

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

Artikel: Changement d'état membranaire et mécanisme de la floraison
Autor: Greppin, Hubert / Auderset, Guy / Bonzon, Marc
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099301>

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>

Changement d'état membranaire et mécanisme de la floraison

HUBERT GREPPIN, GUY AUDERSET, MARC BONZON
& CLAUDE PENEL

Résumé

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

Une esquisse est faite de la problématique de la floraison et des mécanismes qui sont mis en jeu. Quelques résultats obtenus chez l'épinard sont présentés et un nouveau modèle d'explication est proposé: changement d'état du réseau membranaire intracellulaire et symplastique, puis de la compartimentation.

Abstract

GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON & C. PENEL (1978). Membrane state changing and mechanism of the flowering. *Saussurea* 9: 83-101. In French.

The flowering problematic and mechanism are outlined. Some results on spinach are shown and a new explanatory model is proposed: state changing of the intracellular colloidal membrane and symplastic system, then of the compartmentation.

Introduction

Dès l'origine des travaux sur la mise à fleur (fin du XIX^e, début du XX^e siècle) deux conceptions ont vu jour et sont toujours d'actualité: à savoir, l'explication de la floraison par l'existence de substances spécifiques pour former les fleurs (Sachs) ou par l'effet d'un équilibre particulier de substances banales (Klebs).

Depuis lors une dizaine de milliers d'articles scientifiques, revues et livres ont été publiés et bien que nous disposons de plus en plus d'informations, ce processus complexe et très important, tant sur le plan fondamental (reproduction de l'espèce, écophysiologie, etc.), que dans le domaine de nombreuses applications (horticulture, agriculture, etc.), n'est toujours pas clairement appréhendé et connu (EVANS, 1969; SCHWABE, 1971).

On peut suivre l'évolution de la question en parcourant les revues parues de manière récurrente depuis 1952 dans "Annual Review of Plant Physiology". Ainsi

que le faisait récemment remarquer ZEEVAART (1976), malgré l'abondance de l'information, il n'y a pas ces dernières années, d'avance majeure dans le domaine et peu de laboratoires sont actuellement engagés dans l'étude de ce phénomène. Le dernier colloque de Gif-sur-Yvette (1978), malgré quelques orientations nouvelles, consacre le *statu quo ante* (une approche épistémologique pourrait être de quelque utilité, dans l'état de la question).

La survie et l'expansion des espèces végétales se font par le biais de l'alternance des générations (sporophyte, méiose, gamétophyte, fécondation, mitose). Chez les angiospermes (vie parasitique du gamétophyte dans le sporophyte) le passage de la croissance et du développement végétatifs (racine, tige, feuille) au développement reproducteur se traduit par la formation d'un nouveau type d'organe (unité biologique et physiologique): la fleur, issue du fonctionnement différentiel du méristème caulinaire.

Les structures florales se sont mises en place au Carbonifère et depuis lors, les variations génétiques de la fleur se sont révélées beaucoup plus restreintes que celles des autres organes. La sélection semble donc avoir favorisé un haut degré

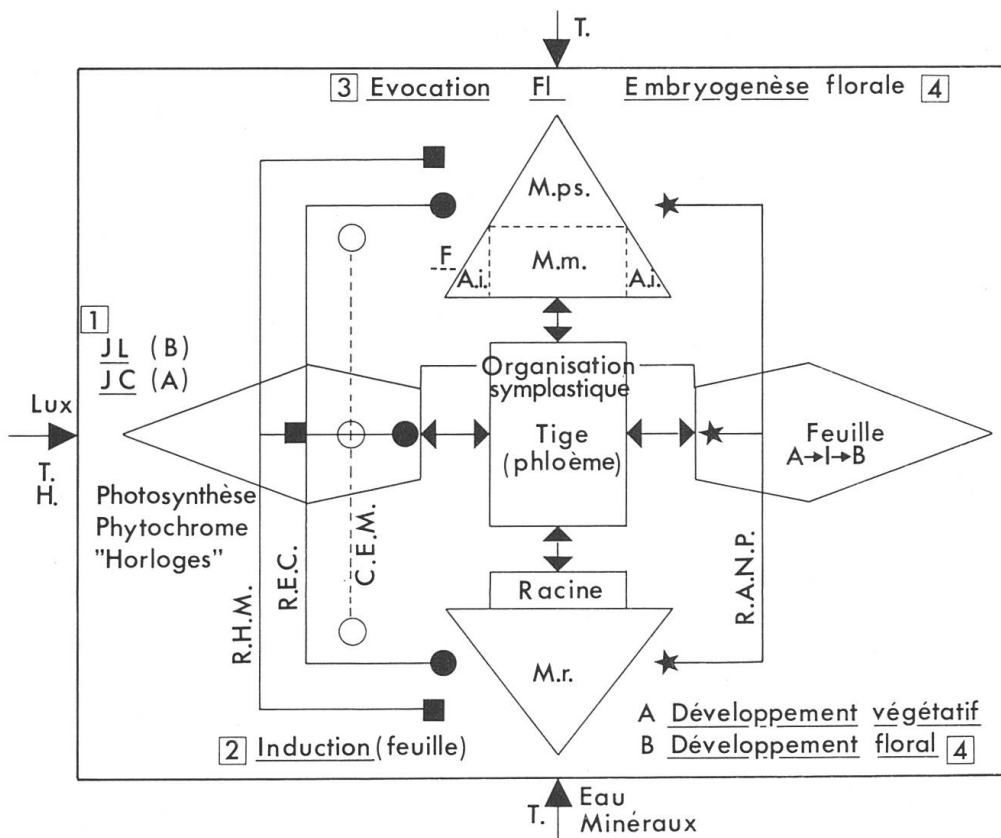


Fig. 1. — Modèle du fonctionnement de la plante (épinard) et de ses relations avec le milieu (entrées). T: température; H: humidité; LUX: lumière blanche; JL: jours longs (inducteurs); JC: jours courts (inhibiteurs); CEM: changement de l'état membranaire; REC: régulation électrochimique; RHM: régulation hormonale et métabolique; RANP: régulation via acides nucléiques et protéines; F: feuille; Fl: fleur; Mps: méristème prosperogène; Mm: méristème médullaire; Ai: anneau initial; Mr: méristème racinaire.

d'homéostasie (BERG, 1959) chez un organe requérant une grande précision de fonctionnement puisque assurant la reproduction de l'espèce. Ces considérations donnent à penser que la floraison résulte de processus biophysiques, biochimiques et physiologiques essentiellement contrôlés par des interactions et rétro-actions cellulaires et organiques (GREPPIN, 1975; cf. fig. 1).

Les plantes sont des systèmes ouverts maintenant structures et fonctions, par un contrôle fin et précis de leur degré d'ordre et/ou de désordre, à travers un flux incessant (entrant et sortant) d'énergie, de matière et d'information. Autotrophes et immobiles, elles sont en dépendance étroite avec le milieu: leur survie n'est possible que par l'acquisition rapide, au cours de l'évolution, d'une large capacité d'accommodation et d'intégration vis-à-vis du milieu. Si le développement est sous le contrôle d'un déterminisme interne précis (macromolécules de DNA), celui-ci est chez les plantes, par des biomécanismes appropriés, fortement modulé par certains facteurs du milieu (photopériode, thermopériode) afin d'assurer la réalisation d'un programme génétique minimum (en fonction de l'offre du milieu) apte à permettre le maintien et la croissance de l'individu et en tout cas la reproduction de l'espèce.

