

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 7 (1976)

Artikel: Évolution des protéines solubles acides des feuilles de l'épinard, à l'état végétatif et floral
Autor: Bault, Alain / Greppin, Hubert
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099272>

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>

Evolution des protéines solubles acides des feuilles de l'épinard, à l'état végétatif et floral

ALAIN BAULT & HUBERT GREPPIN

Résumé

BAULT, A. & H. GREPPIN (1976). Evolution des protéines solubles acides des feuilles de l'épinard, à l'état végétatif et floral. *Saussurea* 7: 105-120.

Le mécanisme de synthèse du "stimulus floral" ne semble pas mettre en cause la formation de protéines nouvelles. Tout est donc déjà en place dans la feuille lors de l'induction photopériodique. Par contre, le méristème une fois évoqué provoque en retour des modifications biochimiques dans la feuille, manifestant ainsi l'entrée en développement floral de l'ensemble de la plante.

Abstract

BAULT, A. & H. GREPPIN (1976). Evolution of the acid, soluble proteins of spinach leaves at the vegetative and floral stages. *Saussurea* 7: 105-120. In French.

The mechanism of synthesis of the "floral stimulus" does not seem to require the formation of new proteins. Everything is already present in the leaf at the photoperiodic induction. On the contrary, the meristem once evoked brings about biochemical modifications in the leaf, showing in this way the start of floral development of the whole plant.

Les différentes étapes du développement végétatif et floral d'une plante sont la résultante de l'intégration spatio-temporelle de la multiplication, croissance et différenciation cellulaires. Une caractéristique des cellules dans un organisme en développement est la capacité d'acquérir ou de perdre des propriétés biochimiques et structurales, elles-mêmes liées aux protéines; ces dernières, à travers la régulation génique, étant une expression spécifique de la plante, il est apparu utile et nécessaire d'examiner leur évolution chez l'épinard afin de le caractériser à l'état végétatif et floral. Le changement d'état de la feuille peut se faire par voie physique (action de l'augmentation de la photopériode: passage de jours courts de 8 heures en jour continu) ou par voie chimique (actions de l'acide gibbérellique ou de l'acétylcholine en jours courts de 8 heures). Le mécanisme de formation de l'état induit dans la feuille, de même que la nature du "stimulus floral", sont encore inconnus; ce dernier est certainement constitué d'un ensemble de facteurs (électriques, chimiques, biochimiques, structuraux, rapport de phases d'éléments fluctuant périodiquement, etc.) agissant de manière séquentielle sur des territoires différents du méristème caulinaire à travers un flux interactif entre les différents

organes et parties de la plante. Une question fondamentale est de savoir si lors de la fabrication du "stimulus floral", des protéines nouvelles sont engagées (VINCE-PRUE, 1975): les avis sont partagés à ce sujet. Le présent travail vise à déterminer ce qu'il en est chez l'épinard, et d'autre part à caractériser quelques étapes de la vie de la plante.

Matériel et méthodes

Matériel végétal

Nous utilisons des épinards (*Spinacia oleracea*, var. Nobel) cultivés en phytotron, sous lumière blanche (6000 lux, tubes Sylvania "lumière du jour"), à 20°C, sur de la vermiculite arrosée avec une solution nutritive (équilibre N: 17, P: 19, K: 22); l'humidité relative est de 80% en présence de lumière et de 50% la nuit.

Les différentes conditions expérimentales sont les suivantes:

- plantes de jours courts (8 h de lumière) âgées de 4 ou 5 semaines;
- plantes de jours courts transférées 48 h en jour continu, ce qui provoque l'induction florale;
- plantes de jours courts transférées 120 h en jour continu;
- plantes de jours courts ayant subi 48 h ou plus généralement 120 h de traitement par l'acétylcholine ou l'acide gibbérellique (induction chimique);
- plantes de jours courts transférées 48 h ou plus généralement 120 h en jour continu en présence de DCMU (inhibiteur de l'induction photopériodique);
- plantes de jour continu (♀ et ♂) âgées de 3 à 4 semaines;
- plantes de jour continu remises une semaine en jours courts.

