

Le temps de la floraison

Autor(en): **Chodat, Fernand**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden
Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences
Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **138 (1958)**

PDF erstellt am: **17.04.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-90518>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Le temps de la floraison¹

Par

FERNAND CHODAT

1^o De l'état végétatif à l'état reproductif: la notion de seuil

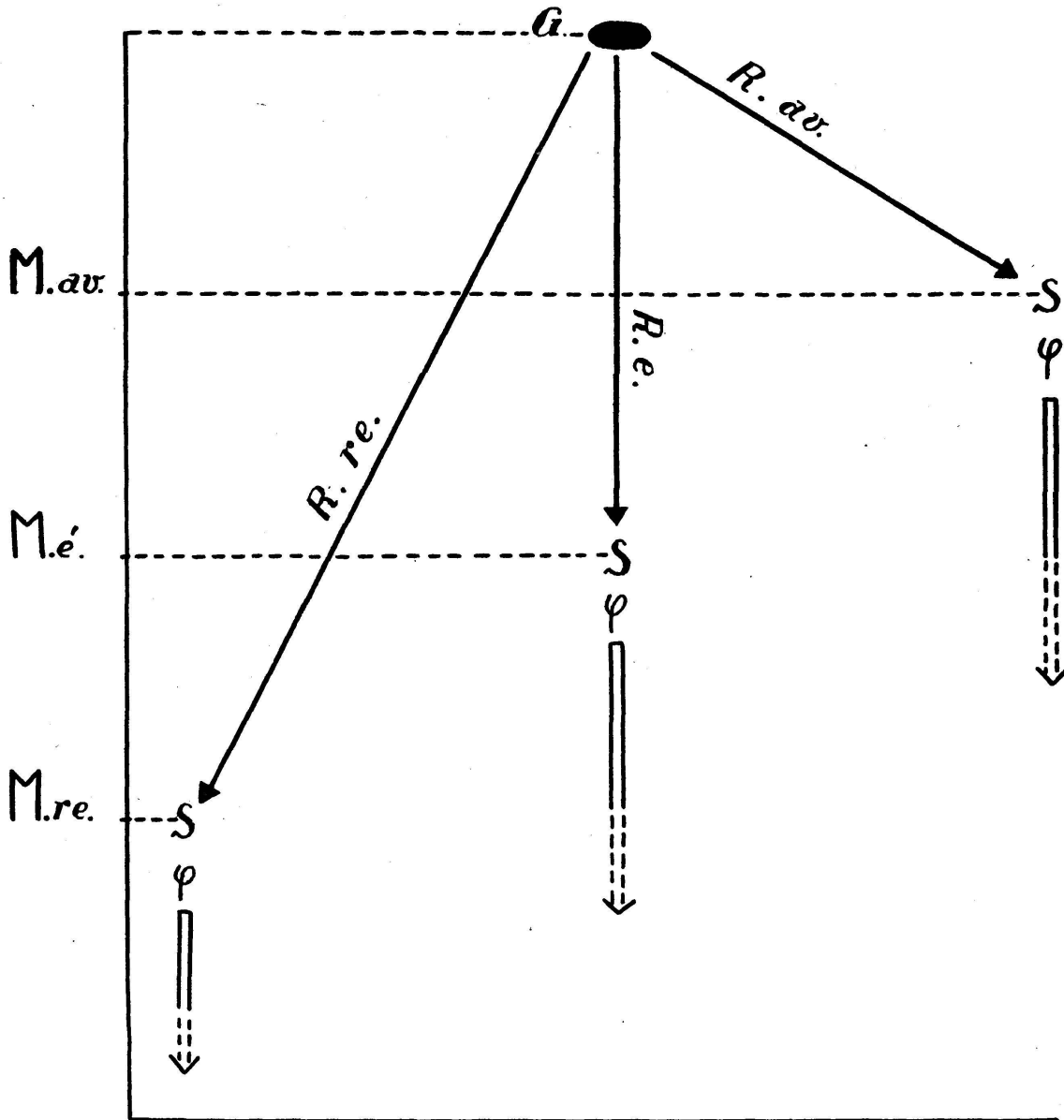
Le graphique n° 1 figure cette succession d'états dans trois conditions: la normale, dite écologique, c'est-à-dire celle du climat au sein duquel se déroule habituellement le développement de la plante. Les conditions 2 et 3 seront celles de milieux ambiants qui accélèrent ou retardent l'époque de floraison.

La notion du seuil, soit du passage de l'un de ces états à l'autre, est à retenir en premier lieu. Elle fut introduite, il y a près de soixante ans, par KLEBS (1) à la suite de ses expériences sur les microorganismes et quelques phanérogames. Ce moment critique, maturité de floraison ou «Blühreife», est celui où le végétal perd l'inaptitude absolue à fleurir. Notons d'emblée que ce temps peut être atteint en peu de semaines ou seulement au bout de quelques années pour les plantes vivaces.

Comment s'exprime cette perte? Quelque chose cesse, définitivement pour les plantes annuelles et bisannuelles, temporairement pour les plantes vivaces: allongement de la tige et des rameaux végétatifs, formation des feuilles, etc. Ces dernières précisions ne sont d'ailleurs peut-être pas valables pour toutes les plantes! D'autres tissus s'organisent: conversion d'une ébauche végétative (futur bourgeon) en ébauche reproductrice (futur bouton). Ici, l'ignorance nous arrête: les botanistes ne sont nullement d'accord sur la nature (foliacée ou non) des organes d'une fleur, sur la zone anatomique (tunica ou corpus) qui différencie les appareils floraux. Ces divergences relatives à des territoires idoines résultent, peut-être, de faux problèmes, reflets d'une dichotomie cérébrale. Une meilleure compréhension physiologique de la mise à fleur éliminera, je crois, ce dilemme. Laissons ces doutes pour rappeler qu'en construisant sa fleur, le végétal s'achemine vers la condition de gamétophyte. Il ne s'agit pas que du sac embryonnaire, mais encore des tissus sporophytiques qui sont imprégnés, par anticipation, du tonus du

¹ Cette introduction ne prétend point être historique, ni exhaustive.

Seuils de floraison



G = graine R. re. = régime retard R. e. = régime écologique R. av. = régime avance S = seuil φ = floraison M. av. = maturité avancée M. é. = maturité écologique M. re. = maturité retardée

gamétophyte. Frontière physiologique imprécise, précédant et préparant la frontière caryologique si nette! Les tissus floraux sont éphémères et construits différemment des appareils végétatifs destinés à pousser, assimiler et distribuer les sèves. Les pièces florales de croissance limitée, sans bourgeons axillaires, pauvres en chlorenchymes, accusent une fragilité tissulaire et cellulaire. Cette morphogenèse implique une modification profonde du métabolisme des méristèmes générateurs de fleurs. Il suffit que le méristème soit ravitaillé différemment (nutrition dysharmonique due à l'intervention actuelle ou antérieure d'effecteurs) pour que s'amorce

la série des réactions de mise à fleur, réactions contrôlées par le capital génique. Car, ne l'oublions pas – et cela se fait souvent – il n'est pas question de *créer* des fleurs, mais simplement d'accélérer ou de retarder l'époque de leur apparition.

