

## Approche du déterminisme du rythme de croissance endogène des jeunes chênes pédonculés par modulation de l'intensité lumineuse

P Barnola <sup>1</sup>, D Alatou <sup>2</sup>, C Parmentier <sup>1</sup>, C Vallon <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire de Biologie des ligneux, Faculté des Sciences,  
BP 239, 54506 Vandœuvre Cedex, France;

<sup>2</sup> Institut des Sciences de la Nature, Université de Constantine, Constantine, Algérie

(Reçu le 20 octobre 1992; accepté le 10 février 1993)

**Résumé** — À l'obscurité, la croissance rythmique est déstabilisée, elle devient continue. Le marquage par la [<sup>14</sup>C]-DMO montre que le bourgeon terminal est le centre utilisateur dominant. L'expression temporelle du rythme, à l'inverse de l'expression spatiale, subit des variations importantes lorsque les plantes sont cultivées avec une alternance lumière/obscurité. De très faibles intensités lumineuses sont capables de restaurer la croissance rythmique de plantes initialement cultivées à l'obscurité. Si les fortes intensités lumineuses ne modifient pas les caractéristiques de la croissance rythmique endogène, elles favorisent l'installation de la ramification. La croissance rythmique endogène est un processus complexe où l'expression temporelle, aisément malléable, est vraisemblablement en grande partie sous l'influence de corrélations à longue distance et l'expression spatiale, très stable, dépendante de corrélations à courte distance extra- et intra-apicales. L'hypothèse est faite selon laquelle l'allocation glucidique occuperait une place importante dans les corrélations impliquées dans la croissance rythmique endogène du chêne pédonculé.

**croissance rythmique / expression spatiale / expression temporelle / chêne pédonculé / obscurité / intensité lumineuse**

**Summary** — **Study of the determinism of endogenous rhythmic growth of young common oak by light modulation.** *In darkness, rhythmic growth is disturbed and becomes continuous. [<sup>14</sup>C]-DMO labelling shows that the apical bud is the main sink. Unlike the spatial component, the temporal component undergoes strong variations when plants are grown under alternating light and dark conditions.*

*Very weak light intensities are able to restore rhythmic growth of plants initially grown under dark conditions. Strong light intensities do not change endogenous rhythmic growth characteristics but allow branching.*

*Endogenous rhythmic growth is an intricate problem where the rather labile temporal component is probably largely under the influence of long-distance correlations and the very stable spatial component is dependent on extra- and intra-apical short-distance correlations. The glucidic allocation appears to be important in the correlative control of endogenous rhythmic growth in Quercus robur.*

**rhythmic growth / spatial component / temporal component / common oak / darkness / light intensity**

## INTRODUCTION

Le chêne pédonculé, espèce forestière majeure des zones tempérées européennes, est un modèle dont l'intérêt est certain pour l'étude du déterminisme de la croissance rythmique des ligneux (Barnola *et al*, 1986; Champagnat *et al*, 1986; Alatou *et al*, 1989). Le rythme est de nature endogène (Lavarenne-Allary, 1965). Cultivé en jour long ou continu sous une intensité de  $81 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , à une température constante de  $25^\circ\text{C}$ , il présente une succession ininterrompue de vagues de croissance ou flushs séparés par de courtes périodes de repos. Sous la même intensité lumineuse, mais à  $18^\circ\text{C}$  et à  $12^\circ\text{C}$ , le rythme se maintient. Seules les durées des périodes de croissance et d'arrêt varient. Les caractéristiques morphologiques des premières étapes du développement ont été analysées avec précision, ce qui rend possible la recherche des mécanismes de la rythmicité (Barnola *et al*, 1986; Champagnat *et al*, 1986; Alatou *et al*, 1989; Parmentier *et al*, 1991).

Obtenir une croissance continue est une stratégie pour comprendre le déterminisme de la croissance rythmique endogène (chêne pédonculé cultivé *in vitro* : Favre et Juncker, 1989; bruyère cultivée *in vitro* : Viémont et Beaujard, 1989; feuilles de *Guarea guidonia* : Miesch, 1990). L'objectif de notre travail se situe dans le cadre de cette stratégie. Il faut, avant de le préciser, rappeler que des observations et des études ont été réalisées à ce sujet chez le chêne pédonculé.

Ainsi dans la nature, la croissance continue n'est observable que pour des rejets de souche lors de la première année de leur développement (Lavarenne-Allary, 1965). En conditions expérimentales, à  $25^\circ\text{C}$  ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ), plusieurs traitements s'opposent à la croissance rythmique :

- l'alternance lumière/obscurité (Lavarenne, 1969);
- les ablations de feuilles très jeunes ayant moins de 10 mm de longueur (Champagnat *et al*, 1986; Barnola *et al*, 1990);
- l'apport d'une cytokinine exogène, la 6-benzylaminopurine (Champagnat *et al*, 1986; Parmentier *et al*, 1991).

Notre étude reprend et complète les premiers travaux mettant en jeu l'alternance lumière/obscurité (Lavarenne, 1969). Plus précisément, le problème est de savoir comment la modulation de l'intensité lumineuse agit sur la croissance rythmique du chêne pédonculé. Nos installations ne nous permettant pas d'analyser l'influence qualitative de la lumière ni d'étudier réellement l'effet du seul jour court, nous n'avons abordé qu'un aspect restreint mais essentiel et maîtrisé de l'action de la lumière. L'étude apporte de nouvelles précisions sur les expressions du rythme de croissance. Elle renforce l'hypothèse que le déterminisme du rythme est le résultat de corrélations à longue et à courte distances, provenant du fonctionnement de différents organes ou territoires cellulaires plus ou moins éloignés les uns des autres.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### *Matériel végétal*

Les plantes sont cultivées à partir de semences de chêne pédonculé (*Quercus robur* L) provenant d'un même semencier.

### *Méthodes*

#### **Cultures**

Les lots de semences débarrassées de leur péricarpe sont mis à germer. Une sélection est ensuite opérée de façon à avoir des plants homo-

gènes. Sont repiquées et mises en expérience toutes les germinations dont la racine a la même longueur (7 à 8 cm).

Les plantes sont cultivées sur un substrat de sable grossier à base de quartz et de tourbe brune neutre, mélangés en proportions égales. Elles reçoivent régulièrement, 2 fois par semaine, de la solution nutritive (solution INRA-Morizet, tableau I).

L'humidité relative des chambres est maintenue à 80% et la température à 25°C ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ).

Les réserves cotylédonnaires des plants sont épuisées au début du développement de la seconde vague de croissance.

## Protocoles expérimentaux

### *Culture à l'obscurité*

En l'absence de toute photosynthèse, il est possible de maintenir en croissance pendant 3 semaines les plantes qui se développent grâce aux réserves cotylédonnaires.