Les traitements chimiques (gibbérelline, acétylcholine, DCMU) sont réalisés 3 fois par jour (8 h, 12 h, 16 h) par aspersion de la substance considérée à la concentration de 10^{-4} M, à raison de 5 ml par plante environ.

Récolte

A l'exception des feuilles cotylédonaire, toutes les feuilles saines de chaque plante sont récoltées, le nombre de plantes par extrait étant voisin de 20 pour les plantes de jours courts, réduit à 10 pour les plantes de jour continu qui sont beaucoup plus grosses.

Extraction

Les feuilles sont broyées à 4°C, dans un mortier, avec une quantité à peu près équivalente à leur poids du milieu suivant:

saccharose	0.75 M
tampon tris-HCl pH 8.3	0.15 M
Mg Cl ₂	0.003 M
chlorhydrate de cystéine	0.018 M

Après filtration sur toile, l'extrait est centrifugé 15 min à 15 000 g. Le surnageant contenant les protéines solubles est purifié et concentré 3 fois par absorption sur gel Sephadex G 25, suivie d'une légère centrifugation, le Sephadex étant retenu par un filtre à mi-hauteur dans chaque tube. L'extrait ainsi obtenu est prêt pour l'électrophorèse des protéines acides, dont les résultats sont présentés dans le présent article; celle des protéines basiques, toujours réalisée dans les mêmes conditions, fera l'objet d'un article ultérieur.

Dosage des protéines

Il est réalisé par la méthode du "microbiuret" d'ITZKAKI & GILL (1964), et a permis de montrer que malgré l'énorme variation du poids de l'appareil foliaire des plantes selon la catégorie de l'extrait (de 0.2 à 2.5 g/plante), la quantité de protéines par g de feuilles (poids frais) est remarquablement constante (de 3.3 à 3.8 mg).

Electrophorèse des protéines acides

Elle est réalisée selon DAVIS (1964) à quelques modifications près (BAULT, 1972). Les tubes ont une longueur de 7 cm, et contiennent à peu près 2.5 ml de gel séparateur à 7% d'acrylamide. L'échantillon est incorporé dans le gel d'empilage à raison de 15%, quantité nécessaire à l'obtention de 300 µg de protéines par tube, ce qui donne la séparation optimale. L'électrophorèse est réalisée avec un courant constant de 3 mA par tube.

Les gels obtenus sont appréciés quant au *rf* et à l'intensité de leurs bandes, de deux manières:

- mesure directe du *rf* et appréciation comparative visuelle de l'intensité des bandes, ceci pour tous les profils et toutes leurs bandes;
- densitométrie des gels, d'où une appréciation quantitative de la hauteur de la plupart des pics représentant les bandes.

La presque nullité de la variation des *rf* a permis de calculer pour chaque bande (26 en tout) une moyenne générale commune aux différentes catégories d'extraits. Chaque condition expérimentale étant représentée par au moins 5 extraits, et souvent beaucoup plus, il a pu être mis en évidence que, nonobstant d'importantes variations quantitatives globales, un certain nombre de bandes ne variaient pas entre elles, alors que d'autres variaient selon la catégorie d'extrait. Les profils et tableaux présentés ont ainsi pu être réalisés. Une bande comprenant, en fait, plusieurs protéines, les variations observées traduisent des modifications tant quantitatives que qualitatives.

Réactions enzymatiques

Elles sont réalisées sur les gels, au sortir de l'électrophorèse.

a) *phosphatases "acides" et "alcalines"* (ou plus précisément phosphatases fonctionnant en milieu acide ou en milieu alcalin)

Leur action sur l' α -naphtyl-phosphate en présence de Diazo Blue B à pH 5.1 (phosphatases "acides") ou à pH 9.5 (phosphatases "alcalines"), est réalisée selon la méthode de RUDOLPH & STAHMANN (1966).

b) *estérases*

Leur action sur l' α -naphtyl-acétate en présence de Fast-Blue RR à pH 7.4, est réalisée selon RUDOLPH & STAHMANN (1966).

c) *peroxydases*

La méthode de mise en évidence de la peroxydation du gaïacol et du pyrogallol (BAULT, 1972) dérive de celle de MACKO & al. (1967).

