

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 18 (1987)

Artikel: Mise en évidence de deux types de contrôle du glucose chez l'épinard (*Spinacia oleracea* L. cv. Nobel) : analyse mathématique et modèle en jour court et lors de la variation de photopériode inductrice de la floraison
Autor: Degli Agosti, Robert / Greppin, Hubert
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099190>

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: 16.04.2026

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

Mise en évidence de deux types de contrôle du glucose chez l'épinard (*Spinacia oleracea* L. cv. Nobel): analyse mathématique et modèle en jour court et lors de la variation de photopériode inductrice de la floraison

ROBERT DEGLI AGOSTI
&
HUBERT GREPPIN

RÉSUMÉ

DEGLI AGOSTI, R. & H. GREPPIN (1987). Mise en évidence de deux types de contrôle du glucose chez l'épinard (*Spinacia oleracea* L. cv. Nobel): analyse mathématique et modèle en jour court et lors de la variation de photopériode inductrice de la floraison. *Saussurea* 18: 45-54. En français, résumés français et anglais.

Lors de la prolongation de la phase lumineuse du jour court (8:16 h L:D), le glucose augmente brusquement dans les pétioles d'épinard dès les premières heures supplémentaires (photopériode critique). Un modèle mathématique simulant correctement l'évolution de la teneur de ce sucre est présenté et discuté. Ce modèle renforce l'hypothèse de l'existence dans le pétiole de deux "pools" de glucose différemment contrôlés. L'un des "compartiments" participe à la cinétique observée en jour court, laquelle n'est pas orientée dans le temps, alors que le second est orienté dans le temps et traduit l'effet du transfert photopériodique (induction de la floraison).

ABSTRACT

DEGLI AGOSTI, R. & H. GREPPIN (1987). Evidence for two types of control of glucose in spinach (*Spinacia oleracea* L. var. Nobel): mathematical analysis and modelling in short day and during the photoperiodic induction of flowering. *Saussurea* 18: 45-54. In French, French and English abstracts.

During the lengthening of the short days (8:16 h L:D) light phase, we observe a considerable increase in the content of glucose in spinach petioles immediately after the photoperiodic lengthening. A mathematical model which describes the experimental data is presented and discussed. This model suggests the existence of two different glucose pools. Accordingly, one of the "compartments" is mainly responsible of the short day pattern, the other being responsible for the pattern obtained during photoperiodic transfer (flower induction).

Introduction

En jour court le contenu en sucres libres des plantes d'épinard augmente à la lumière et diminue pendant l'obscurité (8:16 lumière:obscurité). Lors du transfert photopériodique (prolongation de la phase lumineuse du jour court) on observe une augmentation particulièrement rapide du glucose et du fructose dès 1 à 3 heures supplémentaires. Ce phénomène s'observe aussi bien dans les feuilles que dans les pétioles (DEGLI AGOSTI, 1985).

Dans le pétiole et lors du transfert, l'augmentation du glucose semble avoir lieu dans un "ensemble" (tissu ou compartiment) particulier (DEGLI AGOSTI, 1985), ce qui suggère l'existence d'au moins deux pools de glucose. Le premier (I) non orienté dans le temps, responsable de la fluctuation en jour court est strictement lié à la lumière et à l'obscurité; le second (II), provoquant l'augmentation rapide observée lors du transfert photopériodique induisant la floraison, est lié à la photophase et orienté dans le temps. Dans cet article nous étudions la représentation de ces deux ensembles au moyen d'une approche mathématique. Les équations descriptives de l'évolution du glucose dans le pétiole de l'épinard sont fondées sur le principe de synthèse et destruction comme mécanismes essentiels de la régulation de la concentration d'une substance et, d'autre part, sur l'intervention séquentielle dans le temps de l'ensemble (I) par rapport à l'ensemble (II).

