

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 9 (1978)

Artikel: Décomposition gaussienne des spectres d'absorption de feuilles d'épinard soumises à différents traitements lumineux
Autor: Bonzon, Marc / Greppin, Hubert
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099300>

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>

Décomposition gaussienne des spectres d'absorption de feuilles d'épinard soumises à différents traitements lumineux

MARC BONZON & HUBERT GREPPIN

Résumé

BONZON, M. & H. GREPPIN (1978). Décomposition gaussienne des spectres d'absorption de feuilles d'épinard soumises à différents traitements lumineux. *Saussurea* 9: 65-82.

La partie rouge-orange du spectre d'absorption de feuilles entières d'épinard (*Spinacia oleracea*, var. Nobel) peut être décomposée en huit composantes gaussiennes caractérisées par des longueurs d'onde maxima et des demi-largeurs constantes, alors que leurs hauteurs et leurs surfaces sont variables. L'analyse chronologique de l'évolution de la hauteur de chacune de ces composantes en fonction de divers traitements lumineux montre que leur mode d'évolution est dépendant de la photopériode. Il est ainsi possible de discerner si une plante est végétative ou en voie de floraison et de suivre les événements particuliers liés à l'instauration de l'état induit.

Abstract

BONZON, M. & H. GREPPIN (1978). Gaussian analysis of absorption spectra from spinach leaves under different luminous treatments. *Saussurea* 9: 65-82. In French.

Computer analysis of absorption spectra obtained with whole spinach leaves permits one to resolve the orange-red part of the spectrum into eight gaussian components having constant peak wavelength and half-width but variable height and surface. Time series analysis of the changes in the height of each of these components indicates that they are strongly dependent on the photoperiod applied to the leaves. It is thus possible to characterize the physiological state of a plant, e.g. vegetative or fully induced to flower, and to follow the particular events occurring upon transition from the vegetative to the reproductive state.

Introduction

L'absorption de la lumière dans la partie orange et rouge du spectre est presque entièrement due aux chlorophylles; dans le bleu, il y a interférence avec d'autres pigments, notamment les caroténoïdes. Pour cette raison, la décomposition mathématique des spectres ne peut se faire de façon sûre que dans la partie du spectre comprise entre 590 et 740 nm.

La technique d'analyse utilisée a pour but d'ajuster des spectres d'absorption expérimentaux par la somme de courbes plus simples, telles des composantes gaussiennes, chacune d'elles devant représenter une espèce moléculaire de chlorophylle encore inaccessible à l'analyse chimique (FRENCH & BROWN, 1971). Cela revient donc à déterminer dans quelles proportions les diverses espèces chlorophylliennes, dites "biologiques" (BROWN, 1972) ou "natives" (WIESSNER & FRENCH, 1970), contribuent au spectre expérimental.

Six formes de chlorophylle *a* ont ainsi été mises en évidence. Elles sont respectivement dénommées, d'après leur maximum d'absorption: Ca662, Ca670, Ca677, Ca684, Ca690 et Ca700. Quatre de ces formes (Ca662, Ca669, Ca677 et Ca684) semblent être universellement répandues dans les organismes photosynthétiques (FRENCH & PRAGER, 1969; FRENCH & BROWN, 1971; FRENCH & al., 1972). En ce qui concerne les chlorophylles *b*, les deux formes identifiées par FRENCH & al. (1972) et nommées Cb640 et Cb650 ne pourraient être que le reflet de deux formes mineures de chlorophylles *a* (LEPPINK & THOMAS, 1973; OUDSHOORN & THOMAS, 1975).

Les résultats publiés par FRENCH & al. (1972) ont été obtenus à partir de spectres mesurés à -196°C (azote liquide) et dont on a pris les dérivées première et seconde, afin de déterminer la longueur d'onde du maximum de chaque composante (GULYAYEV & LITVIN, 1970). L'application des valeurs ainsi obtenues à des spectres d'absorption mesurés *in vivo* à 25°C , donc caractérisés par des pics et des épaulements nettement moins définis qu'à basse température, a été tentée avec succès par FRENCH & al. (1972), en élargissant quelque peu la demi-largeur de bande de chaque composante. Sans les informations préalables concernant le nombre des composantes, la longueur d'onde de leur maximum d'absorption et une estimation de leur demi-largeur de bande, il aurait été impossible, même en disposant des dérivées, de trancher entre les mérites relatifs d'un certain nombre d'ajustements satisfaisants obtenus avec toute une variété de composantes.

L'avantage et l'intérêt de pouvoir décomposer des spectres d'absorption mesurés *in vivo* à 25°C sont évidents: en respectant l'intégrité des organismes étudiés, il est possible de déterminer comment réagissent les molécules pigmentaires dans leur cadre naturel lorsqu'elles sont soumises à des excitations extérieures contrôlées. En revanche, comme le soulignent DEROCHE-LABORIE & al. (1964), puis DEROCHE & COSTES (1966), il n'est pas possible de déterminer si les réponses obtenues sont dues aux chlorophylles elles-mêmes ou aux complexes qu'elles forment avec les autres constituants du chloroplaste.

Le but de l'analyse qui est proposée ici est de suivre l'évolution au cours du temps des diverses espèces moléculaires de chlorophylle en fonction de divers traitements photopériodiques, inducteurs ou non de la floraison.

Matériel et méthodes

Matériel

L'épinard (*Spinacia oleracea*, var. Nobel) est une plante annuelle, dioïque, ne fleurissant que sous un éclairage journalier supérieur à 11 heures (photopériode

critique). Si cette durée est inférieure, l'épinard reste à l'état végétatif (plante en rosette). Cependant, après 7-8 semaines de jours courts de 8 heures de lumière, son méristème apical est évoqué (EVANS, 1969) et passe donc dans un état pré-floral (AUDERSET & GREPPIN, 1977). Transférée en lumière continue après quatre semaines de jours courts ou cultivée directement sous une photopériode continue, cette plante subit une série de transformations biochimiques et morphologiques (élongation de la tige) qui aboutissent, après 4-5 semaines, à la floraison proprement dite (apparition des fleurs).

Les épinards ont été cultivés dans le phytotron du Laboratoire, dans les conditions suivantes: $22 \pm 0.15^{\circ}\text{C}$ constants, $60 \pm 2\%$ d'hygrométrie et 6000 lux de lumière blanche (tubes Sylvania "daylight", 40 W) à la surface des pots.

Traitements photopériodiques

Pour démontrer que les changements dans les concentrations relatives des divers complexes chlorophylliens sont en corrélation avec l'induction de la floraison, plusieurs traitements lumineux ont été testés:

1. Le jour court de 8 heures de lumière (de 08 à 16 heures) permet, après 4 semaines, de définir l'état végétatif.
2. Le jour continu (illumination constante dès le semis), permet, après 3 semaines de définir l'état complètement induit, les bourgeons floraux étant déjà apparents au microscope optique.
3. Le transfert, après 4 semaines, de jours courts de 8 heures de lumière en lumière continue permet de suivre l'instauration de l'état induit.
4. Le transfert inducteur mimé est une technique destinée à étudier l'effet de transfert (cf. 3), sans que l'effet inducteur soit présent. A cette fin, les plantes sont induites par 3 semaines de lumière continue (cf. 2), puis transférées une ou deux semaines en jours courts de 8 heures (ce traitement n'enlève pas aux plantes la capacité de fleurir). Enfin, les plantes sont à nouveau transférées en lumière continue, ce dernier traitement correspondant à une induction de plantes déjà induites: de cette façon, seul l'effet du changement de photopériode (effet photopériodique) est mis en évidence (BONZON & GREPPIN, 1977).

