50376
1986
83

N° d'ordre : 695

50376
1986
83

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE FLANDRES ARTOIS

pour obtenir le titre de

DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

par

Jean-Paul COUILLEROT

CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT DE LA TOMATE (LYCOPERSICON ESCULENTUM MILL.) : TRANSPORT ET ROLE DES GIBBERELLINES

BIBLIOTHEQUE INTERUNIVERSITAIRE SECTION DE SCIENCES LILLE
BU LILLE

Soutenue le 9 Juillet 1986 devant la Commission d'Examen

M.	R.	BOURIQUET,	Université de Lille,	Président et Rapporteur
Mlle	C.	BULARD,	Université de Nice,	
M.	J.L.	BONNEMAIN,	Université de Poitiers,	Rapporteurs
M.	R.	JEAN,	Université de Lille,	
M.	J.M.	KINET,	Université de Liège,	Examinateurs

Ce travail a été réalisé au Laboratoire de Physiologie Végétale de l'Université des Sciences et Techniques de Lille I-Flandres-Artois. Je suis heureux de remercier Messieurs les Professeurs BONNEMAIN et BOURIQUET pour l'accueil qu'ils m'ont réservé. Il me proposèrent initialement d'étudier les phénomènes d'histogenèse dans les fragments de feuilles d'Endive cultivés "in vitro", comme thème de recherche pour mon Diplôme d'Etudes Approfondies.

Par la suite, Monsieur le Professeur BONNEMAIN me confia l'étude du transport des gibbérellines chez la Tomate. Il a su par son enthousiasme et la clarté de sa réflexion, m'encourager au cours de mes recherches ; ses conseils judicieux m'ont été précieux dans l'orientation et la réalisation de ce travail. Qu'il trouve ici l'expression de toute ma reconnaissance.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur BOURIQUET qui préside notre jury. En 1976, à la suite du départ de Monsieur le Professeur BONNEMAIN pour l'Université de Poitiers, il m'a incité à poursuivre, au sein de son laboratoire, l'étude des gibbérellines, déjà engagée. Je lui sais gré de l'intérêt bienveillant qu'il a toujours manifesté à mon égard, de ses encouragements et des moyens qu'il a mis à ma disposition.

Ma reconnaissance s'adresse également

à Mademoiselle le Professeur BULARD qui a bien voulu juger notre travail et accepter de faire le rapport de thèse.

à Monsieur le Professeur JEAN et à Monsieur le Docteur KINET qui ont spontanément accepté de participer à ce jury.

Mes remerciements vont aussi à mes Collègues et aux Membres du Personnel du Laboratoire de Physiologie végétale de Lille et de Poitiers, pour l'aide qu'ils m'ont apportée. Il m'est agréable de

de rermercier Madame JOVENIN pour son dévouement et la réalisation de ce mémoire.

Mes remerciements vont encore à tous ceux qui, au cours de stages effectués à Besançon (Laboratoire du Professeur DUBOUCHET) et à Clermont-Ferrand (Laboratoire du Professeur COURDUROUX) m'ont fait bénéficier de leur expérience.

Enfin je tiens tout particulièrement à exprimer ma reconnaissance à Messieurs CARON et YI,à qui je dois plusieurs années de collaboration efficace et amicale.

A ma femme, à mes enfants, à mes parents.

TABLE DES MATIERES

Page

INTRODUCTION 1

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

I - LES SITES DE SYNTHESE DES GIBBERELLINES 3

A - L'apex des tiges et les très jeunes feuilles 4

B - Les racines 5

C - Les organes floraux 7

D - Les fruits 9

E - Les graines en germination 12

II - TRANSPORT ET DISTRIBUTION DES GIBBERELLINES DANS LA PLANTE 13

A - Dans les plantes entières 13

1. Les gibbérellines endogènes 13

a. Les gibbérellines en provenance de jeunes fruits 13

b. Les gibbérellines en provenance de racines 14

c. Les gibbérellines en provenance des fleurs et des fruits 15

2. Les gibbérellines exogènes 15

a. Appliquées sur les feuilles 15

b. Appliquées sur la tige 18

c. Absorbées par les racines 19

d. Appliquées sur les fleurs ou sur les fruits 20

B - Dans les fragments d'organes 21

1. Fragments de racines 21

a. Transport longitudinal 21

b. Transport latéral 21

2. Fragments de tiges et pétioles 22

a. Transport longitudinal 22

b. Transport latéral 24

MATERIEL ET METHODES

I - MATERIEL VEGETAL 26

II - CONDITIONS DE CULTURE 29

III - LES GIBBERELLINES MARQUEES 29

IV - TECHNIQUES D'APPLICATION DES GIBBERELLINES MARQUEES 30

A - Sur plante entière 30

B - Sur des fleurs et des fruits cultivés "in vitro" 31

Page

V - RECOLTE DU MATERIEL VEGETAL 31

VI - ANALYSE DU DEPLACEMENT DES TRACEURS 31

A - Mesure de la radioactivité présente dans les tissus 31

B - Autoradiographies 32

C - Nature des molécules marquées transportées 32

VII - ANALYSE DES GIBBERELLINES ENDOGENES : TESTS BIOLOGIQUES 35

A - Extraction des gibbérellines 35

B - Tests biologiques 37

1. Test albumen d'Orge 37

2. Test Laitue 37

VIII - MESURE DES SURFACES FOLIAIRES 38

IX - TECHNIQUES D'ANALYSES BIOCHIMIQUES ET DOSAGES 38

A - Dosage des pigments plastidaux 38

B - Dosage des sucres réducteurs 38

1. Extraction 38

2. Dosage 39

C - Dosage de l'amidon 39

D - Mesure de l'activité invertasique soluble 40

E - Composés azotés 40

RESULTATS

PREMIERE PARTIE : GIBBERELLINES ET JEUNES PLANTES 41

I - TRANSPORT ET DEVENIR DES GA_3 $|^{14}C|$ et GA_1 $|^{3}H|$ dans les jeunes plantes 41

A - Transport à partir des feuilles 41

1. Feuilles très jeunes 41

a. Application de GA_3 $|^{14}C|$ 41

b. Application de GA_1 $|^{3}H|$ 44

2. Feuilles achevant leur croissance 46

3. Feuilles ayant terminé leur croissance 47

4. La 7e feuille à différents stades de son développement 47

B - Transport à partir des racines 49

1. Application de GA_3 $|^{14}C|$ 49

2. Application de GA_1 $|^{3}H|$ 50

C - Nature des molécules tritiées transportées 52

1. Protocole expérimental 52

2. Résultats 53

a. Après application sur les jeunes feuilles 53

a_1. Application de GA_3 $|^{14}C|$ 53

Page

a_2. Application de GA_1 $|^3H|$ 54

b. Après application sur les racines 55

b_1. Application de GA_3 $|^{14}C|$ 55

b_2. Application de GA_1 $|^3H|$ 57

II - LES GIBBERELLINES DANS LE FEUILLAGE DES JEUNES PLANTES 57

A - Les gibbérellines endogènes du feuillage 57

1. Conditions expérimentales 57

2. Résultats 58

B - Analyse de l'activité gibbérellinique du liquide de guttation des plantes témoins 60

1. Protocole expérimental 60

2. Résultats 60

C - Répercussions foliaires de l'absorption racinaire de GA_3 61

1. Conditions expérimentales 61

2. Résultats 61

a. Modifications d'ordre morphologique 61

b. Modifications d'ordre biochimique 63

DEUXIEME PARTIE : GIBBERELLINES ET PLANTES EN FLORAISON 66

I - TRANSPORT DE GIBBERELLINES 66

A - Transport dans les fleurs isolées 66

1. La GA_1 $|^3H|$ 66

a. Conditions expérimentales 66

b. Résultats 67

2. Les gibbérellines endogènes 69

a. Conditions expérimentales 69

b. Résultats 70

B - Transport dans la plante entière 72

1. Conditions expérimentales 72

2. Résultats 72

a. Transport à partir des fleurs 72

b. Transport à partir des jeunes feuilles 73

II - EFFETS DE L'APPLICATION de GA_3 DANS LES FLEURS DE LA PREMIERE INFLORESCENCE 73

A - Conditions expérimentales 73

B - Résultats 74

III - CONSEQUENCES DE LA SUPPRESSION DES FLEURS DE LA PREMIERE INFLORESCENCE 75

Page

IV - EFFETS DE LA SUPPRESSION DES FLEURS ET DE L'APPLICATION DES REGULATEURS DE CROISSANCE SUR LE PEDONCULE FLORAL 76

A - Conditions expérimentales 76

B - Résultats 76

TROISIEME PARTIE : GIBBERELLINES ET FRUCTIFICATION 77

I - TRANSPORT DES GIBBERELLINES 77

A - Transport dans les fruits isolés 77

1. La GA_1 $|^3H|$ 77

a. Conditions expérimentales 77

b. Résultats 78

2. Les gibbérellines endogènes 80

B - Transport de la GA_1 $|^3H|$ dans la plante entière 81

1. Plantes présentant de très jeunes fruits sur la 1e hampe fructifère 81

a. Conditions expérimentales 81

b. Résultats 81

2. Plantes présentant une hampe fructifère et une ou plusieurs hampes sus-jacentes portant des fleurs ou des fruits 83

a. Protocole expérimental 83

b. Résultats 83

II - EFFETS DE L'APPLICATION DE GA_3 DANS UN JEUNE FRUIT DE LA PREMIERE HAMPE 86

A - Protocole expérimental 86

B - Résultats 87

III - LOCALISATION DES GIBBERELLINES DANS LES FRUITS ET LES GRAINES 87

A - Distribution dans les fruits 87

1. La GA_3 $|^{14}C|$ 87

a. Protocole expérimental 87

b. Résultats 88

2. Les gibbérellines endogènes 91

a. Protocole expérimental 91

b. Résultats 91

B - Distribution dans les graines 92

1. La GA_3 $|^{14}C|$ 92

a. Protocole expérimental 92

b. Résultats 93

Page

2. La GA_1 $|^3H|$ 94
a. Protocole expérimental 94
b. Résultats 94
3. Les gibbérellines endogènes extractibles 95
a. Protocole expérimental 95
b. Résultats 95

QUATRIEME PARTIE : GIBBERELLINES ET GERMINATION 97

I - CROISSANCE DES PLANTULES ISSUES DE GRAINES PROVENANT DE FRUITS AYANT RECU DE LA GA_1 $|^3H|$ 97

A - Protocole expérimental 97

B - Résultats 97

II - EFFETS DE L'ELIMINATION DES TEGUMENTS DES GRAINES 99

III - LOCALISATION DE LA RADIOACTIVITE DANS LES PLANTULES 100

IV - NATURE DES MOLECULES RADIOACTIVES CIRCULANT DANS LES PLANTULES 102

CINQUIEME PARTIE : REJET ET IMMOBILISATION DE GIBBERELLINES 105

I - REJET DE GIBBERELLINES 105

A - L'exsudation racinaire 105

1. Par les jeunes plantules issues de graines prélevées dans les fruits ayant reçu de la GA_1 $|^3H|$ 105
a. Protocole expérimental 105
b. Résultats 105
2. Par des plantes au stade 10-11 feuilles 106
a. Protocole expérimental 106
b. Résultats 106

B - L'eau de lavage des feuilles 108

1. Protocole expérimental 108
2. Résultats 108
a. L'eau de lavage des feuilles de plantes ayant reçu de la GA_3 $|^{14}C|$ 108
a_1. Application sur les jeunes feuilles 108
a_2. Application sur les racines 111
b. L'eau de lavage des plantes témoins 112

II - IMMOBILISATION PARIETALE DES COMPOSES TRITIES APRES LA DISTRIBUTION DE GA_1 $|^3H|$ DANS LA PLANTE 113

A - Les composés tritiés non extractibles par le méthanol (80 %) et par l'acétate d'éthyle 113