Elaboration du modèle

Le modèle proposé est fondé sur le fait que la variation de concentration d'une substance, au cours du temps, dans un flux métabolique s'exprime en fonction du flux de production (v_+) de cette substance moins le flux de consommation (v_-). En première analyse, on peut admettre que le flux de consommation est une réaction de premier ordre, c'est-à-dire proportionnel à la concentration de cette substance. En termes mathématiques cela donne:

$$dc/dt = v_+ - v_- = v_+ - kc \quad (1)$$

où dc/dt est la dérivée de la concentration en fonction du temps (vitesse de variation), k : la constante cinétique de premier ordre (h^{-1}) et c : la concentration, exprimée en quantité par unité de volume. Comme le volume effectif dans lequel se trouve cette substance n'est pas nécessairement toujours connu, il faut exprimer c en fonction d'une variable proche du volume total (poids frais), ainsi les termes de l'équation (1) ont une signification globale.

Lorsqu'il y a deux "ensembles" de glucose, les équations qui décrivent les propriétés cinétiques globales sont les suivantes:

$$dc_1/dt = v_1 - k_1c_1 \quad (2.1)$$

$$dc_2/dt = v_2 - k_2c_2 \quad (2.2)$$

$$dc/dt = dc_1/dt + dc_2/dt \quad (2.3)$$

c_i est une concentration globale (μ mole de glucose $\times g.P.F.^{-1}$), v_i est le flux de production global du glucose (μ mole de glucose $\times g.P.F.^{-1} \times h.^{-1}$) et k_i , la constante de cinétique globale de premier ordre ($h.^{-1}$), i est de 1 pour l'ensemble (I) et de 2 pour l'ensemble (II). L'hypothèse fondamentale propose que v_1 est directement et uniquement dépendant de la présence ou de l'absence de lumière ("glucose de jour court"), alors que v_2 est d'abord dépendant d'un autre processus interne (endogène) lié au temps ("glucose de transfert"), et à une modification des propriétés de l'état du système.

Il s'agit donc de vérifier si l'on peut effectivement décrire les résultats expérimentaux aux moyens des équations (2.1) et (2.2).

Matériel et méthodes

Conditions de culture

Les akènes d'épinard (*Spinacia oleracea* L. cv. Nobel) sont semés dans du terreau. Après une semaine, les plantules sont repiquées dans du terreau à raison de quatre par pot (dim. 9 × 9 × 9 cm). Elles sont arrosées trois fois par semaine avec une solution nutritive (Sinesol 0.3%). L'épinard, plante de jour long (PARLEVLLET, 1966), est maintenu à l'état végétatif grâce à une photopériode de jour court dès le semis (8 heures de lumière et 16 heures d'obscurité). Le transfert en lumière continue induit la floraison (GREPPIN, 1976, GREPPIN & al., 1978, 1986).

La germination et la croissance sont obtenues dans des enceintes climatisées (phyto-trons) où la température est maintenue constante à 20°C ± 0.5°C, et l'humidité relative de 70% (± 5%) à la lumière et de 50% (± 5%) à l'obscurité. L'éclairage lumineux qui est diffusé par des tubes fluorescents (Sylvania "daylight" F40T12 de 40 watts) vaut 6000 lux au niveau moyen des feuilles, ce qui correspond à une énergie de 20.6 W/m² (400-700 nm, Spectroradiomètre ISCO).

Extractions

L'extraction du glucose s'effectue à partir des plantes âgées de quatre semaines, en introduisant des segments (1 cm) de pétioles de feuilles primaires dans des tubes en verre contenant de l'éthanol à 80% (16 plantes sont utilisées pour une mesure). Le tube est fermé et soumis au bain-marie (100°C) pendant 15 à 30 minutes.

Dosage du glucose

Le dosage du glucose dans l'extrait alcoolique s'opère grâce à une technique enzymatique très spécifique et sensible au moyen des enzymes hexokinase et glucose 6-P-déshydrogénase par spectrofluorimétrie (BERGMAYER & al., 1974) déjà décrite (DEGLI AGOSTI, 1985).

Résolution numérique d'un système (2) d'équations différentielles

La résolution numérique d'un système (2) d'équations différentielles a été programmée en BASIC sur un micro-ordinateur (Commodore C64) personnel, la théorie est fondée sur la méthode des différences finies par application de la formule de Taylor, dite aussi méthode d'Adams (PISKONOV, 1970).

Résultats

La figure 1 n'est qu'un exemple parmi d'autres (DEGLI AGOSTI, 1985) et montre l'évolution du contenu en glucose de pétioles d'épinard en jour court et lors du transfert photopériodique (induction de la floraison).