Les mesures sont réalisées en lumière verte non active photosynthétiquement et n'agissant pas sur le phytochrome.

### *Transferts à l'obscurité de plantes d'abord cultivées à la lumière en jour long de 16 h et retour dans les conditions initiales*

L'intensité lumineuse est de  $81 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  à la base des plantes. Elle émane de 29 tubes lumière du jour TF65L et de 12 lampes à incandescence (16 W) répartis sur une surface de 6 m<sup>2</sup>.

Les transferts à l'obscurité ont lieu lorsque les plantes abordent la deuxième vague de croissance à des stades de développement bien précis :

– lorsque les feuilles à limbe assimilateur sont épinastiques et anthocyanées, au 7<sup>e</sup>-8<sup>e</sup> jour de la vague de croissance. La pousse mesure 30 à 40 mm (stade 1);

– pendant la phase de repos correspondant à un arrêt d'élongation de la tige, au 16<sup>e</sup> jour de la vague de croissance. Les feuilles à limbe avorté desséché forment les premières écailles d'un bourgeon de 1 mm dans lequel l'organogenèse se poursuit (stade 2).

### *Transferts de plantes initialement cultivées à l'obscurité sous des intensités lumineuses de moyenne et faible intensités*

Des intensités lumineuses faibles de 5 et  $1,8 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  sont obtenues en interposant entre la source lumineuse et les plantes un tissu translucide. Le tissu n'affecte pas les qualités spectrales de la lumière blanche initiale, d'intensité moyenne de  $81 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Les cultures sont réalisées d'abord à l'obscurité jusqu'à la fin de la première vague de croissance et transférées dès le début de la deuxième vague dans les conditions indiquées précédemment.

### *Culture sous forte intensité lumineuse*

Une intensité de  $420 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  est procurée par un éclairage blanc obtenu à partir de 6 lampes à iode métallique. La durée d'éclairage est de 16 h.

**Tableau I.** Composition de la solution nutritive INRA-Morizet.

meq/l	$\text{NO}_3^-$	$\text{PO}_4^{3-}$ DIH.P HYD.P	$\text{SO}_4^{2-}$	$\text{Cl}^-$	Total cations	
$\text{K}^+$	1,0	4,85	0,51	–	6,35	
$\text{Na}^+$	–	–	–	0,09	0,09	
$\text{Ca}^{2+}$	1,46	–	–	–	1,46	
$\text{Mg}^{2+}$	–	–	–	1,10	1,10	
$\text{NH}_4^+$	–	–	–	0,55	0,55	
$\text{H}^+$	–	9,7	0,25	–	9,95	
Total anions	2,46	15,31	1,65	0,09	19,5	19,5

## Mesures de croissance

Les paramètres pris en compte permettent d'apprécier :

- la croissance en longueur de l'axe et des entre-nœuds;
- le nombre d'ensembles foliaires dégagés par unité de temps (plastochrone apparent);
- les durées des phases de repos et de croissance.

## Étude biochimique : utilisation de la DMO

La technique consiste à évaluer par la mesure de la radioactivité la pénétration dans les cellules d'un acide faible lipophile, la 5-5'-diméthylloxazolidine-2,4-dione [ $2\text{-}^{14}\text{C}$ ] ou DMO, de pKa 6,3. La sonde traverse les membranes uniquement sous sa forme non dissociée. Elle se dissocie à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule selon le pH de chaque compartiment jusqu'à l'obtention d'un équilibre de diffusion. La technique fut mise au point sur des cultures de cellules d'érable isolées (Kurkdjian et Guern, 1978) et adaptée aux parenchymes de topinambour (Gendraud et Lafleur, 1983), de crosne du Japon (Auriac, 1987) et finalement aux tissus des végétaux ligneux (chêne pédonculé : Barnola *et al*, 1986; Alatau *et al*, 1989; Châtaigner : Pezet-Si-Mohamed, 1987).

L'intérêt de la technique est de caractériser les potentialités de croissance des territoires cellulaires. L'accumulation de la DMO dans un territoire cellulaire plus que dans un autre reflète des capacités plus importantes à mobiliser des nutriments (Pezet-Si-Mohamed, 1987).

L'étude biochimique est réalisée au cours de la première vague de croissance sur des plants cultivés à l'obscurité. Les stades examinés correspondent à des prélèvements qui ont lieu tous les 6 jours. Les territoires étudiés sont :

- le bourgeon apical débarrassé de ses écailles;
- un morceau d'axe sous-jacent au bourgeon apical. Les tissus sont essentiellement constitués de parenchymes médullaire et cortical;
- des fragments de feuilles prélevées au niveau moyen de l'étage.

Le rapport de la concentration intracellulaire (Ci) à la concentration extracellulaire (Ce) en [ $^{14}\text{C}$ ]-DMO est déterminé pour chaque échan-

tilon. Les dosages sont effectués pour chaque stade sur 16 plantes.

## Expression des résultats

Les cinétiques de croissance des parties aériennes d'un individu représentatif de l'échantillon sont figurées par des courbes d'évolution de la longueur totale de l'axe principal au cours du temps.

L'organisation spatiale des parties aériennes, pour un individu représentatif de l'échantillon, est représentée sous forme de diagrammes mettant en regard les ensembles foliaires constitutifs des vagues de croissance et la longueur des entre-nœuds qui leur sont associés.

L'individu représentatif sélectionné est celui dont les caractéristiques de croissance sont les plus proches des caractéristiques moyennes de l'échantillon.

Les résultats concernant la composition des vagues et les périodes d'allongement et de repos sont traités par des moyennes associées à un intervalle de confiance au seuil de sécurité de 95% calculés par la méthode statistique classique. Le nombre d'individus est précisé pour chaque expérience.