Ainsi, selon l'amplitude des fluctuations du milieu, deux choix sont possibles: le maintien structurel et fonctionnel au moyen de l'homéostasie (interactions et rétroactions négatives) ou le changement grâce à certaines interactions et rétroactions positives (quelques propriétés structurales et fonctionnelles tendant vers zéro ou l'infini) jusqu'au moment où un nouvel équilibre stationnaire est atteint dans le cadre de nouvelles propriétés. Dans le premier cas la plante répond par un changement élastique des propriétés fonctionnelles et structurelles; la floraison est au contraire un mécanisme d'adaptation au milieu par un changement plastique. Ces changements mettent en jeu plusieurs types de mécanismes de régulation:

1. processus lents, via les acides nucléiques et la néosynthèse de protéines enzymatiques ou structurelles;
2. processus rapides, par voie métabolique et hormonale;
3. processus immédiats à travers l'activité électro-chimique diffuse ou pilotée par le réseau membranaire symplastique;
4. changement de l'état colloïdal membrano-cytoplasmique et des relations compartimentales cellulaires.

Les plantes sont particulièrement adaptées aux changements périodiques du milieu liés à des paramètres cosmiques tels que la rotation de la terre et du soleil sur eux-mêmes, la rotation de celle-là autour de ce dernier, etc., changements qui, à travers un mécanisme de mesure du temps (horloges biologiques, pigments, etc.) permettent, par anticipation, l'orientation et la garantie du développement dans le cadre mésologique. La typologie des réponses florales en fonction de certains signaux du milieu est circonscrite à quelque dizaine de catégories, sans relations avec l'appartenance systématique de la plante (Schwabe et Wimble). Par exemple, des cultivars peuvent présenter des réponses photopériodiques très différentes, voire antagoniques.

L'importance et la précision du mode de fonctionnement du processus de reproduction, la faible variabilité de la fleur au cours de l'évolution des angiospermes, l'absence de relation entre l'appartenance systématique et le type de réponses au milieu, le rôle important de celui-ci du fait du particularisme des

plantes (autotrophie, immobilité, etc.), le fait que dès l'origine, la vie a dépendu étroitement de la qualité, de la fiabilité et de l'amélioration rapide des mécanismes relationnels avec le milieu physicochimique (élasticité, plasticité; maintien, changement): tous ces éléments font que le mécanisme de la floraison est probablement le même pour toutes les plantes, du moins pour les phases essentielles (le principe d'équifinalité jouant pour les autres); les différences observées doivent davantage correspondre à des changements quantitatifs ou à des voies alternatives ou annexes insérées dans le processus fondamental.

Le changement de fonctionnement du méristème caulinaire (végétatif versus floral) est sous la dépendance d'une modification préalable de la feuille: acquisition de l'état induit auquel fera suite comme dans le méristème, l'état floral (néosynthèse de protéines spécifiques). C'est donc en examinant le méristème que l'on peut savoir si la feuille est induite ou non et apte à produire le "stimulus floral". En conséquence l'étude détaillée de celui-là est primordiale et en particulier les événements primaires qui s'y produisent (évocation) avant la formation de bourgeons floraux visibles macroscopiquement ou microscopiquement. En effet, la feuille peut être induite et le méristème bloqué en chemin dans son évolution (inhibiteurs de la floraison), auquel cas l'utilisation d'un critère tardif concernant l'état du méristème, amène à la conclusion que la feuille est à l'état végétatif et rend alors difficile, par la suite, la caractérisation du métabolisme foliaire ou de la structure des plantes en fleurs. Lorsqu'on fait une expérience d'induction florale, *il faut être absolument sûr que toute la plante est bien à l'état végétatif*. La compréhension du phénomène passe donc par la connaissance des événements primaires se produisant dans la feuille (élaboration du stimulus floral) et dans le méristème (cible du "stimulus floral").

Le méristème caulinaire

L'étude de son fonctionnement a suscité depuis longtemps l'intérêt de nombreux chercheurs: un modèle structural plus ou moins généralisable a été établi (BUVAT, 1955; PLANTEFOL, 1957; LANCE, 1957; NOUGARÈDE, 1965, 1967; BERNIER & al., 1967).

L'épinard, Chénopodiacée de jours longs, que nous étudions systématiquement depuis plusieurs années (1963) a un apex dont le mode de fonctionnement correspond à celui établi par les auteurs français pour le cas des inflorescences à fleur terminale (AUDERSET & GREPPIN, 1972, 1974, 1975, 1976; AUDERSET, 1974). Il est illustré, en particulier, par les publications de LANCE & RONDET (1957, 1958) sur l'évolution apicale de *Beta vulgaris*. Lorsque *Spinacia oleracea*, var. Nobel, est transféré après 4 semaines de jours courts (8 heures de lumière blanche, 16 heures d'obscurité) en lumière blanche et température continues, les bourgeons floraux apparaissent après environ 170 heures de lumière totale; ils sont précédés par une activité mitotique intense et généralisée du méristème après 130 heures (début de la morphogenèse florale proprement dite). Les événements qui s'écoulaient avant 130 heures de lumière et qui sont différents des faits observés en jours courts sont jugés caractéristiques de l'évocation florale (EVANS, 1969). Très peu

de travaux sont consacrés à ce genre d'études, les physiologistes n'ayant pas accordé jusqu'à maintenant un rôle important à cette période cruciale; seul un petit nombre de plantes ont été étudiées (jours longs: *Anagallis arvensis*, *Lolium temulentum*, *Silene coeli-rosa*, *Sinapis alba*, *Spinacia oleracea*; jours courts: *Chenopodium album*, *C. rubrum*, *Pharbitis nil*, *Xanthium strumarium*). Les événements recensés lors de l'évocation florale chez l'épinard (AUDERSET & GREPPIN, 1977) sont les suivants (il est possible qu'au niveau biophysique et biochimique l'évocation commence plus tôt):

1. *Phénomènes précoces* dans la zone centrale: méristème prosporogène (après 24 heures de lumière):
 - bourgeonnement et fragmentation des plastides;
 - activation de la synthèse de DNA plastidiale et mitochondriale;
 - division des plastides et des mitochondries;
 - formation de dictyosomes;
 - fragmentation des vacuoles;
 - d'une manière générale, augmentation des surfaces membranaires.
2. *Entre 50 heures et 80 heures* (zone centrale):
 - activation de la synthèse de DNA nucléaire;
 - première vague de mitoses;
 - augmentation du contenu en RNA;
 - dédifférenciation plastidiale;
 - prolifération du réticulum endoplasmique et des dictyosomes.
3. *Phénomènes tardifs* (120 heures, zone centrale):
 - élongation des cellules du méristème médullaire;
 - activité mitotique intense et généralisée du méristème (130 heures);
 - fin de l'évocation florale.
4. *Phénomènes précoces dans la zone latérale* (anneau initial produisant les feuilles), après 22 heures de lumière:
 - stimulation de la synthèse de DNA plastidiale et mitochondriale; puis inhibition (26 heures);
 - différenciation plastidiale;
 - inhibition progressive de la mitose (arrêt de la phyllogenèse);
 - par la suite, ce territoire sera totalement renouvelé par l'apport des cellules de la zone centrale et tout le méristème sera actif et floral.

L'évocation florale correspond à un changement de la coordination et du contrôle du cycle cellulaire dans les différents territoires de l'apex, à un nouveau con-

trôle de la différenciation intracellulaire et apicale, en vue d'aboutir à un méristème qui produira par vagues successives, sépales, pétales, carpelles et étamines.

Des changements métaboliques et ultra-structuraux rapides (avant même toute division nucléaire) interviennent dans chaque zone de l'apex (anneau initial, zone centrale, méristème médullaire), avec une séquence propre à chaque zone. Les événements observés durant l'évocation et la morphogenèse florales semblent indiquer que le "stimulus floral" est composé de plusieurs facteurs de nature certainement différente agissant successivement selon un plan séquentiel et topologique précis, en interrelation avec l'activité endogène du méristème (AUDERSET & GREPPIN, 1976, 1977). Après 2 à 3 mois en jours courts, tous les méristèmes des épinards sont évoqués et en conséquence les feuilles sont induites, alors même que la plante ne fleurira pas (la formation des bourgeons floraux se fait très lentement).