En jour court et en jour continu, les analyses ont été faites à 16, 24, 08, 12 et 16 heures. L'induction normale et l'induction mimée ont été suivies à des temps-horaires correspondants, ce qui représente respectivement 8, 16, 24, 36, 48 heures de lumière en plus des 8 heures du jour court normal.

Spectrophotométrie et critère de sélection des spectres

Les spectres d'absorption des feuilles entières (feuilles à maturité de 4-5 cm de longueur, toujours issues du même rang) ont été obtenus à l'aide d'un spectrophotomètre Unicam SP 800 B pour les expériences décrites dans le paragraphe "Traitements photopériodiques", sous chiffres 1 et 2, et Unicam SP 1700 pour les autres expériences.

Un fragment de la partie centrale du limbe, dépourvu de sa nervure centrale, est plaqué contre une cuve de verre (1 cm) et le zéro ajusté à 720 nm à l'aide d'un verre opalescent sur le faisceau de référence (SHIBATA, 1959). Chaque spectre est répété une dizaine de fois sur des feuilles différentes issues de plantes du même lot. Les résultats obtenus avec des limbes ayant le même âge physiologique sont relativement fidèles quant à la forme des spectres, les différences se manifestant surtout au niveau de leur absorption maximum (même longueur d'onde, mais hauteurs différentes). Tous les spectres ont été mesurés à 25°C.

Du fait de leur aplatissement, ces spectres ne représentent pas exactement la somme des pigments individuels de la préparation. Afin de déterminer si cette distorsion n'est pas trop grande, il faut comparer la hauteur des pics à 625 et 680 nm. Le rapport H ainsi obtenu, qui est de l'ordre de 0.2 pour la chlorophylle dans de l'acétone à 80%, doit être compris entre 0.25 et 0.30 (PICKETT & FRENCH, 1968) pour des chloroplastes en suspension. Avec les feuilles entières, la valeur limite de 0.30 est souvent très approchée, mais jamais dépassé.

Le programme RESOLV

Ce programme nous a été transmis par le Prof. C. S. French (Carnegie Institution of Washington, Dept. of Plant Biology, Stanford, California, USA) avec l'autorisation de son auteur, le Dr D. Tunnicliff (Shell Development Laboratory, Emeryville, California, USA). Originellement écrit pour un ordinateur IBM 360/67 et une table traçante CALCOMP, ce programme aurait dû être transcrit pour être utilisable avec l'ordinateur de l'Université de Genève. Grâce à un crédit généreusement alloué par l'OMS (Genève), qui dispose des installations adéquates, cette tâche fastidieuse nous a été épargnée.

Les spectres sont manuellement transformés en valeurs numériques pour chaque deux nanomètres, puis corrigés de telle façon que le maximum d'absorption soit dans chaque cas égal à 1. Cette dernière opération facilite grandement les comparaisons ultérieures des résultats. Ces valeurs sont ensuite perforées sur cartes, de même que certaines autres indications concernant le nombre des composantes, des estimations de leur hauteur, de leur demi-largeur et, si désiré, la proportion Gauss-Lorentz pour chaque composante. Dans notre cas, nous n'avons utilisé que des courbes à 100% gaussiennes, attitude qui peut faire l'objet de quelques restrictions. En effet, il est vraisemblable que les bandes sont légèrement asymétriques, leur largeur étant plus grande du côté des longueurs d'onde plus courtes.

L'ordinateur optimise les quatre paramètres donnés pour chaque composante, afin de donner le meilleur ajustement possible au spectre d'absorption expérimental. Nous avons utilisé la possibilité de modifier de 0.5 à 2 nm la position de la longueur d'onde maximale de chaque composante par itération. Les mêmes valeurs ont été utilisées pour la variation de la demi-largeur des bandes. De cette façon, l'ordinateur ne modifie pas trop les paramètres estimés introduits; ceux-ci gardent ainsi leur signification physique et biologique. Selon FRENCH & al. (1971), une douzaine d'itérations est suffisante pour que la déviation standard ne varie pas plus de 0.2% entre deux itérations successives (pour des spectres mesurés à basse température). Dans notre cas, nous avons estimé qu'une différence de 1% était suffisante pour arrêter les calculs, ce qui représente une quinzaine d'itérations au maximum.

Longueur d'onde maxima (nm) des composantes chlorophylliennes

	<i>Cb640</i>	<i>Cb650</i>	<i>Ca662</i>	<i>Ca670</i>	<i>Ca677</i>	<i>Ca684</i>	<i>Ca690</i>	<i>Ca700</i>
Jour court et transfert en lumière continue	642-643	652-653	662-663	670-671	677-678	684-685	693-694	702-706
Jour continu-jour court traitement inducteur mimé	642-643	652-653	662-663	670-671	677-678	684-685	691-693	700-703

Tabl. 1. — Analyse gaussienne des spectres d'absorption des feuilles d'épinard. Longueur d'onde maximale (en nanomètres) des différentes composantes en fonction des différents traitements photopériodiques. Seules les valeurs extrêmes sont indiquées.

Demi-largeur (nm) des composantes chlorophylliennes

	<i>Cb640</i>	<i>Cb650</i>	<i>Ca662</i>	<i>Ca670</i>	<i>Ca677</i>	<i>Ca684</i>	<i>Ca690</i>	<i>Ca700</i>
Jour court et transfert en lumière continue	13-15	12-14	12-13	11	11	11-12	14-16	21-25
Jour continu-jour court traitement inducteur mimé	15-18	13-15	12-13	10-13	11,12	12,13	16,19	30-36

Tabl. 2. — Analyse gaussienne des spectres d'absorption des feuilles d'épinard. Demi-largeur de bande (en nanomètres) des différentes composantes en fonction des différents traitements photopériodiques. Seules les valeurs extrêmes sont indiquées.

% de la surface de chaque composante par rapport à la surface totale

	<i>Cb640</i>	<i>Cb650</i>	<i>Ca662</i>	<i>Ca670</i>	<i>Ca677</i>	<i>Ca684</i>	<i>Ca690</i>	<i>Ca700</i>	
Jour court									
20 h ES:	5.71	7.58	13.25	16.35	15.33	16.49	13.66	9.83	7.50
24 h ES:	4.78	6.79	12.64	16.63	16.01	17.94	14.51	9.56	5.87
04 h ES:	4.96	6.88	12.67	16.97	16.10	17.68	13.98	8.92	6.81
08 h ES:	4.51	8.04	13.53	16.42	15.62	17.46	14.17	9.28	5.47
10 h ES:	3.91	5.46	11.80	16.01	16.14	17.61	15.81	8.79	8.36
12 h ES:	3.61	6.02	12.12	15.72	16.01	18.47	16.20	9.11	6.34
14 h ES:	4.01	6.76	12.64	16.37	15.80	17.50	14.66	8.14	8.21
16 h ES:	3.29	6.86	12.48	16.60	16.25	18.22	14.24	8.88	6.45
Jour continu (heures dès le transfert)									
08 h ES:	3.77	6.63	12.41	16.77	16.53	18.32	14.12	7.91	7.26
16 h ES:	3.08	6.43	12.60	16.79	16.50	18.60	14.98	8.60	5.41
24 h ES:	3.66	6.10	13.63	14.85	16.38	18.46	15.69	8.72	6.14
40 h ES:	3.02	6.24	12.37	16.61	16.50	18.59	14.80	8.40	6.45
48 h ES:	3.55	7.02	12.87	16.88	16.55	18.73	15.17	8.46	4.31

