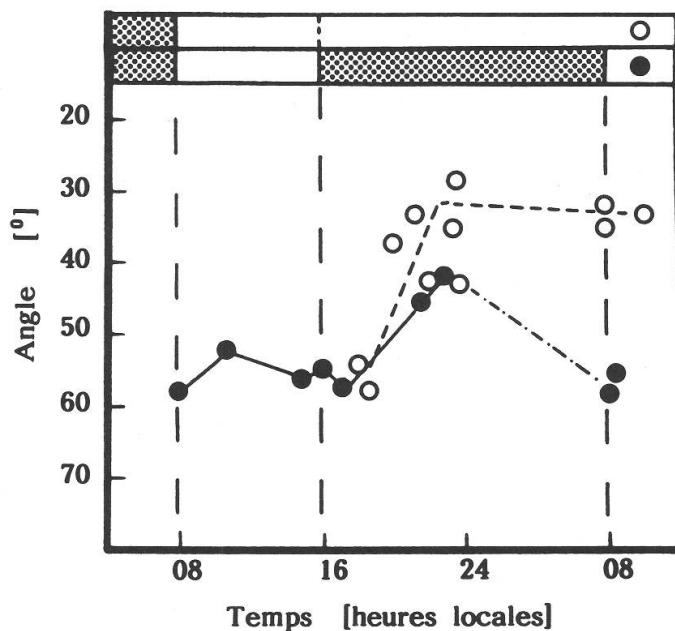


Fig. 1. Evolution dans le temps des angles formés par les pétioles des feuilles primaires d'épinards de 4 semaines en jour court (●) et en transfert photopériodique (○).