En jour court, on observe une première augmentation vers 8-10 heures, puis un niveau d'équilibre dynamique est atteint et se maintient jusqu'à 16 heures. Lorsque la lumière s'éteint la teneur en glucose baisse rapidement.

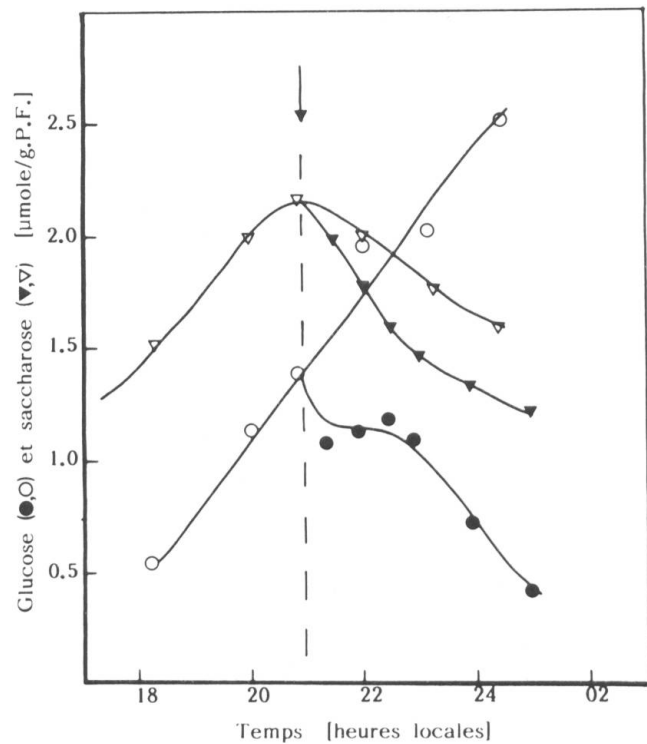
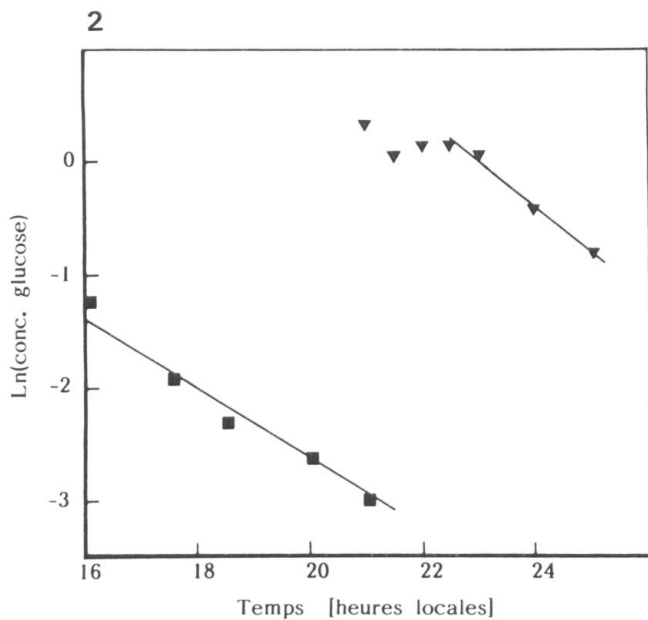
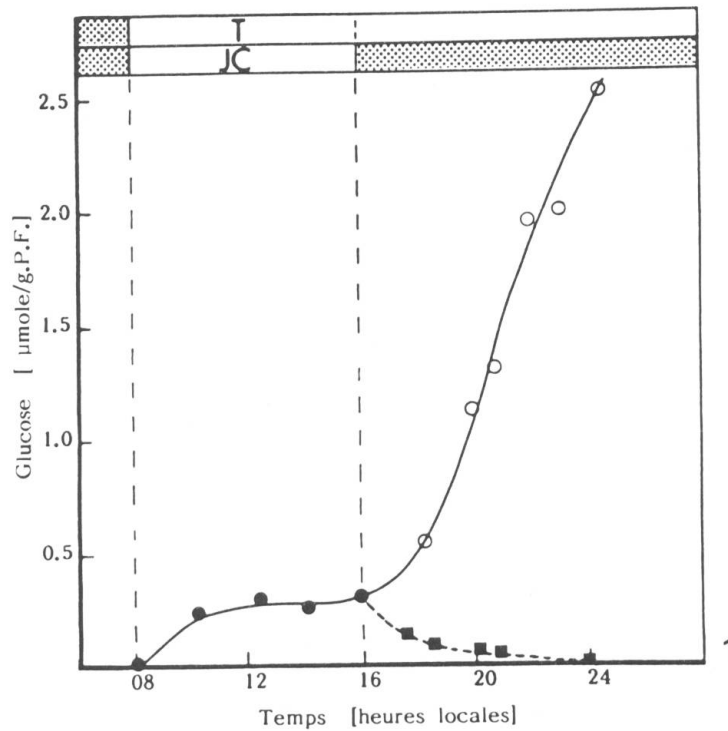