Toute l'impulsion végétative réapparaît, après la fécondation, qui ramène le végétal sous le signe diploïde.

Complétons le graphique n° 1 par l'énoncé d'un axiome: que la floraison soit précoce, normale ou tardive, les événements qui la déterminent sont qualitativement les mêmes.

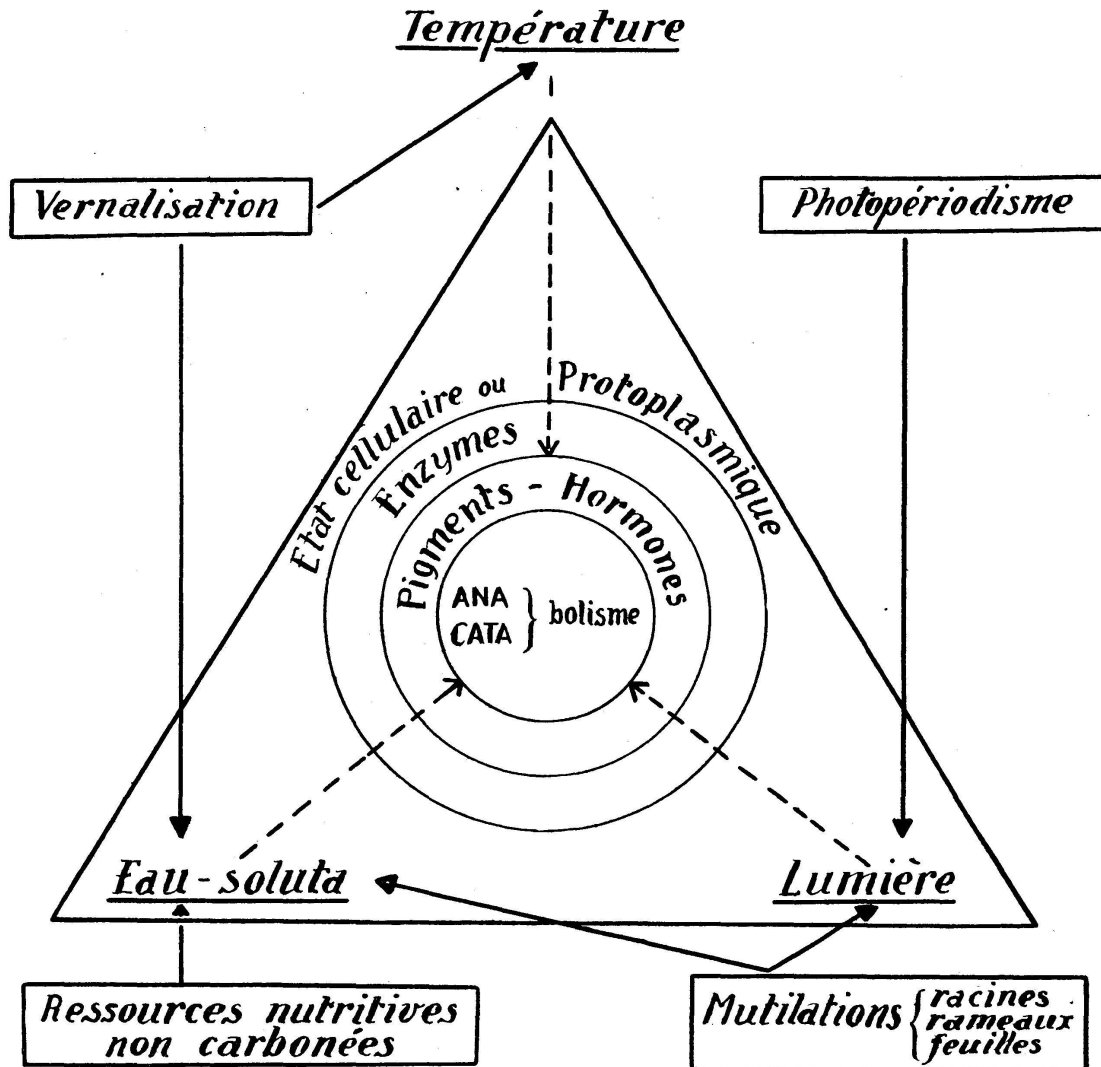
Constatons, enfin, que le mécanisme de la mise à fleur sera surtout dévoilé par l'étude des floraisons retardées ou accélérées.

2° Contraintes du milieu ou composantes d'un régime

Tout organisme, tant pour sa forme que pour son développement (floraison), représente un équilibre entre les contraintes du milieu et la réactivité de la matière vivante. L'espèce n'est vraisemblablement que la fixation de cet équilibre. La température, la lumière sont des contraintes du milieu externe. Les rythmes endogènes, dont BÜNNING (2) a souligné l'importance au cours de ces dernières années, appartiennent aux contraintes du milieu interne. J'y ajoute les contraintes exogènes indirectes; elles résultent de mutilations de la plante (ablation de rameaux, effeuillage, etc.) et créent un déséquilibre interne de nature tropho-hormonale par suppression, non des contraintes exogènes, mais bien de leurs organes percepteurs. Les effets des contraintes de ce dernier type sont importants pour l'analyse de l'époque de floraison.

Des contraintes dirigées constituent un régime. Le graphique 2 signale les principales composantes d'un régime et les moyens de les faire varier. Ces facteurs agissent sur la substructure protoplasmique qui règle le degré de liberté des enzymes (OPARINE, KURSANOV ([3]), et sur les états d'équilibre des polysystèmes enzymatiques, tantôt au profit des synthèses, tantôt à celui des hydrolyses. La gamme des pigments, constituée de molécules voisines ou en équilibre réversible, sélectionne les longueurs d'ondes et multiplie les photoréactions qui se succèdent ou alternent. Subtilement contrôlées par ces inductions (contraintes), les activités enzymatiques et les distributions d'énergie forment, en quantités variables, les hormones de croissance et polarisent en fin de compte la cellule vers l'anabolisme ou le catabolisme. Un ensemble d'informations, de valeurs inégales, suggère, en effet, une relation entre les types de métabolisme et le déclenchement et l'entretien des états végétatifs et reproductifs. Toute règle dans ce domaine de nos connaissances serait actuellement prématurée! Chez les plantes vernalisées, c'est-à-dire rendues aptes à fleurir, l'équilibre diastatique du végétal montrerait une prédominance marquée des processus hydrolytiques. Un titre tissulaire faible en hydrates de carbone, faible en azote minéral et haut en azote organique soluble, se rencontre chez des plantes en plein état végétatif.

Composantes d'un régime et moyens de les faire varier.



Le graphique 2 suggère encore la remarque suivante: des traitements aussi différents que la réfrigération, l'éclairement, la mutilation, seuls ou conjugués, accélèrent ou retardent la mise à fleur. Les premiers percepteurs structuraux ou moléculaires de ces inductions variées sont assurément distincts dans la cellule. Bientôt cependant, ces flux d'énergie mesurée participent à un mécanisme biochimique commun et intermédiaire qui hâte ou retarde, selon son signe, le déploiement des potentialités géniques florigènes. Ainsi s'expliquent des constatations expérimentales de plus en plus nombreuses: le remplacement (partiel ?) d'un régime par un autre, grâce à des courts-circuits physiologiques, pour raccourcir ou prolonger la durée de l'état végétatif.