Tabl. 3. — Analyse gaussienne des spectres d'absorption des feuilles d'épinard en jour court de 8 heures expérimentale, % de la surface de chaque composante par rapport à leur surface totale et

% de la surface de chaque composante par rapport à la surface totale

	<i>Cb640</i>	<i>Cb650</i>	<i>Ca662</i>	<i>Ca670</i>	<i>Ca677</i>	<i>Ca684</i>	<i>Ca690</i>	<i>Ca700</i>	
Jour continu									
24 h ES:	3.16	5.71	12.49	14.44	14.90	16.18	15.61	8.34	12.33
08 h ES:	3.04	6.43	13.10	14.67	13.43	14.81	15.28	9.10	9.13
12 h ES:	3.02	6.08	12.17	14.67	15.03	16.04	16.41	8.95	10.64
16 h ES:	3.02	6.82	12.86	14.76	13.99	14.35	15.63	9.87	11.70
Jour court 8 (après le premier transfert)									
16 h ES:	2.74	7.09	13.49	14.73	13.97	14.09	14.23	8.62	13.67
08 h ES:	3.51	7.04	12.83	14.65	14.11	14.91	14.76	9.22	12.47
12 h ES:	2.97	6.06	12.15	14.56	15.00	16.19	16.28	8.72	10.89
16 h ES:	3.45	7.35	13.51	14.78	14.04	14.78	14.69	8.36	12.49
Jour continu (heures après le second transfert)									
08 h ES:	3.02	6.87	13.38	15.38	13.82	14.01	14.87	9.16	12.52
16 h ES:	3.30	6.54	12.77	14.62	15.26	16.81	15.42	7.99	10.52
20 h ES:	4.05	6.55	12.90	14.71	14.60	15.99	16.48	9.75	9.03
24 h ES:	2.87	6.94	13.20	14.82	14.05	14.97	15.41	9.37	11.25
36 h ES:	3.27	7.17	13.42	14.97	13.68	14.13	15.74	10.14	10.76
48 h ES:	3.25	7.66	12.98	14.57	13.18	13.33	14.67	10.20	13.41

ES = erreur standard sur l'ajustement total.

Tabl. 4. — Analyse gaussienne des spectres d'absorption des feuilles d'épinard en jour continu et lors de la surface de chaque composante par rapport à leur surface totale et % de la

% de la hauteur de chaque composante par rapport au pic maximum

<i>Cb 640</i>	<i>Cb650</i>	<i>Ca662</i>	<i>Ca670</i>	<i>Ca677</i>	<i>Ca684</i>	<i>Ca690</i>	<i>Ca700</i>
20.7	38.9	52.2	54.8	62.7	51.8	24.7	12.4
18.3	35.5	50.4	55.6	62.3	46.8	22.6	10.3
17.4	33.6	50.1	55.5	62.4	46.2	21.9	11.4
19.5	34.7	47.8	50.7	46.2	42.0	20.5	8.4
14.7	32.4	47.1	52.1	56.2	50.1	21.5	12.3
15.4	33.1	47.4	52.6	59.6	50.7	21.5	9.9
17.3	34.3	48.9	53.8	60.5	49.5	21.7	12.2
17.5	33.2	48.2	53.2	60.4	46.3	20.6	10.3
17.2	33.7	50.2	56.2	63.2	47.4	22.0	11.8
16.2	33.7	50.1	55.0	61.4	47.0	20.1	8.9
16.6	33.5	50.6	55.0	60.7	46.6	23.7	11.0
16.1	33.9	50.7	56.0	61.6	47.0	19.4	9.7
18.2	34.6	50.4	55.9	63.2	47.5	20.3	7.7

et lors du transfert inducteur en lumière continue. Erreur standard (ES) sur l'ajustement à la courbe % de la hauteur de chacune d'elles par rapport à la hauteur maximale du spectre original.

% de la hauteur de chaque composante par rapport au pic maximum

<i>Cb 640</i>	<i>Cb650</i>	<i>Ca662</i>	<i>Ca670</i>	<i>Ca677</i>	<i>Ca684</i>	<i>Ca690</i>	<i>Ca700</i>
13.3	32.7	42.0	48.8	52.4	50.3	20.2	14.2
15.9	36.4	47.8	51.6	54.1	51.4	21.8	15.4
14.9	33.6	43.3	51.5	56.1	55.1	22.5	14.1
16.2	36.4	46.9	51.2	51.8	51.9	23.1	15.6
16.1	36.6	45.1	50.2	54.0	53.7	23.7	18.1
16.4	35.0	44.5	49.8	54.6	52.8	24.9	18.0
14.7	33.0	42.8	49.3	52.7	51.8	20.3	14.0
16.6	36.6	44.8	50.3	53.9	51.8	23.0	17.5
16.9	38.5	50.3	52.1	53.0	53.1	24.9	18.2
14.3	32.8	41.7	50.0	56.8	51.9	21.2	14.6
14.6	34.4	44.6	51.1	54.5	52.8	21.2	11.9
16.0	36.7	46.4	50.9	52.7	51.3	23.5	16.2
16.6	38.1	48.1	51.5	53.8	54.3	25.6	16.9
18.1	37.8	48.3	51.3	51.9	51.5	26.6	19.7

du traitement inducteur mimé. Erreur standard (ES) sur l'ajustement à la courbe expérimentale, % de hauteur de chacune d'elles par rapport à la hauteur maximale du spectre original.