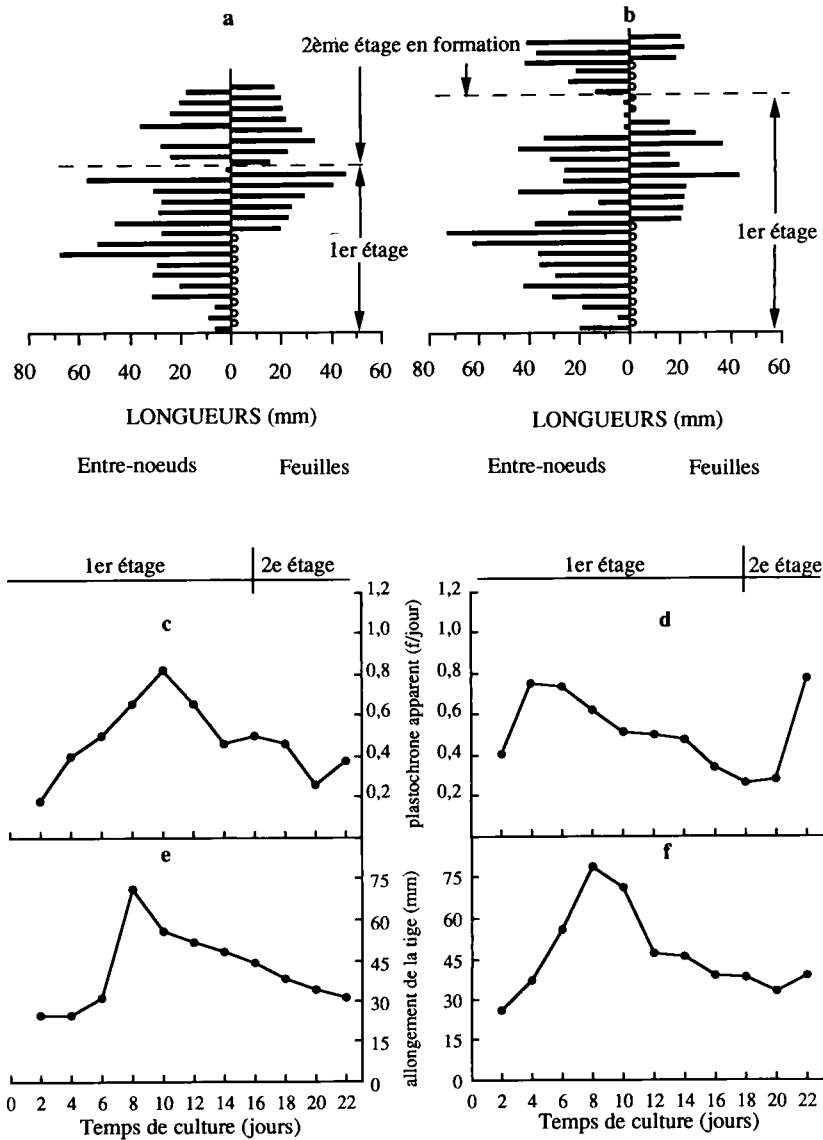
## RÉSULTATS

### Culture à l'obscurité

### Étude de la croissance

Il est possible de maintenir en croissance les germinations pendant environ 3 semaines. Se forment alors le premier étage et le début du second. Le comportement des individus diffère et 2 groupes de plantes sont à distinguer :

- le premier groupe, qui constitue 37% des glands mis en culture, est caractérisé par une croissance où la limite entre le premier et le second étage est seulement marquée par un entre-nœud court et une feuille plus réduite que les autres, mais entière (fig 1a). La période de repos normalement



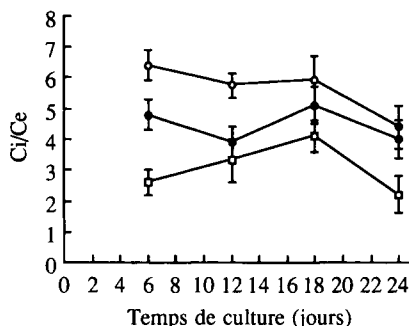
**Fig 1. a et b.** Représentation schématique de deux plants de chêne pédonculé cultivés à l'obscurité à  $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ . ● : feuilles à limbe avorté; ○ : stipules écailleuses. **c et d.** Évolution des plastochrones apparents en feuilles par jour chez le chêne pédonculé cultivé à l'obscurité à  $25^{\circ}\text{C} (\pm 1^{\circ}\text{C})$ . **e et f.** Évolution de l'allongement caulinaire en mm chez le chêne pédonculé cultivé à l'obscurité à  $25^{\circ}\text{C} (\pm 1^{\circ}\text{C})$ . **a, c et e** : plant où le passage entre la première et la deuxième vague de croissance se fait par des limbes entiers. **b, d et f** : plant où le passage entre la première et la deuxième vague de croissance se fait par des écailles.

observée entre les 2 premières vagues de croissance chez les plants cultivés à la lumière est abolie. La vitesse d'allongement n'est jamais nulle pendant tout le temps de la culture. Il n'y a pas de formation d'écaillés caractérisant l'hétéroblastie, comme cela est le cas à la lumière. Le plastochrone apparent suit une courbe ascendante du 2<sup>e</sup> au 10<sup>e</sup> jour de la culture où il atteint 0,8 feuille par jour (fig 1c). Il s'abaisse ensuite pour atteindre 0,4 feuille par jour aux 14<sup>e</sup> et 18<sup>e</sup> jours. L'allongement est maximal au 8<sup>e</sup> jour, il diminue rapidement entre le 8<sup>e</sup> et le 12<sup>e</sup> jour, plus faiblement ensuite (fig 1e);

– le second groupe se distingue par davantage d'entre-nœuds et par la présence de feuilles réduites à des écaillés (fig 1b). En fait, il correspond à des plantes où la première vague de croissance possède 4 ou 5 entre-nœuds en plus, autrement dit dont le développement est prolongé. Il n'y a pas d'arrêt de croissance en longueur des plantes comme pour le groupe précédent. La courbe d'évolution des plastochrones apparents est différente de celle du premier groupe. En particulier le maximum, 0,8 feuille par jour, est atteint dès le 4<sup>e</sup> jour. La décroissance est ensuite beaucoup plus lente que pour le groupe précédent : respectivement 0,5 et 0,3 feuille par jour aux 14<sup>e</sup> et 18<sup>e</sup> jours de la culture (fig 1d). L'allongement des entre-nœuds est dans l'ensemble plus important (fig 1f).

### Pénétration de la DMO

Le bourgeon terminal est le territoire qui présente la capacité de rétention intracellulaire en [<sup>14</sup>C]-DMO la plus élevée. Le rapport de la concentration intracellulaire à la concentration extracellulaire ( $C_i/C_e$ ) se maintient en moyenne à la même valeur pendant presque tout le temps de la culture jusqu'au 18<sup>e</sup> jour (fig 2). Les tissus de l'axe situés sous le bourgeon terminal ne



**Fig 2.** Évolution du rapport de la concentration intracellulaire à la concentration extracellulaire en DMO ( $C_i/C_e$ ) chez le Chêne pédonculé cultivé à l'obscurité à 25°C ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ). O : bourgeon apical; ● : axe sous-jacent au bourgeon; □ : limbe entier. Chaque valeur représente la moyenne de 16 mesures  $\pm$  erreur standard.

parviennent jamais à égaler ou à dépasser les valeurs  $C_i/C_e$  en DMO relevées pour le bourgeon terminal, comme cela se produit à la lumière (Alatou *et al*, 1989). L'écart ne se comble qu'à la fin de la culture, lorsque les différences morphologiques ont été mises en place. Les feuilles sont les ensembles qui retiennent le moins la DMO. Leur capacité intracellulaire de rétention de la DMO augmente néanmoins régulièrement du 6<sup>e</sup> au 18<sup>e</sup> jour de la culture, ce qui correspond à la durée de leur phase d'expansion. Elle s'abaisse dans la dernière période de la culture quand leur croissance a cessé.