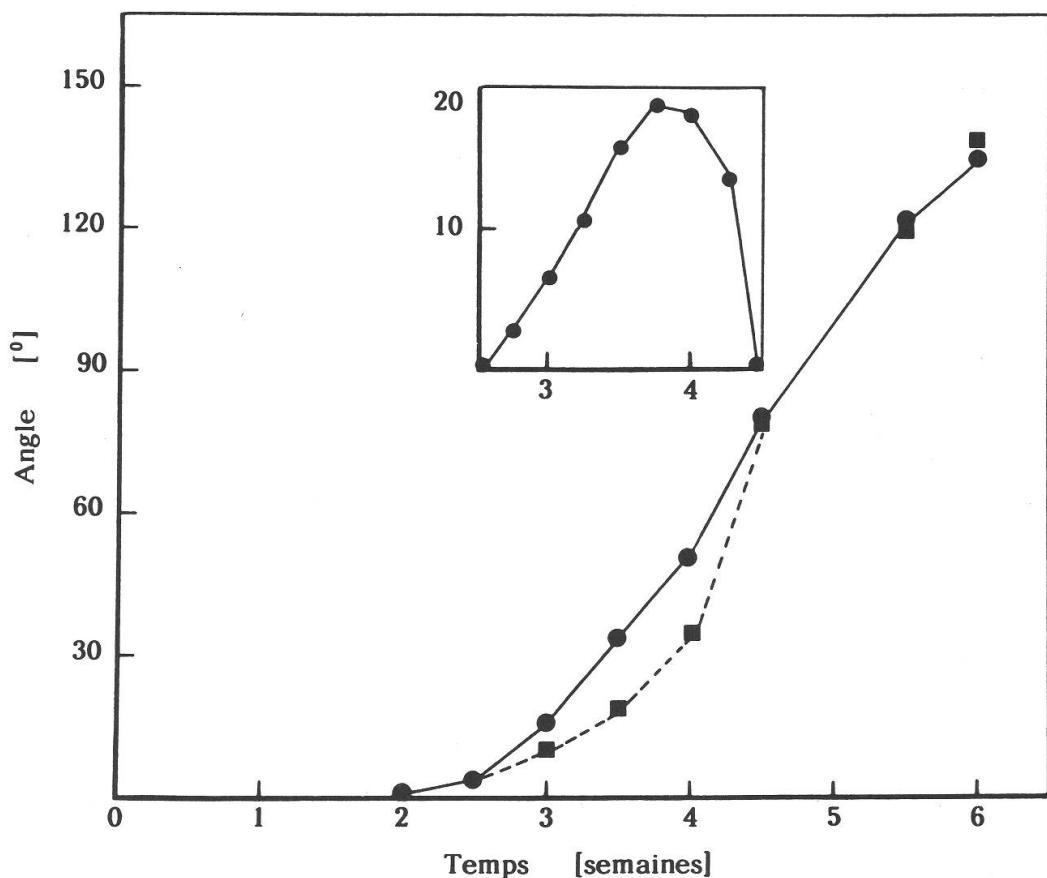


Fig. 2. Evolution du mouvement des feuilles primaires d'épinard en fonction de l'âge (●: position à JC 16 et ■: position à JC 24). En détail: différence de  $\alpha_{16} - \alpha_{24}$ .

que le mouvement de rapprochement est très vraisemblablement sous contrôle d'un mécanisme endogène et n'est donc pas le résultat direct du signal fin de lumière.

Ce mouvement disparaît si l'on fait des mesures d'angles sur des plantes âgées de 4½ semaines. L'angle à 16 h vaut  $84 \pm 17,3$  ( $^{\circ}$ ) et  $87 \pm 21$  ( $^{\circ}$ ) à 24 h (obscurité).

Une expérience a donc été faite pour suivre le mouvement en relation avec la croissance des feuilles (ontogenèse) en fonction de l'âge des plantes. La figure 2 montre l'évolution de l'angle entre les feuilles primaires. On constate que plus les feuilles vieillissent, plus elles s'écartent l'une de l'autre. Le mouvement rythmique n'est mesurable que sur une période précise (2½–4½ semaines). La croissance des feuilles (qui est parallèle à celle des pétioles) est représentée sur la figure 3. Le mouvement disparaît à 4½ semaines, c'est-à-dire lorsque les feuilles secondaires sont dans leur phase de croissance maximale et qu'apparaissent déjà les feuilles tertiaires. Cette disparition est donc probablement due à un empêchement physique lié à l'anatomie de la plante (rosette). En conséquence, les expériences ultérieures s'effectueront avec des plantes âgées de 3½ semaines (jour court), à l'état végétatif.

La nature rythmique et endogène de ce mouvement ne peut être établie que si l'on peut démontrer que celui-ci persiste en conditions constantes (lumière, température et humidité relative). A cette fin une autre technique permettant de suivre le mouvement de manière continue a été utilisée. Un levier sensible au déplacement est relié au pétiole de la feuille au moyen d'un fil métallique rigide. Le mouvement du pétiole se tra-