1. Protocole expérimental 113
2. Résultats 113

Page

B - Composés tritiés liés à la fraction pariétale 115

1. Protocole expérimental 115

2. Résultats 116

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

I - TRANSPORT A PARTIR DES ORGANES VÉGÉTATIFS 120

A - QUEL QUE SOIT LE STADE DE DEVELOPPEMENT DE LA PLANTE, LES JEUNES FEUILLES DE TOMATE EXPORTENT TOUJOURS DES MOLECULES MARQUEES APRES L'APPLICATION DE GA_3 $|^{14}C|$ ET DE GA_1 $|^{3}H|$. CES MOLECULES SONT EXTREMEMENT MOBILES DANS LA PLANTE ET NE PRESENTENT PAS DE TRANSPORT POLARISE. UNE PARTIE AU MOINS DES COMPOSES RADIOACTIFS SEMBLE CIRCULER DANS LA PLANTE SOUS LA FORME DE SUBSTANCES DE TYPE GIBBERELLINIQUE 120

1. Dans les jeunes plantes 120

a. Dans les jeunes plantes de Tomate avant floraison, les jeunes feuilles qui reçoivent de la GA_3 $|^{14}C|$ ou de la GA_1 $|^{3}H|$ sur le limbe, exportent des molécules radioactives dans la plante. 120

b. Au sortir de la jeune feuille donneuse de GA_3 $|^{14}C|$, le mouvement des molécules $-^{14}C$ est initialement descendant. 121

c. La vitesse du mouvement descendant des molécules $-^{14}C$ égale ou supérieure à 4 cm h^{-1}, est considérablement plus importante que celle enregistrée dans les fragments d'organes. 122

d. Le mouvement descendant s'accompagne d'un certain nombre d'évènements, rétention de molécules marquées dans les tissus criblés des jeunes entre-noeuds, prise en charge de traceurs par le courant de transpiration. 123

e. L'analyse du liquide de guttation émis par les pointes foliaires indique qu'une partie au moins de la GA_3 $|^{14}C|$ appliquée sur les jeunes feuilles semble circuler dans la plante sous cette forme, alors que la GA_1 $|^{3}H|$ paraît fortement métabolisée. 125

2. Dans les plantes aux stades floraison et fructification 128

a. Chez les plantes au stade floraison de la 1e inflorescence, l'application de GA_1 $|^{3}H|$ est suivie d'un transport descendant du traceur dans la tige en direction du système racinaire. 128

b. Au stade fructification de la 1e hampe, les jeunes feuilles donneuses de GA_1 $|^3H|$ exportent toujours de faibles quantités de molécules tritiées vers tous les organes de la plante. 129

B - L'APTITUDE DES FEUILLES A EXPORTER DES MOLECULES ^{14}C APRES APPLICATION DE GA_3 $|^{14}C|$, DIMINUE PROGRESSIVEMENT AVEC LEUR DEVELOPPEMENT 129

C - APRES L'ABSORPTION DE GA_3 $|^{14}C|$ ou de GA_1 $|^3H|$ PAR LES RACINES DE TOMATE, LES TRACEURS SONT RAPIDEMENT DISTRIBUES AUX ORGANES AERIENS PAR LE COURANT DE TRANSPIRATION 131

1. Dans les jeunes plantes 131

a. Les gibbérellines absorbées par les racines secondaires intactes sont transportées très rapidement vers les parties aériennes de la plante. 131

b. Contrairement aux applications sur les jeunes feuilles, les traceurs ne semblent pas s'accumuler préférentiellement dans les entre-noeuds de la tige, du moins durant les premières heures. 132

c. La rapidité de l'exportation des traceurs par les racines et la vitesse avec laquelle le ^{14}C et le ^3H gagnent les pointes des folioles, nous font penser que les molécules marquées sont entraînées par le courant de transpiration, localisé dans le xylème. 133

d. Les deux gibbérellines radioactives paraissent davantage métabolisées après absorption racinaire qu'à la suite d'une application foliaire. 134

2. Dans les plantes portant des fruits 135

D - UNE PARTIE IMPORTANTE DES MOLECULES MARQUEES EN PROVENANCE NON SEULEMENT DES RACINES, MAIS AUSSI DES TRES JEUNES FEUILLES EST RETENUE DANS LES FEUILLES ADULTES ET DANS CELLES EN VOIE DE DEVELOPPEMENT. CES MOLECULES S'ACCUMULENT DANS LA POINTE DES LOBES FOLIAIRES. 135

1. La réexportation par voie libérienne paraît faible, si l'on tient compte de la radioactivité relativement modeste des jeunes organes en voie de croissance du sommet de la plante 135

2. Les feuilles adultes, en piégeant des substances de type gibbérellinique, contribuent vraisemblablement à réguler l'expression de certains phénomènes morphogénétiques 136

Page

II - TRANSPORT A PARTIR DES FLEURS ET DES FRUITS 139

A - LES FLEURS DE TOMATE EXPORTENT DES GIBBERELLINES VERS LES AUTRES PARTIES DE LA PLANTE 139

B - LES FRUITS SONT EGALEMENT DES ORGANES EXPORTATEURS DE GIBBERELLINES 141

C - LES FLEURS ET LES FRUITS, CENTRES DE SYNTHESE DE GIBBERELLINES ENDOGENES ET CENTRES EXPORTATEURS, PARTICIPENT A LA REGULATION D'UN CERTAIN NOMBRE DE PHENOMENES MORPHOGENETIQUES, NOTAMMENT A LA REGULATION DES SURFACES FOLIAIRES ET A LA LEVEE DE L'INHIBITION DE CERTAINS BOURGEONS AXILLAIRES 144

III - DISTRIBUTION DES GIBBERELLINES DANS LE FRUIT 147

IV - LES GIBBERELLINES DE LA GRAINE : LEUR ROLE SUR LA GERMINATION ET LE DEVELOPPEMENT DE LA PLANTULE 150

V - LES PLANTES PEUVENT REGULER LEUR CONTENU GIBBERELLINIQUE EN METTANT HORS CIRCUIT UNE PARTIE DES GIBBERELLINES DANS LE FEUILLAGE ET DANS LE SYSTEME RACINAIRE 151

A - Près de 10 % des molécules marquées présentes dans les limbes sont éliminées par une pulvérisation d'eau sur le feuillage de Tomate ayant reçu une application de GA_3 $|^{14}C|$ sur les jeunes feuilles ou sur les racines. Des gibbérellines endogènes "piégées" au niveau du feuillage, sont également entraînées par les eaux de pluie 151

B - Le liquide de guttation ne peut permettre qu'exceptionnellement une élimination de gibbérellines par le feuillage, puisque les gouttelettes se détachent rarement des pointes des folioles 153

C - Les racines rejettent des gibbérellines dans la solution minérale sur laquelle les plantes se développent. 154

ABREVIATIONS

ABA : acide abscissique ; AIA : acide indolyl-acétique ;
CCC : 3- chlorure de 2-chloro-éthyl-triméthylammonium ;
GA_n : gibbérelline A_n ; MF : matière fraîche ; MS : matière sèche

INTRODUCTION

Les gibbérellines (GAs) sont des substances de croissance qui sont décelées chez les Angiospermes, chez les Gymnospermes, chez les Ptéridophytes, chez les Bryophytes, chez les Algues, chez les Champignons mais aussi chez certaines Bactéries (CROZIER et TURNBULL, 1984). On connaît actuellement 71 gibbérellines différentes (YAMANE et al., 1985) parmi lesquelles les GA_1, GA_3, GA_4, GA_7, GA_8, GA_9, GA_{13}, GA_{20}, fréquemment mises en évidence dans les Végétaux supérieurs.

Leur synthèse est possible dans différentes régions de la plante où les divisions cellulaires sont nombreuses, c'est à dire essentiellement dans les jeunes feuilles, dans l'apex des racines, dans les embryons des graines et dans les jeunes organes reproducteurs. Leur transport dans la plante présente généralement peu ou pas de polarité et a lieu essentiellement dans le phloème et le xylème.

Les gibbérellines appliquées sur les plantes supérieures occasionnent de multiples réponses physiologiques. Elles sont capables d'accélérer la croissance des plantes en stimulant par exemple l'élongation des tiges et le développement foliaire de nombreuses espèces, alors que le développement racinaire est souvent réduit. Les gibbérellines favorisent la germination de graines à dormance photolabile ou psychrolabile. Grâce à elles, il est possible d'induire la mise à fleur dès la première année de certaines plantes bisannuelles, mais aussi la floraison de plantes de jours longs cultivées en condition non inductive . Parfois, les traitements peuvent retarder, voire réduire la floraison ; l'expression du sexe des fleurs peut enfin être modifiée chez quelques espèces. Les gibbérellines permettent d'accroître le développement des fruits et d'induire la pathénocarpie (GRAEBE et ROPERS, 1978 ; FLAGG et STONE, 1983 ; NAYLOR, 1984). Les utilisations des gibbérellines dans le domaine agricole sont actuellement variées et les applications potentielles nombreuses (WITTWER, 1978 ; RAPPAPORT, 1979 ; NICKELL, 1982).

Les résultats des travaux concernant le transport des gibbérellines dans les plantes apparaissent très souvent contradictoires. Dans de nombreux cas, ces résultats ne rendent pas compte de l'action à distance d'organes exportateurs de gibbérellines endogènes ou de la promptitude des réponses morphogénétiques dues à une application localisée de la substance de croissance. Dans la plupart des travaux effectués sur le transport des gibbérellines, les méthodes utilisées sont critiquables :

- application de gibbérellines sur des organes dont l'aptitude à la synthèse des gibbérellines endogènes paraît restreinte ou n'a pas été prouvée (feuilles adultes, premiers entre-noeuds de la tige, noeud cotylédonaire),

-utilisation de fragments d'organes très courts (5 mm environ).

Il nous a semblé judicieux de travailler sur des plantes entières et d'analyser le transport à partir d'organes susceptibles de synthétiser et d'exporter des gibbérellines.

L'objectif de notre travail porte essentiellement sur le transport , la distribution et le devenir de deux des gibbérellines de la Tomate après leur application sur des sites de synthèse (jeunes feuilles, racines, fleurs, fruits). La GA_1 et la GA_3 sont utilisées après marquage avec du ^3H ou du ^{14}C. Cette espèce contient en outre de la GA_4, de la GA_7, de la GA_8 et de la GA_9. (BUTCHER, 1963 ; HILL et SELMAN, 1966 ; BAILISS, 1968 ; VAN BRAGT, 1969 ; LOCKARD et al., 1970 ; PEREZ et LACHMAN, 1971 ; ABDEL-RAHMAN et al., 1975 ; DOMIR et CREEK, 1976). Nous nous sommes également intéressé à certaines répercussions d'ordre morphogénétique et biochimique , consécutives à l'application des gibbérellines. Certains aspects du devenir des gibbérellines endogènes sont abordés grâce à l'utilisation de tests biologiques.

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

I - LES SITES DE SYNTHESE DES GIBBERELLINES

Les Végétaux supérieurs contiennent des gibbérellines en quantité plus ou moins importante selon les organes ; les sites de synthèse peuvent être divers, d'autant plus que chaque plante possède souvent plusieurs gibbérellines. SEMBDNER et al. (1980) résument ainsi les étapes de la biosynthèse des gibbérellines.

