



Article scientifique

Article

1986

Published version

Open Access

This is the published version of the publication, made available in accordance with the publisher's policy.

---

## Le mécanisme de l'induction florale

---

Greppin, Hubert; Auderset, Guy Leon; Bonzon, Marc; Degli Agosti, Robert; Lenk, Rudolf; Penel, Claude

### How to cite

GREPPIN, Hubert et al. Le mécanisme de l'induction florale. In: Saussurea, 1986, vol. 17, p. 71–84.

This publication URL: <https://archive-ouverte.unige.ch/unige:42778>

# Le mécanisme de l'induction florale

HUBERT GREPPIN, GUY AUDERSET  
MARC BONZON, ROBERT DEGLI AGOSTI  
RUDOLPH LENK & CLAUDE PENEL

## RÉSUMÉ

GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON, R. DEGLI AGOSTI, R. LENK & C. PENEL (1986). Le mécanisme de l'induction florale. *Saussurea* 17: 71-84. En français, résumé anglais.

Nous présentons différents aspects du processus de floraison: activité de l'apex, rôle de l'énergie et des signaux dans les feuilles (macrofonctions). Nous proposons un petit nombre d'indicateurs pour détecter la transition de l'état végétatif à l'état floral. La floraison semble dépendre essentiellement des propriétés des membranes. Le plasmalemma est modifié au moment de l'induction.

## ABSTRACT

GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON, R. DEGLI AGOSTI, R. LENK & C. PENEL (1986). The mechanism of flowering induction. *Saussurea* 17: 71-84. In French, English abstract.

We present different aspects of the flowering process: the activity of shoot apex, the role of energy and signals in leaves (macro-functions). A few number of markers are proposed to detect the transition from the vegetative to the floral state. The flowering seems to be essentially depending on membranes properties. At the moment of induction the plasmalemma is modified.

## Introduction

Nous avons, dans le passé [1, 2, 3], proposé un protocole expérimental et des hypothèses visant à renouveler l'approche du problème de la floraison. Cette manière de faire s'étant révélée pertinente [4, 5, 6, 7], nous présentons la vision que nous avons de ce mécanisme à partir de résultats obtenus avec l'épinard et la moutarde (plantes de jours longs), le chénopode et le pharbitis (plante de jours courts).

La phase végétative, chez l'épinard (4 à 6 semaines en jours courts de 8 h; lumière blanche, 20.000 ergs/s/cm<sup>2</sup>; 20°C), est caractérisée par une très faible croissance de la tige et une production régulière de feuilles due au fonctionnement

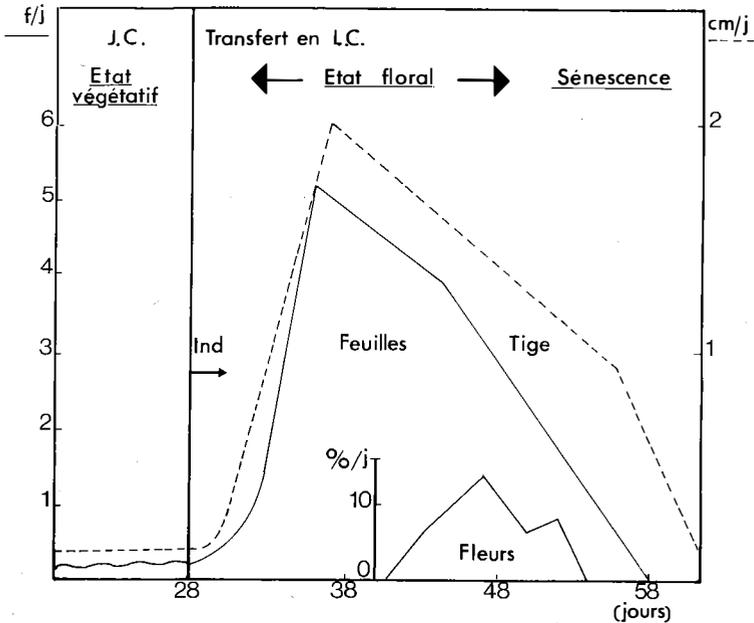


Fig. 1. - Evolution de l'incrément de croissance de la tige et de la production de feuilles, en jours courts et lors du transfert de ceux-ci en lumière continue. Evolution en pourcentage et par jour, de la production de fleurs. Examen macroscopique du passage de l'état végétatif à l'état floral. Ind: induction.

circulaire et alternatif de l'anneau initial méristématique, situé dans la zone sub-apicale de l'apex caulinaire [8, 9; cf. fig. 1].

Le transfert en lumière continue amène, dès la 11<sup>e</sup>-12<sup>e</sup> heure d'éclairement total, le passage à l'état floral. Cette transition sera accompagnée de modifications des propriétés des feuilles [7, 12 à 45] puis d'un changement du fonctionnement des méristèmes de l'apex [8, 9, 10, 11]. La séquence des événements serait la suivante: induction des feuilles, transmission du "stimulus floral" dans l'apex caulinaire, évocation puis organogenèse florales. L'expression macroscopique qui y fait suite (cf. fig. 1) est la conséquence du processus d'induction, lequel s'opère sur quelques heures. C'est cette période qu'il faut étudier.

### Les indicateurs

Nous avons recherché, tant dans les feuilles (induction par voie photopériodique, thermique ou chimique) que dans l'apex (évocation florale), des indicateurs précoces de l'acquisition de l'état floral (cf. fig. 2), ce que nous avons trouvé [7, 10, 11, 14, 16, 23, 24, 25, 27, 29, 30, 32, 33, 35, 39, 42]. Enfin, l'hypothèse membranaire, proposée en 1978, semble se révéler exacte: le plasmalemme (et probablement d'autres membranes) est modifié lors de la transition de l'état végétatif à l'état floral [7, 42].

Ce changement structural, biochimique et fonctionnel précoce est stable. La membrane peut donc se trouver, pour le moins, sous deux états (végétatif,

8,7  $\mu\text{M}$ ; floral, 10,5  $\mu\text{M}$ ), conditionnant le fonctionnement intracellulaire et contrôlant les échanges cellulaires, via le symplaste et la matrice extra-cellulaire (épaisseur de la membrane).