L'intensité des isoenzymes est appréciée visuellement (et comparativement, il y a toujours des extraits de plusieurs catégories différentes simultanément), leur *rf* est mesuré lors de la réaction. Afin de mieux situer les isoenzymes vis-à-vis des autres protéines, les gels subissent ensuite la coloration et les mesures des profils ordinaires de protéines.

Résultats

Protéines acides globales

Plantes de jours courts

Profil et densitogramme des protéines foliaires sont présentés à la figure 1. Les 26 bandes révélées ont été désignées, comme dans les travaux précédents (BAULT, 1972, 1973a, 1973b) par les lettres de l'alphabet. La bande *d* est très importante sur le plan quantitatif.

Le transfert en jours continus (induction photopériodique) se traduit tardivement (après 48 à 120 h de lumière; l'évocation du méristème étant faite après 24 h de lumière totale: AUDERSET, 1974) par un accroissement des bandes *f-h-i-j-m-n-o-p-q* et par une diminution de *l* et sans doute de *r*. Aucune modification n'est observée nettement en-dessous de 48 h de lumière, c'est-à-dire pendant la formation du "stimulus floral". Le tableau 1 illustre ces résultats ainsi que l'effet de quelques inducteurs chimiques tels que l'acétylcholine et l'acide gibbéréllique. Un traitement au DCMU (inhibiteur de la photosynthèse) empêche, à dose convenable, l'induction photopériodique.

Plantes de jour continu

L'épinard est une plante dioïque fleurissant en jours longs; nous observons (fig. 2 et tabl. 2) que les différences entre sexes sont faibles et peu nombreuses; les plantes femelles présentent les bandes *h-l-p-r* un peu plus intenses. Les différences avec les plantes de jours courts sont beaucoup plus marquées (tabl. 2).