Ainsi, l'obscurité favorise la mise en place d'une croissance continue mais, alors que 2 groupes de plantes sont observés en prenant en compte différents paramètres de la croissance, avec la technique biochimique utilisée, cette différence n'apparaît pas.

**Transferts à l'obscurité  
de plantes cultivées en jour long  
et retour dans les conditions initiales**

Ils concernent des plantes ayant achevé leur première vague de croissance à la lumière. Aux 2 stades, stade 1 et stade 2, du développement de la pousse, les comportements observés sont opposés (tableau II).

**Plantes transférées à l'obscurité  
au stade feuilles épinastiques,  
au 8<sup>e</sup> jour de la vague de croissance :  
stade 1**

Elles achèvent sans changement apparent leur deuxième vague de croissance débütée à la lumière. Les entre-nœuds sont un peu plus longs à la suite de la croissance à l'obscurité. Le changement notable concerne la phase de repos marquant la fin de cette deuxième vague de croissance : elle est de 4 jours en moyenne. Après retour à la lumière où s'effectue la troisième vague de croissance, le repos

entre la troisième et la quatrième vague est aussi moins long, 6 jours au lieu de 8 chez les témoins. L'organogenèse n'est pas affectée par ce second transfert. Il n'y a aucune modification de la composition foliaire.

**Plantes transférées à l'obscurité  
pendant la phase de repos séparant  
la première de la deuxième vague  
de croissance, au 18<sup>e</sup> jour de la vague  
de croissance : stade 2**

La phase de repos est considérablement prolongée : de 8 jours chez les plantes restées à la lumière, elle passe à 29 jours. Après retour à la lumière, à la fin de ce repos, la troisième vague de croissance n'est en rien modifiée par rapport à celle des témoins. Croissance en longueur et différenciation foliaire sont comparables. En revanche, la période de repos qui la suit est augmentée de 13 jours. Comme dans le cas précédent, une modification concernant la durée du repos est consécutive au traitement.

**Table II.** Durées des phases d'allongement et de repos des deuxième et troisième vagues de croissance de plants de chêne transférés à l'obscurité puis remis dans les conditions témoins (25°C ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ), jour long) lorsqu'ils sont au stade feuilles épinastiques (stade 1 : 8<sup>e</sup> jour de croissance de la deuxième vague = 8<sup>e</sup>j 2<sup>e</sup>v) et au stade mi-repos apparent (stade 2 : 18<sup>e</sup> jour de croissance de la deuxième vague = 18<sup>e</sup>j 2<sup>e</sup>v). n représente le nombre d'individus observés pour chaque traitement.

	2 <sup>e</sup> vague de croissance Durées en jours		3 <sup>e</sup> vague de croissance Durées en jours	
	Allgt	Repos	Allgt	Repos
Témoin cultivé à 25°C, jour long	10,3 $\pm$ 0,5	8,6 $\pm$ 0,5	12,5 $\pm$ 0,6	8,8 $\pm$ 0,7
Stades morphologiques de transfert à l'obscurité				
Stade 1 : 8 <sup>e</sup> j 2 <sup>e</sup> v (feuilles épinastiques) n = 11	12,1 $\pm$ 1,4	4,2 $\pm$ 1,6	12,8 $\pm$ 2,2	6,0 $\pm$ 0,9
Stade 2 : 18 <sup>e</sup> j 2 <sup>e</sup> v (mi-repos apparent) n = 14	9,7 $\pm$ 0,5	29,3 $\pm$ 3,4	7,4 $\pm$ 1,6	20,7 $\pm$ 2,5

**Transferts à la lumière de chênes cultivés initialement à l'obscurité**

Le passage de plantes cultivées d'abord à l'obscurité à des intensités lumineuses faibles ( $5$  et  $1,8 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) ou comparables aux témoins ( $81 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) conduit dans tous les cas au rétablissement de l'arrêt de croissance bien distinct entre 2 vagues.

Les transferts ainsi réalisés entraînent une modification des temps d'allongement,

des temps de repos et beaucoup moins de la différenciation foliaire (tableaux III et IV).

**Transfert à  $81 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$**

En 3-4 jours, les plantes terminent leur allongement, ce qui conduit à la formation d'un second étage réduit en longueur, mais où les limbes assimilateurs qui lui sont associés grandissent normalement.

La durée de l'allongement et les caractéristiques foliaires de la troisième vague

**Tableau III.** Expressions temporelles des deuxième et troisième vagues de croissance de jeunes plants de chêne pédonculé cultivés initialement à l'obscurité à  $25^\circ\text{C}$  ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ), et transférés à la lumière sous différentes intensités lumineuses :  $i_1 = 81 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ;  $i_2 = 5 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ;  $i_3 = 1,8 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Les transferts ont lieu lorsque les témoins cultivés à  $25^\circ\text{C}$  ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ), sous une intensité lumineuse de  $81 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , démarrent leur deuxième vague de croissance.  $n$  représente pour chaque traitement le nombre d'individus observés.

	2 <sup>e</sup> vague de croissance		3 <sup>e</sup> vague de croissance	
	Durée en jours de la phase de repos		Durée en jours de la phase d'allongement	Durée en jours de la phase de repos
Témoin ( $n = 20$ )	$8,6 \pm 0,5$		$12,5 \pm 0,6$	$8,8 \pm 0,7$
$i_1 = 81$ ( $n = 12$ )	$11,4 \pm 2,5$		$11,4 \pm 1,2$	$18,0 \pm 3,2$
$i_2 = 5$ ( $n = 11$ )	$46,4 \pm 12,3$		$6,6 \pm 1,5$	$36,5 \pm 5,5$
$i_3 = 1,8$ ( $n = 14$ )	$22,4 \pm 9,5$		$6,0 \pm 0,6$	$17,5 \pm 1,2$

**Tableau IV.** Expressions spatiales des deuxième et troisième vagues de croissance de jeunes plants de chêne pédonculé cultivés initialement à l'obscurité à  $25^\circ\text{C}$  ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ), et transférés à la lumière sous différentes intensités lumineuses :  $i_1 = 81 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ;  $i_2 = 5 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ;  $i_3 = 1,8 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Les transferts ont lieu lorsque les témoins cultivés à  $25^\circ\text{C}$  ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ), sous une intensité lumineuse de  $81 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , démarrent leur deuxième vague de croissance.  $n$  représente pour chaque traitement le nombre d'individus observés.