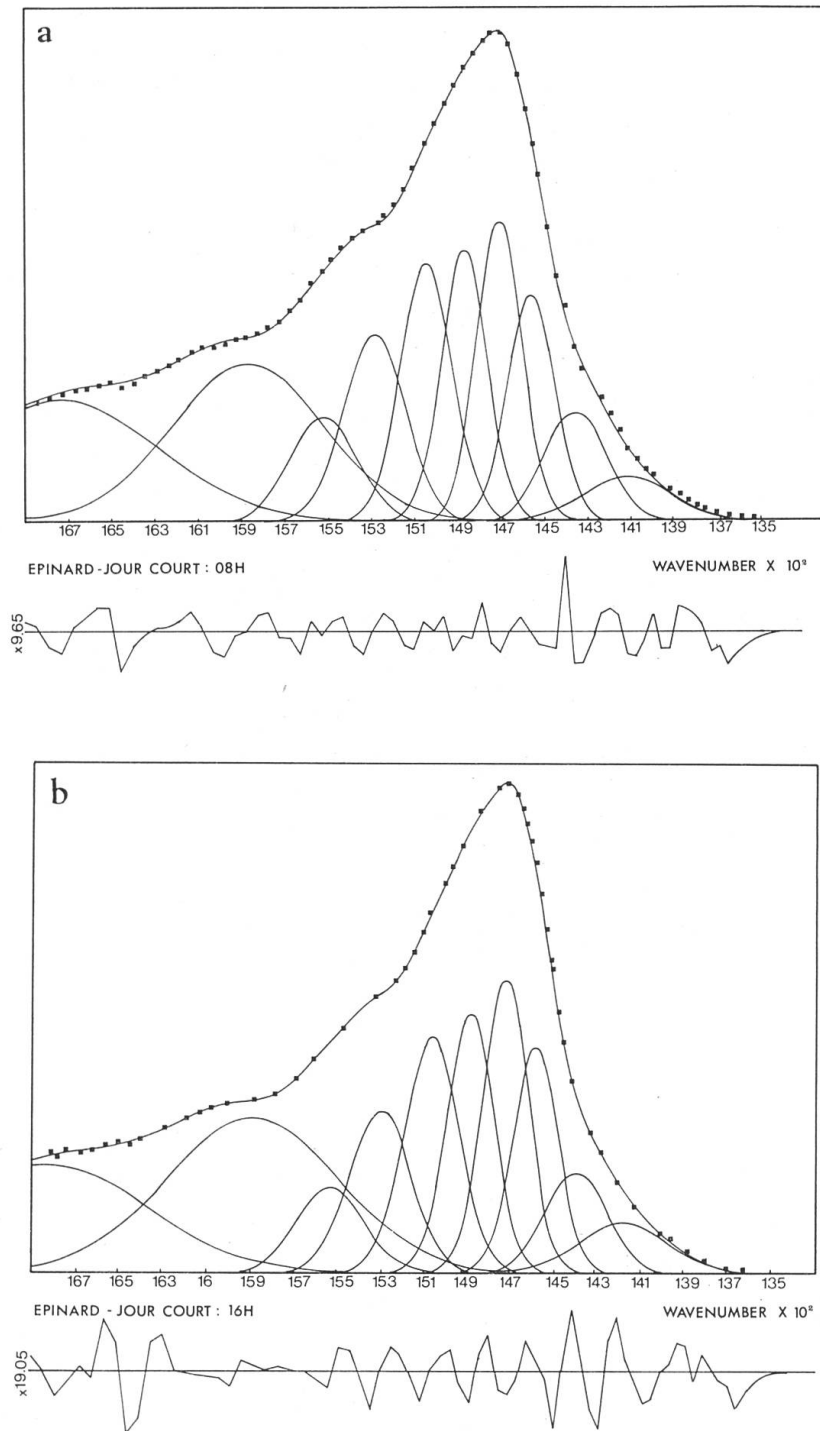


Fig. 1. — Décomposition gaussienne des spectres d'absorption de feuilles d'épinard soumises à différents traitements lumineux. Exemples illustrant quelques résultats.
a, b: 8 et 16 heures en jour court (soit respectivement à la fin de la nuit et à la fin du jour.

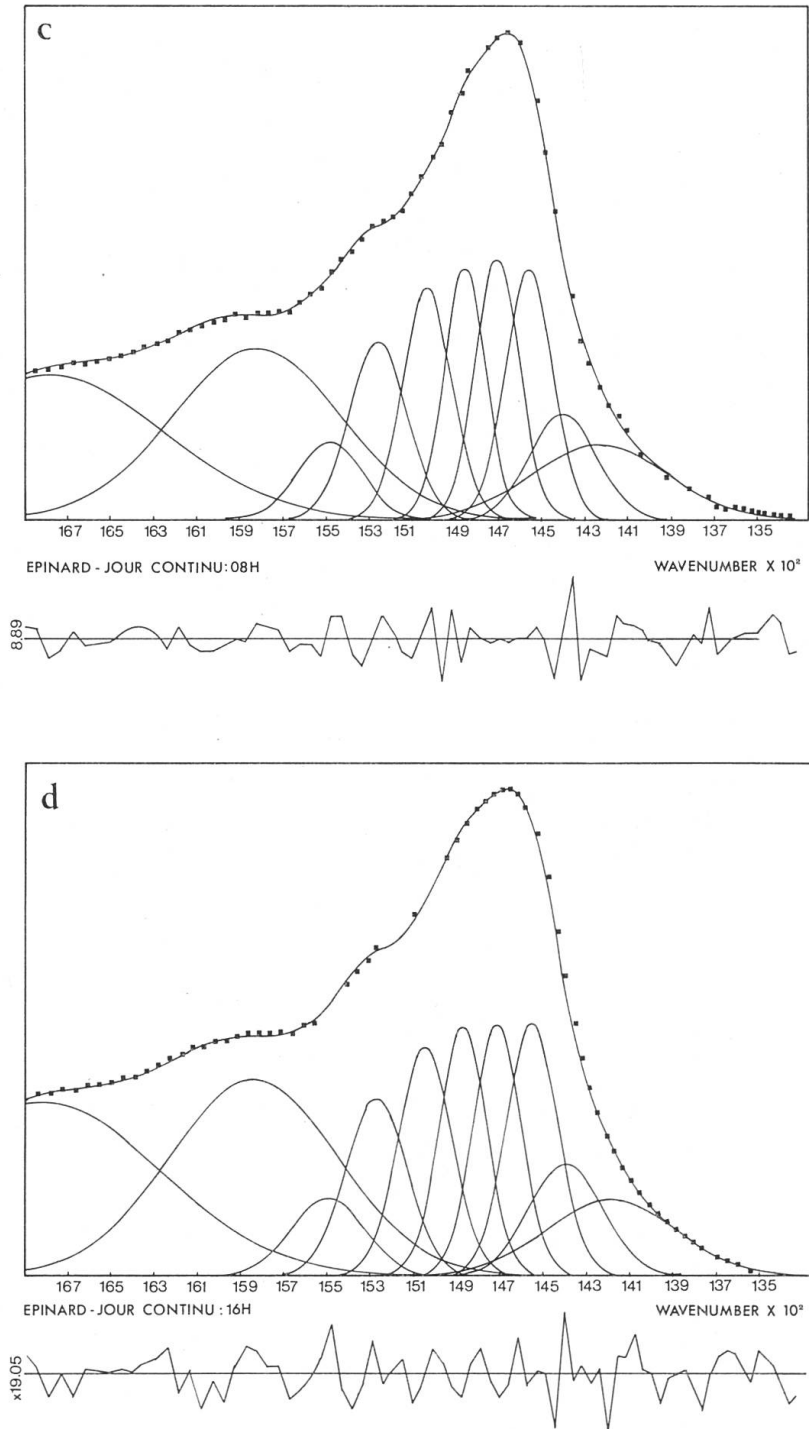


Fig. 1. — Décomposition gaussienne des spectres d'absorption de feuilles d'épinard soumises à différents traitements lumineux. Exemples illustrant quelques résultats. c, d: 8 et 16 heures en jour continu.