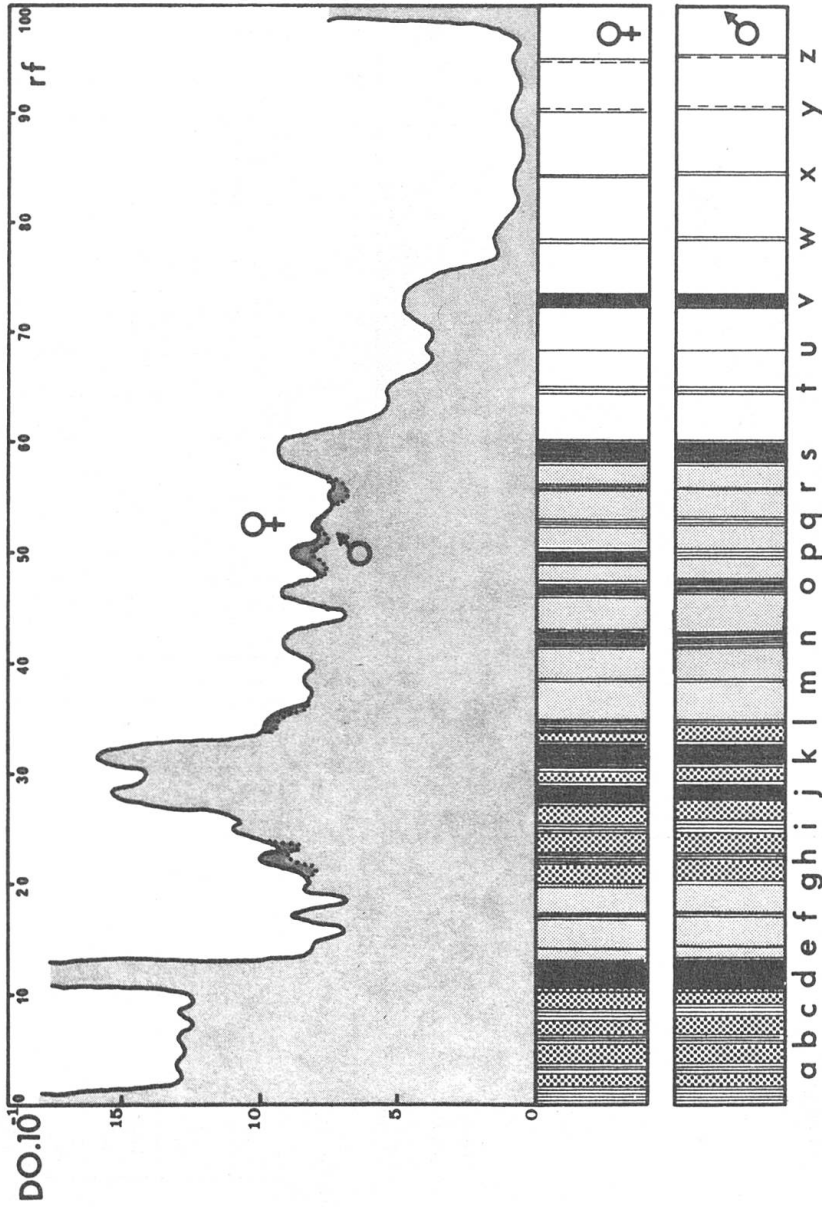


Fig. 2. — Densitogrammes et profils protéiniques des plantes de jour continu, femelles et mâles.

Bandes	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z
hauteur des pics (JL ♀)	13	13	13	∞	8	9	8½	10	11	15½	16	10	8½	9½	9½	9	8	7½	9½	5½	4	5	1½	1	1	1
hauteur des pics (JL ♂)	13	13	13	∞	8	9	8½	9½	11	15½	16	9½	8½	9½	8½	8	7	9½	5½	4	5	1½	1	1	1	1
variation des pics (JL ♀ / JC)	+	.	3	.	1	1	2	2	2	1½	-
variation des pics (JL ♂ / JC)	3	.	1½	1	2	2	1	1	-
variation des pics (JL ♀ / JC + 120 h JL)	-	2	.	.	.	2	3½	3½	1	1½	?
variation des pics (JL ♂ / JC + 120 h JL)	-	2	.	.	½	2	3½	3½	1	1½	?
variation des pics (JLC ♀ / JL ♀)	+	+	1	½	1	½	+
variation des pics (JLC ♂ / JL ♂)	+	.	.	.	+	1	½	1	1	½	+
variation des pics (JLC ♀ / JC)	+	.	3	.	1	1	1	1	1
variation des pics (JLC ♂ / JC)	+	.	3	.	1	1	1	1	1

Tabl. 2. — Densité optique (x 10) des différentes bandes obtenues en jour continu (JL) chez les plantes femelles (♀) et mâles (♂). Examen des variations des pics en fonction de différents traitements (JC = jours courts; JLC = plantes de jour continu placées en jours courts).

Le transfert des plantes de jour continu (fig. 2) en jours courts pendant une semaine provoque l'augmentation de 9 bandes, dont les 7 qui étaient moins intenses en jour continu par rapport à la situation en jours courts dès le début de l'ontogenèse (fig. 1). Certaines bandes sont donc contrôlées par la photopériode et ne traduisent pas l'acquisition des propriétés nouvelles associées au développement reproducteur avancé (48 h de lumière et plus), ce qui serait au contraire le cas de *j*.

Réactions enzymatiques

Phosphatases "acides"

Une douzaine de bandes (fig. 3) de couleur rouge, sont révélées sur le profil protéinique des plantes de jours courts; 2 d'entre-elles (*f* et *i*) apparaissent irrégulièrement. L'activité révélée en *d*, de couleur verdâtre, est un artéfact puisqu'elle apparaît aussi bien en l'absence de substrat. Après 48 h de jour continu, et surtout 120 h, l'activité de plusieurs bandes est augmentée (*f-h-i-j-l-n-q*). Après traitement chimique, seul l'acide gibbéréllique permet de retrouver l'équivalent de l'effet de la lumière sur le développement.

Les profils en jour continu, dès le début de l'ontogenèse, sont assez différents du système jours courts (fig. 4, tabl. 4). Des différences entre sexes sont visibles en *b*, *h* et *i*, et ne sont pas affectées par le transfert en jours courts.