	2 <sup>e</sup> vague de croissance		3 <sup>e</sup> vague de croissance	
	Nombre de paires d'écailles	Nombre de feuilles assimilatrices	Nombre de paires d'écailles	Nombre de feuilles assimilatrices
Témoin ( $n = 20$ )	$3,1 \pm 0,5$	$6,6 \pm 1,0$	$3,3 \pm 0,8$	$6,5 \pm 1,9$
$i_1 = 81$ ( $n = 12$ )	$2,0 \pm 0,4$	$6,7 \pm 1,3$	$3,3 \pm 0,4$	$6,2 \pm 1,0$
$i_2 = 5$ ( $n = 11$ )	-	-	$8,0 \pm 1,2$	$4,0 \pm 1,2$
$i_3 = 1,8$ ( $n = 14$ )	-	-	$4,7 \pm 0,4$	$3,6 \pm 0,4$



sont proches de celles des témoins cultivés sous la même intensité. En revanche, les périodes de repos de la deuxième et de la troisième vagues sont allongées, respectivement de 3 et de 9 jours.

#### Transfert à $5 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

Les plantes arrêtent leur allongement au bout de 5 jours. La période d'allongement de la troisième vague est raccourcie, elle est de  $6,6 \pm 1,5$  jours et les temps de repos de la deuxième et de la troisième vague sont considérablement allongés :  $46,4 \pm 12,3$  jours et  $36,5 \pm 5,5$  jours. Du point de vue différenciation foliaire, nous notons une augmentation du nombre d'écaillés et une réduction du nombre de limbes assimilateurs pour la troisième vague de croissance.

#### Transfert à $1,8 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

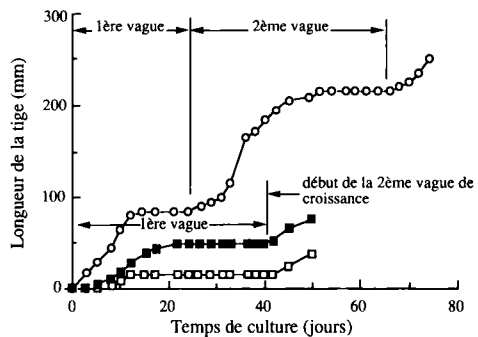
L'allongement est suspendu au bout de 6 jours. Les périodes de repos de la deuxième et de la troisième vagues de croissance sont prolongées de 13-14 jours et de 9 jours. Le temps d'allongement de la troisième vague est, comme à  $5 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , de  $6 \pm 0,6$  jours, ce qui conduit aussi à un étage de longueur réduite. Pour cette dernière vague, le nombre d'écaillés est augmenté. Cette situation va de pair avec une diminution du nombre de limbes assimilateurs.

En résumé, il faut retenir, en premier lieu, que les transferts à la lumière permettent dans tous les cas, pour tous les plants, le rétablissement de la croissance rythmique. Elle se manifeste même sous une intensité lumineuse très faible. En second lieu, il faut retenir que l'expression temporelle du rythme est plus affectée par ces traitements que l'expression spatiale.

#### Culture sous forte intensité lumineuse ( $420 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

La croissance rythmique endogène n'est pas modifiée par rapport à celle obtenue sous une plus faible intensité lumineuse à  $81 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Le changement notable touche la morphogénèse du plant car il se manifeste une atténuation de la dominance apicale. En effet, pour 70% des plants, le développement du bourgeon apical s'accompagne de celui des bourgeons axillaires les plus proches de lui. Si la croissance des ramifications est freinée par le développement de l'axe principal, elle reste rythmique. Une première vague de croissance est synchronisée de celle de l'axe principal, la suivante est plus tardive du fait de l'allongement du temps de repos (fig 3). Les ramifications ont un développement limité par rapport à celui de la pousse principale et l'acrotomie, bien qu'amoindrie, est conservée.

Au niveau des ramifications, le nombre de feuilles à limbe assimilateur et la longueur de la tige sont significativement plus faibles que ceux de la tige principale.



**Fig 3.** Évolution de la longueur de la tige (O) et des longueurs de 2 axillaires sous-jacents au bourgeon terminal (□ et ■) d'un plant de chêne pédonculé, cultivé à  $25^\circ\text{C} (\pm 1^\circ\text{C})$ , en jour long de 16 h, sous une intensité lumineuse de  $420 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Enfin, au niveau de l'axe principal, le nombre de feuilles assimilatrices et leur taille augmentent dès la deuxième vague de croissance. De même, la durée de la phase d'allongement est augmentée, ce qui contribue à une élévation de la durée totale de la vague de croissance.

## DISCUSSION

À notre connaissance, seuls les travaux de Lavarenne (1969) ont posé le problème des rapports entre la croissance rythmique endogène et l'action de la lumière. Depuis, aucune publication n'est parue sur le sujet bien que des situations d'entrée en dormance soient décrites avec des espèces ayant une croissance rythmique aussi typique que celle du chêne lorsque le jour diminue en longueur et en intensité (Beaujard *et al*, 1991).

La condition de culture qui permet une croissance continue est l'obscurité, ce qui confirme les observations de Lavarenne-Allary (1969). Il est alors nécessaire de préciser quelles sont les caractéristiques physiologiques qui la rendent possible et qui n'ont, jusqu'à présent, jamais été analysées. Depuis longtemps, on sait que c'est à la lumière que se manifeste pleinement la croissance rythmique endogène (Klebs, 1917; Lavarenne-Allary, 1965). Il apparaît donc que la modulation de son intensité puisse renseigner sur ces mécanismes. Aussi nous faut-il, au cours de cette étude, répondre aux questions suivantes :

- lorsqu'un passage à l'obscurité a lieu, peut-il favoriser une croissance continue et quelle expression de la croissance rythmique est alors modifiée ?
- est-ce que la croissance rythmique se réalise quelle que soit l'intensité lumineuse choisie ? Quels sont donc les comporte-

ments des plantes à faibles et à fortes intensités lumineuses ?

- en quoi la modulation de l'intensité lumineuse permettrait-elle de mieux connaître les mécanismes de la croissance rythmique ?

***À l'obscurité, le bourgeon terminal est le territoire dominant, contrairement à ce qui se passe à la lumière.  
La croissance rythmique est déstabilisée, elle devient continue***

Deux groupes de plantes sont observés, qui ont en commun la suppression de la période de repos séparant la première vague de la deuxième. Ces repos correspondent, en fait, à la lumière, à une suspension temporaire des capacités à s'allonger des entre-nœuds préformés dans le bourgeon terminal. Autrement dit, à l'obscurité l'allongement est ininterrompu, seule varie sa vitesse. Dans le premier groupe, la limite entre le premier et le deuxième flush est marquée seulement par une diminution de longueur de la feuille dont l'entre-nœud sous-jacent ne s'allonge pas. Dans l'autre groupe, la vague initiale a une croissance prolongée et se termine par la mise en place d'ensembles écailleux associés à des entre-nœuds très courts.