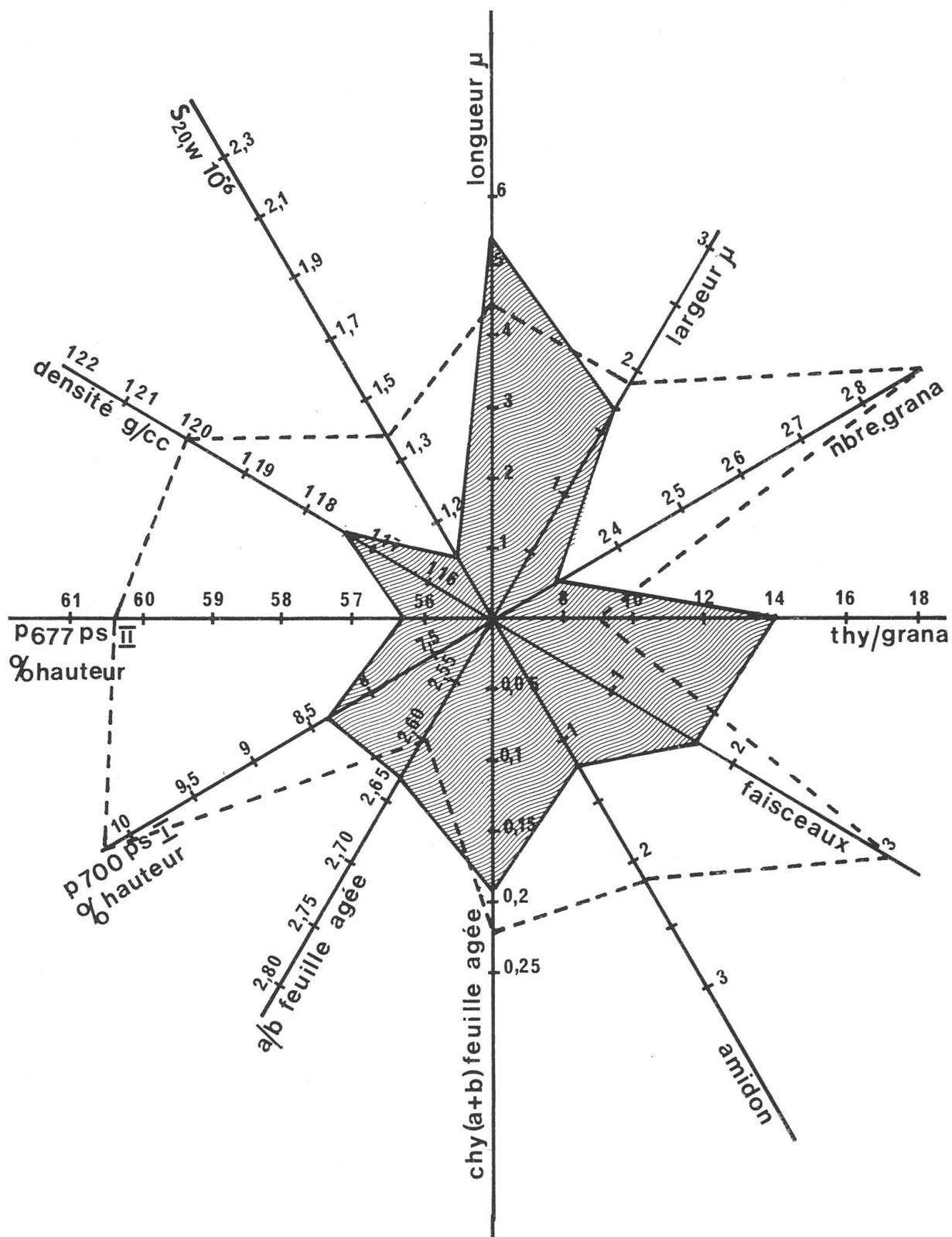
La feuille

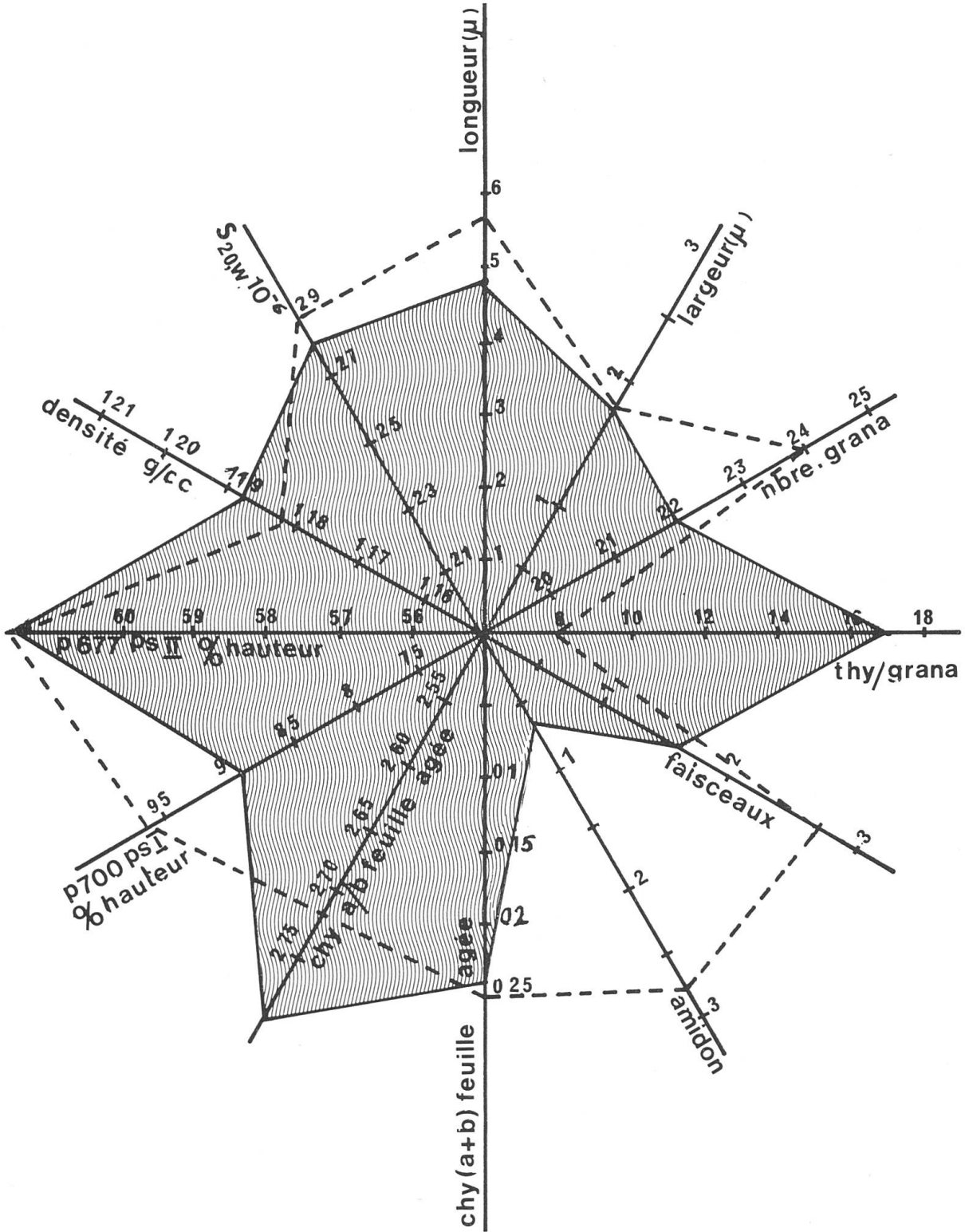
La feuille est l'organe réceptif (KNOTT, 1934; BÜNNING & MOSER, 1966) percevant les stimuli externes (photopériode, par exemple, chez les plantes qui y sont sensibles) et transformant par la suite son état physiologique (induction) pour aboutir à la création du "stimulus floral" de nature encore inconnue (hormone de floraison postulée par d'aucuns). Cet état induit persiste et peut être souvent transmis par la greffe (LANG & MELCHERS, 1948; ZEEVAART, 1957), ceci même à d'autres espèces n'ayant pas les mêmes exigences vis-à-vis du milieu pour fleurir. Chez l'épinard l'aptitude à percevoir certains signaux du milieu et enclencher l'induction s'acquiert progressivement et est présente dès la fin du stade juvénile (c'est-à-dire après que le méristème caulinaire ait produit un nombre caractéristique de feuilles). La nature biophysique et biochimique de la transformation est inconnue.