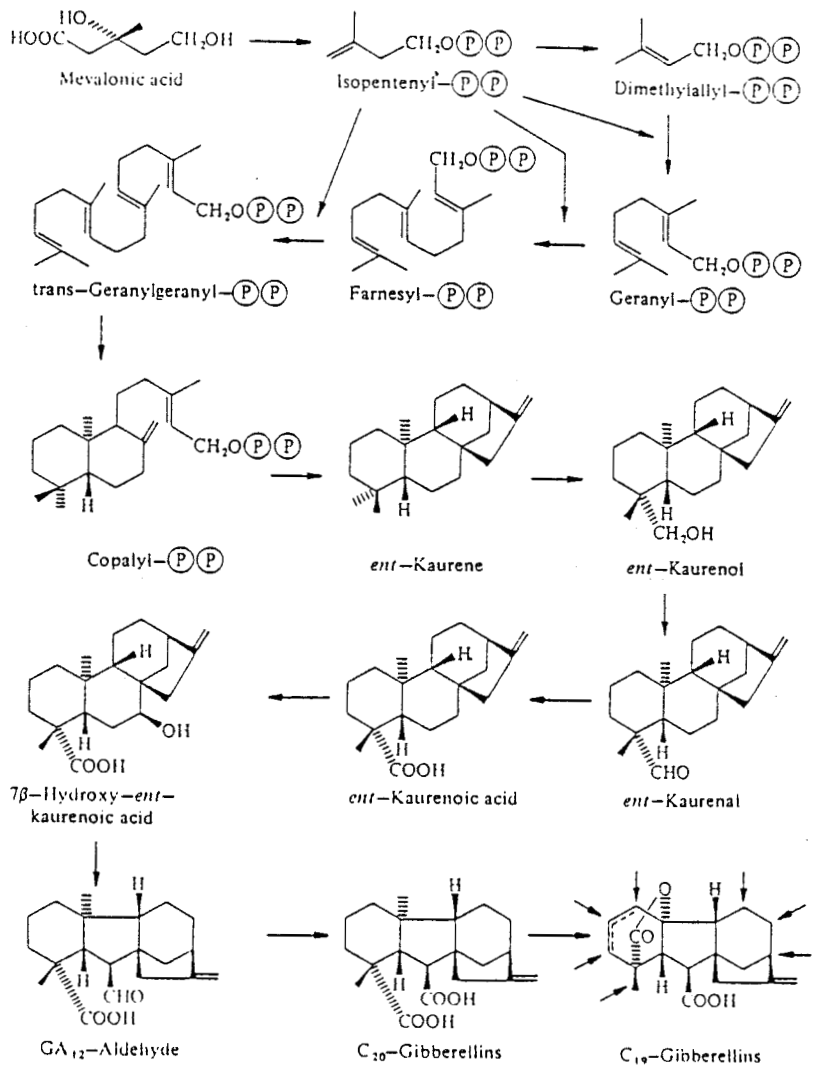


Figure 1 : Biosynthèse des gibbérellines (extrait de SEMBDNER et al., 1980).

BU LILLE

A- L'apex des tiges et les très jeunes feuilles

La présence de gibbérellines dans la région apicale de la plante est signalée chez beaucoup de Dicotylédones : *Malus domestica* (GRAUSLUND, 1972), *Pisum sativum* (JONES et LANG, 1968), *Prunus Avium* (RYUGO et al., 1973), *Trifolium pratense* (STODDART et LANG, 1968), *Phaseolus multiflorus* et *Helianthus annuus* (JONES et PHILLIPS, 1964, 1966 ; PHILLIPS, 1971, 1972 a, 1972 b). En utilisant une technique de diffusion des gibbérellines dans des blocs de gélose, JONES et PHILLIPS (1964, 1966, 1967) concluent que la synthèse semble se situer dans les très jeunes feuilles de *Helianthus annuus* et non dans l'apex proprement dit. L'application sur ces feuilles de 3-chlorure de 2-chloro-éthyl-triméthylammonium (CCC), substance antagoniste de la biosynthèse des gibbérellines, diminue la quantité de gibbérellines diffusant dans la gélose. L'allongement des jeunes entre-noeuds sous-jacents est réduit à la suite de l'ablation des jeunes organes foliaires et il peut être restauré par une application de GA_3 chez *Helianthus annuus*, mais aussi chez *Pisum sativum* (LOCKHART, 1957). Chez cette dernière espèce cependant, l'apport de GA_3 sur l'apex décapité ne permet pas d'obtenir une croissance normale de la tige (VLITLOS et MEUDT, 1957, KURAISHI et MUIR, 1964).

RAILTON et PHILLIPS (1973) montrent que la pointe du coléoptile de *Zea mays* étiolé est également un site de synthèse.

Plusieurs travaux chez les Dicotylédones comme chez les Monocotylédones soulignent la présence de gibbérellines dans les chloroplastes ou dans les étioplastes éclairés avec de la lumière rouge (voir SEMBDNER et al., 1980 et RAILTON et al., 1984). Les plastes semblent être un site de biosynthèse. Des extraits enzymatiques de chloroplastes de *Pisum sativum* (MOORE

et COOLBAUGH, 1976 ; RAILTON et al., 1984), de *Hordeum vulgare*, de *Phaseolus coccineus*, de *Zea mays* (RAILTON et al., 1984) permettent la synthèse de ent-kaurène à partir de précurseurs tels que le géranyl-géranylpyrophosphate (GGPP) ou de copalylpyrophosphate (CPP). Par ailleurs, les chloroplastes de *Brassica oleracea* et de *Hordeum vulgare* synthétisent les gibbérellines A_1 et A_3 à partir de l'acide ent-kaurénoïque (STODDART, 1968 ; 1969). De plus, de nombreux travaux signalent que les chloroplastes sont un site important du métabolisme des gibbérellines (voir RAPPAPORT et ADAMS, 1978 ; CROZIER, 1981 ; RAILTON et al., 1984).

Les étioplastes des jeunes feuilles de *Pisum sativum* peuvent également synthétiser le ent-kaurène à partir du CPP (SIMCOX et al., 1975) et EVANS et SMITH (1976) montrent que des étioplastes de *Hordeum vulgare* produisent des gibbérellines.

Enfin les vacuoles peuvent métaboliser certaines gibbérellines : RAPPAPORT et ADAMS (1978) et KEITH et al. (1982) signalent le métabolisme de la GA_1 en GA_8 dans les vacuoles des feuilles de *Hordeum vulgare*.

B - Les racines

De nombreux travaux mettent indirectement en évidence la possibilité de biosynthèse de gibbérellines dans les racines (voir TORREY, 1976 ; GRAEBE et ROPERS, 1978 ; MOORE, 1979 ; CROZIER, 1981). Des composés gibbérelliniques sont transportés dans la sève ascendante en provenance du système racinaire de beaucoup d'espèces. La production de gibbérellines migrant dans la sève brute de *Helianthus annuus* peut se prolonger dans le temps (1 jour, selon JONES et PHILLIPS, 1967 ; 4 jours selon SITTON et al., 1967). Le CCC diminue le contenu en gibbérellines des racines de *Impatiens glandulifera* et de *Pisum sativum* (REID et CARR, 1967). L'aération des racines joue un rôle important sur la production de gibbérellines transportées via le xylème (PHILLIPS, 1964 ; REID et CROZIER, 1969 ; 1971) ; l'immersion du système racinaire de plants de *Lycopersicon esculentum*

dans le milieu de culture diminue les quantités de gibbérellines exportées vers la partie aérienne dont la croissance est réduite (REID et al., 1969).

Les pointes racinaires de *Helianthus annuus* permettent d'incorporer le [2-^{14}C] mévalonate dans le kaurénol, composé intermédiaire de la chaîne de biosynthèse des gibbérellines (SITTON et al., 1967). JONES et PHILLIPS (1966) précisent que la zone des racines la plus riche en gibbérellines est limitée à une région (3 à 4 mm) de la pointe . MICHNIEWICZ et KRIESEL (1972) font les mêmes constations dans des apex racinaires néoformés sur des boutures de *Salix viminalis*. Enfin les résultats obtenus par BUTCHER (1963) sont en faveur d'une biosynthèse des gibbérellines par des racines de *Lycopersicon esculentum* : cultivées aseptiquement sur un milieu liquide, les racines continuent de rejeter des gibbérellines dans le milieu durant 5 années.

CROZIER et REID (1970, 1971) constatent que la suppression des apex racinaires de *Phaseolus coccineus* ralentit le développement foliaire et entraîne la disparition de la GA_1. Ces auteurs, de même que BOWEN et al. (1973) émettent l'hypothèse que ces racines peuvent être considérées comme un site de conversion de gibbérellines endogènes inactives (les GA_5, GA_{19} et GA_{20} synthétisées par les feuilles) en gibbérellines actives (la GA_1 par exemple) qui sont à leur tour exportées vers le feuillage. Toutefois FRYDMAN et WAREING (1973) n'obtiennent pas des résultats similaires chez *Hedera helix* et RAILTON (1979) n'observe pas de migration vers les racines de la GA_{20} appliquée sur le bourgeon apical de *Phaseolus coccineus*. Les constatations réalisées chez *Salix viminalis* par KRIESEL et MICHNIEWICZ (1974) semblent cependant étayer l'hypothèse de CROZIER et al.: la suppression par des décorticatations annulaires des relations entre les bourgeons et les racines néoformés sur des fragments de tiges affecte la quantité et la qualité des gibbérellines retrouvées dans ces jeunes organes.

Enfin les nodosités provoquées par *Rhizobium* sur les racines de *Lupinus luteus*, de *Phaseolus vulgaris*, de *Pisum sativum* et de *Pterocarpus mursupium* renferment des teneurs en gibbérellines généralement plus élevées que celles décelées dans les racines de ces Légumineuses (RADLEY, 1961 ; DULLAART et DUBA, 1970 ; DANGAR et BASU, 1984). Les nodules portés par les racines d'autres plantes fixatrices d'azote telles que *Alnus glutinosa* présentent également une activité gibbérellinique (HENSON et WHEELER, 1977).

C - Les organes floraux

Les fleurs renferment de nombreuses gibbérellines et les quantités mesurées sont généralement importantes dans l'androcée qui semble être à l'origine de leur synthèse (GRAEBE et ROPERS, 1978).

Dans les fleurs de Dicotylédones, la teneur en gibbérellines croît généralement quelques jours avant l'anthèse puis diminue fortement juste avant l'anthèse ou lors de l'ouverture de la fleur (PHARIS et KING, 1985). MURAKAMI (1973, 1975) signale une brève augmentation du contenu gibbérellinique, 24 heures avant l'anthèse de *Mirabilis jalapa* et de *Pharbitis nil*. L'élévation du contenu gibbérellinique à l'anthèse est encore observé dans les fleurs de *Gaillardia grandiflora* KONING, 1984), de *Juglans regia* (SLADKI, 1972), de *Tulipa gesneriana* (EINERT et al., 1972), de *Rosa cv. Baccara* (ZIESLIN et al., 1979) ou de chatons mâles et femelles de *Salix pendandra* (DAVIES et al., 1985). Chez *Vicia faba* (DATHE et SEMBDNER, 1980), le contenu global en gibbérellines varie peu au moment de l'ouverture de la fleur, ces composés sont redistribués de l'androcée et du périanthe des fleurs fermées, vers le gynécée des fleurs qui s'ouvrent. Le pistil des fleurs de *Pharbitis nil* renferme aussi des quantités notables de gibbérellines (YAMAGUCHI et al., 1982).

Chez un certain nombre d'espèces (*Chrysanthemum morifolium* , JEFFCOAT et COKSHULL, 1972; *Dianthus caryophyllus*, JEFFCOAT et al., 1969 ; *Lilium henryi*, BARENDSE et al., 1970 ; *Mirabilis jalapa*, MURAKAMI, 1975 ; *Petunia hybrida*, BARENDSE et al., 1970 ; *Pharbitis nil*, MURAKAMI, 1973; YAMAGUCHI et al., 1982 ; *Vicia faba*, SPONSEL et al., 1979 ; *Vitis vinifera*, WEAVER et POOL, 1965) les anthères sont les pièces florales les plus riches en gibbérellines et le pollen en contient généralement des quantités importantes (BARENDSE et al., 1970 ; PHARIS et KING, 1985). Il semble que le développement de la corolle soit régulé par les anthères. La suppression par exemple des jeunes étamines de *Glechoma hederacea*, de *Pelargonium hortorum* et de *Dianthus caryophyllus* provoque l'arrêt de la croissance des pétales ; celle-ci peut être rétablie par l'application de gibbérellines (LINDSTROM et WITTWER, 1957 ; PLACK,1957 et 1958 ; JEFFCOAT et al., 1969). Cultivées "in vitro",les fleurs femelles immatures de *Gaillardia grandiflora* (KONING , 1984) et les fleurs de *Lamium amplexicaule* (LORD et MAYERS, 1982) nécessitent la présence de GA_3 pour que leur corolle se développe.