Cette transformation membranaire peut être obtenue chez l'épinard par la lumière (plante de jours longs) ou par l'acide gibbérellique en jours courts; chez le pharbitis (plante de jours courts) cet effet dépend de l'obscurité. Cette transformation est probablement au cœur du mécanisme de l'induction dans la feuille. Sous l'action du traitement inducteur adéquat, son apparition se ferait simultanément dans différentes parties de la feuille et de la plante (effet de réseau) et se développerait grâce à la coopérativité et la communication intercellulaire: effet de guidage et d'amplification [4, 6, 20, 24, 46, 47].

**Les méristèmes caulinaires**

L'apex caulinaire, source de la fleur, possède toute l'information génétique pour ce faire; ainsi, chez l'épinard, lorsqu'il a fonctionné une douzaine de fois

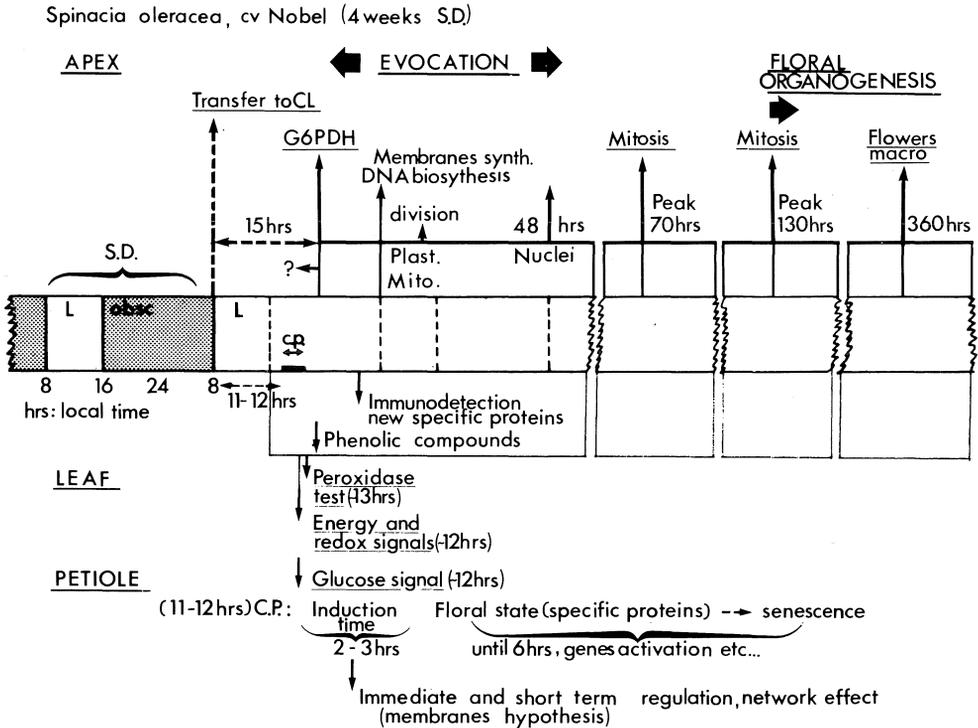


Fig. 2. - Schéma des événements ayant lieu dans l'apex et la feuille (leaf) de l'épinard, après transfert de 4 semaines en jours courts (S.D, état végétatif) en lumière continue (CL: évocation puis organogenèse florale). G6PDH, augmentation de l'activité enzymatique de la glucose-6-phosphate déshydrogénase. Biosynthèse de DNA dans les plastides et mitochondries, puis division. Biosynthèse de DNA dans les noyaux (48 heures), puis mitoses. Liste de quelques indicateurs permettant de détecter l'induction florale dans la feuille et le pétiole. C.P.: photopériode critique (début de l'induction dans la feuille). Tiré de H. Greppin, Peroxidase as a tool in the study of the flowering process in GREPPIN & al. [5]: 333-339.

(production d'une douzaine d'ébauches foliaires), il devient floral (déterminisme génétique interne). Ceci se fait rapidement en lumière continue, très lentement en jours courts. Un ajustement à l'environnement est utile pour mieux assurer l'insertion de cette programmation dans le contexte de la situation dans celui-ci et de la disponibilité en énergie dans la plante, car l'apex ne produit pas lui-même l'énergie primaire pour ce travail (chlorenchyme foliaire), ni ne peut se situer par rapport aux saisons. En conséquence, des signaux venant de la feuille, et liés à la situation énergétique et environnementale, fourniront les déclics nécessaires à la mise en route de l'évocation florale dont le programme général ressemble beaucoup à la voie végétative foliaire (mitose, ébauches organogènes indifférenciées, etc...): la différence est dans l'intensité de l'activité biochimique (cycle des pentoses plus intense lors de l'évocation) et surtout dans la localisation de cette activité (méristème prosoprogène apical). Ceci fait que, par la suite, d'autres gènes plus spécifiques seront enclenchés (organogenèse florale: sépales, pétales, étamines, carpelles). Toutefois, avant d'entrer en mitose, le méristème prosoprogène est remanié (dédifférenciation).

### Macrofonctions et membranes

C'est l'ajustement d'au moins trois macro-fonctions qui détermine la transformation membranaire (photosynthèse et distribution des sucres, phytochrome en tant qu'opérateur de membranes, horloges biologiques liées au réseau membranaire et compartimental). Cet ajustement (fig. 3) dépend des propriétés génétiques de la plante et de l'alignement des signaux de l'environnement [48,