Fig. 1. — Evolution du contenu en glucose des pétioles d'épinard en jour court (●, ■) et en transfert photopériodique (○).

Fig. 2. — En bas à gauche (■): logarithme naturel (ln) du niveau de glucose en jour court à l'obscurité dès 16 heures. En haut à droite (▼), idem, mais pour des plantes mises à l'obscurité à 21 heures après un transfert (voir texte).

Fig. 3. — Evolution du contenu en glucose (○, ●) et en saccharose (▽, ▼) de pétioles d'épinard lors d'un transfert (○, ▽) et après interruption de la lumière à 21 heures (même expérience que la figure 1).

Le transfert en lumière continue est caractérisé par une augmentation en glucose tout à fait spectaculaire vers 17-18 heures et semble correspondre à un effet déclin. Une telle dynamique s'inscrit bien dans l'hypothèse de l'existence d'au moins deux "pools" de glucose. C'est à partir des données expérimentales de cette figure que les analyses mathématiques ultérieures sont faites.

Evaluation des paramètres du modèle

De 12 à 16 heures, le niveau de glucose est constant (fig. 1), ce qui signifie que la consommation du glucose est égale à sa production ou, en d'autres termes:

$$dc_1/dt = 0 \text{ c.-à-d. } v_1 = k_1 c_1 \quad (3.1, 3.2)$$

Or c_1 vaut, à 16 h, $0.3 \mu \text{ moles} \times g.P.F.^{-1}$ et donc:

$$v_1 = k_1 \times 0.3 \quad (4)$$

k_1 peut être estimé à partir de la cinétique de consommation du glucose à l'obscurité (dès 16 heures). En effet, à ce moment la production de glucose primaire (v_1) peut être considérée comme nulle (obscurité) et l'équation (2.1) devient:

$$dc_1/dt = -k_1 c_1 \quad (5)$$

En intégrant (5), on obtient:

$$c_1(t) = C_{ss}.e^{-k_1 t} \quad (6)$$

Où C_{ss} est la concentration globale à l'équilibre dynamique (c est constant entre 12 et 16 heures, voir fig. 1).

Si l'on calcule le logarithme naturel de cette dernière expression (6), on obtient:

$$\ln(c_1(t)) = \ln C_{ss} - k_1.t \quad (7)$$

Ainsi, la représentation de $\ln(c_1(t))$ en fonction du temps doit donner une droite décroissante dont la pente vaut $-k_1$.

La figure 2 (points en bas à gauche) montre que les données s'alignent fort bien, puisque, après calcul de la droite de régression on obtient un coefficient de corrélation de -0.98 avec $-k_1 = -0.338 (h.^{-1})$.

En substituant cette valeur dans l'équation (4) on obtient:

$$v_1 = 0.1014 \mu \text{ mole de glucose} \times g.P.F.^{-1} \times h.^{-1}$$

L'évaluation de v_2 et k_2 est un peu plus difficile, car on ne connaît pas l'état d'équilibre dynamique de cet ensemble. En revanche, la figure 3 où les plantes ont été placées à l'obscurité à 21 heures, c'est-à-dire 5 heures après la prolongation de la phase lumineuse du jour court, donne de précieux renseignements sur la dynamique de la consommation du glucose lorsque la forte augmentation de ce sucre a lieu ("ensemble" II) et qu'elle est interrompue par la nuit.

On peut observer (fig. 3) une première diminution du glucose suivie d'un plateau (délai) vers env. 21-22 h 30, puis une seconde diminution de la teneur de ce sucre.