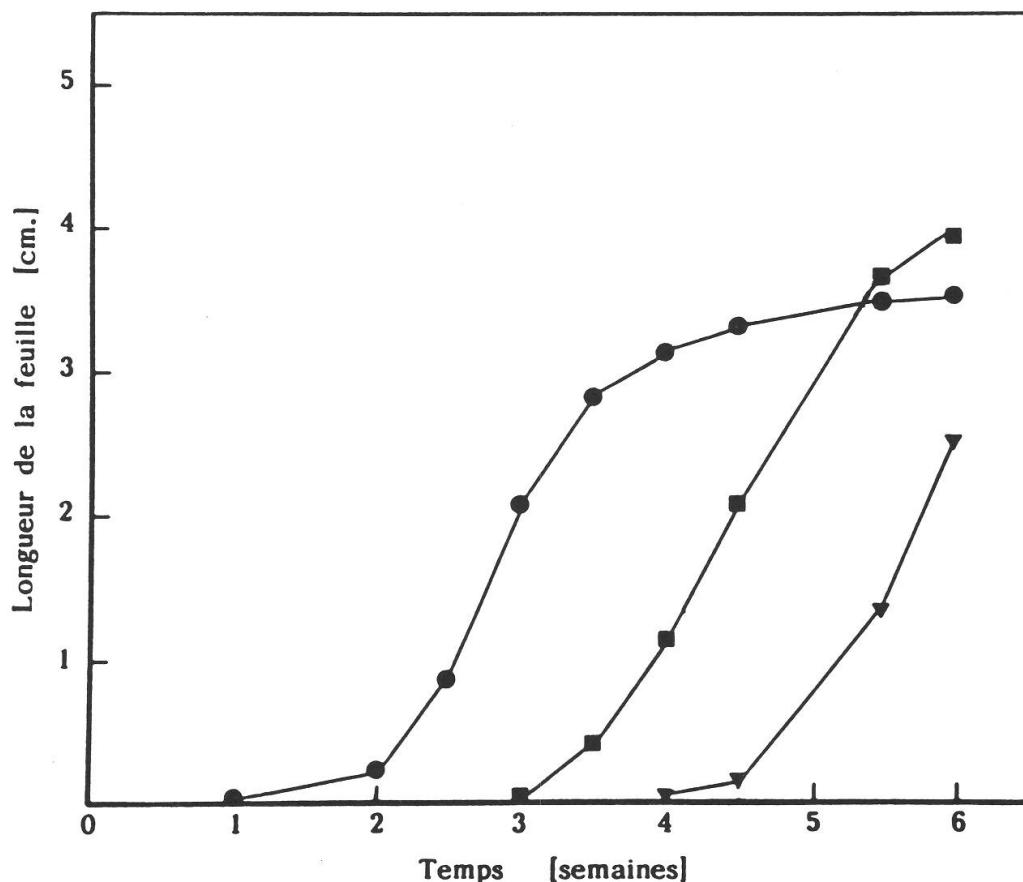


Fig. 3. Evolution de la longueur des feuilles primaires (●), secondaires (■) et tertiaires (▼) en fonction de l'âge chez l'épinard cultivé en jour court.

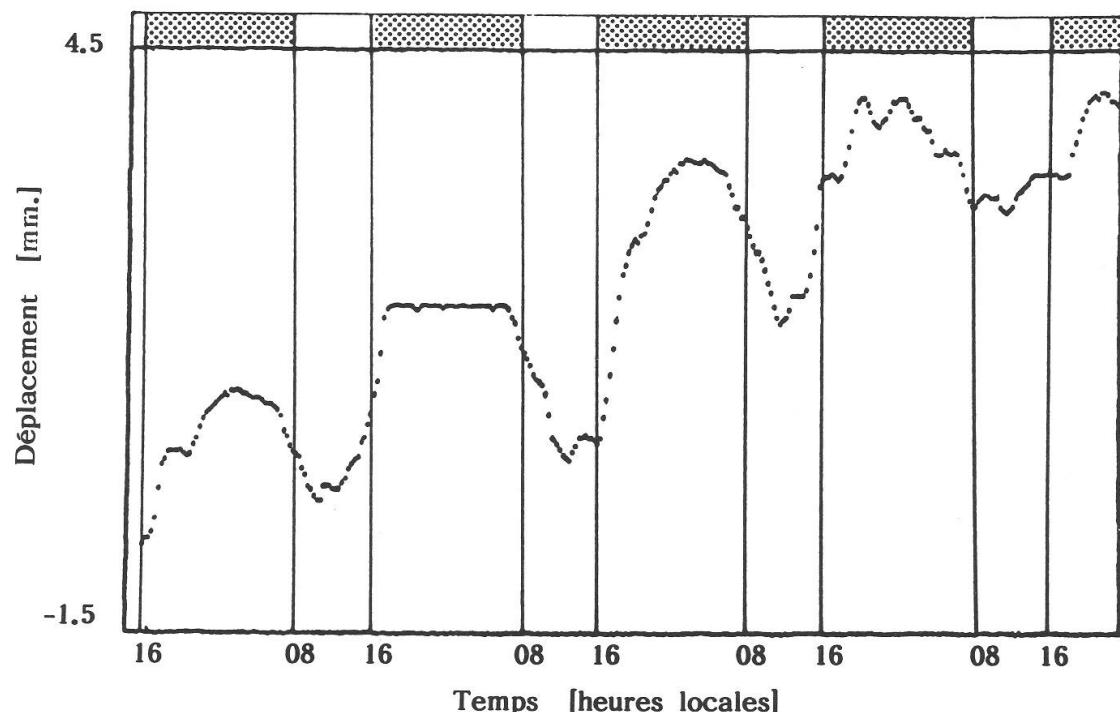


Fig. 4. Représentation du mouvement d'une feuille d'épinard en jour court. En ordonnée: déplacement (valeurs relatives, le zéro représente la position horizontale du levier senseur).

duit au niveau du levier par un déplacement correspondant qui est transformé en un signal électrique.