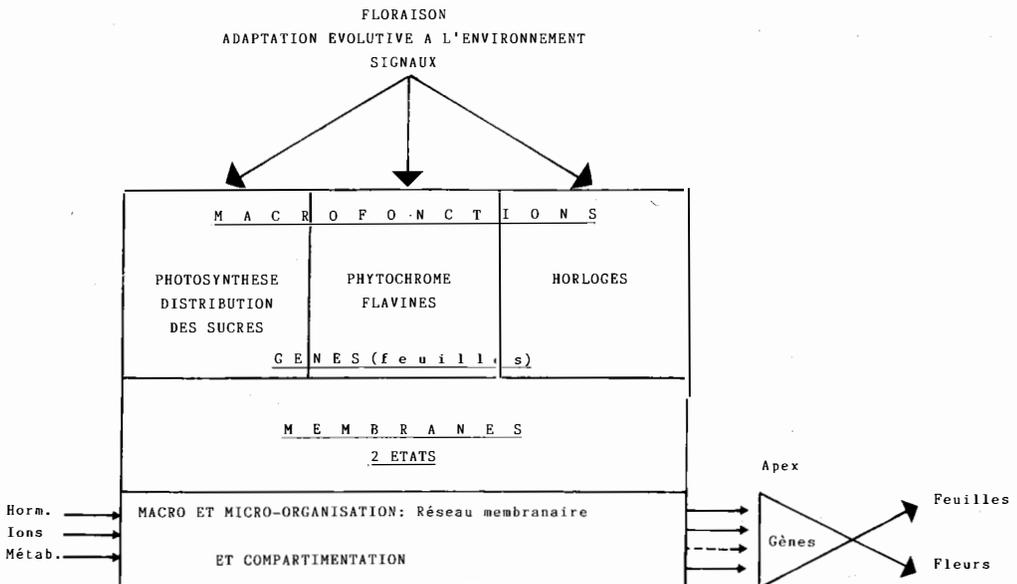


Fig. 3. - Schéma de l'induction dans la feuille: transformation membranaire après ajustement de macro-fonctions.

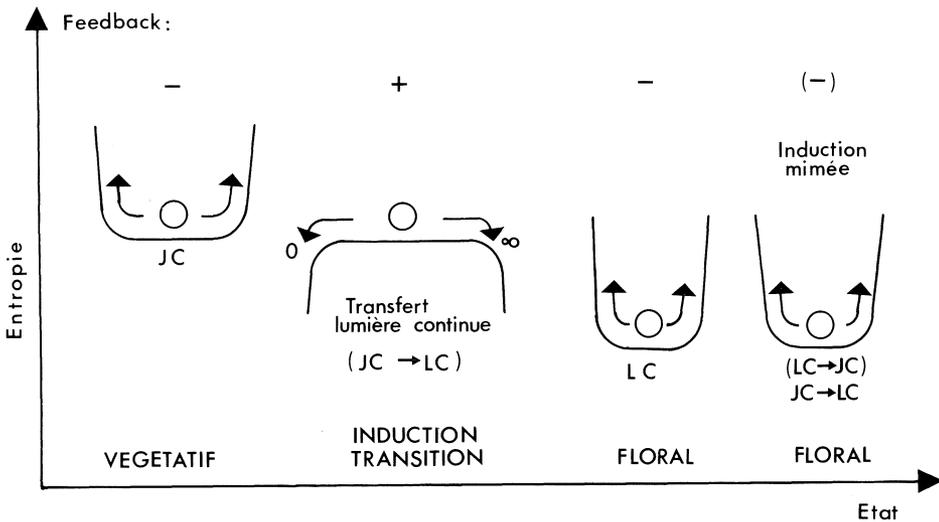


Fig. 4. - Evolution de l'entropie et des mécanismes régulateurs contrôlant les états végétatif et floral (JC, jours courts; LC, lumière continue; -: effecteur en constance; +: effecteur en tendance). L'enveloppe correspond aux contraintes morphogènes et énergétiques (membranes, enzymes, etc...).

49, 50]. Il aboutit, quelle que soit la voie d'induction utilisée, au même résultat: la formation d'une membrane plus épaisse, fondement de l'acquisition de l'état floral. Une macro-fonction est une propriété fonctionnelle s'étendant sur l'ensemble de la plante et permettant donc, par communication inter- et extracellulaire, une action à distance lorsqu'une partie de la plante reçoit un signal (inhibition, activation). Elle a pour support des micro-fonctions cellulaires, spécialement coordonnées [6, 20, 24, 35, 51, 52].

### Modèle cybernétique

La plante peut être considérée comme un système ouvert maintenant sans cesse structures et fonctions, à travers un flux et reflux incessant d'énergie, de matière, de signaux et d'information. Ceci ne peut se faire que par le biais d'un réseau régulateur épigénétique (régulation immédiate et à court terme) et génétique fondé sur l'interaction et la rétro-action, négatives dans le cas de l'homéostasie (maintien), positives lors d'une évolution en tendance vers zéro ou vers l'infini (changement).

L'état végétatif est stable quelques semaines pendant lesquelles un certain nombre d'actes élémentaires se répètent régulièrement (cf. fig. 1). Cela signifie qu'il existe à un certain niveau de la matrice régulatrice, un ensemble d'interactions et de rétro-actions négatives maintenant la plante dans une certaine enveloppe de contraintes morphogènes et énergétiques assurant le maintien de cet état (cf. fig. 4). L'état floral est caractérisé par une nouvelle enveloppe de contraintes, une autre logique de fonctionnement (mis à part les invariants fonctionnels), une nouvelle homéostasie. La transition entre les deux états ne peut se faire que par le développement d'interactions et de rétro-actions positives qui vont modifier l'enveloppe des contraintes morphogènes et énergétiques, assurer

l'émergence de propriétés nouvelles permettant la nouvelle réorganisation fonctionnelle dans une autre enveloppe de contraintes. Lors de l'induction florale, nous avons pu observer, dans la feuille, des faits illustrant ce modèle cybernétique [1, 2, 4, 12, 15, 16, 17, 27, 29, 30]: entrée en tendance de fonctions stables, inversion de tendance (zéro  $\leftarrow$   $\rightarrow$  infini), inversion du signe d'action (positif négatif), par exemple de la lumière (phytochrome, peroxydase, membrane), etc... L'acquisition de l'état floral est lié à la mise en place d'un pattern fonctionnel précis et d'un nouveau réseau régulateur, plus ou moins bien contrôlé par l'environnement, selon les variétés et cultivars, mais se produisant de toute manière, avec le temps, dans les conditions défavorables, en tous cas au niveau microscopique.

### Régulation

La régulation immédiate et à court terme (minutes, heure) semble jouer un rôle important dans l'induction foliaire, la biosynthèse de protéines spécifiques n'étant détectables [43, 44, 45] que quelques heures après la mise en place du nouvel état. La machinerie cellulaire foliaire présente un certain degré d'autonomie assurant un pilotage automatique du travail cellulaire et une adaptation rapide aux contraintes de l'environnement, avant une nouvelle réponse génique (30' à plusieurs heures). La durée de vie des enzymes est de 4 à 5 heures jusqu'à plusieurs jours et voire plusieurs mois. La régulation génétique contrôle leur production et maintien.