Les théories actuelles sont surtout issues du concept de nyctophotopériodisme (rythmes endogènes, phytochrome, etc.) et le rôle des facteurs trophiques (photosynthèse, sucres, etc.) et hormonaux (gibbérellines, cytokinines, auxines, etc.) est admis. Les différences de conception portent sur les liens complexes entre les chaînes de réaction, l'existence d'une ou plusieurs voies possibles menant à la floraison, l'existence d'une hormone de floraison.

L'application à la floraison de l'aphorisme de Went (1920): pas de croissance sans substance de croissance, constitue toujours, malgré de nombreux déboires et un long piétinement (50 ans), le leitmotiv de nombreux chercheurs. Il est vrai que l'extraordinaire foisonnement des résultats obtenus dans le domaine des phy-

Fig. 2. — Diagramme polygonal de diverses variables chloroplastiques (longueur, largeur, nombre de grana, nombre de thylakoïdes par granum, nombre de faisceaux, quantité d'amidon, constante de Svedberg, densité, quantité de chlorophylle 677 et 700 nm, rapport des chlorophylles a/b, quantité de chlorophylle par feuille). Les mesures sont faites en jours courts de 8 heures: en pointillé, fin de la photopériode (16 heures); en continu (grisé): fin de la nuit (08 heures). *Spinacia oleracea*.





tohormones (croissance, différenciation, multiplication) est là pour soutenir la primauté d'une telle conception dans l'étude de la floraison (CHAILAKHYAN, 1937, 1968; LANG, 1965). La théorie du florigène corroborée par les expériences de greffe et de défoliation, outre les résultats spectaculaires obtenus ailleurs dans l'application de l'aphorisme de Went, a le mérite de la simplicité: après avoir induit la plante, il suffit d'en extraire le principe de floraison. On peut toutefois se demander, au vu de la qualité évidente des chercheurs qui ont suivi cette voie, des progrès nombreux de la technologie physicochimique, de la multiplication des résultats obtenus dans d'autres secteurs, si ce concept est réellement applicable et la stratégie utilisée efficace. Les travaux de certains auteurs sont plus en faveur de corrélations hormonales banales (MIGINIAC, 1972; SOTTA & MIGINIAC, 1975) ou complexes (BERNIER, 1976) à travers des facteurs requis, des facteurs limitants et non limitants.

Pour notre part, nous avons déjà présenté la stratégie utilisée et les protocoles expérimentaux employés (GREPPIN, 1975); nous nous contenterons ici de quelques résultats obtenus et d'esquisser un nouveau modèle théorique. L'exigence de la certitude quant à l'état végétatif des plantes utilisées dans les expériences, étant satisfaite, un deuxième point nous paraît très important quant à ses implications: *l'induction florale met-elle en jeu la biosynthèse de protéines spécifiques nouvelles ou au contraire s'agit-il d'un processus de régulation immédiate ou rapide, tout étant déjà en place?*

Les recherches entreprises sur l'épinard (BALET-BURON & GREPPIN, 1976, 1977; BAULT & GREPPIN, 1976, 1977) concernant les protéines solubles foliaires et les immunoprotéines sont en faveur de la seconde hypothèse. Avec les extraits antigéniques des feuilles de plantes transférées de jours courts en lumière continue, on observe le type de réaction associé à l'état végétatif jusqu'à 16 heures de lumière, alors que l'induction commence dès la onzième heure (photopériode critique). Il faut attendre 20 heures de lumière pour voir apparaître une réponse immuno-électrophorétique caractéristique des plantes à l'état floral (biosynthèse de protéines nouvelles associées à l'entrée en développement reproducteur de la plante).

L'application d'un inhibiteur de la transcription ou de la traduction sur la feuille, inhibe la formation des protéines nouvelles apparaissant normalement après 20 heures de lumière, mais n'empêche pas l'évocation du méristème. La même application sur celui-ci empêche la morphogenèse florale. La destruction de l'apex au moment du transfert n'empêche pas la formation des protéines nouvelles acquises après l'induction (état floral), protéines traduisant le déclenchement du développement reproducteur dans l'ensemble de la plante. On n'observe pas de différence entre l'induction et la floraison obtenues par voie chimique (gibbéréline, acétylcholine) ou par voie physique (photopériode).

La floraison, dans un premier temps (débutant après 11 heures de lumière et durant 5 à 7 heures): acquisition de l'état induit, ne semble pas faire intervenir la machinerie génétique en vue de créer des protéines spécifiques nouvelles. En

Fig. 3. — Diagramme polygonal de diverses variables chloroplastiques lors du traitement inducteur de la floraison. En continu, après 24 heures de lumière (grisé); en pointillé, après 48 heures de lumière. *Spinacia oleracea*.

conséquence, il nous paraît utile de tenter de caractériser les états végétatifs, induits et floraux (protéines spécifiques) de la feuille, de soumettre celle-ci à des perturbations lumineuses, thermiques et chimiques afin de pouvoir être orienté sur la nature du changement qui s'est opéré, en particulier au début de la floraison (état induit). Durant cette période les gènes ne semblent exercer qu'une activité de "ménage".

Le chloroplaste est une organelle sensible aux variations de la photopériode et l'induction florale, chez l'épinard, dépend de son fonctionnement (BONZON, 1975). Un diagramme polygonal (selon STEWARD, 1971) représentant un échantillon de variables structurales, physicochimiques et physiologiques (cf. fig. 2 à 4) permet d'apprécier l'état du système en jours courts (fig. 2: état végétatif), dès l'acquisition de l'état floral (fig. 3: après 24 heures et 48 heures de lumière) et lors de l'induction mimée (fig. 4); ce dernier artifice (BONZON, 1975; GREPPIN, 1975) permet de mettre en évidence les modifications irréversibles associées à l'acquisition de l'état floral concomitamment à l'effet photopériodique per se. La différence entre les deux surfaces de la figure 2 est une des expressions de la variation circadienne du chloroplaste et la comparaison avec la figure 3 (lumière continue) permet de confirmer l'ébauche d'un modèle cybernétique du fonctionnement du chloroplaste (BONZON, 1975). La figure 4 met en évidence que des modifications irréversibles du fonctionnement ont lieu lors de l'induction florale (NUSSBAUM & GASMANN, 1977); ceci est aussi évident (cf. fig. 5) si l'on suit l'évolution de la densité (ρ) et de la constante de Svedberg (BONZON & GREPPIN, 1977), la sensibilité à la température (fig. 6) de la réaction de Hill (TSALA, 1977) ou l'évolution du contenu en ATP (BONZON & al., 1977).