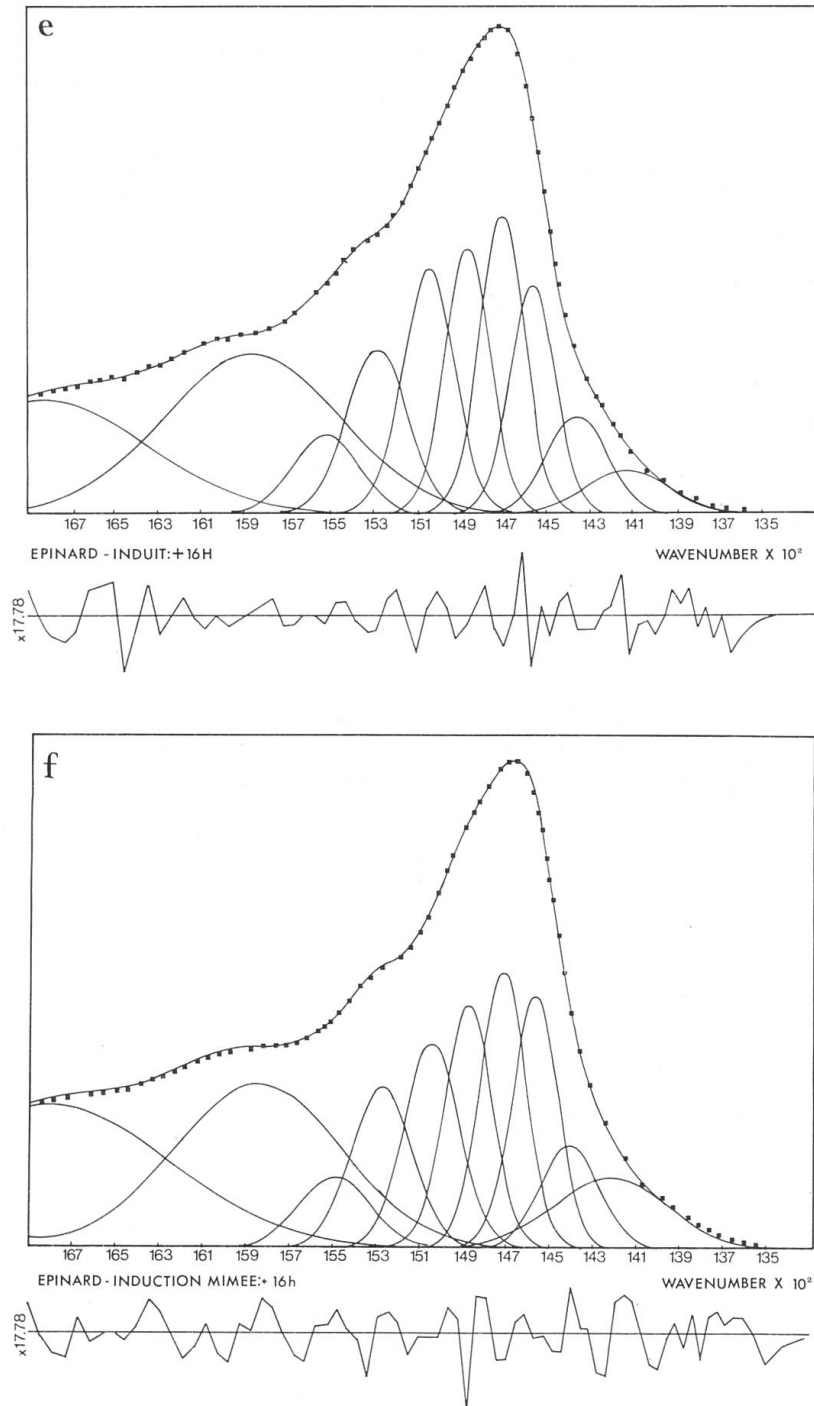


Fig. 1. — Décomposition gaussienne des spectres d'absorption de feuilles d'épinard soumises à différents traitements lumineux. Exemples illustrant quelques résultats. e: après 16 heures de lumière continue (induction normale); f: 16 heures de même traitement sur des plantes déjà complètement induites (induction mimée).

L'ordinateur édite les résultats sous forme de tableau où figurent les paramètres des composantes ainsi optimisées, leur surface, la somme des surfaces, la différence entre cette somme et la somme originale et l'erreur standard sur l'ajustement. Toutes ces valeurs sont illustrées par un graphique délivré par la table traçante.

Résultats

Les figures 1a-f illustrent quelques exemples de décompositions spectrales obtenues à partir des résultats publiés par FRENCH & al. (1972). Ceux-ci s'adaptent donc très bien à l'analyse de spectres obtenus à 25°C. Chacun d'eux est décrit par huit composantes, décrites elles-mêmes par leurs quatre paramètres caractéristiques que nous allons examiner successivement.

Longueur d'onde maximale. — Le tableau 1 indique que la position du maximum de chaque composante est remarquablement constante, quel que soit le traitement lumineux imposé aux plantes. Deux différences doivent toutefois être relevées: les Ca690 et Ca700-705 sont décalées de 2-3 nm vers les longueurs d'onde plus courtes en jour continu (état induit).

Demi-largeur. — Ce paramètre, dont les valeurs extrêmes pour chacune des composantes figurent au tableau 2, est aussi caractérisé par des différences très faibles, mais constantes, entre les divers systèmes expérimentaux. Par rapport aux résultats de référence (spectres à basse température), ces valeurs sont de 2 à 5 nm plus grandes. Cette différence est évidemment due à la moins bonne résolution des spectres. D'autre part, il faut noter que les composantes sont aussi plus larges pour les plantes déjà induites ou soumises au traitement inducteur mimé.

Surface. — Pour une même composante, les variations de ce paramètre au cours du temps sont assez faibles et doivent donc être considérées avec prudence.

Hauteur. — C'est le paramètre le plus intéressant car ses variations, comprises entre 3 et 15%, sont significatives du point de vue statistique. A priori, cela ne veut pas dire que ces variations sont significatives biologiquement parlant. La hauteur peut être considérée comme représentative de l'importance relative de chacune des composantes à un moment donné, donc avoir le sens d'une concentration (WIESSNER & FRENCH, 1970).

Nous allons décrire les résultats contenus dans les tableaux 3 et 4 et illustrés par la figure 2a-h, en comparant directement le jour court (état végétatif) au jour continu (état complètement induit) et les effets du transfert avec ou sans induction florale concomitante (transfert inducteur de jour court en jour continu et transfert inducteur mimé). Cette description est fondée sur le fait que chacune des composantes est supposée représenter le pic d'absorption principal d'une forme distincte de chlorophylle et que nous suivons au cours du temps sa contribution au spectre d'absorption expérimental.