Dans un système vivant, momentanément sans pilote génique, mais sous régulation épigénétique (ex: cellule sans noyau ou bloquée par un agent anti-transcription, etc...), on peut observer le maintien et le changement de certaines fonctions, pendant un certain temps. Ces actions peuvent être réversibles ou irréversibles (changement élastique ou plastique). L'induction florale, pendant un temps très court (1 à 2 heures) est probablement tributaire de telles actions. Un exemple très simplifié de la capacité de la régulation immédiate et à court

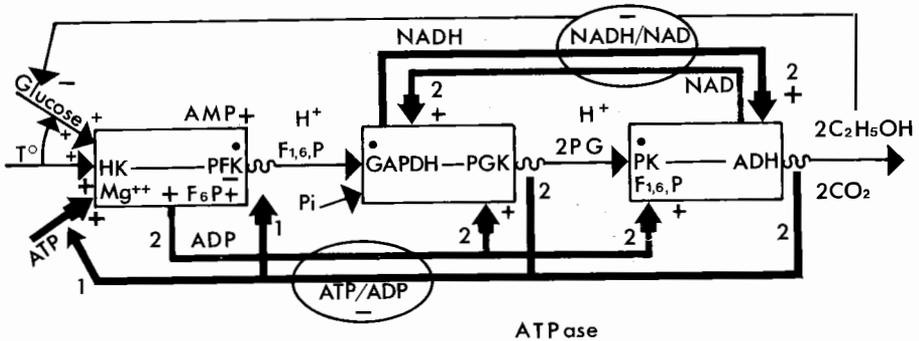


Fig. 5. - Régulation rapide dans la glycolyse. Ensemble du réseau des interactions et rétro-actions positives et négatives. **HK**, hexokinase; **PFK**, phosphofructokinase; **GAPDH**, glycéraldéhyde-3-phosphate déshydrogénase; **PK**, pyruvate kinase, soit 3 enzymes allostériques; **PGK**, phosphoglycérate kinase; **ADH**, alcool déshydrogénase; **F<sub>1,6</sub>P**, fructose 1-6-phosphate; **P<sub>i</sub>**, phosphate; **AMP**, **ADP**, **ATP**, nucléotides adényliques; **NAD**, **NADH**, nucléotides pyridiniques; **H<sup>+</sup>**, proton; **Mg**, magnésium; **CO<sub>2</sub>**, gaz carbonique; **C<sub>2</sub>H<sub>5</sub>**, éthanol; **T**, température.

terme est illustré par le mécanisme de la glycolyse (fig. 5). Une matrice régulatrice complexe existe déjà, pouvant fonctionner quelques temps, dont le fondement est un ensemble d'interactions et de rétro-actions positives et négatives, de points de passage obligés, de liens d'interdépendance, créant, dans un champ semi-brownien, une certaine organisation dans l'espace et le temps qui pourra réagir, en tant que telle sous l'action de signaux extérieurs. Lorsqu'un tel système est entouré d'une membrane, les possibilités de régulation et d'organisation sont considérablement amplifiées [57, 58, 59].

Le pilotage automatique, sans nouvelles consignes génétiques, est important pour l'adaptation immédiate, la protection de l'information génétique, la préparation de la mise en œuvre de nouveaux gènes lorsqu'une configuration adéquate est réalisée avec certains signaux de l'environnement captés par la plante, assurant ainsi (préadaptation) une bonne insertion et sécurité de réalisation d'un nouveau programme génétique de travail cellulaire dans un certain environnement. Ceci est très important pour les plantes vertes de par leurs particularités: immobiles et autotrophes, elles doivent subir l'environnement et s'y intégrer (ce sont des "extraverties").

### L'énergie

Les résultats obtenus, ces dernières années, concernant le rôle de l'énergie dans la floraison, montrent qu'il ne s'agit pas simplement d'un apport en aliments, mais qu'elle peut aussi exercer un effet régulateur [4, 6, 28, 31, 46 à 50]. L'adaptation aux changements de l'environnement (photopériode, etc...) doit se refléter dans la transformation et la circulation de l'énergie [1, 2, 33, 34, 35]. En particulier, l'interconversion des pools de nucléotides au cours du temps est importante. Chez l'épinard, lors du transfert de jours courts en lumière continue, nous observons, au moment de l'induction (11-12 heures de lumière) une valeur maximale de la charge énergétique et de la charge rédox [29, 30]. Ceci pourrait jouer un rôle dans la transformation membranaire.

L'augmentation en sucres solubles est caractéristique de la transition florale dans la feuille et aussi dans le méristème où la glucose-6-phosphate déhydrogénase est très active (marqueur d'évocation). Cette augmentation est aussi bien obtenue après passage de jours courts (8 h. de lumière, 16 h. obscurité) en lumière continue, que par transfert en jours courts déplacés (8 h. lumière, 24 h. obscurité, 8 h. lumière, 16 h. obscurité), mettant en évidence l'existence d'un rythme endogène [35] et la nécessité pour induire la floraison d'avoir de la lumière durant la photophase pour permettre le transfert énergétique. Le pattern de distribution des assimilats originaires de la feuille induite conditionne le "stimulus floral". Il faut relever que ce dernier, ne peut pas traverser une discontinuité cellulaire (eau, huile) entre une partie induite et non-induite. Le contact cellulaire et membranaire est nécessaire.

Le taux en sucres et leur distribution sont contrôlés par la photosynthèse et un système endogène associé aux membranes et à une horloge biologique (pompes à ions, etc...). L'accumulation de sucres solubles dans l'apex, nécessaire pour l'évocation, est sous le contrôle et le guidage de ce système. En piquant la feuille avec une aiguille, juste avant le traitement inducteur (transfert en lumière continue ou en jours courts déplacés), on bloque la capacité d'induction du transfert pendant environ 1 jour et l'on observe le niveau en sucres solubles

caractéristique de l'état végétatif. Ceci est un exemple d'action sur une macrofonction et d'effet de réseau [35].

Par RMN, il est possible d'évaluer les changements d'énergie interne et d'entropie. Nous avons mesuré l'évolution, lors de l'induction de la feuille, des changements de la dynamique moléculaire soit par le  $F^{19}$  comme marqueur de spin (feuilles lyophilisées), soit par l'étude des protons de l'eau dans les feuilles [32]. Le spectre obtenu à l'état floral est deux fois plus large (restriction du mouvement) qu'à l'état végétatif, traduisant probablement la mise en place d'une trame moléculaire et macromoléculaire plus serrée (cross-linking).