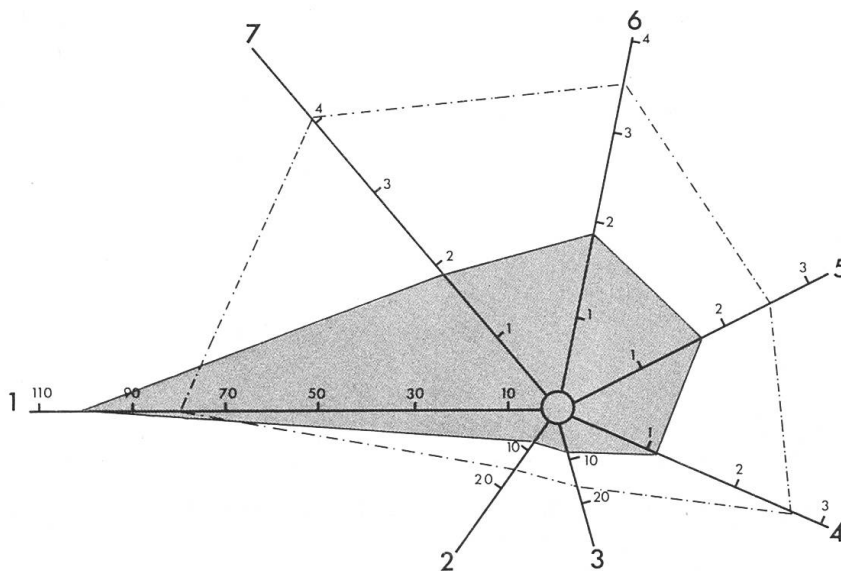


Fig. 4. — Diagramme polygonal de divers paramètres fonctionnels du chloroplaste (1, débit protonique; 2 à 7, production d'ATP dans diverses conditions). Comparaison entre l'induction normale (trait continu et grisé, plantes végétatives vivantes en jours courts transférées en jours continus, mesures après 16 heures de lumière) et l'induction mimée (trait discontinu, plantes à l'état floral transférées en jours courts puis en lumière continue, mesure après 16 heures). Détection de l'acquisition de propriétés irréversibles après l'induction florale. *Spinacia oleracea*.

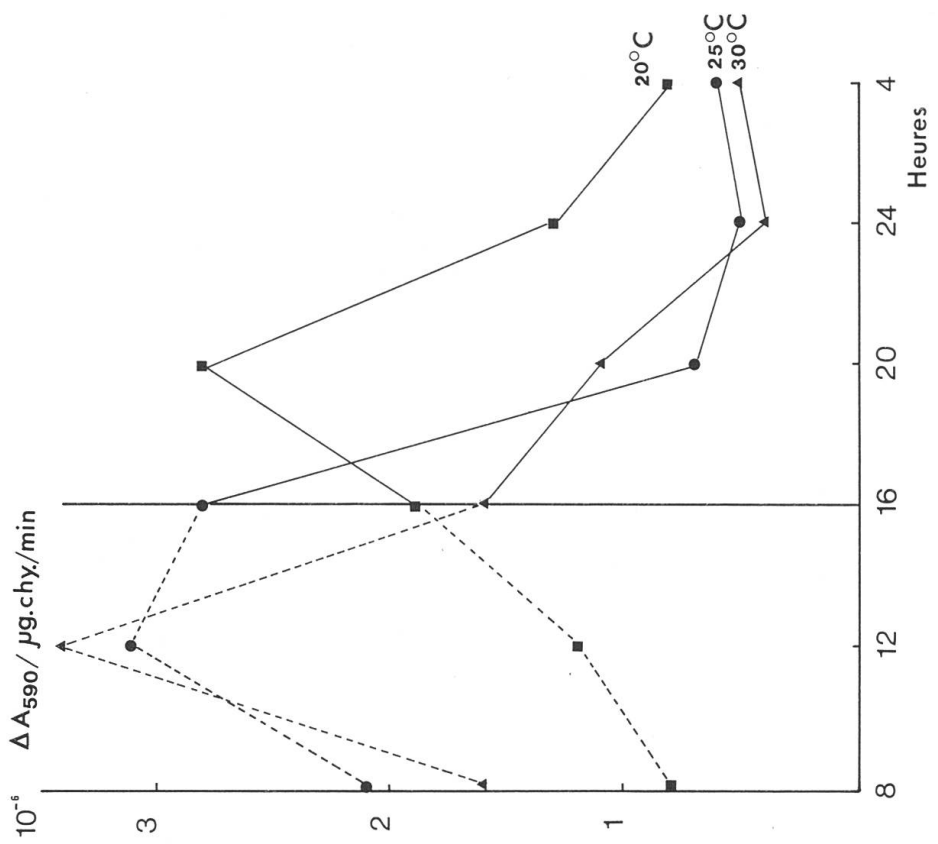


Fig. 6. — Evolution de la réaction de Hill (photoréduction du DCCPIP à 590 nm par microgramme de chlorophylle et par minute) en fonction de différentes températures lors de la mesure sur des chloroplastes isolés. En trait discontinu, état végétatif mesurés à 8 heures, midi et 4 heures de l'après-midi, soit pendant la période lumineuse. En trait continu, mesure lors du transfert en lumière continue (induction photopériodique). *Spinacia oleracea*.

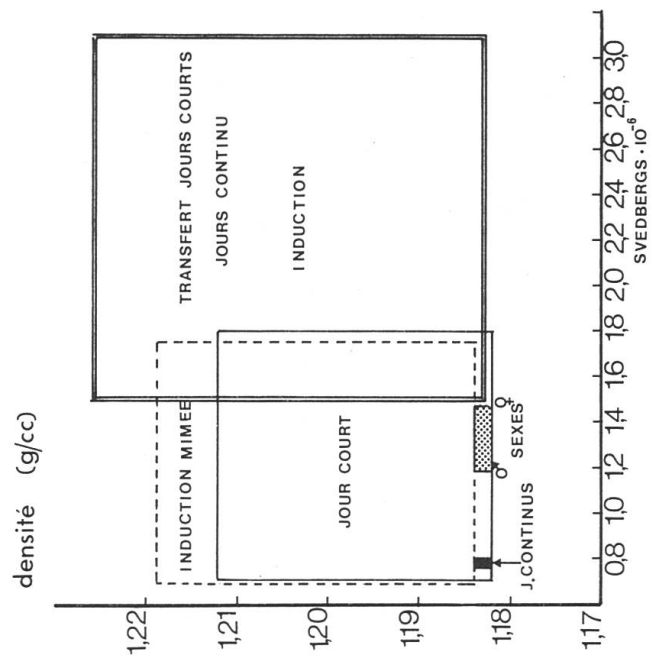


Fig. 5. — Schéma récapitulatif de l'évolution du chloroplaste dans l'espace ρ (densité) — S (constante Svedberg) en jours courts de 8 heures, en jours continus, lors du transfert de plantes végétaives de jours courts en jours continus (induction) ainsi que lors d'un traitement mimé. *Spinacia oleracea*.