Par ailleurs, le développement de l'ovaire de *Nigella damascena* n'a lieu qu'en présence des étamines ou après l'apport de GA_3 sur des plantes dont les fleurs sont émasculées (GREYSON et RAMAN, 1975).

Chez *Lycopersicon esculentum*, l'application de gibbérellines exogènes permet de maintenir la fertilité du pollen et d'éviter l'avortement des fleurs dans des conditions de faible éclairement (LEONARD et KINET, 1982) ; elle favorise aussi un développement plus important de l'ovaire (SAWHNEY et GREYSON, 1973). Chez des mutants de *Lycopersicon* androstériles pauvres en gibbérellines endogènes et dont le pollen est stérile, l'apport de GA_3 permet de restaurer la fertilité du pollen (SAWHNEY, 1974) ; enfin chez des mutants nains , les très faibles teneurs en gibbérellines endogènes ne permettent pas le développement des fleurs (ZEEVAART, 1984).

Chez les Monocotylédones, les inflorescences contiennent généralement davantage de gibbérellines que les organes végétatifs (*Avena sativa*, KAUFMAN et al., 1976 ; *Oryza sativa*, MURAKAMI, 1983 ; *Saccharum officinarum*, KOSHIOKA et al., 1983 ; KUHNLE et al., 1983 ; *Zea mays* (HEDDEN et al., 1982 ; HEUPEL et al., 1985). Les étamines de *Oryza sativa* renferment 80 % des gibbérellines de l'inflorescence et le contenu gibbérellinique augmente fortement lors de la pollinisation (MURAKAMI, 1983). Chez *Zea mays* au contraire, l'anthèse est caractérisée par de très faibles teneurs dans le jeune épi (ROOD et al., 1980).

Après l'anthèse, l'activité gibbérellinique globale de la fleur diminue le plus souvent (*Juglans regia*, SLADKY, 1972 ; *Lolium perenne*, STODDART, 1965 ; *Tritium sativum*, WHEELER, 1972 ; *Vitis vinifera*, ITO et al., 1969). Si la pollinisation n'intervient pas, la croissance de l'ovaire cesse et la fleur mature s'enrichit en inhibiteurs de croissance (NITSCH et al., 1960 ; THOMPSON, 1961 ; GOODWIN, 1968, 1978 ; EEUWENS et SCHWABE, 1975 ; NAYLOR, 1984).

D - Les fruits

Des gibbérellines très diverses sont en abondance dans les fruits (voir MOORE et ECKLUND, 1975 ; GOODWIN, 1978 ; PHARIS et KING, 1985) et leur biosynthèse, comme celle d'autres phytohormones paraît avoir lieu dans le fruit lui-même. Chez de nombreuses espèces, les très jeunes fruits isolés de la plante un ou deux jours après la fécondation ou après l'induction de la parthénocarpie par des substances de croissance, sont capables de se développer "in vitro" et de parvenir à maturité alors que les milieux de culture ne renferment que des sels minéraux et des sucres (voir NITSCH, 1971 ; GOODWIN, 1978 ; NAYLOR, 1984). Par ailleurs, BALDEV et al. (1965) montrent clairement que des gousses de *Pisum sativum* cultivées en condition aseptique sur un milieu gélosé peuvent être à l'origine de la synthèse des gibbérellines, puisque leur teneur dans les graines augmente environ 300 fois durant la culture. De plus l'introduction de l'AMO-1618, inhibiteur de leur biosynthèse provoque

à la fois une diminution de la croissance des fruits et de leur contenu en gibbérellines. Chez *Pyrus communis* des gibbérellines peuvent quitter les très jeunes fruits par leur pédoncule et être recueillies dans le milieu gélosé sur lequel ils sont cultivés (GIL et al., 1973). Dans les jeunes fruits de *Papaver somniferum*, PONTOVICH et SEDOVA (1976) signalent que la synthèse de ces composés a peut-être lieu dans le placenta où ils sont très abondants.

Ce sont surtout les graines immatures qui présentent les teneurs en gibbérellines les plus importantes. Chez de nombreuses espèces, la croissance des graines est le plus souvent en corrélation avec l'augmentation de la quantité de gibbérellines bioactives (voir KHAN, 1982 ; MURAKAMI, 1985 a et b; PHARIS et KING, 1985). Chez les Angiospermes les teneurs maximales en gibbérellines extractibles sont trouvées lorsque le fruit atteint environ la moitié de son poids frais maximal (MOORE, 1979). De nombreux travaux ont montré que l'embryon est à l'origine de la production de gibbérellines dans les graines (voir BRIGGS, 1973 ; GRAEBE et ROPERS, 1978 ; CROZIER, 1981 ; PHARIS et KING, 1985). Il semble s'agir effectivement d'une biosynthèse plutôt que d'une libération de gibbérellines à partir de formes conjuguées, puisque la production de gibbérellines libres par des embryons isolés est inhibée par le CCC.

Chez *Pisum sativum*, la conversion de l'acide mévalonique en ent-kaurène, un autre précurseur des gibbérellines, a lieu dans les cotylédons (COOLBAUGH et MOORE, 1971 a et b) et les suspensions cellulaires réalisées à partir de ces cotylédons sont également capables de produire les principales gibbérellines de la graine à partir de la GA_{12} (KAMIYA et GRAEBE, 1983). Le métabolisme d'autres gibbérellines par les embryons est encore observé chez *Daucus Carota*, chez *Pimpinella Anisum* (NOMA et al., 1982), chez *Phaseolus vulgaris* (KAMYIA et al., 1984) et chez *Pisum sativum* (INGRAM, 1980). Enfin, la biosynthèse totale des gibbérellines A_4, A_7 et A_9 est réalisée à partir de l'acide -2- ^{14}C mévalonique par des extraits de cotylédons de graines de *Sechium edule* (CECCARELLI et LORENZI, 1983).

Le suspenseur des graines qui recèle des teneurs importantes de gibbérellines (ALPI et al., 1975 ; ALPI et al., 1979) est indispensable au développement "in vitro" des embryons immatures jusqu'au stade cotylédonaire (CIONINI et al., 1976 ; YEUNG et SUSSEX, 1979). De faibles concentrations de GA_3 permettent la poursuite de l'embryogenèse d'embryons dépourvus de suspenseurs mis en culture au stade semi-cordiforme . CECCARELLI et al. (1981) signalent que des cellules de suspenseurs mises en culture "in vitro" sont effectivement capables de transformer un précurseur (l'acide ent-7-α hydroxy-kaurénoïque) en gibbérellines A_1, A_5 et A_8.

Dans les graines de Cucurbitacées (UPPER et WEST, 1967 ; WEST, 1973 ; GRAEBE et al., 1972 ; GRAEBE et al., 1974 a et b ; CECARELLI et LORENZI, 1983 ; GRAEBE, 1984) l'albumen liquide permet l'incorporation de l'acide 2-^{14}C-mévalonique dans les gibbérellines qu'il contient.

Chez de nombreuses Céréales, le scutellum et plus particulièrement l'embryon semblent être à l'origine de la synthèse des gibbérellines des caryopses (voir BRIGGS, 1973 ; GRAEBE et ROPERS, 1978). Toutefois, chez *Secale cereale*, DATHE et SEMBDNER (1978) signalent que la biosynthèse dans l'albumen est probable et les résultats obtenus par MOUNLA (1978) laissent penser que l'albumen peut exporter les gibbérellines vers l'embryon.

Dans les graines qui parviennent à maturité, les gibbérellines bioactives diminuent généralement beaucoup (PHARIS et KING, 1985). Chez *Pisum sativum*, par exemple, les graines matures ne contiennent plus que 10 % environ de la teneur maximale en gibbérellines mesurée dans les graines en cours de développement (ZEUWENS et SCHWABE, 1975 ; INGRAM , 1980 ; SPONSEL, 1983). Dans de nombreux cas, les gibbérellines s'associent à des sucres au fur et à mesure qu'avance la maturation des graines (MOORE, 1979 ; BEARDER, 1980 ; SEMBDNER et al., 1980, BARENDSE et al., 1983).

E - Les graines en germination

Les graines en germination sont très riches en gibbérellines et nombre de travaux signalent que les embryons de Céréales (voir BRIGGS, 1973 ; GRAEBE et ROPERS, 1978 ; CROZIER, 1981) ou de Dicotylédones (SREJOVIC et NESKOVIC, 1973) sont capables de produire des gibbérellines actives. Cette production peut également être observée dans des embryons isolés de la graine. De plus, l'apport de gibbérellines exogènes permet de pallier l'absence d'embryon pour induire la synthèse d'α-amylase dans des graines humidifiées (voir VARNER et HO, 1976 ; GRAEBE et ROPERS, 1978). Toutefois il est encore hasardeux d'affirmer que l'embryon est effectivement à l'origine de la biosynthèse des gibbérellines dans la graine (MOORE, 1979 ; CROZIER, 1981). Les enzymes de caryopses en germination de *Hordeum*, par exemple, ne transforment pas les précurseurs marqués en gibbérellines (MURPHY et BRIGGS, 1973). En fait, l'embryon de ces caryopses contient plusieurs gibbérellines libres (surtout de la GA_1) et de nombreux précurseurs (ATZORN et WEILER, 1983 ; GASKIN et al., 1984). Ces composés, auxquels s'ajoutent éventuellement (selon TREWAVAS, 1982) des gibbérellines provenant de l'hydrolyse par l'embryon de formes conjuguées, paraissent migrer ultérieurement vers la couche de cellules à aleurone Mais il semble que la GA_1 produite en abondance par l'embryon n'agisse qu'indirectement: ATZORN et WEILER (1983) montrent en effet que l'activité α-amylasique n'est pas induite dans les cellules à aleurone par la GA_1, mais par de la GA_4 synthétisée dans les cellules. La GA_1 n'étant pas un précurseur de la GA_4, il est probable que les gibbérellines et leurs précurseurs produi par l'embryon n'aient qu'un effet inductif.

La production de gibbérellines actives par les graines est limitée dans le temps. L'activité gibbérellinique chute après 48 heures de germination chez *Hordeum* (RADLEY, 1967, 1968) et après 24, 48 (GOTO et ESASHI, 1973, 1975) ou 96 heures (DALE et FELIPE, 1968 ; DALE, 1969) chez *Phaseolus vulgaris*.

La synthèse paraît ensuite reprise par les jeunes feuilles du bourgeon de *Pisum sativum* (LOCKHART, 1957 ; JONES et PHILLIPS, 1966-1967) et de *Helianthus annuus* (PHILLIPS, 1971). Chez *Pisum*, VLITLOS et MEUDT (1957) et KURAISHI et MUIR (1964) signalent cependant que la suppression du bourgeon de l'apex des très jeunes plantules ne provoque pas une diminution de la croissance, les cotylédons pouvant alors être une source de gibbérellines nécessaires à un développement normal des plantules (SHININGER, 1972).

II - TRANSPORT ET DISTRIBUTION DES GIBBERELLINES DANS LA PLANTE

A. Dans les plantes entières

1. Les gibbérellines endogènes

a. Les gibbérellines en provenance de jeunes feuilles

Les gibbérellines synthétisées par les jeunes feuilles de *Pisum sativum* et de *Helianthus annuus* provoquent l'élongation des jeunes entre-noeuds sous-jacents, témoignant ainsi d'un transport basipète (LOCKHART, 1957 ; JONES et PHILLIPS, 1966). Une migration acropète semble également décelée chez *Helianthus* puisqu'il y a une réduction de la croissance des très jeunes entre-noeuds lorsque les feuilles en voie de croissance sont supprimées (JONES et PHILLIPS, 1966). Ces résultats qui sont en accord avec ceux déjà obtenus par YEVTUSHENKO (1961) chez *Helianthus* et chez *Nicotiana tabacum*, indiquent que les gibbérellines produites par les jeunes feuilles influencent surtout la croissance des entre-noeuds adjacents et apparemment leur déplacement dans la plante paraît limité.