L'existence de ce délai peut être expliquée par le fait que le glucose dosé dans le pétiole provient du saccharose qui s'y accumule et qui est ensuite hydrolysé par une invertase acide (DEGLI AGOSTI, 1985).

Ceci peut très bien s'observer sur la figure 3 où les deux sucres ont été dosés parallèlement. Le saccharose diminue immédiatement lorsqu'on éteint la lumière, car il est d'une part "consommé" et d'autre part transformé en glucose; lorsque cette dernière transformation est terminée la pente est modifiée (vers 22 h 30).

Ainsi, pendant un court instant (env. 2 heures) la production locale de glucose par action de l'invertase sur le saccharose, qui s'était accumulé dans le pétiole, compense la consommation de glucose. Après ce délai la production de glucose par cette voie cesse et l'on observe une diminution liée à k_2 . On peut, donc, estimer, ce paramètre de la même manière que k_1 ; c'est-à-dire à partir du graphe du logarithme naturel de $c(t)$ à l'obscurité en fonction du temps (fig. 2, points en haut à droite). La droite de régression a une pente de -0.343 (h^{-1}) et un coefficient de corrélation de -0.98 .

L'estimation de v_2 s'obtient par une méthode numérique et à partir de (2.2) qui devient:

$$v_2 = \Delta c_2(t)/\Delta t + k_2 c_2(t) \quad (8)$$

c_2 est obtenu en soustrayant à $c(t)$ (données expérimentales) la valeur de $c_1(t)$ à 16 heures (plateau).

L'évolution de v_2 en fonction du temps est représentée à la figure 4. On peut observer que la courbe possède la forme d'une fonction "interrupteur" (passage de v_2 bas à v_2 élevé). Comme $v_2(t)$ n'est pas une constante il faut donc pouvoir la décrire en fonction du temps afin de résoudre (2.2), car cette équation devient:

$$dc_2/dt = v_2(t) - k_2 c_2 \quad (9)$$

Dans la recherche d'une fonction élémentaire permettant de décrire $v_2(t)$, il s'est révélé que $v_2(t)$ peut être correctement approximée par la fonction tangente hyperbolique ($\tan h$, voir VYGODSKI, 1975: 593-595, par ex.) suivante:

$$(\tan h ((t - 11)/2) + 1)/2 \quad (10)$$

Finalement, les équations (2.1) et (2.2) deviennent:

$$dc_1/dt = v_1 - 0.338.c_1 \quad (11.1)$$

$$dc_2/dt = (\tan h ((t - 11)/2) + 1)/2 - 0.343c_2 \quad (11.2)$$

Avec $v_1 = 0.1014 \mu \text{ mole glc} \times g.PF^{-1} \times h^{-1}$ à la lumière et $v_1 = 0$ à l'obscurité. Comme k_1 est pratiquement égale à k_2 nous pouvons écrire:

$$dc/dt = (dc_1 + dc_2)/dt = v_1 + v_2(t) - 0.34 (c_2 + c_1) \quad (12)$$

C'est-à-dire:

$$dc/dt = v_1 + v_2(t) - k.c \quad (13)$$

Entre 8 et 22 heures, v_2 varie de 0 à $1.1 \mu \text{ moles de glucose} \times g.PF^{-1}$, à $20^\circ C$, avec un effet déclic après 11 heures de lumière totale.

Simulations

La résolution numérique des équations (11.1) et (11.2) a été programmée sur un micro-ordinateur. La première simulation est celle de l'évolution en jour court. L'adéquation du modèle aux données expérimentales dans ce cas est représentée à la figure 5 et paraît satisfaisante.

Sur la figure 6, c'est la situation du transfert photopériodique qui est simulée. Ici également, la simulation correspond bien aux données expérimentales. L'enclenchement du "compartiment" II dépend d'une durée et d'un seuil critique (photopériode et secondairement quantité de lumière).