La figure 4 présente le résultat typique d'un enregistrement en continu pendant 4 jours courts du mouvement d'une plante d'épinard âgée de 3½ semaines. Nous constatons que celui-ci est clairement rythmique avec un minimum pendant le jour (position écartée des feuilles) et un maximum pendant la nuit (position rapprochée). Le moment de la transition entre ces deux extrêmes a lieu entre environ 15 h et 24 h. L'augmentation du niveau apparent superposée au mouvement oscillatoire est due à la croissance du pétiole primaire (cf. fig. 3).

Cependant, le mouvement enregistré peut être dissocié de ce dernier processus par le fait qu'il existe, en fin de phase obscure et en début de phase lumineuse, une transition régulière de la position maximum vers une position minimum avec une pente indiscutablement négative.

La figure 5 indique que ce rythme persiste pendant au moins 2 périodes, lors du transfert en lumière continue. Il s'agit donc d'un rythme endogène. La période, en lumière continue, n'est cependant pas facile à estimer: si on l'évalue d'un minimum à un autre, on obtient 27 heures, puis ~20 heures. Cet allongement suivi d'un raccourcissement de la périodicité a déjà été observé lors d'une étude du rythme endogène du mouvement de la feuille du haricot, également transféré de conditions synchronisantes (L:D 12:12) en conditions constantes (Degli Agosti et al. 1983).

L'intensité de l'éclairage donné pendant le jour court ( $20,4$  à  $34 \text{ W/m}^2$ ) n'a pas d'effet sur la position des feuilles à 16 heures (fin de la phase lumineuse, résultats non présentés). En revanche, le rythme est très clairement sensible à des déphasages dans la photopériode provoqués par l'ajout d'une durée plus ou moins longue d'obscurité donné à 16 heures (figure 6). En jour court, le rapprochement des feuilles débute vers 15 h