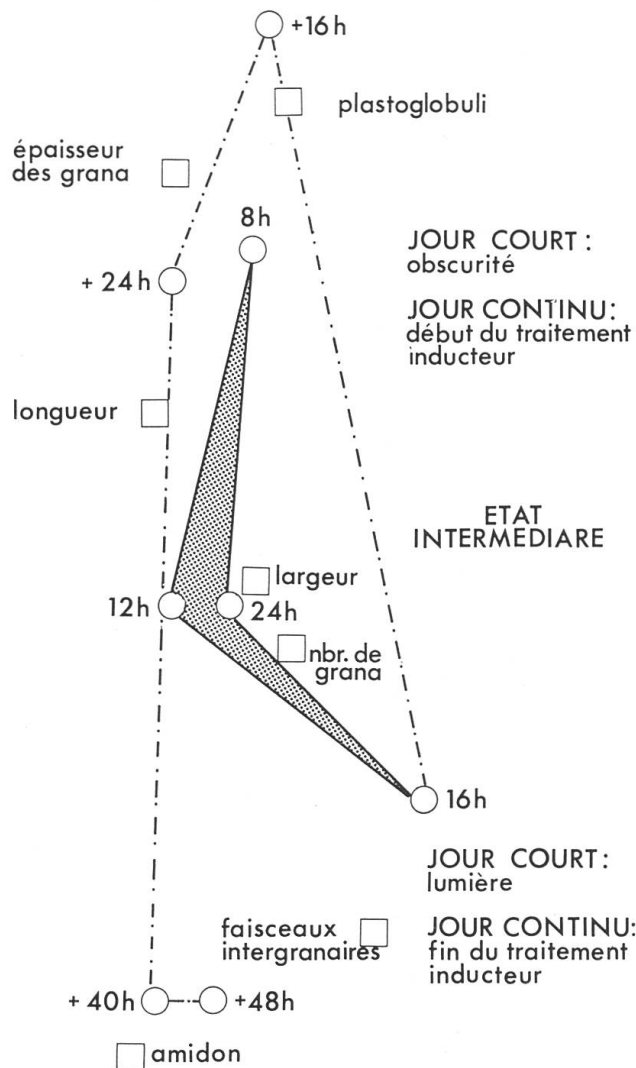


Fig. 7. — Analyse factorielle des correspondances (métrique du chi-carré). Représentation plane des points-objets (chloroplastes) et des points-variables au cours d'un jour court de 8 heures (trait continu et surface grisée, état végétatif) et lors des 48 premières heures du traitement inducteur en lumière continue. L'axe vertical rend compte de 90% de la dispersion et l'axe horizontal de 7%. Les points variables (carrés) sont directement indiqués sur la figure. Les points-objets sont désignés par le moment du prélèvement. *Spinacia oleracea*.

L'analyse factorielle en composantes principales (BONZON & al., 1975a, b) indique que les variations temporelles des antagonismes factoriels sont accrus lors du transfert inducteur en lumière continue. L'analyse des correspondances (BENZÉCRI, 1973a, b) offre la possibilité (cf. fig. 7) de caractériser les interrelations existant à l'état végétatif et floral (BONZON, 1975). La représentation simultanée des points — variables (paramètres structuraux) et des points — chloroplastes (jours courts, transfert en lumière continue) permet une vue globale et synthétique: la variation des distances entre les points et l'association (distances) entre certains moments (points — chloroplastes) et certains facteurs structuraux (points — variables) traduisent les modifications temporaires de la machine chloroplastique lors de l'induction florale (déséquilibre).

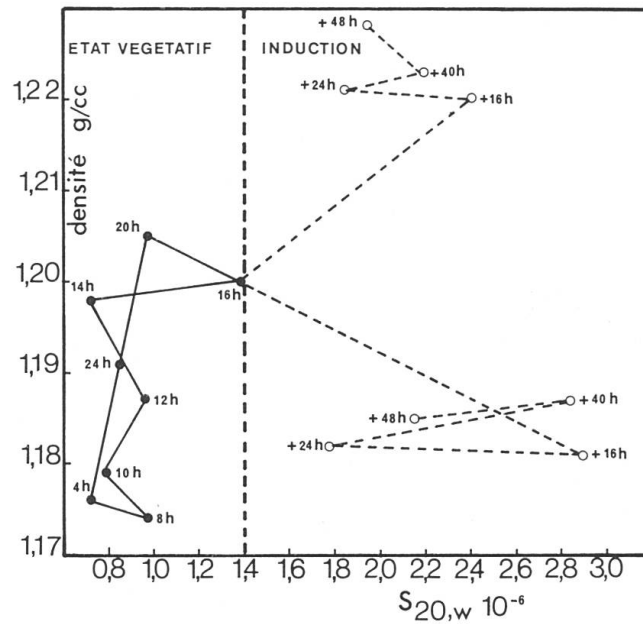


Fig. 8. — Espace ρ (densité) — S (constante de Svedberg). Trajectoire des chloroplastes au cours d'un jour court de 8 heures et lors du transfert inducteur en photopériode continue. Apparition de 2 populations chloroplastiques. *Spinacia oleracea*.

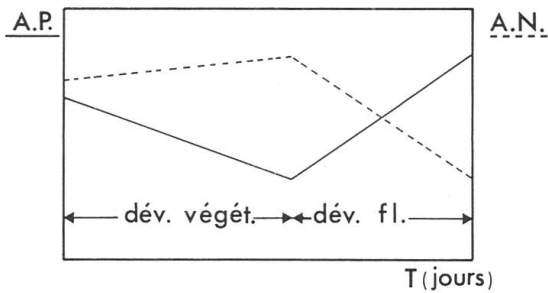


Fig. 9. — Evolution de l'activité peroxydasique et du contenu en acides nucléiques rapportés au poids sec, lors de l'ontogenèse en jours long ou en jours courts dès la germination; dans ce dernier cas le phénomène est plus lent. Observations du moment où se fait le passage du développement végétatif au développement floral. *Spinacia oleracea*.

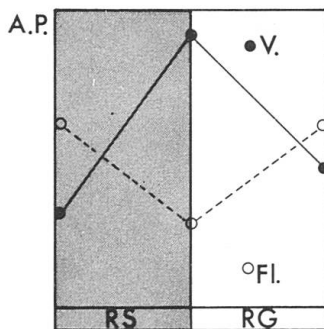


Fig. 10. — Photomodulation de l'activité des peroxydases basiques des feuilles de l'épinard par deux minutes de lumière rouge sombre (RS) et deux minutes de lumière rouge claire (RG). En trait continu: plante à l'état végétatif. En trait discontinu: plante induite par voie physique ou chimique. *Spinacia oleracea*.

L'état végétatif est pendant quelques semaines un état stationnaire métastable (constance du plastochrone) ayant une certaine logique de fonctionnement; le passage à l'état floral (état stationnaire plus stable, puisque fortement irréversible) et à sa nouvelle logique de fonctionnement doivent être inévitablement (interactions et rétroactions positives: GREPPIN, 1975) précédés et accompagnés d'une période d'instabilité, qui se manifeste en particulier au niveau des appareils transformateurs d'énergie responsables du maintien de l'état stationnaire (WAGNER, 1977). La figure 8 illustre l'entrée momentanée en tendance de l'effecteur chloroplastique (deux catégories voient leurs caractéristiques tendre vers zéro ou vers l'infini), associée à la mise en place d'un nouvel équilibre et d'une nouvelle logique de fonctionnement.

La recherche, au cours de l'ontogenèse, des points maximums ou minimums de certaines activités ou propriétés (PENEL, 1974; FREDJ, 1977) permet (fig. 9) de mettre en évidence les moments où se font les changements de signe (+, -) dans les mécanismes de régulation, source de changements importants dans l'orientation générale du métabolisme (GASPAR & al., 1975; KAREGE & al., 1977). Ainsi, au fur et à mesure du développement végétatif, l'activité peroxydasique diminue pour atteindre un minimum: à ce moment la plante acquiert l'état induit et, lors du développement reproducteur subséquent, l'activité peroxydasique augmente régulièrement et rapidement (vieillesse).

Les lumières rouge clair et rouge sombre provoquent des modifications immédiates de l'activité peroxydasique basique des feuilles de l'épinard (PENEL & GREPPIN, 1973, 1974). Les événements primaires de l'induction semblent liés au contrôle de cette activité par le phytochrome (cf. fig. 10). Le changement de signe dans le sens de la photomodulation apparaît déjà après 14 heures de lumière continue (fig. 10), c'est-à-dire, dès le début de l'acquisition de l'état induit par la feuille. Les membranes cytoplasmiques pourraient jouer un rôle important dans cette relation puisque le phytochrome et les peroxydases peuvent leur être associés (PENEL & al., 1976). Des modifications importantes et rapides sont aussi observées dans le rapport des peroxydases acides et basiques (PENEL & GREPPIN, 1975). Il est donc possible de détecter très précocement, par la mesure du mode de photorégulation de l'activité peroxydasique basique, si une feuille d'épinard est induite ou non.

Les modifications des propriétés électriques des feuilles et des cellules du mésophylle par la photopériode ou les lumières rouge clair et rouge sombre permettent aussi de caractériser l'acquisition de l'état induit (GREPPIN & al., 1973; GREPPIN & HORWITZ, 1975; NOVAK & GREPPIN, 1978). Cet ensemble de résultats permet de constater que ce dernier met en jeu un grand nombre de mécanismes de régulation (cf. fig. 1) ayant des inerties plus ou moins grandes, engageant des moyens différents et agissant sur des cibles et des compartiments différents.