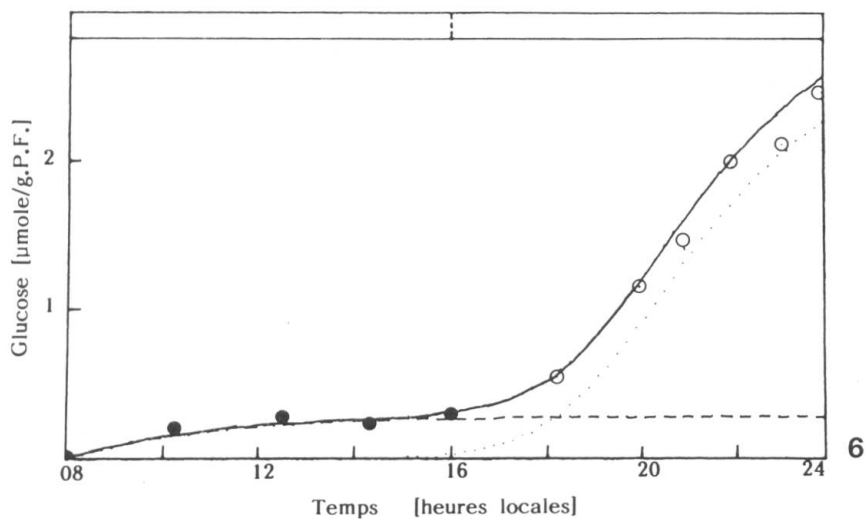
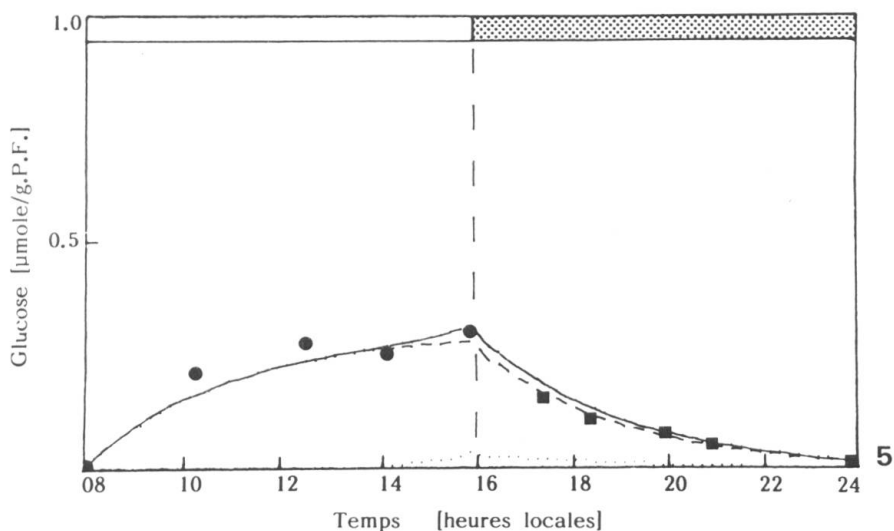
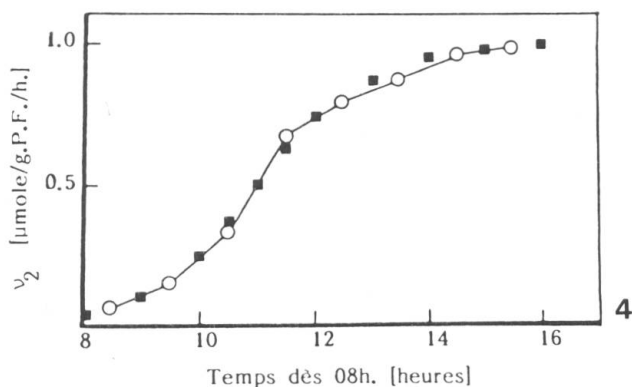


Fig. 4. — (○) évaluation de $v_2(t)$ à partir des données de la figure 1. (■) fonction tangente hyperbolique ajustée (voir texte).

Fig. 5. — Simulation de l'évolution du glucose lors du jour court (----): composante (I), (.....): composante (II), (—) somme de (I) et (II), (●, ■): données expérimentales.

Fig. 6. — Simulation de l'évolution du glucose lors d'un transfert photopériodique (----): composante (I), (.....): composante (II) et (—) somme de (I) et (II), (●, ○) données expérimentales.

Discussion

Afin de montrer la validité du modèle de représentation proposé, nous allons aborder quelques points critiques.