Bien que les 2 expressions du rythme soient modifiées, la plus touchée est l'expression temporelle. L'expression spatiale peut encore se manifester, comme dans le second groupe. Elle résulterait de corrélations intra-apicales selon un schéma développé par Fulford (1965), Neville (1968), Champagnat *et al* (1986). Ainsi, la transformation d'une feuille à limbe entier en une feuille écailleuse serait la conséquence de l'accumulation des ébauches foliaires dans un bourgeon, concomitante d'une impossibilité d'allonge-

ment des entre-nœuds. À l'obscurité, cette situation serait modifiée, l'allongement est privilégié et l'inhibition de la différenciation en feuilles à limbes entiers conduisant à des ensembles écailleux est partiellement levée.

L'interprétation des faits observés pourrait être envisagée, mais les expériences restent à faire, en terme d'allocation en glucides solubles provenant des réserves cotylédonnaires. Cette allocation est à la base des disponibilités énergétiques au niveau des ensembles en croissance et en différenciation constitutifs de l'axe aérien. À l'obscurité, la prédominance du bourgeon terminal est mise en évidence par la [ $^{14}\text{C}$ ]-DMO. L'intérêt de la DMO en tant que marqueur de territoires cellulaires aptes à la croissance, voire de puits, a été souligné à plusieurs reprises dans des situations de dormance (Gendraud et Lafleur, 1983; Auriac, 1987; Pezet-Si-Mohamed, 1987; Candelier, 1989) et lors de l'étude de la croissance rythmique endogène (Alatou *et al*, 1989; Barnola *et al*, 1990; Parmentier *et al*, 1991). À l'obscurité, la seule source de nutriments organiques est constituée par les réserves cotylédonnaires. Les résultats obtenus avec la DMO montrent qu'ils devraient être utilisés au niveau du bourgeon terminal, plus qu'au niveau des autres ensembles examinés, feuilles et portion d'axe sous-jacente au bourgeon terminal. À la lumière, nous avons montré (Alatou *et al*, 1989) que la situation est tout autre : les feuilles et les tissus de l'axe dépassent le bourgeon terminal en possibilités de rétention intracellulaire de la DMO, ils le concurrenceraient donc au plan trophique. Au contraire, à l'obscurité la prédominance du fonctionnement gemmaire étant privilégiée, l'extension des entre-nœuds initiés serait toujours possible et serait à la base de la croissance continue observée.

**Les expériences de transfert à l'obscurité à 25°C ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ) de plantes cultivées initialement en jour long, à la même température, avec retour dans les conditions initiales, montrent que seule l'expression temporelle du rythme est profondément affectée**

Le résultat montre la stabilité de l'expression spatiale et les possibilités de modulation de l'expression temporelle. Lorsque les plantes entrent en repos, le passage à l'obscurité provoque un allongement important de ce repos. En revanche, le même traitement effectué quand les plantes entament une nouvelle vague de croissance raccourcit le temps de repos. La prolongation est beaucoup plus importante que le raccourcissement obtenu. Le temps de repos par rapport à des témoins toujours cultivés à la lumière est, dans un cas, multiplié par un facteur 3 à 4 alors qu'il est divisé par un facteur 2 dans l'autre cas. L'effet est d'autant plus remarquable que la phase de repos de la vague suivante, qui intervient entièrement à la lumière, est modifiée dans le même sens. Les 2 stades auxquels sont effectués les traitements ne sont séparés que par 6 jours, ce qui prouve que l'état physiologique des plantes évolue très rapidement au cours de la vague de croissance. La tendance à une croissance continue par diminution du temps d'arrêt de l'élongation a lieu lorsque la plante aborde une nouvelle phase de croissance, au moment où l'accessibilité des nutriments au bourgeon est la plus forte (Barnola *et al*, 1986).

De plus, les 2 stades où les transferts ont lieu, au plan de l'énergétique cellulaire, ont des caractéristiques opposées (Barnola *et al*, 1986; Alatou *et al*, 1989). En effet, au début du repos, le bourgeon terminal présente une difficulté à synthétiser des composés adényliques et non adényli-

ques. À l'inverse, les capacités pour cette synthèse sont fortes lors de la reprise de croissance de la vague. Il est vraisemblable que l'énergétique cellulaire soit en rapport avec les variations de l'allocation des glucides. Il est donc logique de penser à un rapport de la croissance rythmique avec les glucides. L'hypothèse avait été évoquée par Champagnat *et al* (1968) et le développement de nouvelles techniques biochimiques d'étude permettent actuellement de mieux la préciser.

**Les transferts à la lumière, au début du développement de la deuxième vague de croissance, de chênes pédonculés cultivés à l'obscurité, montrent que de très faibles intensités lumineuses restaurent la croissance rythmique**

Le transfert à la lumière, sous des intensités de 5 et 1,8  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  entraîne une augmentation du temps de repos, la réduction en longueur du troisième étage, un accroissement du nombre d'écailles et la diminution du nombre de limbes assimilateurs de ce troisième étage. Lorsque le retour à la lumière a lieu dans les conditions de culture des témoins, sous une intensité de 81  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , aucune des modifications précédentes n'est notée. La croissance est similaire à celle des témoins, excepté un raccourcissement en longueur de l'étage obtenu, sans modification de la succession entre-nœuds longs/entre-nœuds courts. Les relations à l'allocation glucidique et à l'énergétique cellulaire sont à l'étude.

Le fait que la croissance rythmique du chêne se manifeste sous un éclaircissement de très faible intensité serait à approfondir, en liaison avec la qualité de la lumière et notamment par rapport aux radiations rouge clair et rouge sombre, comme cela a été réalisé dans l'étude de la croissance

rythmique d'autres espèces ligneuses (*Terminalia superba* : Maillard *et al*, 1987; *Ginkgo biloba* : Flesch et Jacques, 1991).

Au total, la lumière, non seulement en intensité mais aussi en durée et vraisemblablement en qualité, nous apparaît être un facteur primordial de la croissance du chêne. Cette situation, à notre avis, est en accord avec la manifestation soutenue d'un rythme de croissance endogène qui en fait l'espèce la plus tropicalisée des arbres des zones tempérées (Champagnat et Lamond, 1979). Des travaux anciens ont, en outre, montré que le jour court provoque la suspension de la croissance mais que la reprise du développement intervient dès que des conditions de jour long sont rétablies (Nitsch, 1957). Une remarque est à faire : dans les conditions naturelles, au moment de la période d'entrée en dormance, au niveau du bourgeon terminal du chêne pédonculé, un plus grand nombre d'ensembles foliaires écailleux, jusqu'à 12 en moyenne, est mis en place. Il est beaucoup plus élevé que celui observé au niveau de ce même bourgeon entre deux pousses de la Saint-Jean. Cela traduit une inhibition accentuée de la croissance dont les causes sont à rechercher pour une part dans la diminution de l'éclaircissement. Mais dans les conditions naturelles, il ne faut pas dissocier cet effet d'un autre facteur qui est la diminution des températures. En effet, même lorsque nous avons fortement augmenté le temps de repos à 25°C, le nombre d'ensembles écailleux ne s'est pas élevé. Par rapport aux conditions naturelles, nous n'avons modulé que l'intensité lumineuse sans jouer sur des variations de températures et notamment sans introduire des températures fraîches ou basses dans le cycle journalier.