La symétrie du discours voudrait que je consacre un paragraphe aux effets florigènes des contraintes nutritives. Entre 1890 et 1910 KLEBS a montré que le rapport des ressources carbonées aux ressources azotées joue un rôle important dans les processus de sexualisation. KRAUSS et KRAYBYLL (4) en 1918, ont fixé pour diverses plantes supérieures les teneurs respectives en C et en N qui caractérisent l'état de floraison: beaucoup d'hydrates de carbone et une quantité modérée d'azote. Ces règles, dont on a voulu tirer parti dans la pratique agricole et horticole, ont rencontré tant d'exceptions qu'elles ont perdu une bonne partie de leur crédit. Une relation entre les disponibilités alimentaires réelles de la cellule et sa vocation végétative ou reproductive, est certainement capitale comme le montrent les plus récentes expériences. La démonstration de ce principe est par contre pleine d'embûches: les formes de carbone et d'azote à doser sont nombreuses; l'apport glucidique est difficile à contrôler chez les végétaux autotrophes; la plante s'impose, enfin, un menu variable suivant les circonstances et vraisemblablement différent de celui que nous lui proposons.

3^o Contraintes thermiques

Une période de réfrigération, parfois bien antérieure à l'époque de floraison, est souvent nécessaire au déclenchement de cette dernière. Les exigences à cet égard sont si différentes de plantes à plantes qu'elles ont conduit à diverses classifications. CHOUARD (5) distingue des besoins absolus, partiels (plantes préférantes) et nuls. Il a montré que ces groupes n'ont rien à faire avec la systématique (dans certains cas au moins) puisque l'on rencontre des espèces du genre *Oenothera* dans chacune de ces classes. Des variétés même, chez les laitues, les tabacs, les lins révèlent des exigences thermiques différentes.

On nomme souvent tempérament ces besoins physiologiques génotypiques. L'exemple le plus classique est celui des céréales d'hiver: si leurs semences imbibées ou leurs plantules n'ont pas bénéficié pendant un mois à peu près d'une température comprise entre 0° et 5° (vernalisation), l'épiaison ne se fait pas au printemps et la plante reste en herbe. Des listes de végétaux appartenant aux trois catégories de CHOUARD sont progressivement établies. LANG (6) adopte d'autres appellations pour des classes qui correspondent assez exactement à celles de CHOUARD: plantes vivaces et bisannuelles (besoin absolu); plantes annuelles d'hiver (besoin partiel), plantes annuelles d'été (besoin nul). Une classification n'est point faite pour être satisfaisante, mais bien pour être provisoirement utile! Ces définitions physiologiques ne sont vraies que dans des conditions culturales très précises; dès que l'expérience s'en écarte, on voit, dans bien des cas, l'attribut s'effacer.

On peut encore grouper les végétaux selon l'âge auquel l'induction thermique est efficace au point de vue de la floraison: plantes vernalisables en graines (p. ex. *Secale*), à l'état de plantule (p. ex. *Campanula medium*) ou enfin à l'état de plantes adultes (*Dianthus barbatus* p. ex.).

Ce groupement, dû à WELLENSIEK et al. (7) apporte une information utile mais d'interprétation très compliquée: une semence peut être réfrigérée à l'obscurité, mais une plantule a besoin — une plante à plus forte raison — de lumière. Les conjonctures étant différentes, on peut avoir des doutes, non sur les faits, mais sur l'opportunité d'un tel classement. Dans cet ordre d'idées, et pour illustrer la conjugaison des contraintes thermiques et lumineuses, mon collaborateur DANG (8) a déterminé les temps nécessaires à la floraison du blé Capelle d'hiver, vernalisé à 3° à 4° (au lieu de 0° à 1°) sous lumière de 3500 lux. L'effet synergique, dans le sens florigène, de la lumière, est indiscutable.

La définition classique de la vernalisation serait: un traitement *a frigore* qui hâte une mise à fleur qui, sans ce traitement, aurait été tardive ou nulle. Mais, où commence le «froid»? Les écoles soviétiques parlent de vernalisation à chaud, valables pour les plantes subtropicales. WELLENSIEK limite sa définition aux traitements opérés aux basses températures (0° à 5°).

Cet auteur exclut encore le comportement du chou-fleur qui est insensible, à l'état de plantule, aux basses températures (MILLER [9]). Une réfrigération est cependant nécessaire à ce légume pour fleurir, mais à l'état adulte et pendant (?) ou peu de temps avant que les fleurs se forment. Mon collaborateur GAGNEBIN (10), a maintenu durant 600 jours à l'état végétatif un chou-fleur de type bisannuel cultivé à une température supérieure à plus de 15°!

Les propriétés acquises par la vernalisation sont rémanentes. L'expérience indique la date exacte à laquelle débute l'induction thermique; d'autres mesures permettent de juger à partir de quand elle devient superflue. Rémanent voudrait donc dire, que l'époque à laquelle s'expriment embryologiquement les effets de la vernalisation, est postérieure à la fin de cette dernière. Pratiquement, cette affirmation est vraie dans bien des cas. On pourrait rappeler ici, que l'expression embryologique est une étape déjà tardive de la morphogenèse, dont les échelons antérieurs, protoplasmique, cytologique, nous sont encore presque inconnus!

Un débat a eu lieu au sujet de la réversibilité de l'«état vernalisé». Les expériences de GREGORY (11), qui fut un pionnier dans ce domaine, lui permettaient de dire que des plantes dont on a interrompu la vernalisation pour les remettre à une température supérieure, perdaient le stimulus acquis au cours de la réfrigération. AVAKIAN (12) et d'autres auteurs soviétiques défendent au contraire la thèse de l'irréversibilité de ces transformations. L'opposition de ces opinions semble avoir perdu de son intérêt depuis que l'on a observé que la réversibilité était possible jusqu'à un certain moment du processus, apparemment nulle au-delà.

Il est prouvé que les tissus méristématiques sont suffisants pour percevoir l'induction de réfrigération (vernalisation de semences simplement imbibées). La propagation de ce stimulus à tous les tissus qui dérivent du méristème influencé est une autre notion qui s'est imposée à tous les chercheurs. Comme le dit CHOUARD, cette propagation appelle une explication biochimique qui reste à trouver! Il ajoute que des bour-

geons qui naîtraient, après vernalisation par caulogenèse adventive (par exemple d'une souche tubérisée) ne sont jamais vernalisés.

Les propos précédents nous amènent à parler des importantes expériences faites dès 1936 par MELCHERS (13) sur la jusquiame bisannuelle et qui sont également valables pour la jusquiame blanche, le tabac, les petunias. L'auteur greffe un rameau de jusquiame bisannuelle non vernalisée (donc à floraison inhibée) sur une plante de jusquiame normalement vernalisée. Le greffon reçoit du porte-greffe une sève qui restitue au greffon le pouvoir de fleurir. STOUT (14) a obtenu de semblables résultats pour la betterave. Plus récemment ZEEVAART (15) a employé comme donneur de sève une pomme de terre vernalisée et comme accepteur une jusquiame bisannuelle non vernalisée. Ce dernier greffon récupère, dans ces conditions, la faculté de fleurir. Le transfert ne dépend donc pas des espèces réunies par la greffe. Certaines plantes cependant, tant en homogreffe qu'en hétérogreffe ne répondent pas à l'apport de sève de la plante donatrice vernalisée: tomate, chou-fleur, *Cheiranthus cheirii*, etc.