Des gibbérellines endogènes en provenance de la partie apicale de la plante peuvent cependant se déplacer sur de plus longues distances. HOAD et BOWEN (1968) trouvent en effet une activité gibbérellinique dans le miellat d'aphidiens absorbant la sève phloémienne de tige de *Salix viminalis* (les pucerons étant installés à 30 cm de l'extrémité apicale), mais aussi de *Vicia faba* et de pédoncules floraux de *Taraxacum officinale*. Le siège de ce transport semble donc localisé dans les tubes criblés puisque les pucerons absorbent directement la sève dans les cellules criblées (DIXON, 1975 ; PEEL, 1975). HALL et BAKER (1972) décèlent également des gibbérellines dans l'exsudat phloémien de *Ricinus communis*. Plus récemment, à l'aide d'une technique de radio-immunologie, WEILER et ZIEGLER (1981) mettent en évidence des gibbérellines (surtout de la GA_3 et de la GA_7) dans la sève circulant dans le phloème de *Acer pseudoplatanus*, de *Acer saccharum*, de *Quercus macranthera*, de *Sorbus torminalis* et de *Ulmus carpinifolia*.

b. Les gibbérellines en provenance des racines

Contrairement aux gibbérellines synthétisées par les jeunes feuilles, les gibbérellines en provenance du système racinaire sont surtout transportées dans le xylème.

En effet, l'exsudat du xylème recueilli sur des tiges "décapitées" de très nombreuses espèces herbacées ou ligneuses renferme des gibbérellines (CARR et al., 1964 ; PHILLIPS et JONES, 1964 ; JONES et PHILLIPS, 1966 ; REID et CARR, 1967 ; SITTON et al., 1967 ; SKENE, 1967 ; ATSMON et al., 1968 ; BRISTOW et SIMMONDS, 1968 ; JONES et LACEY, 1968 ; LUCKWILL et WHYTE, 1968 ; MURAKAMI, 1968 ; REID et BURROWS, 1968 ; REID et al., 1969 . ATKIN et al., 1973 ; SWEET et al., 1974 ; DATHE et al., 1978 ; DATHE et al., 1982).

CROZIER et REID (1971) signalent que les racines de *Phaseolus coccineus* semblent être à l'origine de la conversion en gibbérellines actives de gibbérellines inactives produites par le feuillage ; ultérieurement, ces composés actifs sont redistribués dans toute la plante (voir paragraphe I, B). Une fraction des gibbérellines circule dans la sève brute sous forme conjuguée (SEMBDNER et al., 1968; BARENDSE, 1975).

c. Les gibbérellines en provenance des fleurs et des fruits.

Quelques travaux seulement mentionnent l'exportation par les fruits. Les pédoncules des jeunes fruits de *Pyrus malus* (HOAD, 1978) et de *Pyrus communis* (GIL et al., 1973) laissent diffuser des gibbérellines endogènes dans le milieu gélosé sur lequel ils sont cultivés. Selon DENNIS (1976) et HOAD (1978), des gibbérellines, abondantes dans les jeunes fruits de *Pyrus malus*, migrent vers les bourgeons à fleurs proches et empêchent leur floraison au printemps suivant.

2. Les gibbérellines exogènes

a. Appliquées sur les feuilles

. Les jeunes feuilles

Les gibbérellines appliquées sur l'apex des tiges et sur les jeunes feuilles d'un certain nombre d'espèces présentent peu de mobilité dans la plante. Ainsi WEAVER et Mc CUNE (1959) ne constatent pas d'allongement des entre-noeuds situés au-dessus ou au-dessous des jeunes feuilles donneuses de gibbérellines. Après avoir injecté de la GA_1, de la GA_4, de la GA_5 ou de la GA_{20} tritiées dans le bourgeon apical de très jeunes plantes (4 jours de germination) de *Phaseolus coccineus*, NASH et CROZIER (1975) retrouvent plus de 90 % de la radioactivité dans l'apex. Les molécules exportées en 24 heures gagnent seulement les feuilles cotylédonaires. Chez *Pisum sativum*, au même stade de développement moins de 0,05 % de la GA_{20} $|^3H|$ appliquée sur le bourgeon apical quitte ce dernier (RAILTON, 1979). Ce résultat confirme ceux obtenus par Mc COMB (1964) avec de la GA_3 $|^{14}C|$. Une migration basipète aussi limitée, voire inexistante, est encore observée chez *Helianthus annuus* avec de la GA_1 $|^3H|$ et de la GA_3 $|^{14}C|$ (HARTUNG et PHILLIPS, 1974).

D'autres travaux relatent au contraire un transport plus important et généralement basipète à partir des jeunes feuilles. CHIN et LOCKHART (1965) observent une stimulation de la croissance des tiges de *Phaseolus vulgaris* après avoir déposé de la GA_3 sur les jeunes feuilles ou sur l'apex. Dans des plantes de *Pisum sativum*, les GA_1 et GA_5 tritiées déposées sur la tige privée de son apex, migrent vers les jeunes entre-noeuds où elles provoquent une élongation significative (MUSGRAVE et al., 1969) ; la GA_3 $|^{14}C|$ est également distribuée à partir de la plumule dans l'ensemble des organes de plants de 7 jours, y compris dans les racines et les très jeunes feuilles qui apparaissent les jours suivants (MEYER et al., 1982). Chez *Helianthus annuus*, la GA_1 $|^{3}H|$ appliquée sur une jeune feuille subit un transport basipète et 5,87 % du tritium gagne les racines en 24 heures (KAMIENSKA et REID, 1978). La destruction des tissus corticaux et du cambium de la base de la tige réduit spectaculairement la migration vers les racines durant les premières heures ; toutefois après 24 heures de transport, les racines renferment 55 % du tritium mesuré dans le système racinaire de plantes témoins. Si le phloème paraît être le principal tissu responsable du transport basipète dans la tige, d'autres tissus internes au cambium doivent participer au transport chez les plantes privées de tissus corticaux, la moelle ne permettant ici qu'un transport très restreint de la GA_1 $|^{3}H|$.

Lorsque la GA_1 $|^{3}H|$ est déposée sur la 3e jeune feuille de *Triticum aestivum*, la plus grande partie du traceur (80 % environ) reste localisée dans le limbe donneur (STODDART, 1984). La plupart des molécules marquées transitant dans la plante sont décelées dans les jeunes feuilles non émergées (85 %), les autres étant localisées dans les racines. Dans le cas de plantules naines greffées au niveau du mésocotyle sur des plantules normales de *Zea mays*, la GA_3 appliquée sur la première feuille de la plantule normale se déplace dans la greffe naine et provoque la croissance de ses feuilles (KATSUMI et al., 1983).

Chez *Raphanus sativus*, la GA_1 $|^{3}H|$ et la GA_3 $|^{14}C|$ déposées sur les plus jeunes feuilles de la rosette, se déplacent hors du pétiole puis gagnent le tubercule et les racines, mais aussi les autres feuilles. Ultérieurement, une redistribution acropète des

traceurs s'effectue à partir du tubercule en direction du feuillage (CARON, 1985). Chez des plantes aux stades floraison et fructification, les feuilles donneuses de GA_3 $|^{14}C|$ exportent des molécules ^{14}C dans les fleurs et les siliques. CHAILAKIAN et KLOPENKOVA (1972) notent aussi une migration acropète à partir des jeunes feuilles donneuses de gibbérellines, les plus jeunes organes de la partie apicale de la tige de *Perilla nankinensis* ayant une croissance accrue.

Enfin, la GA_1 $|^{3}H|$ injectée dans les cotylédons de jeunes plantes de *Phaseolus coccineus* se déplace rapidement dans le phloème de la racine de façon acropète (HARTUNG et PHILLIPS, 1974).

. Feuilles ayant terminé leur développement

Les gibbérellines $|^{14}C|$ appliquées sur l'une des premières feuilles adultes de *Phaseolus vulgaris* sont rapidement distribuées dans toute la plante, essentiellement dans les organes en développement (ZWEIG et al., 1961). Cependant, la feuille adulte opposée à la feuille donneuse ne reçoit pas le traceur. Chez *Zea mays* (plantes normales et plantes naines), ces auteurs observent un transport lent des gibbérellines $|^{14}C|$ déposées sur la première feuille. La radioactivité a tendance à s'accumuler dans les zones de croissance, excepté le système racinaire. Les différents organes de plantes naines de *Pisum sativum*, et plus particulièrement leurs tissus foliaires en expansion, reçoivent aussi des molécules marquées en provenance des feuilles adultes donneuses de GA_3 $|^{14}C|$ (Mc COMB, 1964). La translocation des molécules ^{14}C présentant des analogies avec celle des glucides, l'auteur, de même que CHIN et LOCKHART en 1965 (chez *Phaseolus vulgaris*) concluent à un transport des gibbérellines dans le phloème.

Chez *Raphanus sativus*, CARON (1985) observe une nette diminution de la capacité des feuilles à exporter la GA_1 $|^3H|$ et la GA_3 $|^{14}C|$, au fur et à mesure qu'elles se développent.

b. Appliquées sur la tige.

Une faible partie de la GA_3 $|^{14}C|$ appliquée sur le premier entre-noeud de *Phaseolus vulgaris* se retrouve dans tous les organes de la plante après 24 heures de migration ; les jeunes feuilles et les racines sont cependant les sites d'accumulation préférentiels des molécules marquées (WATANABE et SCULLY, 1957). Les gibbérellines $|^{14}C|$ appliquées sur le noeud cotylédonaire de cette espèce (ZWEIG et al., 1961) se retrouvent rapidement dans les zones de croissance (apex de tiges et de racines). 72 heures après l'application, la radioactivité diminue dans ces zones, suggérant une redistribution dans la plante. Avec de la GA_1 $|^3H|$ ou de la GA_5 $|^3H|$, MUSGRAVE et al. (1969) observent que le traceur absorbé par le noeud cotylédonaire de *Pisum sativum* s'accumule également dans les entre-noeuds en élongation.

Toutefois, l'analyse par comptage de la distribution de la GA_3 $|^3H|$ appliquée en grande quantité sur le noeud cotylédonaire de *Phaseolus vulgaris* (ASAKAWA et al., 1974) fait apparaître une répartition uniforme du traceur dans la partie aérienne de la plante (80 % dans la tige et 20 % dans la région apicale). Au cours de la croissance, la radioactivité totale de la région apicale reste constante. Ainsi, la gibbérelline présente dans les organes adultes et dans la tige semble immobilisée chimiquement, car elle n'est plus transportée vers les organes jeunes en voie de croissance.

Les gibbérellines appliquées en faible quantité sur la tige se déplacent rapidement vers son apex, entraînées par le courant de transpiration. Cependant, les GA_1, GA_4, GA_5 et GA_{20} tritiées instillées dans l'hypocotyle de *Phaseolus coccineus* sont distribuées non seulement dans la partie aérienne mais aussi dans les racines. La GA_4 $|^3H|$ qui s'accumule tout particulièrement dans le système racinaire est probablement transportée par le phloème (NASH et CROZIER, 1975.

c. Absorbées par les racines

La plupart des études réalisées signalent une migration nette des gibbérellines absorbées par les racines en direction de la partie aérienne de jeunes plantes de diverses espèces (*Avena sativa* avec la GA_4 $|^3H|$: PHARIS et al., 1981 ; *Citrus aurantium* avec la GA_3 $|^3H|$: ALTMAN et MOZES, 1977 ; *Helianthus annuus* avec la GA_1 $|^3H|$: KAMIENSKA et REID, 1978, ou avec la GA_9 $|^3H|$: DYMOCK et REID, 1977 ; *Hordeum distichon* avec la GA_3 $|^{14}C|$: LIEBISCH et al., 1980 ; *Phaseolus vulgaris* avec la GA_3 $|^3H|$: ASAKAWA et al., 1974 ; *Pisum sativum* avec la GA_3 $|^{14}C|$ PROCHAZKA, 1981 ou avec la GA_1 $|^3H|$: PROCHAZKA et JACOBS, 1984 ; *Raphanus sativus* avec les GA_1 $|^3H|$ et GA_3 $|^{14}C|$: CARON, 1985 ; *Zea mays* avec la GA_1 $|^3H|$: DAVIES et RAPPAPORT, 1975). La rapidité du transport de la radioactivité appliquée et les quantités exportées vers la partie aérienne indiquent que le transport des gibbérellines est vraisemblablement lié au courant de transpiration de la plante (GA_1 $|^3H|$: DAVIES et RAPPAPORT, 1975 ; GA_3 $|^3H$ ALTMAN et MOZES, 1977). Une fraction de la GA_1 $|^3H|$ circule dans les jeunes plantes de *Zea mays* sous forme de métabolites de la GA_1 (GA_8, GA_8-glucoside et GA_1 associée à un composé non identifié : DAVIES et RAPPAPORT, 1975). Comme les gibbérellines endogènes, les gibbérellines marquées absorbées par les racines migrent essentiellement dans le xylème. L'endommagement des tissus corticaux et du cambium de la base de la tige de *Helianthus annuus* n'affecte pas la migration vers le feuillage de la GA_1 $|^3H|$ fournie aux racines (KAMIENSKA et REID, 1978).