Chez des ligneux, des travaux récents montrent l'importance de la longueur de la photopériode dans la modulation de l'expression temporelle du rythme endogène de croissance, que ce soit chez des es-

pèces où le rythme est très net (bruyère cultivée *in vitro* : Viémont et Beaujard, 1991; Rhododendron : Beaujard *et al*, 1991), ou chez des espèces où il est moins évident (*Gleditsia* : Aillaud *et al*, 1989). L'approfondissement en cours des mécanismes, par la recherche de marqueurs biochimiques, devrait contribuer à la compréhension de la croissance rythmique endogène et de ses rapports à la dormance (Beaujard *et al*, 1991).

***La culture du chêne pédonculé sous une forte intensité lumineuse n'entraîne pas de modification du rythme endogène de croissance mais provoque une levée partielle de la dominance apicale et la croissance des axillaires proches du bourgeon terminal***

La croissance des axillaires est limitée car la pousse issue du bourgeon terminal reste dominante. La réaction à une forte intensité lumineuse rappelle celle obtenue lorsque les troncs des chênes pédonculés sont, à la suite d'une pratique de sylviculture, brutalement exposés à la pleine lumière (Roussel, 1972). Elle rappelle également la réaction communément observée lorsque des chênes se développent isolément. Nos résultats mettent en évidence l'importance, dans ce processus de levée de la dominance apicale, de la durée et de l'intensité de la lumière. Chez *Terminalia superba* (Maillard, 1987), des éclaircissements de forte intensité appliqués sur un temps long donnent des résultats similaires.

En fait, nos cultures reçoivent une solution nutritive assez riche en azote. Il y a très certainement une conjonction entre le niveau nutritionnel et l'éclaircissement fort qui conduit à la morphogenèse observée. Chez le chêne sessile, des travaux ont en effet montré qu'un apport élevé en azote

favorise la mise en place d'une ramification subapicale (Harmer, 1989). L'accent est mis ainsi sur l'importance des régulations trophiques quant à l'expression de la dominance apicale. Les résultats apparaissent proches de ceux analysés classiquement chez les herbacées (Migniac, 1974; Crabbé, 1987). C'est d'ailleurs ce type d'interactions entre facteurs trophiques qui est mis à profit chez des ligneux horticoles pour contrôler leurs formes (rhododendron : Beaujard *et al*, 1991). L'apparition des ramifications chez un arbre est, selon Edelin (1991), un processus fondamental de son développement. Pour cet auteur, les premières ramifications ne subsistent pas et caractérisent la phase de jeunesse du végétal. Leur conservation serait une étape décisive de l'accomplissement du programme architectural. Selon nous, il n'y a pas de raison de penser que les mécanismes qui conduisent à l'apparition des ramifications ne soient pas les mêmes, qu'elles subsistent ou non, leur pérennité étant un autre problème.

## CONCLUSION

L'étude du rythme endogène de croissance en rapport avec l'influence de la lumière en durée et intensité permet de préciser des caractéristiques physiologiques du rythme, proches de son déterminisme.

Notre approche reste encore partielle puisque d'autres mécanismes explicatifs sont mis en avant avec d'autres végétaux ligneux : gestion de l'eau (hévêa : Hallé et Martin, 1968; cacaoyer : Borchert, 1973; Vogel, 1975), influence de l'azote minéral (bruyère cultivée *in vitro* : Viémont et Beaujard, 1989; chêne pédonculé cultivé *in vitro* : Favre et Juncker, 1989), action des régulateurs de croissance (acide abscissique : Mialoundama, 1991; cytokinines : Maillard, 1987), combinaison entre

des périodes de rythmes endogènes différents pour le système aérien et pour le système racinaire (Millet *et al*, 1991). Il n'est pas de notre propos de discuter dans le cadre de cette publication des différentes hypothèses, mais le rappel que nous en faisons montre finalement que, comme tout processus de développement, la croissance rythmique endogène des végétaux ligneux est un phénomène complexe qui ne pourra être compris que par le développement de voies de recherche diversifiées.

En ce qui nous concerne, les résultats montrent très nettement que les expressions du rythme, temporelle et spatiale, sont influencées par la lumière. Il apparaît finalement que le rythme dépend tout à la fois de corrélations à longue distance intervenant au niveau de l'expression temporelle, et de corrélations à courte distance proches du bourgeon et intra-apicales (Champagnat *et al*, 1986; Barnola *et al*, 1986, 1990; Alatou *et al*, 1989). Les corrélations à courte distance extra- et intragemmaires seraient à la base de l'expression spatiale, ce qui pourrait en expliquer la plus forte stabilité observée dans les diverses situations expérimentales testées alors que l'expression temporelle apparaît beaucoup plus sujette à modulation.

Des recherches sont en cours (Parmentier, thèse en cours) pour préciser quel est le rapport entre l'allocation glucidique et les corrélations considérées. En effet, des travaux sur l'alisier (Barnola et Parmentier, 1992) nous font penser qu'elle intervient dans les corrélations à longue distance. L'étude réalisée en faisant varier les intensités lumineuses le suggère également. Il serait cependant trop simple de penser qu'une seule catégorie de molécules organiques soit en cause. En réalité, l'essentiel paraît se jouer et cette étude le montre encore, dans l'accessibilité, facilitée ou non, des éléments nécessaires à la croissance au niveau du bourgeon terminal tou-

jours apte à les utiliser pour son fonctionnement.