Les résultats de MELCHERS et ceux qui l'ont suivi, même s'ils ne sont pas reproductibles chez toutes les plantes, suggèrent l'existence d'une substance ou d'un complexe de molécules, responsable de l'état vernalisé et diffusible de la plante donatrice à la plante réceptrice. Cette «vernaline» qui a fait l'objet de nombreuses hypothèses n'a pu, jusqu'à présent, être identifiée ou isolée.

Postuler la formation d'une hormone n'est certes pas l'unique interprétation des effets physiologiques du froid. Il n'est en lui-même créateur de rien; son rôle est de sélectionner des activités enzymatiques cryophiles. Rappelons, à cet égard, que les basses températures inhibent partiellement l'organisation de l'azote minéral et contribue ainsi au déséquilibre trophique que nous avons évoqué plus haut. La rémanence de cette sélection des pouvoirs diastatiques pourrait être considérée comme une adaptation enzymatique, caractéristique de la cellule méristématique.

Face à ces énigmes, tournons-nous vers d'autres conséquences de la réfrigération. La vernalisation artificielle provoque chez les lins des modifications organographiques: les plantes traitées par le froid ne développent qu'une partie de leurs rameaux latéraux et prennent de ce fait un port plus ou moins monocaule (*L. austriacum*). Ces constatations, faites avec mon collaborateur DANG (16), se retrouvent chez les céréales et diverses autres plantes. HARTMAN (17) a remarqué que les *Cichorium intybus* vernalisés donnent des feuilles plus longues, plus étroites, plus pointues et plus poilues que celles des sujets non vernalisés. SIRONVAL (18), dans ses études sur le fraisier des quatre-saisons, insiste judicieusement sur l'évolution organographique qui précède la mise à fleur.

Disons, pour clore ce paragraphe, que les effets de la vernalisation, en ce qui concerne la floraison, peuvent, dans certains cas, être obtenus par d'autres interventions que celle du froid. DANG (19) et moi-même avons fait fleurir des lins non vernalisés par simple ablation des rameaux latéraux. Par sélection, mon collaborateur GAGNEBIN (20) a tiré d'une

race bisannuelle de chou-fleur, une lignée qui se passe de la réfrigération tardive de ces légumes. Par ailleurs, des vicariances de la thermophase par la photophase sont à l'étude dans notre station genevoise. Tout cela montre que la plante connaît des «raccourcis» qui lui évitent la route du froid. Veux-je, par là, sous-estimer l'importance de la vernalisation ? Nullement ! Je crois simplement que la réfrigération est la solution *écologique*, vraisemblablement adaptative, du problème de la préparation d'une mise à fleur.

4^o Contraintes lumineuses

En abordant cet autre aspect des conditions déterminant la floraison, n'oublions pas qu'il est étroitement enchevêtré avec celui des inductions thermiques. On est en présence d'antagonisme et de synergie de ces deux influences, politique biologique encore bien mystérieuse !

TOURNOIS dès 1912 (21), puis plus tard (1918-1920) GARNER et ALLARD (22) indépendamment, ont découvert une réaction de la plante vis-à-vis de la durée de la période d'éclairement (longueur du jour) qui alterne avec la période d'obscurité (nuit). L'observation fondamentale de ces phénomènes, connus sous le nom de photopériodisme, fut faite à propos de tabacs de la variété Maryland : pendant l'été, aucune de ces plantes ne développa de fleurs : elles apparurent au cours de l'hiver suivant, dans les orangeries où étaient conservées ces plantes. L'interprétation de ce comportement, confirmée par des expériences complémentaires, fut dès lors la suivante : les longs jours d'été entravent la mise à fleur, les jours courts de l'hiver favorisent la floraison. Le rythme répété, jour court/nuit longue, c'est-à-dire une périodicité, est un des éléments essentiels de ce mécanisme. Bientôt furent reconnues des plantes dont l'exigence photopériodique était inverse ; pour elles, des «jours longs» sont nécessaires pour la mise à fleur dans le délai écologique. Les céréales, la plupart des crucifères, certaines lignées de laitues, *Sedum kamtschaticum*, *Rudbeckia bicolor* et bien d'autres plantes encore appartiennent à ce groupe de végétaux dits à «jours longs». Des genres et des espèces sont, au point de vue de la floraison, indifférents à l'induction photopériodique. (*Helianthus*, *Euphorbia* *Peplus*, etc.). CHOUARD a nommé héméropériodiques les plantes à jours longs, nyctipériodiques celles à jours courts et enfin photoapériodiques les indifférentes. Les sous-groupes : absolues, préférentes, etc., rencontrés dans cette classification, révèlent, comme dans le cas de la vernalisation, le caractère relatif de ces distinctions.

Notons ici que ces proportions (durée) de lumière et d'obscurité s'inscrivent en général dans un cycle de 24 heures. Divers essais, dont nous parlerons plus loin, font appel à des cycles plus étendus. Le choix de la durée du cycle est en fait plus qu'une convention expérimentale. Ici intervient la contrainte du rythme endogène (BÜNNING), sorte de périodicité de perception et de réaction, liée aux structures les plus fondamentales de la matière vivante. La rotation terrestre impose un

rythme exogène (périodicité nocti-diurne) de 24 heures. Il est probable que beaucoup d'organismes vivants ont fixé, par adaptation, un rythme endogène correspondant à la même durée. De récentes expériences apprennent toutefois que la nature vivante en connaît d'autres. Les interférences inévitables, produites par l'onde induite (induction externe) et l'onde autonome (rythme endogène), compliquent singulièrement l'image que nous nous faisons de la propagation des effets d'une induction rythmée dans l'être vivant.

Revenons à quelques questions apparemment plus simples: Quelle est la durée minimale d'une induction photopériodique efficace et quand doit-elle être imposée? La première question est surtout une affaire d'espèce. La seconde, d'ordre plus général, est en partie résolue, pour certaines plantes au moins. Mon collaborateur STROUN (23), s'inspirant d'une méthode de PIVNOVSKI, a apporté dans sa thèse et dans des travaux ultérieurs d'utiles précisions à cet égard. En soumettant des céréales à une induction photopériodique défavorable à la floraison (jours courts), induction de durée déterminée, et en répétant cette épreuve sur des lots comparables à diverses périodes successives, STROUN a pu définir indirectement l'âge à partir duquel la plante enregistre l'induction (test: retard de floraison) et celui à partir duquel la stimulation lumineuse devient superflue. Cette enquête montre que dans le cas cité, le photostade commencerait pour un blé de printemps 20 jours après le semis et durerait 25 à 27 jours. L'intérêt des recherches de STROUN développant celles de FEDOROV (24), est encore d'avoir établi une concordance entre le déroulement de la perception au photopériodisme et celui de la différenciation morphologique des ébauches florales (cône de croissance). L'épi des Graminées se forme secrètement alors que la plante est encore en herbe; les céréalistes ont subdivisé la progression de cette morphogenèse florale en diverses étapes. Disons, en simplifiant, que ces expériences ont montré que le photostade commence avant la différenciation des primordia floraux. La durée de l'éclairement (équilibre des activités diurne et nocturne) est le facteur dominant jusqu'à l'apparition des bosses d'épillets (quatrième étape de la différenciation de l'épi). A partir de là, c'est la qualité de la lumière (spectrostade) qui intervient au premier chef dans le développement du jeune épi. Ces expériences confirment les vues de KOUPERMAN (25) et ramènent le photopériodisme *sensu stricto* à une durée moindre que celle qu'on supposait précédemment.