Les quantités de gibbérellines qui se déplacent à partir des racines semblent sous la dépendance de centres d'appel . Chez de très jeunes plantes de *Pisum sativum*, la GA_1 $|^3H|$ migre très peu vers la tige dont l'apex est supprimé ; la circulation acropète reprend lorsque les bourgeons situés à l'aisselle des cotylédons se développent (PROCHAZKA et JACOBS, 1984).

Chez *Raphanus sativus*, les racines et le tubercule qui reçoivent de la GA_1 $|^3H|$ et de la GA_1 $|^{14}C|$, exportent les traceurs en quantité dans l'ensemble du feuillage, (CARON, 1985). La GA_3 $|^{14}C|$ en provenance du tubercule migre aussi dans la tige qui s'allonge au stade montaison et le traceur est encore retrouvé plus tard dans les organes floraux et les siliques immatures.

Enfin chez des plantes de *Zea mays* naines greffées sur des plantules normales au niveau du mésocotyle, la GA_3 absorbée par les racines de la plantule normale peut franchir la greffe et, sans doute après avoir été métabolisée en GA_1, migrer dans la tige de la plante naine dont les entre-noeuds sont ultérieurement capables de s'allonger (KATSUMI et al., 1983).

d. Appliquées sur les fleurs ou sur les fruits

De nombreux travaux concernant les effets des gibbérellines sur la floraison et sur la fructification sont publiés (voir RAPPAPORT, 1979 ; PHARIS et KING, 1985). Toutefois, nous avons peu de renseignements concernant le transport de ces substances à partir des organes floraux et des fruits.

Chez plusieurs cultivars parthénocarpiques de *Vitis vinifera*, MOTOMURA (1981) constate que les inflorescences exportent vers les feuilles de faibles quantités des GA_3 $|^{14}C|$ et GA_3 $|^3H|$ absorbées par ces fleurs 15 jours avant l'anthèse. WEAVER et Mc CUNE ont déjà signalé en 1959 que les gibbérellines appliquées sur les grappes de *Vitis vinifera* ne doivent pas être transportées vers les extrémités des sarments puisque la croissance de ceux-ci n'est pas accrue.

En 1978, HOAD montre que des gibbérellines endogènes, mais aussi de la GA_3 $|^3H|$ appliquée dans les graines des jeunes fruits de *Pyrus malus* sont exportées hors du pédoncule ; le marqueur de cette gibbérelline est retrouvé en particulier dans les dards qui produisent des fleurs l'année suivante. La GA_9 $|^3H|$ fournie aux graines dans les mêmes conditions ne quitte pas le fruit.

Chez *Raphanus sativus*, CARON (1985) observe une importante migration de molécules - ^{14}C à partir des jeunes siliques. Une migration basipète est notée en direction de la tige, du tubercule et des racines, mais ce sont surtout les autres siliques plus jeunes et situées au-dessous de la silique donneuse qui recueillent plus de 80 % de la radioactivité exportée.

Enfin des épis de *Secale cereale* qui reçoivent de la GA_3 $|^3H|$ 10 jours avant l'anthèse exportent le traceur vers la tige (ECKERT et al., 1978).

B - Dans les fragments d'organes

1. Fragments de racines

a. Transport longitudinal

Une forte polarité basipète de la GA_3 et de la GA_3 $|^{14}C|$ est signalée dans des fragments de racines (4,8 mm) de *Zea mays* (JACOBS et PRUETT, 1973 ; JACOBS, 1978). Ces observations sont confirmées par HARTUNG et PHILLIPS (1974): un mouvement polarisé de la GA_1 $|^3H|$ et de la GA_3 $|^{14}C|$ se manifeste dans les fragments de racines de *Phaseolus coccineus*, mais il semble limité aux cellules qui constituent la stèle. De plus, la polarité du transport est plus accentuée dans la partie apicale que dans la partie basale de la zone d'élongation.

Cependant, l'utilisation de la technique de diffusion des gibbérellines sur des blocs d'agar ne permet pas à WEBSTER et WILKINS (1974) de mettre en évidence un transport significatif de la GA_3 $|^{14}C|$ dans des fragments de racine primaire de *Zea mays*. Avec ce même matériel, PERNET et PILET (1978 et 1981) n'observent pas une polarité basipète nette du transport de la GA_3 $|^3H|$ dans les courts fragments (0,5 mm).

b. Transport latéral

Lorsque de la GA_3 $|^{14}C|$ est appliquée sur des racines primaires de *Zea mays* placées horizontalement, la radioactivité tend à s'accumuler dans la partie supérieure de la racine, que

l'application ait lieu sur la moitié inférieure ou sur la moitié supérieure de cette racine (WEBSTER et WILKINS, 1974). Cette distribution asymétrique du traceur indique l'existence d'un mouvement latéral. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par EL-ENTABLY et LARSEN (1974) qui recueillent plus de gibbérellines endogènes extractibles dans l'agar dans la moitié supérieure des racines primaires de *Vicia faba* placées horizontalement.

2. Fragments de tiges et pétioles

a. Transport longitudinal

La plupart des auteurs considèrent que le mouvement des gibbérellines ne présente pas de polarité dans les fragments de tiges ou de pétioles.

Le transport de la GA_3 exogène n'est pas polarisé dans les fragments de tiges de plants étiolés de *Pisum sativum* (KATO, 1958 ; CLOR, 1967) : la GA_3 se déplace très lentement (environ 2 mm h^{-1}) et dans les deux sens. Appliquée sur l'écorce de longs fragments de tiges de *Salix viminalis*, la GA_3 $|^{14}C|$ se déplace avec les mêmes caractéristiques que précédemment, la vitesse du mouvement paraissant toutefois plus rapide et le transport dans le sens acropète étant plus important (BOWEN et WAREING, 1969) ; une migration acropète préférentielle est également notée par LACHAUD (1984) dans des branches isolées de *Fagus sylvatica*.

Dans des courts fragments d'entre-noeuds (6 et 40 mm) de *Phaseolus coccineus*, PHILLIPS et HARTUNG (1974) ne constatent pas de polarit du transport de la GA_1 $|^{3}H|$. Ils notent que les fragments prélevés sur des entre-noeuds âgés exportent davantage de radioactivité que ceux issus des jeunes entre-noeuds en élongation,ces derniers immobilisant une partie de la GA_1 $|^{3}H|$ transportée. Ces auteurs pensent que "le mouvement longitudinal de la GA_1 $|^{3}H|$ n'est pas polarisé et que sa direction et son intensité sont déterminées par les centres de croissance de la plante".

Dans de courts fragments d'hypocotyles de *Cucumis sativus*, la GA_1 $|^{3}H|$ migre dans les sens acropète et basipète avec une vitesse de 2 mm h^{-1} (RUDICH et al., 1976).

La GA_1 $|^3H|$ (HERTEL et al., 1969) et la GA_3 $|^3H|$ (WILKINS et NASH, 1974) subissent un mouvement très lent et non polarisé dans de très courts fragments de coléoptiles de *Zea mays*.

L'absence de polarité de la migration de la GA_3 $|^{14}C|$ est encore notée dans les jeunes pétioles (20 mm de longueur) des cotylédons de *Gossypium hirsutum* ; la radioactivité s'y déplace avec une vitesse voisine de 1 mm h^{-1} (DAVENPORT et al., 1979).

Un certain nombre de travaux et en particulier ceux de JACOBS et de ses collaborateurs, rendent compte au contraire d'un transport polarisé des gibbérellines. Ces auteurs étudient la migration de la GA_3 dans de courts fragments (5 mm) prélevés sur des tiges ou des pétioles de *Coleus blumei* ; la GA_3 est fournie par un bloc d'agar donneur et recueillie dans un bloc receveur. GREENBLATT et JACOBS (1966) montrent qu'il existe une forte polarité dans les entre-noeuds de tiges, polarité analogue à celle observée avec l'acide indolyl-acétique (AIA). Cette polarité basipète est retrouvée dans les pétioles (JACOBS et KALDEWEY, 1970 ; JACOBS, 1970 et 1978 ; JACOBS et PRUETT, 1970 et 1972). Le transport de la GA_3 est limité dans le temps puisqu'il cesse 5 heures après l'application ; la vitesse de migration estimée est proche de 1,4 à 1,8 mm h^{-1}.

La GA_1 $|^3H|$ migre avec une apparente polarité acropète lorsqu'elle est appliquée sur de courts fragments apicaux de tiges de *Saccharum officinarum* ayant ou non terminé leur croissance (MOST et SCOTT, 1971) mais aussi sur de longs fragments (8 cm) d'entre-noeuds de *Phaseolus coccineus* (PHILLIPS et HARTUNG, 1974). Le déplacement acropète de la GA_3 $|^{14}C|$ est encore observé dans de longs fragment (14 cm) d'hypocotyles de *Phaseolus vulgaris* (DICKENS et VAN STADEN, 1980). SEBANEK et HINK (1967) montrent qu'il est possible de polariser le déplacement des gibbérellines exogènes en appliquant de l'AIA sur l'une ou l'autre des extrémités d'un fragment d'hypocotyle de *Pisum sativum*, les gibbérellines migrant toujours en direction de l'auxine fournie.

Enfin certains tissus des tiges ne participent pas au transport des gibbérellines exogènes (cellules parenchymateuses du tubercule de *Solanum tuberosum*: CLOR , 1967 ; cellules de moelle d'entre-noeuds de *Helianthus annuus*: KAMIENSKA et REID, 1978).

b. Transport latéral

Des échanges latéraux de GA_3 $|^{14}C|$ s'opèrent par l'intermédiaire des cellules des rayons entre l'écorce et le xylème de longs fragments de tiges de *Salix viminalis* (BOWEN et WAREING, 1969). Une migration latérale de la radioactivité est encore observée par LACHAUD (1984) après application de GA_1 $|^{3}H|$ sur des branches isolées de *Fagus sylvatica*. PHILLIPS (1972 a et b), RAILTON et PHILLIPS (1973) signalent également un transport latéral des gibbérellines endogènes lorsque des coléoptiles de *Zea mays*, des jeunes entre-noeuds ou des bourgeons de *Phaseolus coccineus* et de *Helianthus annuus* sont placés horizontalement ; les gibbérellines s'accumulent alors dans la partie inférieure des organes. Avec de la GA_1 $|^{3}H|$, PHILLIPS et HARTUNG (1976) précisent qu'il existe effectivement un transport latéral dans les fragments du premier entre-noeud de *Helianthus annuus*, mais le déplacement de la radioactivité n'est affecté ni par l'orientation verticale ou horizontale des fragments, ni par la gravité.

Dans les mêmes conditions expérimentales, WILKINS et NASH (1974) n'observent pas de transport latéral de la GA_3 $|^{3}H|$ dans des fragments de coléoptiles de *Zea mays*, alors que WEBSTER et WILKINS (1974) notent une migration latérale importante de la GA_3 $|^{14}C|$, mais vers la moitié supérieure des pointes de ces coléoptiles installés horizontalement.