## RÉFÉRENCES

- Aillaud G, Al Ibrahim A, Neville P (1989) Influence de la durée de l'exposition en jours courts sur la dormance des bourgeons de *Gleditsia triacanthos* L. *Ann Sci For* 46s, 236s-241s
- Alatou D, Barnola P, Lavarenne S, Gendraud M (1989) Caractérisation de la croissance rythmique du chêne pédonculé. *Plant Physiol Biochem* 27(2), 275-280
- Auriac MC (1987) Contribution à l'étude de la pénétration des sucres dans les cellules accumulatrices chez le crosne du Japon (*Stachys sieboldii* Miq). Thèse doctorat université, université de Clermont-Ferrand, 138 p
- Barnola P, Crochet A, Payan E, Gendraud M, Lavarenne S (1986) Modification du métabolisme énergétique et de la perméabilité dans le bourgeon apical et l'axe sous-jacent au cours de l'arrêt de croissance momentané de jeunes plants de chêne. *Physiol Vég* 24, 307-314
- Barnola P, Alatou D, Lacoine A, Lavarenne S (1990) Étude biologique de la croissance rythmique du chêne pédonculé (*Quercus robur* L). Effets de l'ablation de feuilles. *Ann Sci For* 21, 619-631
- Barnola P, Durand P, Parmentier C (1993) Recherches préliminaires sur la croissance rythmique endogène et la morphogenèse de l'alisier torminal. *Rev For Fr* 3, 361-278
- Beaujard F, Frustec J, Viémont JD, Denoël C (1991) Développement végétatif chez les rhododendrons ornementaux et contrôle expérimental de la forme. *Naturalia monspeliensia* hors-série, 397-415
- Borchert R (1973) Simulation of rhythmic tree growth under constant conditions. *Physiol Plant* 29, 173-180
- Candelier P (1989) Étude comparée des effets du froid et de l'éthanol sur la dormance de tubercules de topinambour (*Helianthus tuberosus* L) : évolution de quelques paramètres biochimiques. Thèse université, université de Clermont-Ferrand, 121 p

- Champagnat P, Champagnat M, Loiseau M (1968) *Croissance rythmique du chêne*. Film Éditions cinématographiques CNRS
- Champagnat P, Lamond L (1979) Contribution à l'étude biologique du chêne (*Quercus pedunculata* Ehrh) et du hêtre (*Fagus sylvatica* L). Compte rendu de fin d'étude contrat DGRST n° 76.7.0543-77.7.1135
- Champagnat P, Payan E, Champagnat M, Barnola P, Lavarenne S, Bertholon C (1986) La croissance rythmique de jeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes. *Naturalia monspeliensis* hors-série, 303-337
- Crabbé J (1987) *Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative*. IRSIA, Bruxelles, 116 p
- Edelin C (1991) Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux. Le concept de plan d'organisation. *Naturalia monspeliensis* hors-série, 127-154
- Favre JM, Juncker B (1989) Variations in expression of episodic growth by *in vitro* cultured shoots of oak (*Quercus robur* L). *Ann Sci For* 46s, 206s-210s
- Flesch V, Jacques M (1991) Croissance de jeunes *Ginkgo biloba* L en conditions contrôlées. *Naturalia monspeliensis* hors-série, 602-603
- Fulford RM (1965) The morphogenesis of apple buds. I. The activity of the apical meristem. *Ann Bot* 29, 167-180
- Gendraud M, Lafleuriel J (1983) Caractéristiques de l'absorption du saccharose et du tétraphénylphosphonium par les parenchymes de tubercules de topinambour (*Helianthus tuberosus* L) dormants et non dormants, cultivés *in vitro*. *Physiol Vég* 21, 1125-1133
- Hallé F, Martin R (1968) Étude de la croissance rythmique de l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Mull Ay Euphorbiacées crotonoïdés). *Adansonia* 2-8, 475-503
- Harmer R (1989) Some aspects of bud activity and branch formation in young oak. *Ann Sci For* 46s, 217s-232s
- Klebs G (1917) Über das Verhältniss von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. *Biol Zentralbl* 37, 373-415
- Kurkdjian A, Guern J (1978) Intracellular pH in higher cells. Improvement in the use of the 5,5'-dimethylloxazolidine [2-<sup>14</sup>C], 4-dione distribution technics. *Plant Sci Lett* 11, 337-344
- Lavarenne-Allary S (1965) Recherches sur la croissance des bourgeons de chênes et de quelques autres espèces ligneuses. *Ann Sci For* 22(1), 1-203
- Lavarenne S (1969) Déterminisme d'une croissance continue chez le chêne. *CR Acad Sci Paris* 269, 2099-2102
- Maillard P (1987) Étude du développement végétatif du *Terminalia superba* Englers et Diels en conditions contrôlées : mise en évidence de rythmes de croissance. Thèse, université de Paris-VI, 205 p
- Maillard P, Jacques M, Migniniac E, Jacques R (1987) Croissance de jeunes *Terminalia superba* en conditions contrôlées. *Ann Sci For* 44(1), 67-84
- Mialoundama F (1991) Croissance rythmique des systèmes racinaire et caulinaire chez *Gnetum africanum* Welch. *Naturalia monspeliensis* hors-série, 319-325
- Miesch R (1990) Morphogenèse de 2 espèces à feuilles composées pennées, *Guarea guidonia* (L) Sleumer (Méliacée) et *Lycopersicum esculentum* Miller cv (Solanacée); potentialités exprimées et enseignements phyllogénétiques. Thèse doctorat Sci Nat, université de Strasbourg, 166 p
- Migniniac E (1974) Quelques aspects morphologiques, physiologiques et biochimiques de la dominance apicale. *Physiol Vég* 12, 689-720
- Millet B, Bonnet B, El-Morsy AW (1991) Le fonctionnement rythmique des végétaux ligneux. *Naturalia monspeliensis* hors-série, 295-317
- Neville P (1968) Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. I. Mise en évidence expérimentale des corrélations jouant un rôle dans la morphogenèse et la croissance des bourgeons et des tiges. *Ann Sci Nat Bot* 9, 433-510
- Nitsch P (1957) Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc Am Soc Hort Sci* 70, 512-525
- Parmentier C, Barnola P, Maillard P, Lavarenne S (1991) Étude de la croissance rythmique du chêne pédonculé, influence du système racinaire. *Naturalia monspeliensis* hors-série, 327-343
- Pezet-Si-Mohamed Y (1987) Caractérisation des potentialités morphogènes du châta-

- gnier (*Castanea sativa* Miller). Distribution et possibilités de translocation des réserves solubles et insolubles associées à des gradients de pH intracellulaires. Thèse doctorat université, université de Clermont-Ferrand, 62 p + fascicule figures
- Roussel L (1972) *Photologie forestière. Monographies de botanique et de biologie végétale*. Masson et Cie, Paris, 132 p
- Viémont JD, Beaujard F (1989) Les bruyères *in vitro*. VIII. Évolution du pH du milieu de culture et morphogenèse de l'*Erica X darleyensis* (B). Relation entre l'absorption et les phases de la croissance rythmique. *Can J Bot* 67(1), 161-166
- Viémont JD, Beaujard F (1991) Contribution de la culture *in vitro* d'une bruyère à l'étude de la croissance rythmique. *Naturalia monspeliensia* hors-série, 672-673
- Vogel M (1975) Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café Cacao Thé* 19, 265-290