On ne s'est pas seulement demandé quand, mais encore où l'induction photopériodique atteignait la plante? La physiologie désigne d'office les tissus chlorophylliens; voici la confirmation expérimentale: un régime à jours longs nécessite une lumière, dite d'appoint, fournie par des lampes allumées à la chute du jour. L'intensité de cette lumière supplémentaire varie de 10 à 100 lux et n'a donc aucun rapport avec celle de l'éclairage solaire ou artificiel qui assure les besoins trophiques diurnes (7000 à 10 000 lux). Quelques faits rattachent cependant les réactions initiales de la lumière d'appoint à celles de la photosynthèse. L'irradiation supplémentaire n'a pas d'effet quand elle atteint une feuille étiolée ou un tissu

dépourvu de chloroplastides. Elle est inefficace en absence de CO_2 (PARKER et BORTHWICK [26]). Les réactions de la lumière d'appoint sont largement indépendantes de la température.

Une faible énergie lumineuse est donc suffisante pour déclencher le stimulus photopériodique ! Ajoutons que l'exposition d'une surface verte restreinte satisfait les besoins de la plante tout entière. En « photopériodisant » un seul foliole d'une plante de soja, BORTHWICK (27) parachève le processus ; une fraction de la surface foliaire suffit à HARDER (28) chez *Kalanchoe Bloosfeldiana*.

La conjugaison de ces microénergies et microsurfaces éveille la notion d'un oligodynamisme fonctionnel qui nous est encore peu familier !

Les pionniers du photopériodisme, GARNER et ALLARD, avaient déjà montré, chez *Cosmos*, que le stimulus photopériodique se propage sans polarisation dans la plante : peu importe qu'on applique le régime en haut ou en bas de la plante. Les photoinductions, obtenues au moyen d'une surface restreinte, sont parfois contrebalancées par le tonus du reste des tissus. Chez deux plantes nyctipériodiques, le chrysanthème d'Inde et le soja, il faut, pour que le stimulus produit par la fraction exposée en jour court exerce son effet florigène, enlever les feuilles qui ont bénéficié d'un régime à jours longs.

Le problème des régions réalisatrices du stimulus photopériodique (ébauches végétatives, versus florales) nous ramène aux premiers propos de cet exposé. Ce sont les méristèmes qui reçoivent l'information définitive — dont le stimulus photopériodique n'est vraisemblablement qu'une des composantes primaires — information qui détermine la substitution d'une morphogenèse florale à une morphogenèse végétative. Nous sommes d'ailleurs habitués, sans les comprendre, à ces décisions de cellules méristématiques qui s'engagent dans une voie particulière de différenciation cytologique. Le choix : soma ou gonade, relève d'un mécanisme analogue, mais d'un ordre plus élevé, puisqu'il s'agit d'organes et non de tissus.

L'unité organique de l'être — Gesamtheit — m'empêche cependant d'accepter l'idée d'une mission strictement florigène des inductions thermiques et lumineuses. C'est pourquoi je compléterai ces notions générales sur le photopériodisme par quelques indications sur ses effets non florigènes.

Je les ai groupés en un tableau quelque peu schématique :

Effets non florigènes du photopériodisme

		<i>jours courts</i>	<i>jours longs</i>
1	allongement de la tige	contre	pour
2	formation du bulbe	contre	pour
3	tallage, ramification	pour	contre
4	tubérisation	pour	contre
5	succulence	pour	contre (?)
6	abscission	pour	contre

En gros, les manifestations réunies sous les chiffres 1 et 2 correspondent à des croissances, allongements, formations de feuilles. Elles sont favorisées par les jours longs. Les manifestations 3, 4, 5, 6 correspondent à des réactions consécutives à une croissance principale entravée, à des accumulations de réserve dans le cytoplasme ou la membrane. Ces phénomènes sont favorisés par les jours courts. Le choix des solutions de cette alternative: dépense ou épargne, semble largement commandé chez les appareils végétatifs, par la nature du photopériodisme.

Pour illustrer cette synthèse, je rappelle le port en rosette (croissance internodale réduite) de plantes croissant en jours courts. Bien que plus évidente chez les héméropériodiques, on retrouve cette réaction chez les nyctipériodiques et les indifférentes. D'autre part, ce régime avait déjà donné à GARNER et ALLARD des *Oenothera branchus*. Les bulbes, formés de feuilles, sont par excellence des produits de la croissance: ils ont besoin de jours longs! Certaines variétés nyctipériodiques de *Phaseolus*, d'autres variétés photoindifférentes, le *Glycine Apios* héméropériodique, exagèrent tous leur tubérisation en jours courts. Il en va de même pour le radis, la betterave et certaines plantes qui ne présentent habituellement pas de tubérisation. Rencontré chez les plantes des diverses catégories photopériodiques, ce comportement est donc d'un ordre plus général que celui de la sensibilité des catégories précitées. Le régime à jours courts correspond, avons-nous vu, à une protidogenèse réduite et à une accumulation d'azote minéral et d'hydrates de carbone. En fait, on assiste plus à une modification du *type d'utilisation* des ressources nutritives qu'à un changement de la *quantité* des matières produites dérivables de ces ressources. Pour la succulence, on doit à G. MEYER (29) des documents conformes au principe exposé (*Sedum kamtchaticum*). Les platanes, les érables, les bouleaux, les robiniers retardent en jours longs, par un effet de croissance prolongée, la chute de leurs feuilles. L'influence du régime photopériodique sur la ramification des feuilles est une question présentement non résolue à cause des observations contradictoires faites au sein d'un même genre (*Scabiosa*, CHOUARD).

5° Les secrets de la nuit

Les traits généraux des réactions aux contraintes lumineuses, fournis au paragraphe 4, esquissent la figure physiologique des plantes à jours longs. L'étude des végétaux qui ont besoin pour fleurir d'une nuit longue révèle d'autres phénomènes dont voici les plus importants.

Le besoin d'une période obscure n'a jamais pu être prouvé pour les plantes à jours longs qui fleurissent — et parfois même mieux — en lumière continue.

Autre fait: chez les plantes à jours courts, la période obscure doit être, pour que le régime soit florigène, précédée et suivie d'un temps d'illumination de forte intensité. Ces exigences particulières se rap-

portent, en partie tout au moins, aux besoins nutritifs de la plante, assurés par une photosynthèse de durée et d'intensité minimales.