Le transfert de jour continu (plantes induites) en jours courts provoque plusieurs modifications (tabl. 4) manifestant un rapprochement vers le système jours courts (fig. 3) et donc liées à une régulation photopériodique stricte et indépendante du processus reproducteur. Les autres modifications par rapport au système jours courts ne sont pas affectées.

Phosphatases "alcalines"

Elles n'ont pu être observées que de façon occasionnelle, leur comportement paraissant saisonnier.

Estérases

7 bandes sont constamment révélées (fig. 5, tabl. 5) dans le profil protéinique des plantes de jours courts; après transfert de jours courts en jour continu (tabl. 5) il y a légère augmentation en *f* et *p* et diminution en *l* et *r*. Les traitements chimiques provoquent peu de variation de l'activité.

En jour continu (fig. 6, tabl. 6) les différences entre sexes sont importantes; *u* et *w* sont plus intenses chez les femelles, *f* et *r* chez les mâles. Le transfert de jour continu en jours courts voit s'accroître *l* et diminuer *f*, ce qui ramène l'intensité de ces bandes à celles de jours courts (contrôle photopériodique indépendant du développement).

Peroxydases

9 isoenzymes sont révélées (fig. 7) chez les plantes de jours courts et l'une d'elles (*f*) montre une activité catalasique, comme chez beaucoup de matériels végétaux.

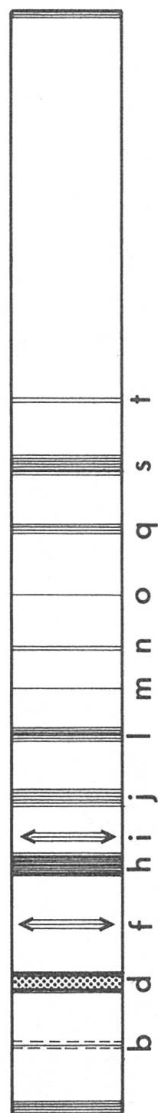


Fig. 3. — Profil de l'activité des phosphatases "acides" des plantes de jours courts.

Bandes	b	d	f	h	i	j	l	m	n	o	q	s	t
variation des bandes (JC + 48 h JL)	.		(+)	+	(+)	(+)	.	.	(+)	.	(+)	.	.
variation des bandes (JC + 120 h JL)	.	p	(+)	+	(+)	+	.	.	+	.	+	.	.
variation des bandes (JC + Acétylcholine)	.	u	.	.	(+)	+
variation des bandes (JC + Ac. Gibbér.)	.	h	?	+	?	+	.	.	+	.	+	.	.
variation des bandes (JC + 120 h JL avec DCMU)	.		.	+	(+)	(-)

Tabl. 3. — Variation de l'activité phosphatasique "acide" après différents traitements physiques et chimiques.

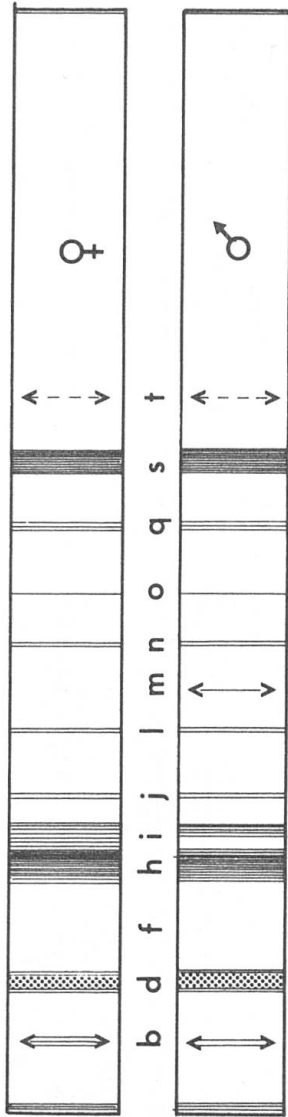


Fig. 4. — Profil de l'activité des phosphatases "acides" des plantes de jour continu (femelles et mâles).