Si nous suivons l'évolution de la fréquence de corrélation relative, on observe une diminution rapide, mais courte, de l'entropie au moment de la transition florale (11-12 h. lumière). Ce phénomène pourrait se comparer à ce que l'on observe lors de transition de phase en chimie-physique (cristaux liquides: phase smectique-nématique ou cholestérique-liquide). Nous avons proposé que l'induction pourrait être dépendante de changements biophysiques et biochimiques étroitement associés au processus énergétique (énergétisation des membranes, etc...).

### Peroxydases

Les hormones sont impliquées dans l'induction florale de manière complexe [48, 49, 50]. Par exemple, le contrôle de l'auxine est très important. Les peroxydases sont des enzymes exerçant diverses actions physiologiques [5, 21 à 24], en particulier contrôlant le taux en auxines libres.

Au moment de l'induction florale chez l'épinard, nous observons que l'activité peroxydasique a atteint son plus bas niveau [15, 16]. Ensuite, il y a un changement rapide du rapport des peroxydases basiques sur les acides, l'activité de celles-là diminue fortement et brusquement, pour celles-ci elle augmente plus lentement [18]. Il y a aussi des changements rapides dans la compartimentation des isoperoxydases à l'intérieur et à l'extérieur des cellules (matrice et espace extracellulaires) [39]. Tous ces effets sont intégrés dans toutes les feuilles dans un espace de temps très court [4, 5, 6, 16, 20, 24, 51, 52].

Nous avons décrit ailleurs [12, 13, 53] la photorégulation immédiate de l'activité peroxydasique basique chez l'épinard ainsi que son contrôle, à distance, dans les feuilles non-éclairées, par l'action des lumières rouge clair et rouge sombre, lesquelles agissent sur le phytochrome [20, 21, 24, 51, 52, 53]. Nous avons aussi montré la possibilité d'une interaction entre le phytochrome, les peroxydases basiques et les membranes [13, 17, 53]. Lors de l'induction florale, il y a inversion de l'action des lumières rouge clair et rouge sombre sur l'activité peroxydasique, en raison probablement d'une modification dans l'interaction avec les membranes, la peroxydase basique se fixant électivement sur le plasmalemme [42]. On peut utiliser la photomodulation de cette activité comme marqueur de l'acquisition de l'état floral. Le photocontrôle à distance (dans les feuilles non-éclairées) peut être inhibé par des substances bloquant la génération du signal (EGTA, ionophore A23187) ou sa transmission (ouabaine, chlorure de lithium, ce dernier bloquant momentanément l'induction florale).

Le modèle proposé (6, 20,52] est que le signal généré par le phytochrome au contact de la membrane change la distribution du K, laquelle est pilotée par le réseau membranaire et change à son tour la distribution du Ca. Ce dernier contrôle la peroxydase [5, 15, 41, 54]. Les modifications observées durant la floraison correspondraient à une modification des membranes.

### Les biorythmes

De nombreuses évidences expérimentales indiquent que l'organisation spatio-temporelle des systèmes vivants est dépendante du fonctionnement d'horloges physiologiques endogènes. La chronobiologie révèle l'importance de ces horloges et de certains biorythmes, qui en sont l'expression, dans le processus de l'induction florale [48, 49, 55]. Le phytochrome et les flavoprotéines sont les pigments habituels assurant l'interaction entre les oscillateurs endogènes et la lumière du jour, permettant ainsi le contrôle et l'orientation du travail cellulaire en fonction du temps [46, 47, 55].

Le plasmalemme présente des fluctuations de type circadien pour certaines de ses propriétés. Par exemple, l'accrochage des peroxydases basiques sur la membrane est plus ou moins fort, selon l'heure de la journée [42]. Il en est de même après induction, mais la membrane a été modifiée: changement de la mobilité électrophorétique, de la capacité d'accrochage des peroxydases basiques, de leur réassociation aux membranes en présence de  $Ca^{2+}$  ou de  $Mn^{2+}$  (plasmalemme et tonoplaste). L'ajustement des macrofonctions permettant la "transformation florale" du plasmalemme passe par un certain alignement de signaux de l'environnement (aube, crépuscule) avec le rythme circadien des propriétés membranaires amenant les conditions nécessaires au nouvel équilibre dans la membrane. D'autre part un certain niveau énergétique doit être atteint. Lorsque ces conditions sont remplies, la membrane "végétative" peut devenir "florale" (modification physique et chimique).

Quant aux sucres solubles, il existe aussi un rythme circadien, lié aux membranes, concernant le contrôle, pro parte, de leur production, utilisation,

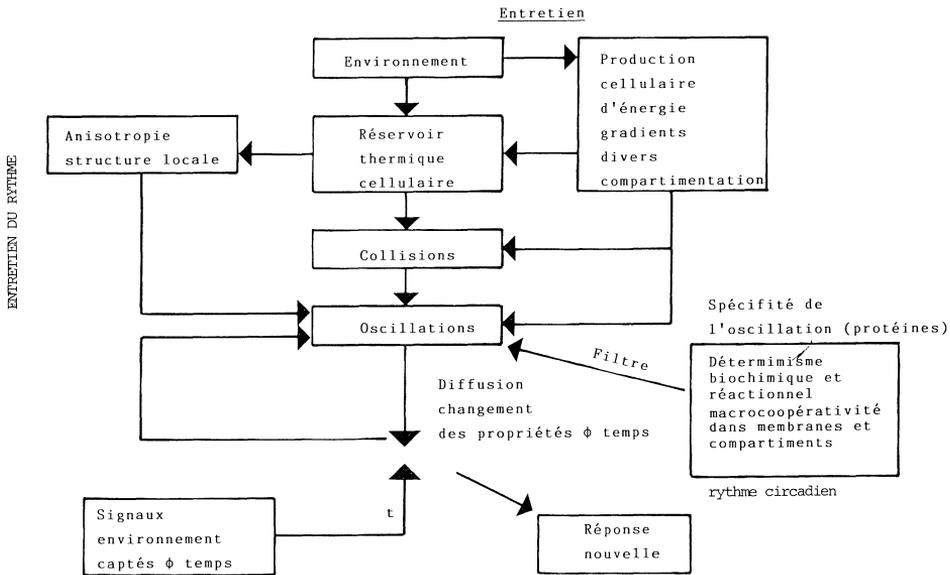


Fig. 6. - Modèle pour le fondement des horloges physiologiques. Source de la dynamique: interactions fortes intermoléculaires, collisions. Organisation de la dynamique par les éléments de symétrie locale: établissement de cohérence locale. Création de rythmes lents par la macrocoopérativité dans les systèmes supra-moléculaires colloïdo-membranaires.