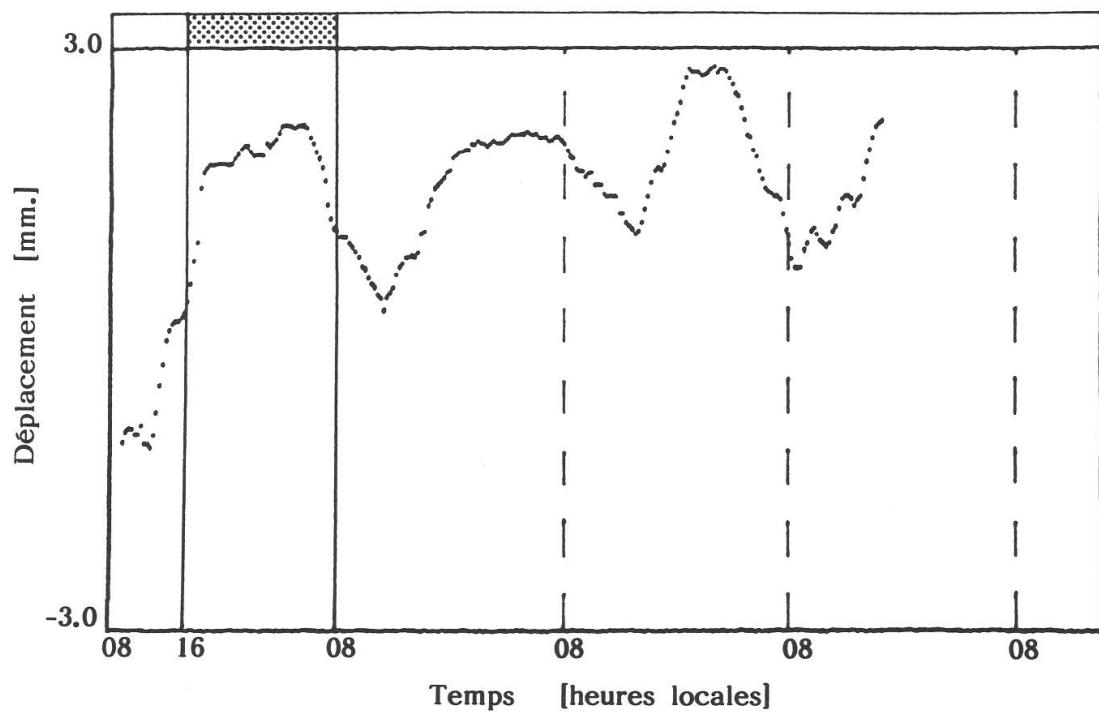


Fig. 5. Evolution du mouvement d'une feuille d'épinard lors du transfert en conditions constantes (lumière, température et humidité relative).

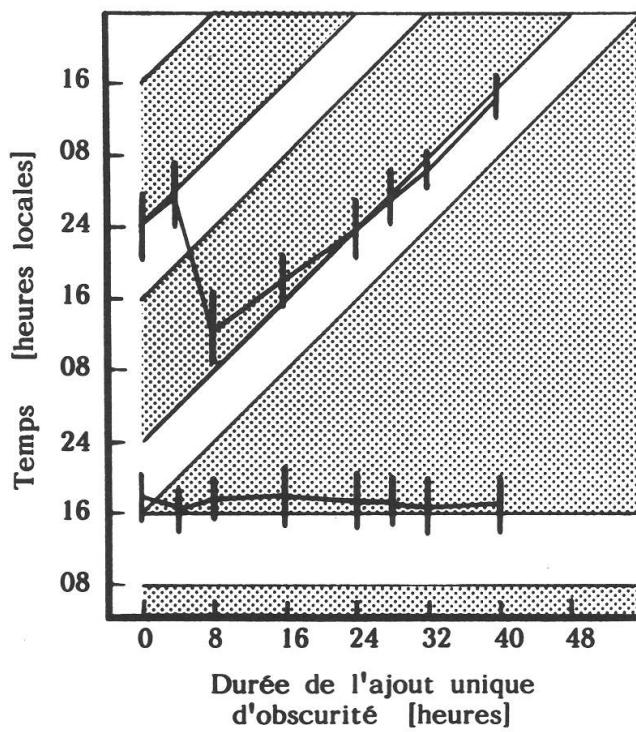


Fig. 6. Représentation synthétique des moments où s'effectuent les transitions du mouvement des feuilles de l'épinard (position écartée → rapprochée: barres verticales), en fonction de l'ajout d'obscurité reçu à 16 h. Les barres verticales représentent toute la durée de la transition. Les demi-dispositions des transitions sont reliées entre elles par un trait continu. Les surfaces claires représentent la phase lumineuse d'une durée de 8 heures (voir texte).

et se termine vers 22 h. La durée totale de ce mouvement est symbolisée sur la figure 6 par un petit trait vertical situé aux heures locales correspondantes (ordonnée) où a lieu le phénomène. Lorsque différentes durées d'obscurité (abscisse) sont données dès 16 h, on observe très clairement des décalages dans le moment où les feuilles se rapprochent. Ainsi, au-delà d'une durée de 24 h d'obscurité, cette partie du mouvement ne semble être plus dépendante que du moment où la lumière est enclenchée. La propriété de synchronisation d'un rythme par une variation contrôlée de l'environnement (lumière) confirme la nature endogène de ce mouvement foliaire et élimine la possibilité d'une intervention de facteurs externes non contrôlés.

De plus, ce résultat est très similaire à celui obtenu par King et Cumming (1972) chez le *Chenopodium rubrum* L. (écotype 374) où ces auteurs ont étudié l'influence d'un ajout unique de lumière de durée variable sur le rythme endogène de la floraison de cette plante.

## Conclusion

Chez l'épinard maintenu en jour court les feuilles s'écartent pendant la phase lumineuse et se rapprochent pendant la nuit, confirmant ainsi l'observation de Fabre (1876). Ce rythme ne peut être observé chez les feuilles primaires qu'entre 2½ et 4½ semaines, car le développement des feuilles secondaires et tertiaires, tout en écartant progressivement les feuilles primaires, limite, puis fait disparaître le mouvement de ces dernières. Ceci ne signifiant nullement que le mécanisme cellulaire responsable du mouvement ait lui aussi disparu.