Les résultats concernant le transport des gibbérellines sont par conséquent variés, dans certains cas contradictoires, et quelquefois inattendus, en particulier lorsque les gibbérellines ne sont pas exportées à partir de leurs sites de synthèse, tels que les jeunes feuilles. Le transport à partir des feuilles adultes pose un problème : ces organes ne sont en effet pas reconnus comme site de synthèse de ces substances de croissance.

De plus, d'après les constatations de la plupart des auteurs travaillant sur des plantes entières ou sur des fragments d'organes, le mouvement ne semble pas avoir de polarité particulière, mais est plutôt sous la dépendance de l'attraction exercée par des organes en voie de croissance tels que les entre-noeuds de la région apicale et les jeunes feuilles, le système racinaire, les organes de réserve ou l'appareil reproducteur.

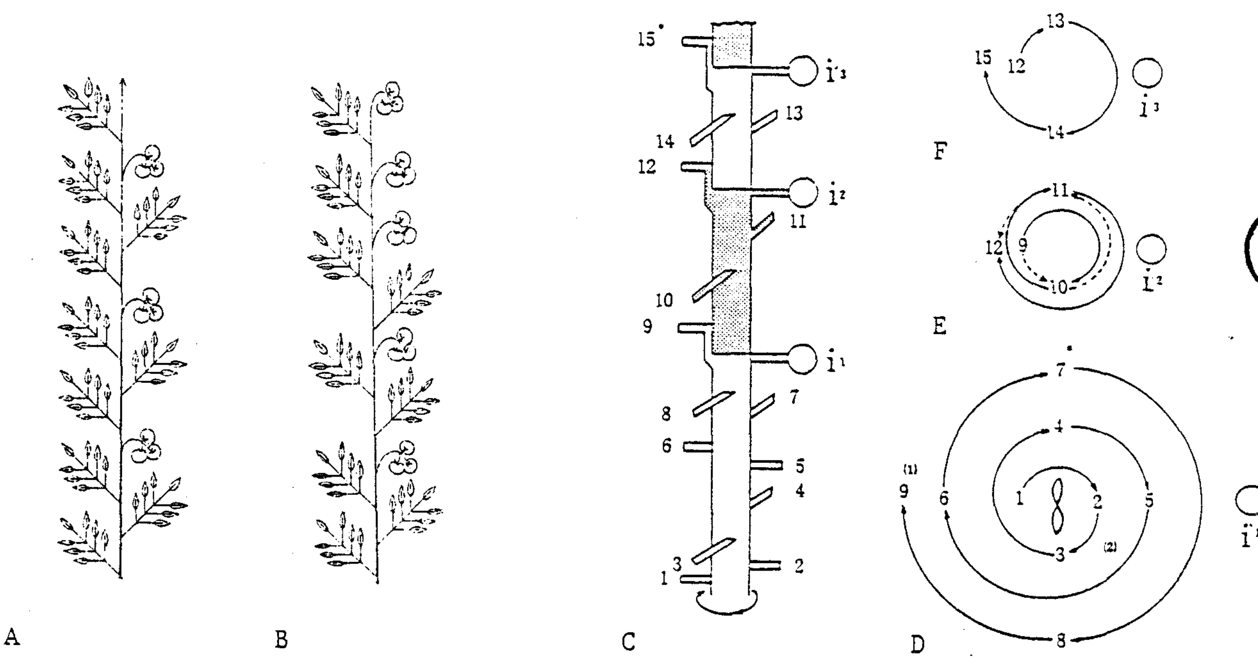
MATERIEL ET METHODES

Ce chapitre ne rend compte que des méthodes expérimentales générales ; les protocoles particuliers sont décrits au fur et à mesure de l'exposé des résultats.

I - MATERIEL VEGETAL.

La Tomate (*Lycopersicon esculentum Mill.*, Solanacées) est une plante qui s'adapte facilement à diverses conditions de production telles que la culture en plein champ, la culture semi-forcée ou forcée en serre, les plantes se développant alors sur sol, sur substrat ou sur solution nutritive. Cette espèce déjà cultivée sur terreau dans les serres du laboratoire pour l'étude du transport des assimilats et des auxines, présente plusieurs avantages : premièrement, la connaissance de ses principales gibbérellines endogènes (voir l'introduction) ; deuxièmement , la possibilité de la cultiver sur terreau, ou sur solution nutritive ; troisièmement , sa croissance est assez rapide jusqu'au stade 1e inflorescence même si ultérieurement il est plus difficile d'obtenir des lots importants de plantes où l'apparition des 2e, 3e, 4e, 5e et voire 6e inflorescences est parfaitement synchrone. De plus, la nouaison de la Tomate peut être affectée par des températures trop basses ou trop élevées, mais aussi par un manque de lumière, en particulier lors de cultures à contre-saison (PICKEN, 1984). Dans le cadre de nos expérimentations, la régulation de la nouaison des premiers bouquets lors de cultures précoces est assurée par secouage journalier des tiges à la main, aucun des régulateurs chimiques préconisés pour améliorer la nouaison de la Tomate (KINET et al., 1978 ; VESCHAMBRE et ZUANG, 1979 ; LEONARD et KINET, 1982 ; PICKEN, 1984) n'ayant été utilisé.

Le cultivar Marmande que nous cultivons, est une Tomate à croissance indéterminée , chez laquelle les inflorescences se succèdent, séparées chaque fois par 3 noeuds foliaires (figure 2 A). D'autres cultivars (Montfavet 63-4 F_1 par exemple) ont une tige dont la croissance, contrôlée par le gène récessif "sp", est dite déterminée : en effet le nombre de noeuds foliaires diminue au fur et à mesure de l'apparition des inflorescences et la tige se termine par une inflorescence (figure 2 B).



BU LILLE

Figure 2 : Caractéristiques de la croissance indéterminée (A) et de la croissance déterminée (B) des tiges de Tomate (d'après RICK, 1978) et disposition des feuilles et des inflorescences sur la tige de plantes à croissance indéterminée (C, D, E, F ; d'après SHISHIDO et HORI, 1977).

C - La tige primaire porte les 9 premières feuilles et la 1e inflorescence (i_1), puis le 1er axe sympodial (en gris) avec les feuilles 10, 11, 12 et l'inflorescence i_2 ; le 2e axe sympodial porte les feuilles 13, 14 et 15 et l'inflorescence i_3.

D - Sur la tige primaire, les feuilles se différencient alternativement avec des angles de divergence de 180°, puis de 90°.

E - Sur le 1er axe sympodial (où le sens de la spirale génétique peut parfois être senestre) les feuilles F_9, F_{10}, F_{11} et F_{12} présentent une divergence de 270°, 180° et 270°.

F - Sur le 3e axe sympodial , les feuilles F_{12}, F_{13}, F_{14} et F_{15} présentent une divergence de 90°, 180° et 90°.

8 : cotylédons

* : numéro de la feuille

⌒ : sens de progression de la spirale génétique

i : inflorescence

La disposition des organes sur la tige de Tomate à croissance indéterminée est complexe. En 1938, HAYWARD décrit une phyllotaxie 2/5, les inflorescences étant insérées successivement sur une seule droite parallèle de la tige (une seule orthostique, d'après la terminologie employée par LOISEAU, 1969). En fait, selon SHISHIDO et HORI (1977) une telle plante est constituée d'une suite d'axes sympodiaux superposés : une plante typique présente 8 feuilles au-dessous de la 1e inflorescence puis elle différencie successivement une inflorescence toutes les 3 feuilles. Ainsi apparaissent donc tout d'abord 9 feuilles qui alternent sur la tige selon quatre orthostiques ; les angles de divergence sont alternativement de 180° et de 90° (figures 2 C et D). Le bourgeon axillaire de la 9e feuille pousse alors activement et forme le 1e axe sympodial. Simultanément, la 1e inflorescence apparaît, opposée à la 9e feuille. Par la suite, les feuilles 9, 10, 11 et 12 se développent et présentent une divergence de 270°, 180°, 270° sur le 1e axe sympodial qui se termine par la 2e inflorescence (figures 2 C et E). Le bourgeon axillaire de la F12 forme ensuite le 2e axe sympodial sur lequel les feuilles 13, 14 et 15 se différencient avec une divergence de 90°, 180° et 90° ; il se termine par la 3e inflorescence (figures 2 C et F). Les processus se repètent sur le 3e axe sympodial et ceux qui apparaissent plus tard. Ainsi, une des quatre orthostiques n'est occupée que par les inflorescences et les feuilles 2 et 5 situées en dessous de la 1e inflorescence.

De plus, le cultivar Marmande présente un port naturellement buissonnant ; la suppression des bourgeons axillaires apparaissant à l'aisselle des feuilles s'avère indispensable lors de leur développement.

II - CONDITIONS DE CULTURE

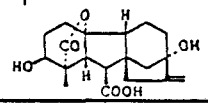
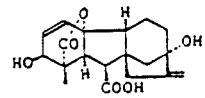
Les graines sont mises à germer dans du terreau ; les plantules sont repiquées environ 20 jours plus tard à nouveau dans du terreau. Elles sont arrosées avec la solution minérale de HOAGLAND et SNYDER, (1933). Dans quelques cas précisés dans le chapitre Résultats, des plantes dont le système racinaire est soigneusement débarrassé du terreau de culture, sont cultivées directement dans des bacs contenant la solution de HOAGLAND et SNYDER non aérée. Le niveau du milieu nutritif dans lequel baignent les racines est maintenu constant (à 3 cm) par apport journalier de solution minérale.

Les plantes se développent en serre semi-climatisée et sont soumises à la lumière du jour, complémentée par un éclairage artificiel (tubes Sylvania Gro-Lux F65 ;18 W m^{-2}, 14 h de lumière). La thermopériode moyenne est de 24 ± 2° C le jour et de 20 ± 1° C la nuit. Les expérimentations décrites dans ce mémoire sont réalisées durant des périodes où la thermopériode est convenablement régulée (début septembre à fin octobre ou mi-avril à fin juin).

III - LES GIBBERELLINES MARQUEES

La gibbérelline A_1 marquée avec du tritium (GA_1 $|^3H|$) et la gibbérelline A_3 marquée avec du carbone 14 (GA_3 $|^{14}C|$) sont obtenues auprès de divers fournisseurs et les caractéristiques des diverses molécules synthétisées sont résumées dans le tableau 1.

La GA_3 $|^{14}C|$ est obtenue par fermentation de *Gibberella fujikuroi* en présence d'acide $|2\text{-}^{14}C|$ mévalonique. La GA_1 $|^3H|$ est obtenue par réduction catalytique (Pd/CO_3 Ca) de la GA_3 en présence du gaz tritium. Les gibbérellines marquées, fournies en solution dans l'acétate d'éthyle et (ou) dans le méthanol, sont conservées à -20° C.

Molécule commercialisée	Activité spécifique		Fournisseur
	GBq mmol^{-1}	MBq mg^{-1}	
Gibbérelline A_1 (P.M. = 348,4)			
GA_1 |3,4 -^{3}H (N)| *a	1 147	3 289	. New England Nuclear, 575 Albany Street Boston, 02118 Massachussets
GA_1 |3,4 -^{3}H (N)| *a	2 155	6 186	. Commissariat à l'énergie atomique, Service des molécules marquées 91190 Gif sur Yvette.
			
Gibbérelline A_3 (P.M. = 346)			
GA_3 |8 méthylène -^{14}C| *b	165 10^{-3}	0,65	
GA_3 |1,7, 12,18 ^{14}C |	63 10^{-3}	0,18	. Amersham International plc, White Lion Road,
GA_3 |1,7,12, 18 ^{14}C |	518 10^{-3}	1,49	Amersham, Buckinghamshire. - England HP79 LL.
GA_3 |1,7, 12, 18 ^{14}C|	555 10^{-3}	1,61	
			

BU LILLE

Tableau 1 : Caractéristiques des gibbérellines marquées utilisées pour l'étude du transport chez la Tomate.

* Selon la nomenclature actuelle (confer GRAEBE et ROPERS, 1978) :

a : GA_1 \|1,2 -^{3}H (N)\| ; b : GA_3 \|17 méthylène -^{14}C\| ;

.l'identité des gibbérellines notée dans les résultats et dans nos publications reste celle communiquée par les fournisseurs.