1. Pourquoi faut-il penser que c'est v_2 (production du glucose) qui augmente et non pas k_2 (consommation) qui diminue?

Si nous examinons la figure 3, nous observons, après l'extinction de la lumière à 21 heures, lors d'un transfert photopériodique, que la teneur en glucose, suite à un palier d'environ 2 heures, diminue. Cette diminution présente une constante cinétique k_2 égale à k_1 (cf. fig. 2, les équations 11.1 et 11.2 et le point 3 de cette discussion). Enfin, la résolution des équations 11.1 et 11.2 ne permet pas une simulation adéquate de l'augmentation du glucose, même si l'on admet que k_2 et k_1 deviennent nuls dès 16 heures (dans le pire des cas). Il est donc indispensable de faire intervenir une augmentation de v_2 .

2. Quels sont les arguments permettant d'envisager l'existence de deux "pools ou compartiments" fonctionnels de glucose?

Les principaux indices proviennent de résultats expérimentaux décrits ailleurs (DEGLI AGOSTI, 1985). L'étude de la diffusion du glucose hors de fragments de pétioles placés dans de l'eau permet d'étayer cette hypothèse. L'analyse des cinétiques des flux de glucose relâché par les tissus, en fin de jour court ou lors du transfert, met en évidence la nécessité de l'existence de deux "compartiments" aux caractéristiques diffusionnelles très différentes, permettant d'expliquer l'allure du phénomène observé et de construire la courbe mathématique le représentant. Le premier "pool" semble plutôt lié à un processus "passif" dépendant de la lumière, car il reste constant lors du transfert. En revanche le deuxième correspond à un phénomène plus "actif", car il augmente brusquement selon le moment de la variation de photopériode.

Un autre argument expérimental est donné par l'effet résultant de l'ablation de différentes proportions du limbe pratiquées à 16 heures sur des lots de plantes "normales" ou "stressées". Dans le premier cas, l'ablation d'une surface équivalente à 12% de la feuille totale inhibe complètement l'augmentation classique du glucose lors du transfert (cf. fig. 1). Dans le second cas, il n'y a pas d'augmentation spectaculaire de la teneur en glucose pétiole entre 16 et 24 heures en lumière continue liée au pool II (le "stress" ayant préalablement exercé un effet inhibiteur) et nous observons très nettement une stricte proportionnalité entre le glucose pétiole et la surface de limbe restante, liée à la mise en jeu du seul pool I (DEGLI AGOSTI, 1985).

Tous ces faits et l'adéquation du modèle mathématique aux données expérimentales renforcent l'idée de l'existence de deux "pools" ou compartiments séparés, fonctionnellement ou structurellement, du glucose. Le pool II est probablement dépendant d'un fonctionnement actif des membranes, sous le contrôle d'une horloge physiologique.

3. Si $k_1 = k_2$, pendant le transfert, quelle en est la conséquence?

Cela peut signifier que, dans les conditions expérimentales utilisées (température, lumière), la consommation du glucose n'est pas le facteur clef modulant le niveau de concentration en ce sucre. Donc ce sont plutôt les processus de production (remplissage) qui règlent ce niveau. Une étape de ce contrôle est l'activité

invertasique. Toutefois, les mesures faites montrent qu'il n'y a pas de variations entre le jour court et lors du transfert. L'activité potentielle de l'invertase, en jour court, est tout à fait suffisante pour assurer l'augmentation du glucose observée lors de l'induction florale en lumière continue (DEGLI AGOSTI, 1985). Il faut donc imaginer une variation des processus en amont de l'invertase, soit de la photosynthèse et/ou des systèmes d'approvisionnement (transports) des photosynthétats des tissus qui les produisent aux cellules qui les consomment (TSALA & al., 1984; FROSCHE & al., 1986).

Le fait que $k_1 = k_2$ suggère également que le flux de consommation est uniquement dépendant de la concentration en glucose. Cela signifie que ce flux augmente lors du transfert photopériodique. Il pourrait en tant que tel constituer un signal servant à déclencher ou stabiliser le nouvel état physiologique (induction florale), en particulier via les processus producteurs d'énergie (ATP). BONZON & al. (1981, 1983) ont déjà observé une augmentation de la charge énergétique et de la charge rédox lors du transfert photopériodique (entre 16 et 24 heures locales).