En jour court cette oscillation excède rarement 20 °C (fig. 4), ce qui est néanmoins suffisant pour une observation visuelle directe. L'enregistrement en continu du mouvement montre qu'il persiste lorsque la plante est maintenue en conditions constantes (lumière, température et humidité relative) ce qui démontre sa nature endogène.

C'est en 1948 que Bünning à la suite de ses travaux sur le soja a montré l'existence d'une corrélation entre le mouvement foliaire et le rythme de sensibilité à fleurir (Bünning 1948).

Il a proposé un modèle dans lequel le cycle de 24 heures est subdivisé en deux cycles de 12 heures avec une sensibilité interne rythmique favorable (photophile) et défavorable (scotophile) à la lumière, et vice et versa pour l'obscurité. La coïncidence entre l'oscillateur interne (représenté par le mouvement foliaire) et les conditions lumineuses externes permettent la floraison (hypothèse de la coïncidence externe).

L'épinard fait actuellement l'objet dans le laboratoire de Physiologie végétale de l'Université de Genève d'une étude sur les mécanismes de la floraison. Ces mécanismes semblent faire intervenir des processus liés à la mesure du temps (Greppin et al. 1986), il est donc très intéressant et utile de pouvoir disposer d'un indicateur du temps interne aussi facile à mesurer que le mouvement des feuilles primaires de cette plante (Degli Agosti 1985).

Nous remercions le professeur B. Millet pour avoir attiré notre attention sur l'ouvrage de J. H. Fabre, ainsi que Messieurs A. Rossier et B. Delessert pour la culture des épinards.

## Résumé

En jour court (8 h lumière: 16 h obscurité) les feuilles de l'épinard s'écartent l'une de l'autre pendant la lumière et se rapprochent à l'obscurité. Chez les feuilles primaires, ce mouvement ne peut être observé qu'entre l'âge de 2 $\frac{1}{2}$  et 4 $\frac{1}{2}$  semaines. Le rythme persiste en conditions constantes (lumière, température et humidité) démontrant ainsi sa nature endogène.

## Bibliographie

- Bünning E. 1948. Weitere Versuche über die Beziehung zwischen endogener Tagesrhythmik und Photoperiodismus. *Z. Pflanzenphysiol.* 3: 457–464.
- Bünning E. 1967. The physiological clock. 2nd ed., Springer-Verlag. 167 pp.
- Degli Agosti R., De Prins J., Bonzon M. et Greppin H. 1981. Analyse des données de phénomènes rythmiques: le mouvement foliaire du haricot. *Saussurea* 12: 1–14.
- Degli Agosti R., Bonzon M. et Greppin H. 1983. Mouvement de la feuille du haricot: emploi de la démodulation complexe. *Saussurea* 14: 87–97.
- Degli Agosti R. 1985. Etude du contenu en sucres de l'épinard (*Spinacia oleracea* cv. Nobel) et d'autres plantes pendant la variation de photopériode. Thèse No. 2174. Université de Genève. 232 pp.
- Fabre J. H. 1876. La Plante. Leçons à mon fils sur la botanique. Librairie Charles Delagrave, Paris. 356 pp.
- Greppin H., Auderset G., Bonzon M., Degli Agosti R., Lenk R. et Penel C. 1986. Le mécanisme de l'induction florale. *Saussurea* 17: 71–84.
- Millet B. et Manachère G. 1983. Introduction à l'étude des rythmes biologiques. Vuibert, Paris. 88 pp.
- King R. W. and Cumming B. G. 1972. Rhythms as photoperiodic timers in the control of flowering in *Chenopodium rubrum* L. *Planta* 103: 281–301.
- Parlevliet J. E. 1966. The influence of external factors on the growth and development of spinach cultivars (*Spinacia oleracea* L.). Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 67: 1–76.
- Rensing L. 1973. Biologische Rhythmen und Regulation. G. Fischer, Stuttgart. 265 pp.