La durée de la nuit a une importance capitale pour la floraison : 16 heures d'obscurité conviennent à beaucoup de plantes nyctipériodiques. Si, par contre, la nuit dépasse une durée critique, l'effet de l'obscurité est rendu nul. Entre une durée minimale et une durée maximale, l'expérience peut encore définir une durée optimale. De nombreux cas particuliers complètent ces règles trop générales pour correspondre à la réalité biologique. HAMMER et BONNER (30) imposent, par exemple, au *Xanthium pennsylvanicum* (Coklebur!) nyctipériodique le régime suivant : 16 heures de jour, 8 heures de nuit et ainsi de suite. Comme on s'y attend, ce climat maintient la plante en herbe pour de longs mois. Mais si les chercheurs intercalent dans ce rythme une seule nuit de 9 heures, la floraison surgit. SCHMITZ (31) arrive de son côté à faire fleurir *Kalanchoe Bloosfeldiana* nyctipériodique en jours longs, lorsqu'il prend soin d'allonger parallèlement la nuit. Joignons encore deux documents aux précédents : KHUDAIRI et HAMMER (32), puis SALISBURY (33) ont prouvé que l'âge de la feuille intervient dans l'établissement de ces durées optimales de la phase obscure. Le maximum de sensibilité correspond au moment où la feuille atteint la moitié de sa croissance. La température enfin, joue dans ces phénomènes son rôle classique d'accélérateur ou de retardateur de réactions.

Les hypothèses faites pour expliquer les conditions de floraison de plantes à jours courts, font encore appel aux découvertes de la labilité des réactions développées pendant l'obscurité. HAMMER (34) annule l'effet d'un régime à jours courts, propice à la floraison du soja nyctipériodique, en interrompant la longue nuit par une brève illumination de quelques minutes.

Cette réversibilité des réactions, due à la brève illumination, se retrouve, mais avec un résultat inverse dans l'expérience suivante : l'épinard, hémériopériodique, fleurit dans un régime à jours courts qui normalement n'est pas florigène pour lui à condition d'interrompre la courte nuit par une brève illumination ! BORTHWICK et PARKER (35) ont établi pour le soja que l'efficacité de la brève illumination intranocturne dépend de l'énergie lumineuse perçue et de la longueur d'onde : protochlorophylle et caroténoïdes seraient les enregistreurs de cette lumière perturbatrice. On a pu dire, en conséquence, que c'est plus dans la nuit que dans le jour que se décide la floraison !

6° Quelques interprétations photochimiques et hormonales

Des expériences précédentes on peut conclure : un état physiologique fragile s'institue au cours de la nuit et se dégrade progressivement au point de devenir inopérant si l'obscurité se prolonge anormalement. Une autre formule, équivalente, dirait : des substances s'organisent et se dissipent ! Que sait-on de plus à ce propos ?

Pour SPEAR, THIMANN et GREGORY (36) la forte illumination pré-nocturne déterminerait la formation d'un accepteur de gaz carbonique qui se combinerait au CO_2 durant la nuit par l'intermédiaire d'un enzyme. L'arrêt de cette fixation serait attribuable à l'épuisement de l'accepteur ou à la translocation soit de l'accepteur, soit de l'enzyme. Une brève illumination intranocturne dénaturerait et le produit de la fixation et l'enzyme.

De cette suggestion, passons à l'interprétation moins théorique proposée par le groupe des chercheurs de Beltsville.

En 1935, FLINT et McALISTER (37), auxquels s'est joint plus tard BORTHWICK, découvraient que des semences de laitue, baignées d'une lumière rouge, germent bien. Si l'on utilise une lumière plus voisine de l'infrarouge (7100 à 7500 Å) il y a inhibition de la germination. L'emploi successif de ces deux types de lumière, au cours d'une même germination, donne les résultats suivants:

rouge puis infrarouge $\longrightarrow$ inhibition
infrarouge puis rouge $\longrightarrow$ germination.

Ces irradiations annulent réciproquement leurs effets. Voici alors la supposition faite: deux pigments distincts ou deux formes d'un même pigment absorbent respectivement l'une ou l'autre de ces lumières. Mais, les produits de la photoréaction rouge sont favorables à la germination tandis que ceux de la photoréaction infrarouge ne le sont pas.

Revenons maintenant à l'effet funeste pour la floraison d'une brève illumination intranocturne chez une plante nyctipériodique (*Xanthium pennsylvanicum*). Si BORTHWICK utilise pour cette illumination une source de lumière rouge, tout se passe comme prévu: la floraison est retardée. Si, par contre, l'expérimentateur illumine successivement les feuilles par une lumière rouge suivie d'une lumière infrarouge, l'inhibition est levée, la floraison est normale. Les ondes infrarouges annulent donc l'effet des ondes rouges. En réalité, ces résultats dépendent encore d'autres facteurs, tels que la température et le temps écoulé entre les deux irradiations.

Un antagonisme des actions des ondes du rouge et de celles du rouge lointain a été minutieusement analysé par LIVERMAN et BONNER (38) à propos de la croissance des coléoptyles d'avoine. Des expériences appropriées montrent que le rouge favorise cette croissance en présence ou en absence d'auxine. L'infrarouge, par contre, annule l'effet catalytique des ondes rouges, à condition que de l'auxine soit présente au moment de l'irradiation par les ondes infrarouges. Il ne s'agit pas, selon ces auteurs, d'une destruction de l'auxine par l'infrarouge, car il suffit de réilluminer le système par des ondes rouges pour restaurer l'effet catalytique positif. La lumière rouge contribuerait à la conversion d'un récepteur d'auxine inactif en sa forme active, susceptible dès lors de se lier à l'auxine libre. L'infrarouge aurait pour effet de rompre ce complexe physiologiquement efficace en restaurant à l'état libre la forme inactive du récepteur et l'auxine libre. Ce schéma implique première-

ment une augmentation, due à la lumière rouge, du titre en auxine physiologiquement active. Les auteurs déduisent ensuite que l'augmentation déterminerait chez les nyctipériodiques l'inhibition de floraison (titre supra-optimal d'auxine) et chez les héméropériodiques la mise à fleur (titre $\pm$ optimal en auxine).

Mon intention n'est pas d'entrer dans les détails d'essais et d'hypothèses actuellement justifiables de la critique des spécialistes. J'ai ainsi l'occasion d'introduire dans le problème de la floraison la notion d'hormones de croissance, présentation que l'on aurait d'ailleurs pu faire à propos d'autres expériences. Avant de le faire, il me faut apporter à ces informations limitées de photophysologie, l'appui parallèle des solides démonstrations obtenues par SIRONVAL (39) sur le fraisier des quatre-saisons. « Les modifications du métabolisme des chlorophylles au cours de l'avancement du développement sont particulièrement nettes durant la photophase physiologique. Jusque-là, dans des conditions de milieu convenables, en jours longs, les quantités de ces pigments ont progressivement augmenté d'une feuille à la suivante. Puis brusquement, vers la 15^e à la 17^e feuille, on voit le métabolisme „végétatif“ se transformer, tandis que s'élabore à sa place un autre métabolisme, „sexué“, qui sera celui de la plante en fleur. Le métabolisme „sexué“, qui se constitue au terme de la photophase en jours longs, est caractérisé par un abaissement relatif de la quantité de chlorophylle *b*, ainsi que par une accumulation anormalement lente des pigments. En jours courts, un contenu chlorophyllien aberrant s'installe dès les premières feuilles de la plante, bien avant la photophase. Ce contenu de „jours courts“ est distinct du contenu de „jours longs“ par plusieurs caractères : teneur faible en pigments,

rapport $\frac{a}{b}$ élevé, etc. Ce contenu persiste de feuille à feuille aussi longtemps que les jours courts sont appliqués et s'avère totalement incapable d'évoluer quelque peu : le métabolisme pigmentaire paraît introduit dans une impasse. En même temps le fraisier reste végétatif. »

Je distingue, dans la question des hormones de croissance, deux aspects : celui du rôle sur la floraison des auxines exogènes (donc supplémentaires aux hormones naturelles) et celui de la participation des auxines endogènes aux divers mécanismes que j'ai évoqués. Suivant LEOPOLD (40), les résultats concernant le rôle accélérateur de la floraison des auxines exogènes (cas de graines et des plantules) sont parfaitement contradictoires.