Bandes	b	d	f	h	j	l	m/n	p	r	u	w
variation des bandes (JL ♀ / JC)	+		+	-	=	-	+	=	-	+	+
" (JL ♂ / JC)	+		+	-	=	-	+	=	-	=	=
" (JL ♀ / JC + 120 h JL)	+		=	-	=	=	+	-	=	+	+
" (JL ♂ / JC + 120 h JL)	+	art	+	-	=	=	+	-	+	=	=
" (JLC ♀ / JL ♀)	=	ct	-	=	=	+	=	=	=	=	=
" (JLC ♂ / JL ♂)	=	art	-	=	(+)	+	=	=	=	=	=
" (JLC ♀ / JC)	+		=	-	=	=	+	=	-	+	+
" (JLC ♂ / JC)	+		+	-	(+)	=	+	=	-	=	=

Tabl. 4. — Variation des activités phosphatasiques "acides" entre les plantes de jour continu (JL), les plantes de jour continu transférées en jours courts (JLC) par rapport à d'autres catégories.

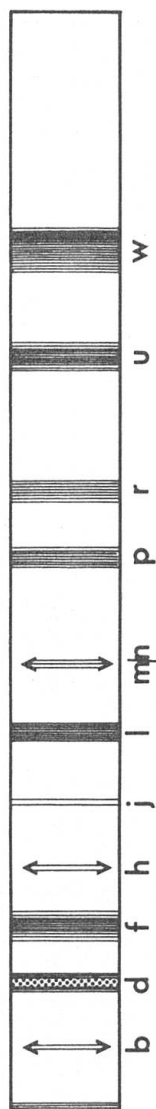


Fig. 5. — Profil de l'activité des estérases des plantes de jours courts.

Bandes	b	d	f	h	j	l	m/n	p	r	u	w
variation des bandes (JC + 48 h JL)	=	=	(+)	=	=	(-)	=	+	-	=	=
" (JC + 120 h JL)	(-)	attract	+	=	=	(-)	=	+	-	=	=
" (JC + Acétylcholine)	=	attract	=	=	=	=	=	=	=	=	=
" (JC + Ac. Gibbér.)	(-)	attract	=	=	=	=	=	=	=	=	=
" (JC + 120 h JL avec DCMU)	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=

Tabl. 5. — Variation de l'activité estérasique selon les différents traitements physiques ou chimiques.

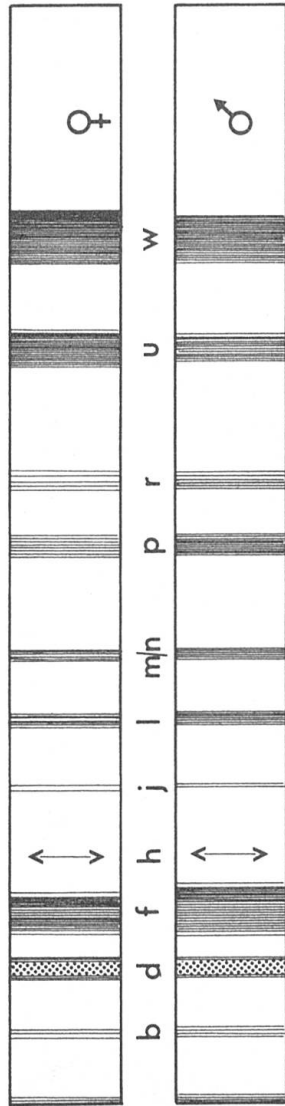


Fig. 6. — Profil de l'activité des estérases des plantes de jour continu (femelles et mâles).

Bandes variation des bandes (JL ♀ / JC)	b	d	f	h	i	j	l	m	n	o	q	s	t
" (JL ♂ / JC)	(+)	+	-	+	+	-	-	(-)	=	=	-	=	(-)
" (JL ♂ / JC)	=	0	-	+	+	-	-	(-)	=	=	-	=	(-)
" (JL ♀ / JC + 120 h JL)	(+)	⊖	-	=	+	-	-	(-)	-	=	-	=	(-)
" (JL ♂ / JC + 120 h JL)	=	⊖	-	-	=	-	-	(-)	-	=	-	=	(-)
" (JLC ♀ / JL ♀)	=	⊖	+	=	=	+	+	(=)	=	=	+	-	(=)
" (JLC ♂ / JL ♂)	=	⊖	+	=	=	+	+	(=)	=	=	+	-	(=)
" (JLC ♀ / JC)	(+)	⊖	+	+	+	-	-	(-)	=	=	=	⊖	(-)
" (JLC ♂ / JC)	=		+	+	+	-	-	(-)	=	=	+	-	(-)

Tabl. 6. — Variation de l'activité estérasique des plantes de jour continu (JL), des plantes de jour continu transférées en jours courts (JL) par rapport à d'autres catégories.