4. C'est le saccharose qui est très probablement le sucre décompartimenté et à l'origine de l'augmentation du glucose observé. En effet, l'amidon foliaire augmente dès le début de la phase lumineuse et continue de s'accumuler durant le transfert en lumière continue. Il en va de même de l'amidon pétiolaire qui est de plus présent en très faible quantité. Ainsi, au vu de la régularité de l'augmentation de ce polymère par rapport à la très forte stimulation de la teneur en glucose, l'amidon ne peut très vraisemblablement pas être la seule source immédiate du phénomène. En outre, parallèlement à l'augmentation du glucose, le fructose évolue de même (DEGLI AGOSTI, 1985). Il y a donc probablement transfert et décomposition rapides du pool de saccharose.

Conclusion finale

Un modèle décrivant l'évolution du glucose dans les pétioles d'épinard a été élaboré en se fondant sur l'hypothèse de l'existence de deux "ensembles" de glucose dont l'un ne se "remplit" (atteinte du seuil) qu'après une durée supérieure à 9 heures de lumière par jour. L'effet de seuil concernant l'induction ne s'atteignant qu'après 10 heures.

Ce modèle utilise le concept de la dynamique synthèse-destruction, comme élément de contrôle des variations de concentration du glucose et est le suivant:

$$dc_1/dt = v_1 - k_1c_1$$

$$dc_2/dt = v_2 - k_2c_2$$

où les indices désignent respectivement les "ensembles" (I) et (II). L'hypothèse fondamentale associée à ces équations fait intervenir l'orientation dans le temps (photopériodisme et rythme endogène) sur l'ensemble (II) et plus particulièrement sur v_2 (production): contrôle du remplissage (rôle probable des membranes).

Après l'évaluation appropriée des paramètres k_i, v_i , dont seuls k_1, v_1 et k_2 sont des vraies constantes ($v_2(t)$ est une fonction "interrupteur"), la simulation montre une description correcte des données expérimentales.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGMEYER, H. V., E. BERNT, F. SCHMIDT & H. STORK (1974). D-glucose. Determination with Hexokinase and Glucose-6-p-dehydrogenase. In: BERGMEYER, H. V. (ed.), *Methods of enzymatic analysis*, vol. 3: 1188-1193.
- BONZON, M., M. HUG, E. WAGNER & H. GREPPIN (1981). Adenine nucleotides and energy charge evolution during the induction of flowering in spinach leaves. *Planta* 152: 189-194.
- BONZON, M., P. SIMON, H. GREPPIN & E. WAGNER (1983). Pyridine nucleotide and redox-charge evolution during the induction of flowering in spinach leaves. *Planta* 159: 254-260.
- DEGLI AGOSTI, R. (1985). *Etude du contenu en sucre de l'épinard (Spinacia oleracea cv. Nobel) et d'autres plantes pendant la variation de photopériode*. Thèse 2174, Univ. Genève.
- FROSCHE, S., G. TSALA, R. DEGLI AGOSTI & H. GREPPIN (1986). Effect of photoperiod length on leaf ontogenesis in spinach plants (*Spinacia oleracea* var. Nobel) as related to photosynthetic O₂ production, Rubisco capacity and total sugar content. *Arch. Sci. (Genève)* 39: 263-275.
- GREPPIN, H. (1975). La floraison: ébauche d'une nouvelle stratégie. *Saussurea* 6: 245-252.
- GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON & C. PENEL (1978). Changement d'état membranaire et mécanisme de la floraison. *Saussurea* 7: 73-103.
- GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON, R. DEGLI AGOSTI, R. LENK & C. PENEL (1986). Le mécanisme de l'induction florale. *Saussurea* 17: 71-84.
- PARLEVLJET, S. E. (1966). The influence of external factors on the growth and development of spinach cultivars (*Spinacia oleracea* L.). *Meded. Landbouwhogeschool (Wageningen)* 67: 1-76.
- PISKONOV, N. (1970). *Calcul différentiel et intégral*, tome 2. Ed. MIR, Moscou.
- TSALA, G., M. BONZON & H. GREPPIN (1984). Fonctionnement des chloroplastes d'épinard soumis à différents traitements photopériodiques. *Saussurea* 15: 11-16.
- VYGODSKI, M. (1975). *Aide-mémoire de mathématiques supérieures*: 590-593. Ed. MIR, Moscou.