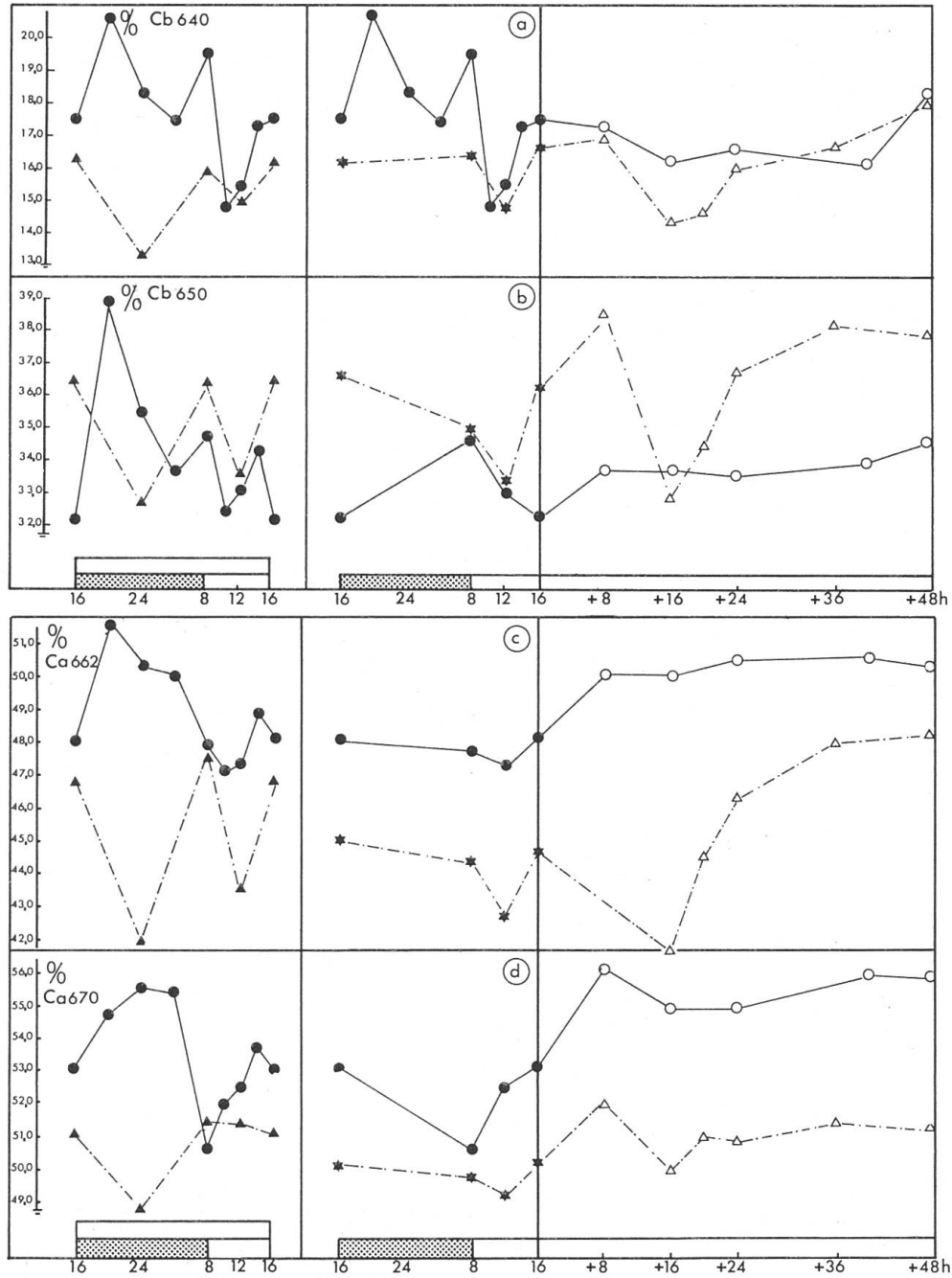


Fig. 2a-d. — Evolution comparée du pourcentage de la hauteur de chaque composante gaussienne mise en évidence par l'analyse des spectres de feuilles d'épinard. A gauche, comparaison jour court de 8 heures (●-●) et jour continu (▲-▲). Au centre, comparaison entre un jour court normal (●-●) et le 8^e jour court après le transfert des jours continus (★-★). A droite, comparaison entre une induction normale (○-○) et une induction mimée (△-△).

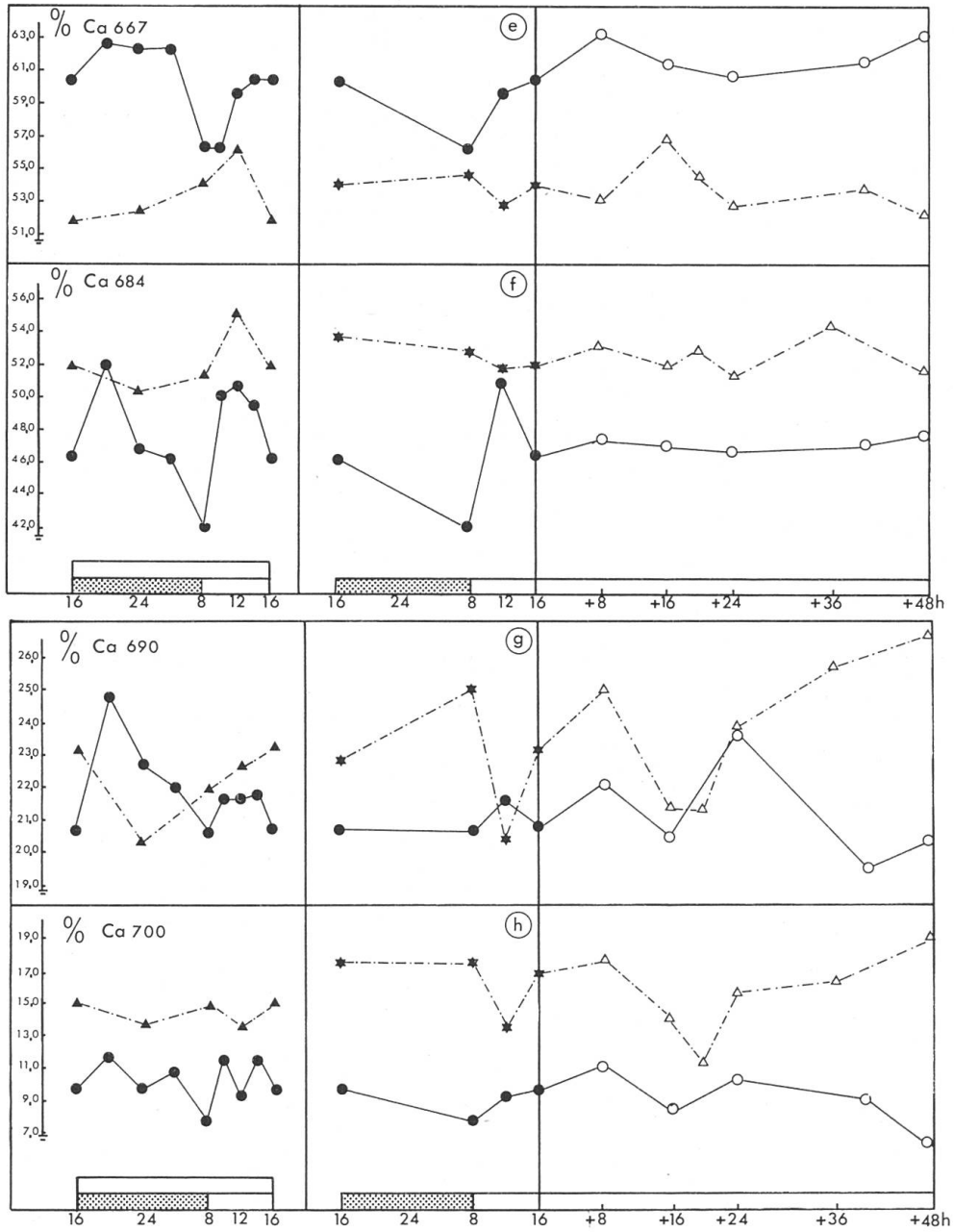


Fig. 2e-h. Même légende que ci-contre.

Comparaison jour court-jour continu

Cette comparaison revient à distinguer ce qui est propre à l'état végétatif de ce qui l'est à l'état complètement induit.