circulation et stockage. Chez les plantes de jours longs, il faut que la lumière soit présente à un certain moment du remplissage du système (par exemple au moment correspondant à la photophase dans le jour court déplacé) pour avoir l'induction de la feuille; chez les plantes de jours courts, il faut que l'obscurité soit présente au même moment (c'est la vidange du système qui serait contrôlée) [35]; dans ces conditions, l'induction florale peut se faire.

Plusieurs hypothèses ont été proposées concernant le fondement moléculaire et biophysique des horloges physiologiques [46, 47, 56]; dans la figure 6, nous proposons un modèle où l'entretien du rythme est conditionné par le réservoir thermique cellulaire et l'activité métabolique générale. La périodicité circadienne est commandée par un filtre passe-bande qui serait situé dans la membrane (organisation dans le système colloïdal membranaire d'une macrocoopérativité et d'interactions moléculaires en réseau, conditionnant une fluctuation lente des propriétés de la membrane). La spécificité de la période serait liée à l'existence de protéines spéciales. Nous avons déjà observé de telles fluctuations dans des extraits enzymatiques [60].

A un certain moment de la journée, la membrane est dans une configuration [4, 46, 47] où elle peut changer d'état, s'il y a la présence des effets physico-chimiques dus à l'énergie et à l'impact sur la cellule des signaux de l'environnement nécessaires à la floraison. De cette concordance naissent les moyens et produits aptes à assurer la transformation membranaire.

### Le modèle membranaire

A l'état végétatif, le plasmalemme est dans un état métastable, lequel dépend de la recherche d'un bas niveau d'énergie libre par optimisation des interactions, dans un milieu aqueux, des molécules amphipathiques, des protéines et des lipides liés et libres. Sous l'action du métabolisme (énergétisation, pH, rH,

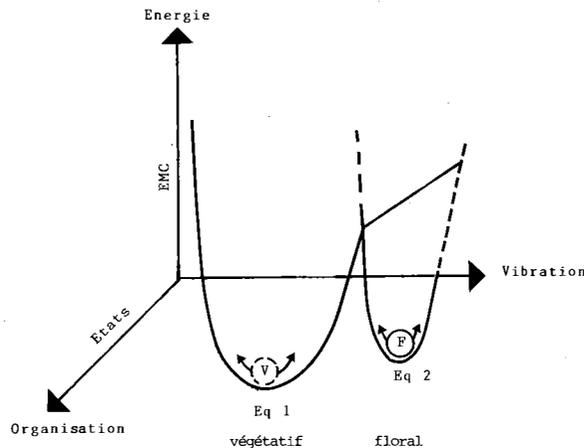


Fig. 7. - Modèle membranaire à l'état végétatif et floral. Oscillation dans l'un ou l'autre de ces états (transformation de l'énergie: EMC, cinétique, potentielle). Microfonctions, oscillations: molécules contractées ou étalées, isolées ou agrégées; macrofonctions, oscillations: état sol, état gel; selon la configuration des propriétés de la membranes et les signaux de l'environnement cellulaire, il y a changement d'état membranaire.

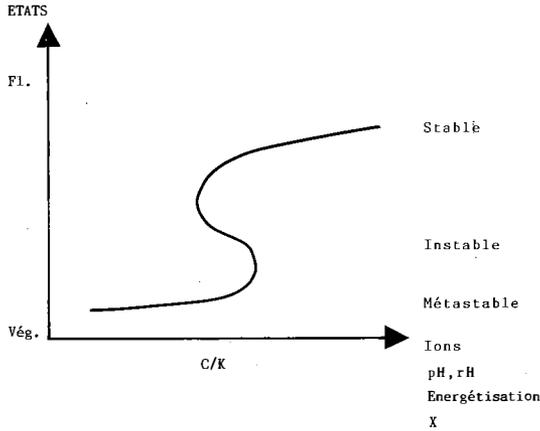


Fig. 8. – Modèle du changement d'état en fonction de la variation du facteur agissant.

gradients électrochimiques, etc...) et du bombardement thermique par les molécules d'eau, cet équilibre est perturbé entraînant l'apparition de propriétés dynamiques et oscillatoires dans la membrane (transformation de l'énergie, EMC: électrique, mécanique, chimique, dans des formes cinétiques et potentielles; cf. fig. 7).

Lors de l'induction de la feuille, le système membranaire est amené loin de cet équilibre et si cet effet est en phase avec une certaine configuration de la membrane à ce moment (rythme endogène), un nouvel équilibre, plus stable, est trouvé sous la forme d'une membrane plus épaisse ayant un niveau plus bas d'entropie. Le changement d'énergie libre qui accompagne la modification de l'organisation des protéines dans les lipides est dépendant de la différence d'énergie libre entre les lipides libres et liés, ceux-ci à leur tour peuvent agir sur le degré de dispersion des protéines dans la membrane et sur l'épaisseur des membranes. Un contrôle thermodynamique fin est possible, ainsi que l'existence, après une faible modification, de différents états stables. Plusieurs facteurs peuvent intervenir dans cette transition: cocktail ionique, gradients électrochimiques, pH, rH, énergétisations diverses, modifications des lipides et des protéines, etc... La membrane "florale" serait plus proche de l'état gel que de l'état sol, le "cross-linking" moléculaire est plus important; il y a probablement moins de lipides liés, ceci favorisant la réactivité entre protéines. Cette transition pourrait s'obtenir à partir d'un certain seuil d'action (cf. fig. 8), à un moment donné.