Des mises à fleur précoces ont d'ailleurs été obtenues à la suite d'interventions de molécules très diverses : acide triiodobenzoïque et thiamine pour *Pisum*, l'hydrazine maléique pour *Brassica*, l'acide n-tolylphthalamique pour la tomate ! La structure chimique n'est donc pas une indication féconde. L'application d'auxines, aux plantes partiellement développées, ne permet pas mieux d'attribuer aux hormones un rôle accélérateur de la floraison. Deux plantes (cas les mieux connus !) font cependant exception : les ananas, pour lesquels l'induction florigène

par les auxines est passée dans la pratique agronomique ; le litchi, cette Sapindacée aux fruits comestibles, présente dans les pays tropicaux une floraison sporadique, parfois nulle. NAKATA (41) a suspendu cet état végétatif, au profit de la floraison, au moyen d'acide naphthalénacétique. Si le rôle accélérateur de la floraison des auxines est douteux, la fonction inverse — inhibition — est par contre bien démontrée chez la plupart des plantes, sinon toutes ! Les concentrations nécessaires à cette démonstration sont malheureusement si élevées qu'elles déterminent diverses anomalies organographiques qui entachent l'expérience. La propriété inhibitrice de la floraison trouve des vérifications plus probantes dans les expériences ayant trait aux teneurs en auxines endogènes.

Le moment est venu de mentionner les gibberellines, groupe de molécules accumulées dans un champignon parasite du riz et vraisemblablement répandues à de très faibles concentrations chez les plantes supérieures. Ces substances agissent non seulement sur la croissance des plantes d'une façon étonnante, mais provoquent encore des précocités de floraison, la surabondance des fleurs et parfois la levée d'une inhibition de floraison. Différents des auxines, ces composés étonnants catalyseraient, selon HAYASHI et MURAKAMI (42), la transformation des précurseurs d'auxines en complexes physiologiquement actifs, alors que pour PILET (43), ils inhiberaient les auxines-oxydases.

On s'étonnera que la théorie du florigène surgisse si tard dans un exposé consacré à la floraison. Elle est pourtant à sa place, dans le plan adopté, au chapitre des interprétations hormonales.

Cette conception du mécanisme de la mise à fleur est à la fois prometteuse par son évidence expérimentale et décevante par l'absence d'une confirmation biochimique. Cette dernière critique est peut-être plus formelle que réelle. Si nous renonçons, provisoirement, à faire de l'hormone baptisée florigène, une entité chimique définissable et que nous accordions à ce terme le sens, un peu vague, de conjoncture biochimique produite par les médiateurs pigmentaires et enzymatiques précédemment décrits, l'objection diminue. L'échec d'un isolement et d'une identification du florigène vient, peut-être, de sa nature composite, sujette, hors de la cellule, au fractionnement en éléments inactifs à l'état isolé. Mais, venons au fait !

La supposition d'un facteur de floraison remonte à SACHS (44). Elle a été reprise par KNOTT (45) à l'occasion de ses observations sur le transport de l'influx photopériodique de la feuille au méristème. La technique de la greffe, introduite par CAJLAHJAN en 1936 (46), créateur du mot florigène, apporta à cette hypothèse une démonstration très probante : une feuille de *Perilla* (florigène +) greffée sur une plante (florigène —) induit chez cette dernière la floraison. Un chrysanthème nyctipériodique, traité en jours longs et donc destiné à demeurer longtemps à l'état végétatif, fleurit s'il est greffé sur un sujet porteur des potentialités de floraison acquises par un régime approprié. La jusquiame fournit de mêmes résultats. L'orobanche ne fleurit que si son hôte, le trèfle rouge est apte à donner des fleurs (HOLDWORTH et NUTTMANN). Le carac-

rière peu ou pas spécifique de l'effecteur diffusant au travers des greffes a été prouvé par l'induction à la floraison d'une plante à jours longs au moyen d'un rameau greffé de végétal à jours courts. Comme on le voit, le nombre des essais possibles d'homogreffes et d'hétérogreffes, intravariétales ou intergénériques est considérable. Si tous n'ont pas été réalisés ou n'ont pas fourni de résultats positifs, il n'en reste pas moins une information expérimentale impressionnante en faveur de la nature substantielle et diffusible — même au travers d'une greffe imparfaitement soudée d'un effecteur propre à déclencher le métabolisme génique de la floraison.

Conclusion

Le thème traité est celui de l'accélération ou du retard de l'expression du complexe des gènes de floraison. Le biologiste est habitué à ces entrées en scène successives des déterminants génétiques, retenus pour un temps dans les coulisses du théâtre nucléaire. Les raisons profondes d'un tel programme relèvent des exigences d'une causalité irréversible et l'interprétation de cet ordre dépend de l'opinion qu'on se fait sur la destinée de l'être vivant.

Plus accessible, parce que sujette à l'expérimentation, est la connaissance du « tempo » des étapes vitales. Ce mouvement, faiblement contrôlé par le génome, résulte de l'adaptation de générations de plantes au milieu où elles vivent : effet labile d'une contrainte écologique ! C'est dire aussi, qu'en dépayasant le végétal, on le ramène, temporairement, à l'un ou à l'autre des essais tentés antérieurement pour trouver l'équilibre entre son cycle et son milieu. En fait, ce dépaysement n'est ni géographique, ni historique : les fluctuations de la température et de l'éclairement suffisent pour ressusciter ces tempéraments préliminaires. On déroule, à l'envers, le film de la phylogénie physiologique.

L'étude des contraintes du milieu externe, nécessaires et suffisantes pour avancer ou différer la mise à fleur, a conduit LYSENKO (47) et son école à l'établissement d'une théorie phasique ou stadiale du développement des végétaux. Depuis l'introduction des concepts de thermostatade suivi du photostade, on a découvert que ces phases s'émiettent en sous-étapes et sont, peut-être, précédées d'une hydrophase. Ce sont des précisions, la critique est ailleurs. La voici : ces contraintes sont-elles toutes nécessaires à la floraison et se suivent-elles, chez tous les végétaux, dans l'ordre rigoureux annoncé ? Déceler chez la plante un gradient *historique* de perception des conditions du milieu est assurément une conquête de la physiologie ! Cette certitude, vérifiable en de nombreux cas, apparaît cependant relative ; elle exprime un comportement lié aux conditions écologiques de nos contrées tempérées. La généralisation de telles conclusions en une théorie du mécanisme déclencheur des réactions florigènes semble prématurée.