En jour continu, l'amplitude des variations au cours du temps est relativement forte pour l'ensemble des complexes étudiés, hormis la Ca700 qui reste pratiquement constante. En fonction du mode de variation, on peut distinguer deux groupes de complexes, en opposition de phase l'un avec l'autre: d'une part les Cb640, Cb650 et Ca662, et d'autre part, les Ca677 et Ca684. Les Ca670 et Ca690 ne varient parallèlement que de 16 à 08 heures. Enfin, il faut remarquer que l'ensemble des complexes passe par un minimum à 24 heures.

En jour court, si l'allure générale des variations est du même type pour tous les complexes chlorophylliens, l'enclenchement et l'arrêt de la lumière ont des actions immédiates différentes sur les Ca et les Cb. En effet, ces dernières réagissent à la lumière par une diminution de leurs concentrations relatives, alors que l'obscurité en détermine l'augmentation. Les Ca réagissent de façon uniforme aux deux signaux en augmentant leurs concentrations relatives, ce qui implique un maximum dans la phase diurne et un autre dans la phase nocturne du jour court. Seules les Ca662 et Ca677 réagissent avec retard à l'enclenchement de la lumière.

En plus de ces différences quant au mode de variation des différentes formes de chlorophylles, les deux états physiologiques se distinguent par les concentrations respectives de chacun des complexes chlorophylliens: la Cb440 et les Ca662, Ca670 et Ca677 sont nettement plus abondantes en jour court qu'en jour continu; l'inverse est vrai pour les Ca684 et Ca700. Seules la Cb650 et la Ca690 sont quantitativement égales sous les deux photopériodes. Il apparaît donc que les composantes caractéristiques du photosystème II (BROWN & al., 1973) sont plus abondantes à l'état végétatif qu'à l'état induit, ce qui conforte l'observation faite par GREPPIN & al. (1972) à partir de spectres d'action de la photosynthèse en jours courts et après transfert en jours continus.

Les réactions qui viennent d'être décrites indiquent bien qu'il est possible de caractériser élégamment l'état physiologique d'une feuille par son contenu en formes biologiques de chlorophylles.

Comparaison entre le transfert inducteur et le transfert mimé

Cette comparaison revient à déterminer ce qui est caractéristique de l'instauration de l'état induit dans la feuille. En effet, le transfert inducteur mimé ne montre que les variations dues au changement de photopériode (effet photopériodique), alors que le transfert de jour court en jour continu est accompagné à la fois d'un effet inducteur et d'un effet photopériodique.

Un bref commentaire préalable est nécessaire sur l'effet du transfert de jour continu en jour court précédant le traitement inducteur mimé proprement dit. La partie centrale de la figure 2a-h représente la situation au huitième jour court, et, pour comparaison, la répétition d'un jour normal. Il apparaît ainsi que ce traitement ne modifie pas considérablement le mode de variation des différentes composantes chez les plantes complètement induites, si ce n'est, dans certains cas,

une diminution de l'amplitude des variations. Surtout, et c'est le plus important, les différences de concentration sont maintenues. Ce fait indique que les deux types d'induction ne se font pas à partir de conditions exactement semblables et que l'état chlorophyllien "induit" est maintenu dans les plantes transférées en jours courts.

Les différences de comportement de chaque composante apparaissent très nettement: l'induction normale est caractérisée par l'arrêt des fluctuations observées en jour court, alors que celles-ci persistent et sont même amplifiées sous l'effet du traitement inducteur mimé.

Les variations observées tant en jour continu que lors du traitement inducteur mimé indiquent que l'état complètement induit est caractérisé par un comportement particulier des différentes composantes, à la fois du point de vue de leurs concentrations globales respectives et de celui de leur mode de variation. La comparaison avec l'induction normale indique que, dans ce dernier cas, l'arrêt des fluctuations, même s'il est relatif pour certaines des composantes, est le trait le plus marquant traduisant l'instauration de l'état induit dans la feuille. Il est possible de déduire de ces faits que l'état complètement induit n'est acquis que lorsque la teneur endogène de tous les complexes chlorophylliens dépasse un certain seuil de concentration.

Discussion

L'analyse mathématique des différentes composantes chlorophylliennes révèle que chacune d'elles garde les mêmes caractéristiques spectrales au cours du temps, quel que soit le traitement photopériodique imposé aux feuilles. Les petites variations dans la demi-largeur des bandes peuvent s'expliquer par le fait d'une modification des liaisons chimiques entre les différents complexes, comme le suggère BROWN (1972) ou par des raisons ayant trait à la structure des feuilles, tels les changements d'épaisseur ou de degré d'hydratation. Cet ensemble de résultats confirme l'hypothèse admettant que les composantes sont constantes en qualité (même longueur d'onde maximum et même demi-largeur de bande, quelle que soit la provenance du spectre expérimental), mais variables en quantité, c'est-à-dire n'ayant pas toujours la même concentration. Les différences observées entre les spectres représentatifs d'un état physiologique donné sont donc dues à des proportions variables de chacune des composantes.

Les deux autres paramètres décrivant les formes "biologiques" de chlorophylle sont leur surface et leur hauteur. Nous avons renoncé à interpréter les variations de surface du fait de leur trop faible différence. Par contre, la hauteur des composantes, en offrant des variations statistiquement satisfaisantes (significatives), se révèle être le paramètre le plus intéressant, d'autant plus qu'il peut être considéré comme représentatif de variations de concentration.

Avant de discuter les éléments essentiels acquis au cours de cette étude, il faut se demander si les variations considérées comme statistiquement significatives le sont aussi du point de vue biologique, c'est-à-dire si elles représentent réellement des changements de concentration des différentes formes chlorophylliennes, donc des changements fonctionnels dans la capture des quanta. Une réponse nette et

définitive à cette question n'est pas encore possible car on ne sait pas s'il existe autant d'espèces chimiques de chlorophylle que de composantes mises en évidence par l'analyse mathématique ou si ces composantes représentent des états physiques différents d'une même espèce chimique (JUNGE, 1977). Toutefois, WIESSNER & FRENCH (1970) ont démontré que, lors du passage de l'état photo-hétérotrophique à l'état photo-autotrophique d'une algue, les complexes chlorophylliens caractéristiques du photosystème II apparaissent en même temps que celui-ci devient fonctionnel. Ces observations, qui s'ajoutent à des justifications d'ordre spectroscopique (FRENCH & al., 1972), contribuent fortement à valider la réalité biologique des entités mathématiques que sont les composantes gaussiennes.

Sans mésestimer l'importance de ces questions qui restent encore en suspens, nous nous sommes surtout intéressés à caractériser différents états physiologiques en nous fondant à la fois sur le mode de variation des composantes au cours du temps et sur leurs différences de concentrations relatives. Les résultats obtenus justifient pleinement cette attitude puisqu'il est possible de démontrer que l'état végétatif et l'état complètement induit peuvent être nettement distingués à partir de ce double point de vue. De même, la comparaison des effets de transfert de jour court en photopériode continue, avec ou sans effet inducteur, permet de montrer que l'effet photopériodique seul (transfert inducteur mimé) se manifeste par le maintien et même l'amplification des variations observées en jour court. En revanche, lorsque l'effet inducteur est présent, ces fluctuations tendent à cesser, tout au moins temporairement. C'est là la caractéristique la plus importante de l'instauration de l'état induit, comme le démontre une autre étude sur des chloroplastes isolés (BONZON, 1977). Ce processus physiologique semble se dérouler en deux étapes. La première, rapide ou tout au moins concomitante à l'évocation florale du méristème (AUDERSET & GREPPIN, 1977), est donc marquée par l'arrêt des fluctuations journalières. La seconde, non démontrée par nos résultats, est plus lente à se manifester et doit correspondre au changement des concentrations relatives et à la remise en route des fluctuations pour chaque complexe chlorophyllien. Cette seconde étape pourrait traduire l'acquisition définitive et irréversible de l'état chlorophyllien induit.