L'existence de deux états membranaires nous semble permettre une explication satisfaisante de ce que l'on sait des différentes voies pour provoquer l'induction florale. A présent notre étude va porter sur la détection de l'ensemble des propriétés physico-chimiques, biochimiques des deux types de membrane pour les différents compartiments de la cellule. Pour le moment, notre étude n'a porté que sur le plasmalemmes et le tonoplaste. D'autre part, il nous faut connaître les propriétés physiologiques et la nature des événements floraux un peu plus en aval de ces premières modifications observées lors de la transition d'état. Ensuite, nous envisageons d'opérer, par des moyens physiques ou chimiques, la transition d'état, tant *in vitro* qu'*in vivo*, c'est-à-dire de contrôler et diriger l'induction de la feuille. Enfin, il paraît utile de vérifier si ce processus de changement d'état n'est pas généralisable à différentes sortes de membranes et

aussi bien chez les plantes que les animaux, la membrane fonctionnant à la fois comme senseur de l'état général d'un système cellulaire et, par ses changements d'état propre, comme initiateur et directeur d'une nouvelle organisation générale des compartiments cellulaires. Enfin, le plasmalemme, par son réseau s'étendant sur l'ensemble des cellules peut exercer des actions intégratrices précises et agir sur la matrice extracellulaire.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. GREPPIN, H. (1975). La floraison: ébauche d'une nouvelle stratégie. *Saussurea* 6: 245.
2. GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON & C. PENEL (1978). Changement d'état membranaire et mécanisme de la floraison. *Saussurea* 9: 83.
3. GREPPIN, H. & R. GAGLIARDI (1980). Quelques aspects de la régulation chez les plantes supérieures. *Saussurea* 11: 43.
4. GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON & C. PENEL (1985). La floraison: marqueurs d'état et caractérisation fonctionnelle. In: *Les mécanismes de l'irritabilité et du fonctionnement des rythmes chez les végétaux*. Colloque de Freiburg-i. Br., éd. du Centre de Botanique, Genève, p. 158.
5. GREPPIN, H., C. PENEL & T. GASPAR (1986). *Molecular and physiological aspects of plant peroxidases*. Centre de Botanique, Genève. 470 pp.
6. GREPPIN, H., G. AUDERSET, M. BONZON, R. DEGLI AGOSTI & C. PENEL (1986). Flowering and leaf-shoot interaction, Nato-advanced research Workshop, Besançon (in press).
7. AUDERSET, G., A. SANDELIUS, C. PENEL, A. BRIGHTMAN, H. GREPPIN & J. MORRÉ (1986). Isolation of plasma membrane, free-flow electrophoresis and effect of photoinduction. *Physiol. Plant.* 68: 1.
8. AUDERSET, G. & H. GREPPIN (1976). Etude de l'apex caulinaire d'épinard avant et après l'induction florale. *Saussurea* 7: 73.
9. AUDERSET & H. GREPPIN (1977). Effet de l'induction florale sur l'évolution ultrastructurale de l'apex caulinaire de *Spinacia oleracea*. *Protoplasma* 91: 281.
10. AUDERSET, G., P. GAHAN, H. DAWSON & H. GREPPIN (1980). Glucose-6-phosphate dehydrogenase as an early marker of floral induction in shoot apex of *spinacia oleracea*. *Plant. Sci. Lett.* 20: 109.
11. EL TOUKHI, M., A. AUDERSET & H. GREPPIN (1985). Glucose-6-phosphate dehydrogenase activity in the shoot apices of *Spinacia oleracea* after the floral evocation in continuous light. *Saussurea* 16: 1.
12. PENEL, C. & H. GREPPIN (1973). Action des lumières rouge et infrarouge sur l'activité peroxydasique des feuilles d'épinards avant et après l'induction florale. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 83: 253.
13. PENEL, C. & H. GREPPIN (1974). Variation de la photostimulation de l'activité des peroxydases chez l'épinard. *Plant. Sci. Lett.* 3: 75.
14. PENEL, C. & H. GREPPIN (1975). The balance between acid and basic peroxidases and its photoperiodic control in spinach leaves. *Plant. Sci. Lett.* 5: 41.
15. GASPAR, T., C. PENEL & H. GREPPIN (1975). Peroxidase and isoperoxidases in relation to root and flower formation. *Plant Biochem. J.* 2: 33.
16. 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* 9: 57.
17. KAREGE, F., C. PENEL & H. GREPPIN (1979). Reaction of a peroxidase activity to red and far-red light in relation to the floral induction of spinach. *Plant. Sci. Lett.* 17: 37.
18. KAREGE, F., C. PENEL & H. GREPPIN (1982). Détection de l'état végétatif et floral de la feuille de l'épinard: emploi d'un indicateur biochimique. *Arch. Sci. (Genève)* 35: 331.