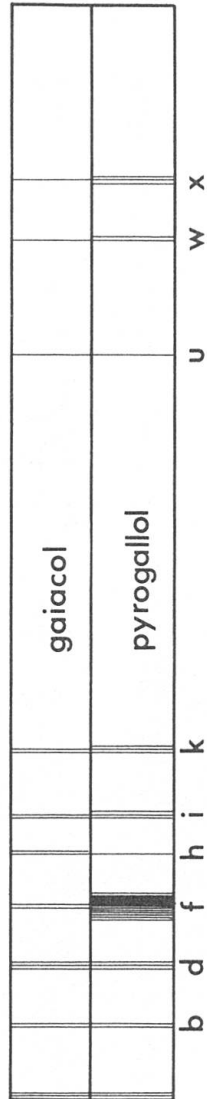


Fig. 7. — Profil de l'activité peroxydasique des plantes de jours courts.

Bandes	b	d	f	h	i	k	n	w	x
Variation des bandes (JC + 48 h JL)	=	+	+	=	=	=	=	+	+
Variation des bandes (JC + 120 h JL)	+	=	-	-	-	=	=	-	-
Variation des bandes (JC + Ac. Gibbér.)	+	=	+	=	=	=	+	=	=

Tabl. 7. — Variation de l'activité peroxydasique après différents traitements.

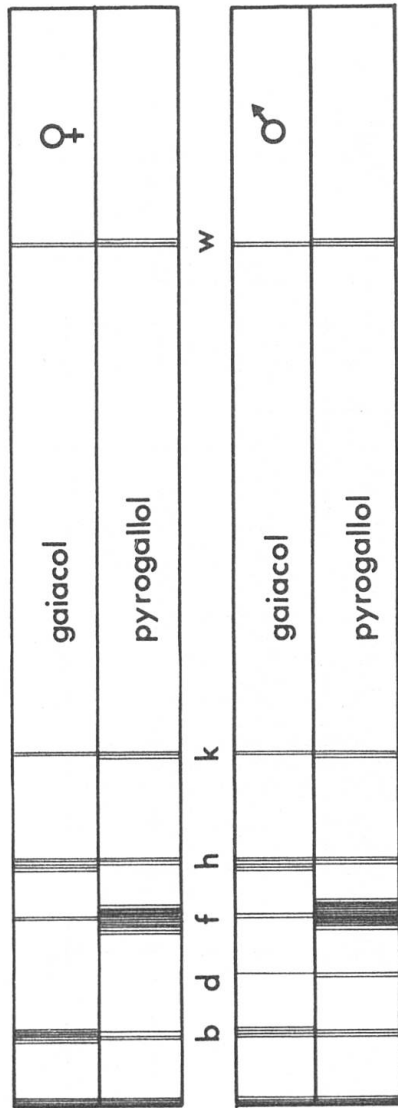


Fig. 8. — Profil des activités peroxydasiques des plantes de jour continu, femelles et mâles.

Tabl. 8. — Variation de l'activité peroxydasique selon diverses catégories de plantes.

Bandes variation des bandes (JL ♀ / JC)	b		d	f	h	i	k	u	w	x
	+	-	-	=	+	-	=	-	+	-
" (JL ♂ / JC)	+	-	-	=	+	-	=	-	+	-
" (JL ♀ / JC + 120 h JL)	=	-	-	+	+	-	+	-	+	-
" (JL ♂ / JC + 120 h JL)	-	-	-	+	+	-	+	-	+	-
" (JLC ♀ / JL)	=	=	=	=	=	=	+	=	=	=
" (JLC ♂ / JL)	=	=	=	+	+	=	-	=	=	=
" (JLC ♀ / JC)	+	-	-	=	+	-	+	-	+	-
" (JLC ♂ / JC)	+	-	-	+	+	-	-	-	+	-

Le transfert en jour continu fait augmenter 4 activités après 48 heures; mais après 120 heures nous voyons diminuer la plupart des isoenzymes (tabl. 7).