Les événements particuliers accompagnant l'instauration de l'état induit peuvent être interprétés en admettant qu'une plante à l'état végétatif est dans un certain équilibre métastable et qu'elle ne fonctionne pas avec la même logique qu'une plante à l'état floral, qui est dans un autre équilibre métastable. Durant le passage de l'un à l'autre de ces états, il est nécessaire que d'importantes perturbations apparaissent, indiquant que la plante est dans un état instable (GREPPIN, 1975). Selon PRIGOGINE & LEFEVER (1975), cette instabilité est la conséquence d'une large déviation par rapport à l'équilibre thermodynamique du système. L'arrêt des fluctuations des complexes chlorophylliens devient, dans cette optique, un indice révélateur de cette période particulière, qui est aussi caractérisée par des transformations ultrastructurales (BONZON & al., 1975a et b) et des changements dans la densité et la vitesse de sédimentation du chloroplaste (BONZON & GREPPIN, 1977).

L'ensemble de ces observations tend à montrer que le chloroplaste, en tant qu'appareil transformateur d'énergie, est le siège de perturbations très importantes dont le but est vraisemblablement de permettre un apport énergétique et électrochimique suffisant, à la fois pour ses transformations propres et pour la mise en place dans la plante des nouvelles relations structuro-temporelles caractéristiques de l'état induit.

Remerciements

Nous tenons à remercier le Prof. C. S. French (Carnegie Institution, Stanford, California) et le D^r D. D. Tunnicliff (Shell Development Laboratory, Emeryville, California) qui ont fourni le programme RESOLV. Nous remercions également le Directeur général adjoint de l'Organisation mondiale de la santé, le D^r Pierre Dorolle, ainsi que M. W. H. Whitfield, chef du service de traitement de l'information, de nous avoir facilité l'accès à l'ordinateur IBM 360/67.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUDERSET, G. & H. GREPPIN (1977). Effet de l'induction florale sur l'évolution ultra-structurale de l'apex caulinaire de *Spinacia oleracea*, Nobel. *Protoplasma* 91: 281-301.
- BONZON, M. (1977). *Etude du chloroplaste d'épinard (Spinacia oleracea, var. Nobel) avant et après l'induction florale*. Thèse, Univ. Genève.
- R. BUIS & H. GREPPIN (1975a). Analyse factorielle de l'ultrastructure du chloroplaste d'épinard à l'état végétatif et floral. I. Jours courts de 8 heures (conditions végétatives). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85: 265-278.
 - R. BUIS & H. GREPPIN (1975b). Analyse factorielle de l'ultrastructure du chloroplaste d'épinard à l'état végétatif et floral. II. Transfert en photopériode continue (induction de la floraison). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85: 279-287.
 - & H. GREPPIN (1977). Migration of adult spinach chloroplasts in the S-rho space, before and after photoperiodic induction. *Z. Pflanzenphysiol.* 81: 260-268.
- BROWN, J. S. (1972). Forms of chlorophyll in vivo. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 23: 73-86.
- R. A. GASANOV & C. S. FRENCH (1973). A comparative study of the forms of chlorophyll and photochemical activity of system 1 and system 2 fractions from spinach and *Dunaliella*. *Carnegie Inst. Wash. Year Book* 72: 351-359.
- DEROCHE-LABORIE, M.-E., C. COSTES & F. FERRON (1964). Hétérogénéité structurale et métabolique des chlorophylles a et b dans les feuilles de blé. *Ann. Physiol. Vég.* 6: 187-209.
- DEROCHE, M.-E. & C. COSTES (1966). Hétérogénéité des chlorophylles. *Ann. Physiol. Vég.* 8: 223-253.
- EVANS, L. T. (1969). *Induction of flowering*. McMillan of Australia PTY.
- FRENCH, C. S. & L. PRAGER (1969). Absorption spectra for different forms of chlorophylls. *Progr. Photosynth. Res.* 2: 555-564.
- & J. S. BROWN (1971). Constant peak wavelength and variable half-widths of the four major forms of chlorophyll. *2nd Intern. Congress of Photosynthesis (Stresa)*: 291-298. W. Junk, Publ. The Hague.
 - J. S. BROWN, W. WIESSNER & M. C. LAWRENCE (1971). Four common forms of chlorophyll a. *Carnegie Inst. Wash. Year Book* 69: 662-670.
 - J. S. BROWN & M. C. LAWRENCE (1972). Four universal forms of chlorophyll a. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 49: 421-429.
- GREPPIN, H. (1975). La floraison: ébauche d'une nouvelle stratégie. *Saussurea* 6: 245-252.
- B. A. HORWITZ & L. P. HORWITZ (1972). Light-stimulated bioelectric response of spinach leaves and photoperiodic induction. *Z. Pflanzenphysiol.* 68: 336-345.
- GULYAYEV, B. A. & F. F. LITVIN (1970). First and second derivatives of the absorption spectrum of chlorophyll and associated pigments in cells of higher plants and algae at 20°C. *Biofizika* 15: 670-680.

- JUNGE, W. (1977). Physical aspects of light harvesting, electron transport and electrochemical potential generation in photosynthesis of green plants. In: TREBST, A. & M. AVRON (éds), *Photosynthesis I. Encyclopedia of Plant Physiology New Series*, vol. 5: 59-93. Springer-Verlag, New York.
- LEPPINK, G. J. & B. THOMAS (1973). On the identity of the 640-nm component observed in chlorophyll b absorption spectra in vivo. *Biochim. Biophys. Acta* 305: 610-617.
- OUDSHOORN, H. P. & J. B. THOMAS (1975). Curve analysis of the red absorption band of chlorophyll b in *Ulva lactuca*. *Acta Bot. Neerl.* 24: 49-53.
- PICKETT, J. M. & C. S. FRENCH (1968). Some essential consideration in the measurement and interpretation of absorption spectra of heterogeneous samples. *Carnegie Inst. Wash. Year Book* 66: 171-175.
- PRIGOGINE, I. & R. LEFEVER (1975). Stability and self-organization in open systems. In: NICOLIS, G. & R. LEFEVER (éds), *Membranes dissipative structures, and evolution*. Interscience Publ., J. Wiley, New York.
- SHIBATA, K. (1959). In: GLICK, D. (éd.), *Methods of biochemical analysis*, vol. 7: 77. Interscience Publ., J. Wiley, New York.
- WIESSNER, W. & C. S. FRENCH (1970). The forms of native chlorophyll in *Chlamydomonas stellata* and their changes during adaptation from photo-heterotrophic to autotrophic growth. *Planta* 94: 78-90.