L'élément commun, source d'une certaine unicité du processus de floraison, pourrait être dans cet ensemble hiérarchisé et compartimenté, le réseau membrano-colloïdal intracytoplasmique et intercellulaire (système symplastique) qui, à la suite d'une procédure précise, mettant en jeu un mécanisme complexe (horloges biologiques, phytochrome, etc.) changerait dans son état physique, s'équilibrant autour d'un autre niveau énergétique avec d'autres degrés de liberté dans les fluctuations de ses propriétés. Il en résulte une structuration différente des molécules (protéines, lipoides, eau, etc.) et l'apparition de propriétés nouvelles (circu-

lation de l'énergie; import-export ionique, métabolique et hormonal; nouvelle relation compartimentale, etc.).

Ce changement serait rapide (quelques heures) et se propagerait, en partie par interrelation cellulaire et autocatalyse, à l'ensemble de la plante, méristème y compris. Des travaux sont en cours sur celui-ci pour vérifier cette hypothèse qui semble probable au vu des résultats déjà obtenus sur la feuille (LENK & al., 1978). Dans ce cas, l'évocation florale du méristème apical commencerait beaucoup plus tôt (après 15 h à 17 h de lumière) et ne devrait pas, dans un premier temps, engager de biosynthèse de protéines spécifiques nouvelles (celles-ci apparaissant en tout cas durant la morphogenèse florale).

L'événement primaire serait donc de nature biophysique puis biochimique, modifiant l'ensemble des corrélations intercellulaires et organiques; dans un deuxième temps, l'activité génique est spécifiquement modifiée (apparition de protéines nouvelles): ceci ne concerne pas l'induction, mais l'entrée générale de la plante dans le développement reproducteur.

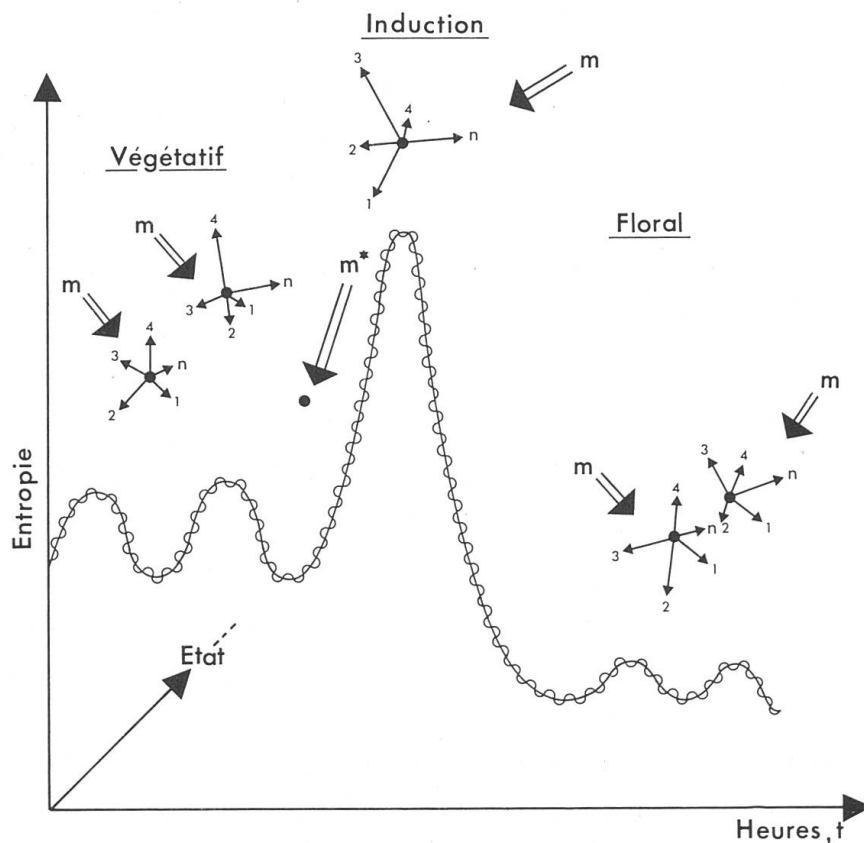


Fig. 11. — Acquisition de l'état induit (modèle théorique). Evolution circadienne de l'entropie de la feuille et équilibration sur des niveaux moyens différents à l'état végétatif et floral. Les propriétés physicochimiques et structurales du système membrano-colloïdal présentent des fluctuations (1, 2, 3, 4, N) en fonction de causes internes et externes (M: milieu extérieur). Certains facteurs du milieu (lumière, température, etc.) selon une procédure précise (M*) provoque une augmentation importante du désordre du système et permettant ainsi l'induction, puis la restructuration dans le cadre d'un nouvel ordre (floraison) plus stable.

Une organisation cytoplasmique hautement structurée et compartimentée est l'indice d'une entropie réduite, celle-là étant incompatible avec une forte concentration de molécules libres, distribuées au hasard; cette dynamique moléculaire et macromoléculaire peut être mesurée par la résonance magnétique nucléaire (LENK & al., 1978). Celle-ci met en évidence que l'état floral est plus structuré que l'état végétatif (lequel a un niveau entropique plus élevé) et que l'induction s'obtient par une augmentation momentanée de l'entropie du système, permettant ainsi la destructuration de l'état précédent et la mise en place d'une organisation florale plus stable (cf. fig. 11). D'autre part, des fluctuations circadiennes du niveau entropique et du degré de coopérativité moléculaire sont observées. C'est au moment de l'acrophase que la perturbation du milieu (lumière, température, etc.) permet le mieux d'acquiescer le nouvel équilibre, après une phase transitoire à entropie élevée (fig. 11).

Selon cette conception, la différence entre les divers types d'exigences des plantes (jours longs, jours courts, etc.) serait due d'une part au niveau entropique moyen (différent selon les espèces), lié au degré d'organisation des appareils transformateurs d'énergie et des systèmes membranaires, et/ou d'autre part à l'amplitude de la variation d'entropie permettant le passage vers un nouvel état stationnaire (floraison). Le contrôle s'exerce à la fois sur les molécules (degré d'agitation) et les macromolécules (agitation, conformité), avec une importance variable sur l'un ou l'autre, selon le type de plante (jours longs, jours courts). Si la voie prédominante d'action peut être diverse (lumineuse, thermique, électrique; gradient de masse), le résultat final est identique (équifinalité), à savoir: changement d'état du système membrano-colloïdal mettant en place l'état induit et une nouvelle logique de fonctionnement (modification de la relation énergie-information).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUDERSET, G. (1974). *Etude du méristème caulinaire de l'Épinard avant et après l'induction florale*. Thèse, Univ. Genève.
- & H. GREPPIN (1972). Différenciation au cours de l'induction florale chez *Spinacia oleracea* (var. Nobel): évolution du méristème caulinaire. *Physiol. Vég.* 10: 206.
 - & H. GREPPIN (1974). Comportement particulier d'une population mitochondriale dans le méristème caulinaire de l'Épinard. *Planta* 116: 73-84.
 - & H. GREPPIN (1975). Mise en évidence de deux types d'activité phosphatasique acide dans le méristème caulinaire de l'Épinard. *Saussurea* 6: 259-269.
 - & H. GREPPIN (1976). Etude de l'apex caulinaire de l'Épinard avant et après l'induction florale. *Saussurea* 7: 73-103.
 - & H. GREPPIN (1977). Effet de l'induction florale sur l'évolution ultrastructurale de l'apex caulinaire de *Spinacia oleracea*, Nobel. *Protoplasma* 91: 281-301.
- BALET-BURON, A. & H. GREPPIN (1976). Etude immunochimique de l'induction photopériodique chez *Spinacia oleracea*. *Saussurea* 7: 65-72.
- & H. GREPPIN (1977). Etude immunochimique de l'induction florale chez *Spinacia oleracea*. *Saussurea* 8: 57-64.