19. KAREGE, F., C. PENEL & H. GREPPIN (1982). Floral induction in spinach leaves by light, temperature and gibberellic acid: use of the photocontrol of basic peroxidase activity as biochemical marker. *Z. Pflanzenphysiol.* 107: 357.
20. PENEL, C., F. KAREGE & H. GREPPIN (1982). Communications rapides chez les plantes et floraison. In: *Les mécanisme de l'irritabilité et du fonctionnement des rythmes chez les végétaux*. Colloque de Cartigny. éd. Centre de Botanique, Genève, p. 125.
21. GASPAR, T., C. PENEL, T. THORPE & H. GREPPIN (1982). *Peroxidases, a survey of their biochemical and physiological roles in higher plants*. Ed. Centre de Botanique, Genève, 324 pp.
22. GASPAR, C. PENEL, F. CASTILLO & H. GREPPIN. (1985). A two-step control of basic and acidic peroxidases and its significance in growth and development. *Physiol. Plant.* 64: 418.
23. GASPAR, T., C. PENEL, C. RODUIT, C. MONCOUSIN & H. GREPPIN (1985). The role of auxin level and sensitivity in floral induction. *Biol. Plant.* 27(4-5): 325.
24. PENEL, C., T. GASPAR & H. GREPPIN (1985). Rapid interorgan communications in higher plants with special reference to flowering. *Biol. Plant.* 27(4-5): 334.
25. BONZON, M. & H. GREPPIN (1972). Evolution du chloroplaste d'épinard lors de l'induction florale. *Soc. Bot. Fr. Mém.*: 223.
26. BONZON, M., R. BUIS & H. GREPPIN (1975). Analyse factorielle de l'ultrastructure du chloroplaste d'épinard à l'état végétatif et floral I et II. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85: 265-287.
27. BONZON, M. & H. GREPPIN (1977). Migration of adult spinach chloroplasts in the S-rho space, before and after photoperiodic induction. *Z. Pflanzenphysiol.* 81: 260.
28. BONZON, M. & H. GREPPIN (1978). Décomposition gaussienne des spectres d'absorption de feuilles d'épinard soumises à différents traitements lumineux. *Saussurea* 9: 65.
29. 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.
30. BONZON, M., P. SIMON, H. GREPPIN & E. WAGNER (1983). Pyridine nucleotides and redox-charge evolution during the induction of flowering in spinach leaves. *Planta* 159: 254.
31. TSALA, G., M. BONZON & H. GREPPIN (1984). Fonctionnement des chloroplastes d'épinards soumis à différents traitements photopériodiques. *Saussurea* 15: 11.
32. LENK, R., M. BONZON & H. GREPPIN (1981). Irreversible thermodynamics and biological evolution in spinach leaves as studies by NMR. *Z. Pflanzenphysiol.* 101: 108.
33. GREPPIN, H. & R. STRASSER (1984). Complexity and entropy change in the photosynthetic apparatus during floral induction of spinach plants. In: SYBESMA, C., *Advances in photosynthesis research*. 4 vols., 3480 pp. M. Nijhoff & W. Junk Publ., The Hague.
34. CAO, N. & H. GREPPIN (1981). Respiration et induction florale chez *Spinacia oleracea*. *Saussurea* 12: 15.
35. DEGLI AGOSTI, R. (1985). *Etude du contenu en sucres de l'épinard et d'autres plantes pendant la variation de photopériode*. Thèse n° 2174, Université de Genève.
36. GREPPIN, H., B. HORWITZ & P. HORWITZ (1972). Light-stimulated bioelectric response of spinach leaves and photoperiodic induction. *Z. Pflanzenphysiol.* 68: 336.
37. GREPPIN, H. & B. 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.
38. MONTAVON, M. & H. GREPPIN (1985). Potentiel intracellulaire du mésophylle d'épinard (*Spinacia oleracea*) en relation avec la lumière et l'induction florale. *J. Plant Physiol.* 118: 471.
39. CASTILLO & al. (1986). (en préparation).
40. FONTANA, D. (1983). *Evolution de composés phénoliques chez l'épinard (*Spinacia oleracea*) au cours du développement*. Thèse n° 2098, Genève.
41. STOSIC, V. C. PENEL & H. GREPPIN (1983). Calmodulin stimulated  $Ca^{2+}$  uptake in microsomes prepared from leaves of spinach submitted to various light treatments. *Arch. Sci. Genève* 36: 515.
42. KIEFER, S. (1986). *Etude, in vitro, de l'association aux membranes de peroxydases chez *Pharbitis nil**. Thèse n° 2213, Université de Genève.

43. BALET-BURON, A. & H. GREPPIN (1976). Etude immuno-chimique de l'induction photopériodique chez *Spinacia oleracea*. *Saussurea* 7: 65.
44. BALET-BURON, A. & H. GREPPIN (1977). Etude immuno-chimique de l'induction florale chez *Spinacia oleracea*. *Saussurea* 8: 57.
45. BALET-BURON, A. & H. GREPPIN (1980). Etude immuno-chimique de la floraison chez *Perilla nankinensis*. *Saussurea* 11: 63.
46. WAGNER, E., M. BONZON & H. GREPPIN (1982). Temporal organization of development and behaviour in plants as controlled by endogenous cycles in resonance with rhythmic signals from the environment. In: GREPPIN, H. & E. WAGNER, "Les mécanismes de l'irritabilité et du fonctionnement des rythmes chez les végétaux". Colloque de Cartigny, Centre de Botanique, Genève, p. 75.
47. WAGNER, E., M. BONZON & H. GREPPIN (1985). Membrane-oscillator hypothesis of metabolic control in photoperiodic time measurement and the temporal organization of development and behaviour in plants. In: PACKER, L., *Recent advances in biological membranes studies*: 525-546. Plenum Publ. Corp.
48. CHAMPAGNAT, P. & R. JACQUES (1979). *La physiologie de la floraison*. CNRS, Paris, 241 pp.
49. BERNIER, G., J. M. KINET & R. M. SACHS (1981). *The physiology of flowering*. C.R.C. Press, Boca Raton. 3 vols.
50. VINCE-PRUE, D. B. THOMAS & K. E. COCKSHULL (1984). *Light and the flowering process*. Academic Press, London, 301 pp.
51. PENEL, C. & H. GREPPIN (1975). Photocontrôle immédiat de l'activité peroxydasique et corrélation entre les feuilles de l'épinard. *Saussurea* 6: 287.
52. KAREGE, F., C. PENEL & H. GREPPIN (1982). Rapid correlation between the leaves of spinach and the photocontrol of a peroxidase activity. *Plant Physiol.* 69: 437.
53. PENEL, C., H. GREPPIN & J. BOISARD (1976). Photomodulation of a peroxidase activity through membrane-bound phytochrome. *Plant Sci. Lett.* 6: 117.
54. PENEL, C. & H. GREPPIN (1979). Effect of calcium on subcellular distribution of peroxidases. *Phytochem.* 18: 29.
55. IMAMURA, S. (1967). Physiology of flowering in *Pharbitis nil*. *Jap. Soc. Plant Physiol. Tokyo*: 150 pp.
56. WAGNER, E. (1985). Molecular basis of physiological rhythms. In: JENNINGS, D., *Integration of activity in the higher plants*. Cambridge Univ. Press, p. 33.
57. CHANCE, B., E. PYE, A. GHOSH & B. HESS (1973). *Biological and biochemical oscillators*. Academic Press, 534 pp.
58. NICOLIS, G. & LEFEVER (1975). *Membranes, dissipative structure and evolution*. J. Wiley and Sons, New York: 390 pp.
59. SRERE, P. & R. ESTABROOK (1978). *Microenvironments and metabolic compartmentation*. Academic Press, New York. 455 pp.
60. LENK, R., C. QUEIROZ-CLARET, O. QUEIROZ & H. GREPPIN (1982). Studies by NMR of in vitro spontaneous oscillations of activity in enzymatic extracts. *Chem. Phys. Lett.* 92: 187.