Chez les plantes placées en jour continu dès le début de l'ontogenèse (fig. 8, tabl. 8) les isoenzymes sont moins nombreux (absence de *i*, *u*, *x*; et de *d* chez les femelles), mais celles qui subsistent ont généralement une activité beaucoup plus intense. Le transfert de jour continu en jours courts provoque un effet inverse de celui décrit pour les autres enzymes, à savoir un non retour vers le profil de jours courts. L'état floral de la plante semble avoir modifié définitivement leur mécanisme de régulation (PENEL & GREPPIN, 1975).

Conclusions

L'acquisition de l'état induit de la feuille (induction photopériodique) ne semble pas nécessiter l'apparition de protéines nouvelles puisqu'il faut attendre 48 heures de lumière pour observer des variations; or, en 24 h déjà, le "stimulus floral" a atteint le méristème et provoqué l'évocation florale à laquelle fera suite, 20 heures après, l'embryogenèse florale (AUDERSET, 1974; AUDERSET & GREPPIN, 1977). Ce résultat n'infirme pas celui obtenu par voie immunochimique (BALET & GREPPIN, 1976). Lorsque le méristème est induit, il provoque en retour l'entrée en développement floral de l'ensemble de la plante; l'apex fabrique la fleur, et les feuilles traduisent ce nouvel état par des changements biochimiques observables dès 48 heures de lumière. Certains de ces changements sont réversibles et ne dépendent donc que de la photopériode et non du développement. L'acide gibbérellique produit un meilleur développement que l'acétylcholine (moins de variations dans le profil protéinique), ce qui est conforme à ce que l'on sait de l'effet de cette dernière hormone sur le développement de l'épinard: l'évocation est créée, mais la plante crève ensuite par brunissement des feuilles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUDERSET, G. (1974). *Etude du méristème caulinaire de l'épinard avant et après l'induction florale*. Thèse, Université de Genève.
- & H. GREPPIN (1977). *Effet de l'induction florale sur l'évolution ultrastructurale de l'apex caulinaire de Spinacia oleracea*. A paraître.
- BALET, A. & H. GREPPIN (1976). Etude immunochimique de l'induction photopériodique chez *Spinacia oleracea*. *Saussurea* 7: 65-72.
- BAULT, A. (1972). *Evolution des protéines solubles dans la radicule du Pois en croissance. Perturbations par un herbicide de pré-émergence*. Thèse, Toulouse, enreg. CNRS N^o 32663.
- (1973a). Evolution des protéines solubles acides de la radicule du Pois pendant les premiers jours de sa croissance. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 276: 741-744.
- Y. CLÉMENT & R. BUIS (1973b). Evolution des protéines solubles de l'hypocotyle du Lupin au cours de sa croissance. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 277: 653-656.
- DAVIS, B. J. (1964). Disc electrophoresis II: Method and applications to human serum proteins. *Ann. New York Acad. Sci.* 121: 404-427.

- ITZKAKI, R. F. & D. M. GILL (1964). A microbiuret method for estimating proteins. *Analytical Biochem.* 9: 401-410.
- MACKO, V., G. R. HONOLD & M. A. STAHMANN (1967). Soluble proteins and multiple enzyme forms in early growth of wheat. *Phytochemistry* 6: 465-471.
- PENEL, C. & H. GREPPIN (1975). The balance between acid and basic peroxidases and its photoperiodic control in spinach leaves. *Pl. Sci. Letters* 5: 41-48.
- RUDOLF, K. & M. A. STAHMANN (1966). Multiple hydrolases in Bean leaves, and the effect of the halo blight disease caused by *Pseudomonas phaseolicola*. *Plant Physiol. (Lancaster)* 41: 389-394.
- VINCE-PRUE, D. (1975). *Photoperiodism in Plants*. McGraw Hill, London.