- 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.
- & H. GREPPIN (1977). Evolution des protéines solubles basiques des feuilles de l'Épinard lors de l'induction florale. *Saussurea* 8: 65-73.
- BENZÉCRI, J. P. & coll. (1973a). *L'analyse des données*, T. I. La taxonomie. Dunod, Paris.
- & coll. (1973b). *L'analyse des données*, T. II. L'analyse des correspondances. Dunod, Paris.
- BERG, R. L. (1959). General evolutionary principle underlying the origin of developmental homeostasis. *Amer. Naturalist* 93: 103-105.
- BERNIER, G. (1976). La nature complexe du stimulus floral et des facteurs de floraison. In: JACQUES, R. (éd.), *Etudes de Biologie Végétale. Hommage au Professeur P. Chouard*: 243-264. Paris.
- G. H. KINET & R. BRONCHART (1967). Cellular events at the meristem during floral induction in *Sinapis alba* L. *Physiol. Vég.* 5: 311-324.
- BONZON, M. (1975). *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: 262-278.
- 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 floral induction. *Z. Pflanzenphysiol.* 81: 260-268.
- H. GREPPIN & J. DE GREEF (1977). Contenu en ATP des feuilles de l'Épinard sous différents régimes photopériodiques, inducteurs ou non de la floraison. *Arch. Int. Physiol. Biochim.* 85: 953-955.
- BUNNING, E. & I. MOSER (1966). Unterschiedliche photoperiodische Empfindlichkeit bei den Blattseiten von *Kalanchoe blossfeldiana*. *Planta* 69: 296-299.
- BUVAT, R. (1955). Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol.* 31: 596-656.
- CHAILAKHYIAN, M. K. (1937). Concerning the hormonal nature of plant development processes. *Compt.-Rend. (Dokl.) Acad. Sci. URSS* 16: 227-230.
- (1968). Internal factors of plant flowering. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 19: 1-36.
- EVANS, L. T. (1969). *The Induction of Flowering*. MacMillan of Australia.
- FREDJ, M. (1977). *Etude du vieillissement chez l'Épinard (Spinacia oleracea, var. Nobel)*. Thèse, Univ. Genève.
- GASPAR, T., C. PENEL & H. GREPPIN (1975). Peroxidase and Isoperoxidases in Relation to Root and Flower Formation. *Pl. Biochem. J.* 2: 33-47.
- GREPPIN, H. (1975). La floraison: ébauche d'une nouvelle stratégie. *Saussurea* 6: 245-252.
- & B. A. HORWITZ (1975). Floral induction and the effect of red and far-red preillumination on the light-stimulated bioelectric response of spinach leaves. *Z. Pflanzenphysiol.* 75: 243-249.
- B. A. HORWITZ & L. P. HORWITZ (1973). Light-stimulated bioelectric response of spinach leaves and photoperiodic induction. *Z. Pflanzenphysiol.* 68: 336-345.
- KAREGE, F., C. PENEL & H. GREPPIN (1977). Evolution de l'activité peroxydasique dans les feuilles de l'Épinard lors de l'ontogenèse en photopériode courte ou continue. *Saussurea* 8: 75-83.
- KNOTT, J. D. (1934). Effect of a localized photoperiod on spinach. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 31: 152-154.

- LANCE, A. (1957). Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photopériodiques. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 18: 91-421.
- & P. RONDET (1957). Evolution du méristème apical de *Beta vulgaris* L. de la germination à l'inflorescence. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 245: 712-715.
- & P. RONDET (1958). Sur le fonctionnement du méristème apical de *Beta vulgaris* L. depuis la phase adulte jusqu'à la fleur terminale. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 246: 3177-3180.
- LANG, A. (1965). Physiology of flower initiation. *Handb. Pflanzenphysiol.* 15: 1380-1536.
- & G. MELCHERS (1948). Auslösung von Blütenbildung bei Langtagpflanzen unter Kurztagbedingungen durch Aufpflanzung von Kurztagpflanzen. *Z. Naturforsch.* 3: 108-111.
- LENK, R., M. BONZON, P. DESCOUTS & H. GREPPIN (1978). Investigation of the floral induction in spinach leaves by the Nuclear Magnetic Resonance. *1st Meeting of Fed. Eur. Soc. Pl. Physiol. Edinburgh, Abstract:* 324-325.
- MIGINIAC, E. (1972). Cinétique d'action comparée des racines et de la kinétine sur le développement floral des bourgeons cotylédonaire chez le *Scrofularia arguta* Sol. *Physiol. Vég.* 10: 627-636.
- NOUGARÈDE, A. (1965). Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. *Travaux dédiés à Lucien Plantefol:* 171-340. Masson, Paris.
- (1967). Experimental Cytology of the Shoot Apical Cells during Vegetative Growth and Flowering. *Int. Rev. Cytol.* 21: 203-351.
- NOVAK, B. & H. GREPPIN (1978). High-frequency oscillations and circadian rhythm of the membrane potential in spinach leaves. *Planta*, in press.
- NUSSBAUM, P. & A. GASSMANN (1977). *Transport protonique et synthèse d'ATP dans le chloroplaste d'épinard lors de l'induction florale.* Travail de diplôme, Univ. Genève.
- PENEL, C. (1974). *Activité peroxydasique et développement chez Spinacia oleracea.* Thèse, Univ. Genève.
- & H. GREPPIN (1973). Action des lumières rouges et infrarouges sur l'activité peroxydasique des feuilles d'épinard avant et après l'induction florale. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 83: 253-261.
- & H. GREPPIN (1974). Variation de la photostimulation de l'activité des peroxydases basiques chez l'épinard. *Pl. Sci. Lett.* 3: 75-80.
- & H. GREPPIN (1975). The Balance between Acid and Basic Peroxydase and its Photo-periodic Control in Spinach leaves. *Pl. Sci. Lett.* 5: 41-48.
- H. GREPPIN & J. BOISARD (1976). In vitro Photomodulation of a Peroxydase Activity through Membrane-bound Phytochrome. *Pl. Sci. Lett.* 6: 117-121.
- PLANTEFOL, L. (1957). Sur deux notes relatives à l'ontogenèse d'inflorescences. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 245: 603-607.
- SCHWABE, W. W. (1971). Physiology of Vegetative Reproduction and Flowering. In: STEWARD, F. C. (éd.), *Plant Physiology*, VI A: 233-411. Academic Press.
- & R. H. WIMBLE (1976). Control of Flower Initiation in Long-and-Short-day Plants—a Common Model Approach. In: SUNDERLAND, N. (éd.), *Perspectives in experimental Biology* 2: 41-57. Pergamon Press.
- SOTTA, B. & E. MIGINIAC (1975). Influence des racines et d'une cytokinine sur le développement floral d'une plante de jours courts, le *Chenopodium polyspermum* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 281: 37-40.
- STEWART, F. C. (1971). Plant Physiology: The Changing Problems, the Continuing Quest. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 22: 1-22.
- TSALA, G. (1977). *Etude de l'activité photosynthétique de l'Épinard sous diverses contraintes lumineuses et thermiques.* Travail de diplôme, Univ. Genève.

- WAGNER, E. (1977). Molecular Basis of Physiological Rhythms. *In*: JENNINGS, D. H. (éd.), *Integration of Activity in the Higher Plant*: 33-72. Cambridge University Press.
- ZEEVAART, J. (1957). Studies on flowering by means of grafting. I. Photoperiodic Induction as an irreversible phenomenon in *Perilla*. *Proc. Kongel. Ned. Akad. Wet.* 60: 324-331.
- (1976). Physiology of Flowers Formation. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* 27: 321-348.