A côté de l'écologie, de la morphologie évolutive de l'individu, d'autres voies peuvent contribuer à la solution de l'énigme du temps de la floraison. Il faudrait, en particulier, identifier dans l'économie

cellulaire les effecteurs physiques et chimiques qui règlent l'alternance — ou mieux — la prédominance des activités enzymatiques d'anabolisme et de catabolisme. Ces connaissances, jointes aux notions que nous possédons déjà sur l'adaptation enzymatique, aideront à se faire une idée plus précise sur la vocation végétative ou florigène d'une plage méristématique.

Bibliographie

- (1) KLEBS, G., Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. Flora, 111, 128, 1918.
- (2) BÜNNING, E., Der Verlauf der endogenen Tagesrhythmik bei photoperiodischen Störlichtversuchen mit Soja. Phys. Plant., 7, 538, 1954.
- (3) OPARINE et KURSANOV cité d'après DUPERON, R., Aspect biochimique de la vernalisation. Bull. Soc. française de phys. végét., T. 2, n° 4, 1956.
- (4) KRAUSS, E. J., et KRAYBILL, H. R., Vegetation and reproduction with special reference to the tomato. Oreg. Agr. Expt. Sta. Bull., 149, 1918.
- (5) CHOUARD, P., Pourquoi fleurissent les plantes. Conférence Palais de la Découverte, Université de Paris, 29 octobre 1949.
- (6) LANG, A., Physiology of flowering. Ann. Rev. Plant Physiology, 3, 265, 1952.
- (7) WELLENSEK, S.-J., DOORENBOS, J., et ZEEVAART, J.-A.-D., L'action du froid dans le processus de la vernalisation. Bull. Soc. française de phys. végét., T. 2, n° 4, p. 136, 1956.
- (8) DANG, K.-D., Communication verbale inédite. Station de botanique expérimentale, Genève 1958.
- (9) MILLER, J.C., A study of some factors affecting seed-stalk development in cabbage. Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Bull., 488, 1929.
- (10) GAGNEBIN, F., communication verbale inédite. Station de botanique expér., Genève 1958.
- (11) GREGORY, F.G., et PURVIS, O.N., Devernalisation of spring Rye by anaerobic conditions and revernalisation by low temperature. Nature, 140, 547, 1937.
- (12) AVAKIAN, A., Processus stadiaux et hormone dite florigène (en russe). Agrobiologia, 1, 1948.
- (13) MELCHERS, G., Die Wirkung von Genen, tiefen Temperaturen und blühenden Pfropfpartnern auf die Blühreife. Biol. Zentr., 57, 268, 1937.
- (14) STOUT, cité d'après ZEEVAART, J.-A.-D., La transmission de l'effet de vernalisation par greffage. Bull. Soc. française de phys. végét., T. 2, n° 4, 162, 1956.
- (15) ZEEVAART, J.-A.-D., loco citato.
- (16) CHODAT, F., et DANG, K.-D., Vernalisation de *Linum austriacum* L. par ablation des rameaux latéraux, Experientia, Vol. XIV/2, 68, 1958.
- (17) HARTMAN, Th. A., After-effects of low temperature on leaf morphology of *Cichorium intybus*, Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Amsterdam, C 59, 1956.
- (18) SIRONVAL, C., La photopériode et la sexualisation du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges. Travaux du Centre de recherches des hormones végétales, n° 18, février 1957.
- (19) CHODAT, F., et DANG, K.-D., loco citato.
- (20) GAGNEBIN, F., communication verbale inédite. Sta. bot. expér., Genève 1957.
- (21) TOURNOIS, J., Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chanvre. Comptes rendus Acad. Sc., 155, 297, 1912.
- (22) GARNER, W., et ALLARD, H., Effect of relative length of day and night and others factors of the environment on growth and reproduction in plants. Journ. Agr. Res. 18, 155, 1920.
- (23) STROUN, M., Contribution à l'étude du développement des céréales. Thèse Univ. Genève, n° 1250, 1956.
- (24) FEDOROV, A.-K., Différenciation du cône de croissance par rapport au développement stadial des plantes. Agrobiologie, 1, 1953.
- (25) KOUPERMAN, F. M., Les bases biologiques de la culture du froment (en russe). Ed. de l'Université de Moscou, 1956.
- (26) PARKER, M. W., et BORTHWICK, H. A. Botan. Gaz., 102, 256, 1940.

- (27) BORTHWICK, H. A., et PARKER, H. W., Effect of photoperiod on development and metabolism of Biloxi Soybean. Bot. Gaz., 100, 651, 1939.
- (28) HARDER, R., et BODE, O., Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf die Blüten, die Verlaubung und die Blatt-sukkulenz bei der Kurztagpflanze *Kalanchoe Blossfeldiana*. Planta, 33, 469, 1943.
- (29) MEYER, G., Über die photoperiodische Beeinflussbarkeit des Habitus von *Sedum Kamtschaticum*. Biol. Zbl., 66, 1, 1947.
- (30) HAMMER, K. C., et BONNER, J. Bot. Gaz., 100, 388, 1938.
- (31) SCHMITZ, J., Über die Beziehungen zwischen Blütenbildung in verschiedenen Licht-Dunkelkombinationen und Atmungsrythmik bei wechselnden photoperiodischen Bedingungen. Planta, 39, 279, 1951.
- (32) KHUDAIRI, A., et HAMMER, K. C., Plant Physiol., 29, 251, 1954.
- (33) SALISBURY, F.B., Kinetic studies on the physiology of flowering. Thèse Calif. Institute of Technology, Pasadena, Calif., 1955.
- (34) HAMMER, K. C., Interrelation of light and darkness in photoperiodic inductions, Bot. Gaz., 101, 658, 1940.
- (35) BORTHWICK, H. A., et PARKER, M. W., loco citato.
- (36) THIMANN, K. V., SPEAR, I., et GREGORY, F. G., VIII^e Congrès international de Botanique, Paris. Sect. 11, 1954.
- (37) FLINT, L. H., et MCALISTER, E. D., Smithsonian Inst. Publs. Misc. Collections, 94, 5, 1935.
- (38) LIVERMAN, J. L., et BONNER, J., Proc. Natl. Acad. Sci.U.S., 39, 905, 1953.
- (39) SIRONVAL, C., loco citato.
- (40) LEOPOLD, A. C., Auxin uses on the control of flowering and fruiting. An. Rev. Plant Phys., 9, 281, 1958.
- (41) NAKATA, S., Bot. Gaz., 117, 126, 1955.
- (42) HAYASHI et MURAKAMI, cité d'après PILET, P.-E.
- (43) PILET, P.-E., A la découverte des Gibberellines. Rev. Hortic. Suisse, n^o 4, 1958.
- (44) SACHS, J., Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. Leipzig 1882.
- (45) KNOTT, J., Effect of localised photoperiod on spinach. Proceed. Amer. Soc. Hort., Sc. 31, 152, 1934.
- (46) CAJLAHJAN, M., Hormonal theory of plant development. Moscou 1937.
- (47) LYSENKO, T. D., Agrobiologie, Editions en langues étrangères. Moscou 1953.

Institut de botanique générale de l'Université de Genève et Station de botanique expérimentale