IV - TECHNIQUES D'APPLICATION DES GIBBERELLINES MARQUEES

A - Sur plante entière

Les gibbérellines sont diluées extemporanément dans de l'eau distillée (5 à 30 µl). Aux concentrations utilisées, les solutions non tamponnées ont un pH de 4,1 ± 0,1. Les gibbérellines sont appliquées sur les feuilles (l'adjonction de 0,5 % de Tween 20 permet d'assurer un meilleur contact du produit avec l'épiderme poilu des folioles) ou déposées dans le cône d'étamines des fleurs ou encore instillées dans le pédoncule des fruits. Elles sont aussi absorbées par les racines et 30 minutes suffisent généralement à 2 racines secondaires dégagées du terreau de culture, pour absorber 100 µl d'eau renfermant la gibbérelline marquée.

Les applications sont toujours réalisées vers 11 heures ; en effet la synthèse de gibbérellines endogènes peut, comme c'est le cas chez *Coffea arabica* (HUMPHREY et BALLANTINE, 1974), varier au cours de la journée et de ce fait, influer sur la capacité des tissus à transporter la molécule appliquée. Par ailleurs, HANAMURA (1981) constate que les plants de *Oryza sativa* réagissent différemment selon que l'application de GA_3 est réalisée au cours de la matinée ou au cours de l'après-midi.

B - Sur des fleurs et des fruits cultivés "in vitro"

Les gibbérellines radioactives sont déposées dans le cône d'étamines des fleurs ou instillées dans le mésocarpe et l'endocarpe des fruits, au niveau de la trace du style. Elles sont aussi ajoutées dans la solution minérale de KNOP sur laquelle ces organes sont cultivés ; lorsque ce milieu est gélosé (6 g l^{-1}), la gibbérelline est ajoutée avant solidification du milieu refroidi. Dans tous les cas, une feuille d'aluminium permet de limiter au pédoncule, le contact de l'organe cultivé, avec le milieu.

V - RECOLTE DU MATERIEL VEGETAL

Les plantes ou les organes sont récoltés après une durée de transport variable (3 à 168 heures) puis congelés dans de la carboglace et conservés à -20° C ; ils sont ultérieurement lyophilisés dans la plupart des cas.

VI - ANALYSE DU DEPLACEMENT DES TRACEURS.

A - Mesure de la radioactivité présente dans les tissus

Les organes lyophilisés sont découpés en fragments puis pulvérisés à l'aide d'un broyeur à bille. 10 mg de matière sèche (MS) sont placés dans un flacon à scintillation liquide et le traceur est extrait par 1 ml d'hyamine hydroxyde pendant 24 heures à la température du laboratoire, puis 15 ml de liquide à scintillation (4 g de PPO + 0,1 g de POPOP pour 1 litre de toluène) sont ajoutés. Le lumasolve (1 ml) a aussi été utilisé pour désagréger les tissus et piéger le traceur ; il est alors associé au liquide scintillant Lipoluma (5 ml).

Les mesures de radioactivité sont effectuées aux spectromètres à scintillation liquide Intertechnique ABAC SL 40, LKB Rack Beta ou Beckman 2800. La présence de pigments dans les échantillons occasionnant un affaiblissement des comptages, une correction est réalisée en utilisant soit la technique du standard externe, soit celle du rapport des canaux de comptages (SIMONET et ORIA, 1977).

B - Autoradiographies

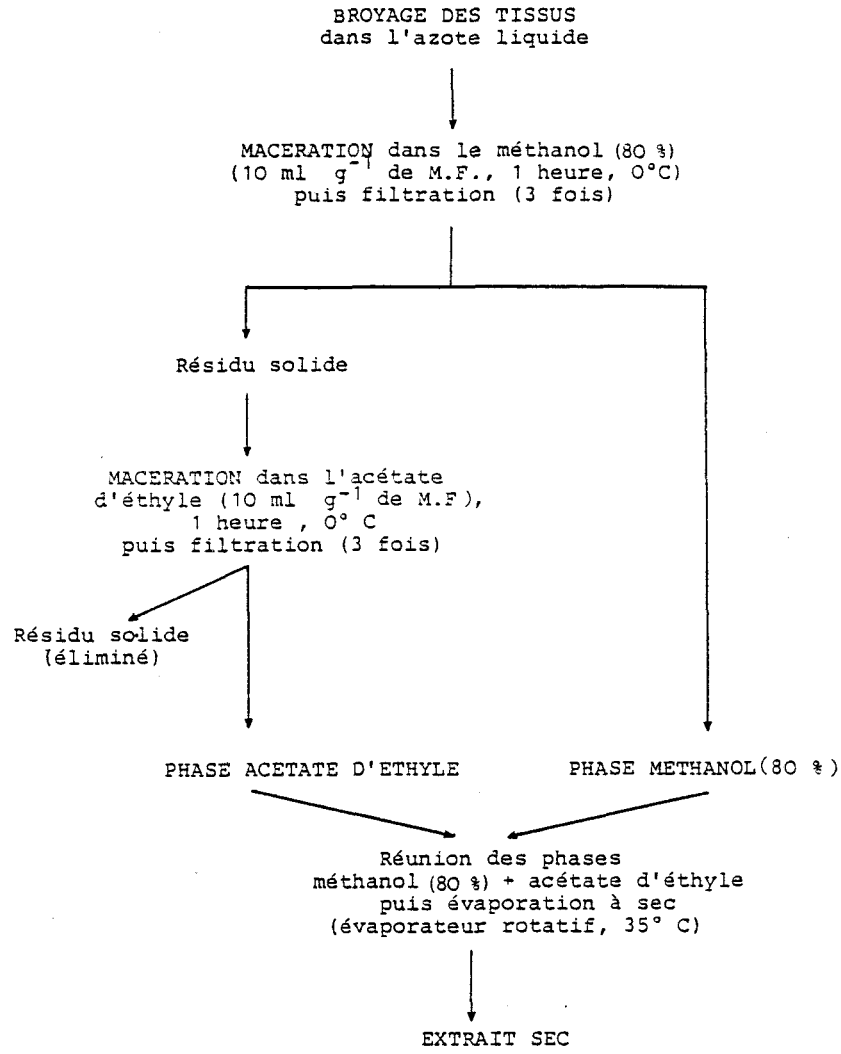
Les plantes lyophilisées sont appliquées sur film Kodirex durant une période variant de 15 jours à 6 mois; après traitement des films (révélateur Kodak LX 24, fixateur Unifix) les autoradiographies obtenues permettent de localiser les traceurs dans les différents organes de la plante.

C - Nature des molécules marquées transportées

L'analyse des substances radioactives migrant dans la plante est effectuée par chromatographie à partir:

1. du liquide de guttation émis par les pointes foliaires lorsque les plantes traitées sont placées dans des conditions de forte humidité relative : le liquide recueilli sur l'ensemble des feuilles est alors directement évaporé sous vide.

2. de l'extrait méthanolique des tissus congelés puis broyés : après trois macérations successives de 1 heure dans le méthanol (80 %) à 0°C (10 ml par g de matière fraîche -MF-), le solvant est évaporé sous vide. 3 macérations dans l'acétate d'éthyle (1 heure chacune, 10 ml par g de MF) complètent l'extraction des composés radioactifs des tissus (figure 3) ; même si ces deux solvants sont jugés par la plupart des auteurs comme de bons solvants des gibbérellines ils ne permettent pas de récupérer la totalité des molécules marquées (voir le chapitre Résultats, cinquième partie, paragraphe II).



BU LILLE

Figure 3 : Extraction des composés gibbérelliniques endogènes et exogènes des tissus de Tomate.

Après évaporation de l'acétate d'éthyle, l'extrait sec repris par 400 µl de méthanol (80 %) puis 400 µl d'acétate d'éthyle, est déposé sur papier Whatman n° 1 ou sur une plaque de gel de silice $60F_{254}$ Merck.

Le développement des chromatogrammes sur papier est réalisé (chromatographie descendante) dans trois solvants différents : isopropanol + ammoniaque + eau (8 - 0,1 - 19,9 ; V/V) ou (10 - 1 - 1 ; V/V); butanol + acide acétique + eau (19-1-6 ; V/V); alcool amylique tertiaire + acétone + butanol + ammoniaque (10 - 25 - 25 - 15 ; V/V). Les plaques de gel de silice

ne reçoivent aucun traitement préalable. La migration a lieu sur 18 cm dans le solvant I (isopropanol + ammoniaque + eau : 80 - 0,05 - 19,95 ; V/V) dans le solvant II (hexane + isopropanol + acide acétique : 60 - 40 - 1 ; V/V) ou plus rarement dans le solvant III (tétrachlorure de carbone + acide acétique + eau : 8 - 3 - 5 ; V/V , + 25 % d'acétate d'éthyle).

Les gibbérellines témoins les plus courantes (GA_1, GA_3 mais aussi GA_4, GA_7, GA_9, GA_{13}) * sont ajoutées à un extrait "méthanol (80 %) + acétate d'éthyle" de tissus de Tomate et constituent un "témoin interne" ; dans ces conditions, le Rf des diverses gibbérellines est légèrement décalé par rapport au Rf de la gibbérelline seule.

	Rf dans les solvants		fluorescence (UV, 350 nm)	
	I	II	avant traitement	après traitement
GA_1	0,77	0,76	jaune-vert	bleu-vert
GA_3	0,77	0,76	jaune-vert	bleu-vert
GA_4	0,85	0,88	-	rose-violet
GA_7	0,86	0,90	vert	brun-vert
GA_9	0,86	0,90	rose-pâle	violet-bleu
GA_{13}	0,87	0,90	-	violet

BU LILLE

Figure 4 : Caractéristiques chromatographiques (Rf et fluorescence aux ultra-violets) des gibbérellines A_1, A_3, A_4, A_7, A_9, A_{13} chromatographiées sur gel de silice $60F_{254}$ Merck dans le solvant I (isopropanol + ammoniaque + eau ; 80 - 0,05 - 19,95 ; V/V) et dans le solvant II (hexane + isopropanol + acide acétique ; 60 - 40 - 1 ; V/V).
La fluorescence est observée avant et après pulvérisation d'acide sulfurique (50 %) sur les plaques et chauffage à 100-110° C.

* Les gibbérellines A_4, A_7, A_9 et A_{13} ont été gracieusement fournies par ICI (Imperial Chemical Industries LTD, Plant protection division, Fernhurst, England).

Les gibbérellines témoins sont révélées par lecture directe des chromatogrammes en lumière ultra-violette (254 et 350 nm) ou après pulvérisation d'acide sulfurique (50 %) puis passage des chromatogrammes sous un courant d'air chaud (100 - 110° C). Le Rf et la fluorescence caractéristique des diverses gibbérellines sont résumés dans la figure 4.

Après découpage des bandes de Rf (20 ou 40 selon le cas) du papier Whatman n° 1 ou après grattage des bandes de Rf du gel de silice (10 ou 20 selon le cas), la radioactivité est mesurée par comptage en scintillation liquide.

VII - ANALYSE DES GIBBERELLINES ENDOGENES : TESTS BIOLOGIQUES

A - Extraction des gibbérellines

Les extractions sont faites sur du matériel congelé ou lyophilisé selon le protocole décrit dans la figure 3. Lorsque les gibbérellines sont dosées dans le liquide de guttation, dans l'eau pulvérisée sur le feuillage ou dans la solution nutritive dans laquelle baignent les racines, les extraits sont directement desséchés.

Lorsque les extraits sont riches en pigments chlorophylliens et caroténoïdes, ces derniers sont éliminés selon le protocole préconisé par DUNBERG en 1974 (figure 5). La purification des extraits peut parfois entraîner la perte de gibbérellines non polaires malgré le pH très basique maintenu lors de la séparation des pigments dans l'éther diéthylique (CROZIER, 1981). Toutefois les résultats obtenus lors de l'extraction de la gibbérelline A_1 tritiée montrent que moins de 2 % du tritium présent dans l'extrait est retrouvé dans la fraction éthérée (voir Résultats, cinquième partie, paragraphe II).

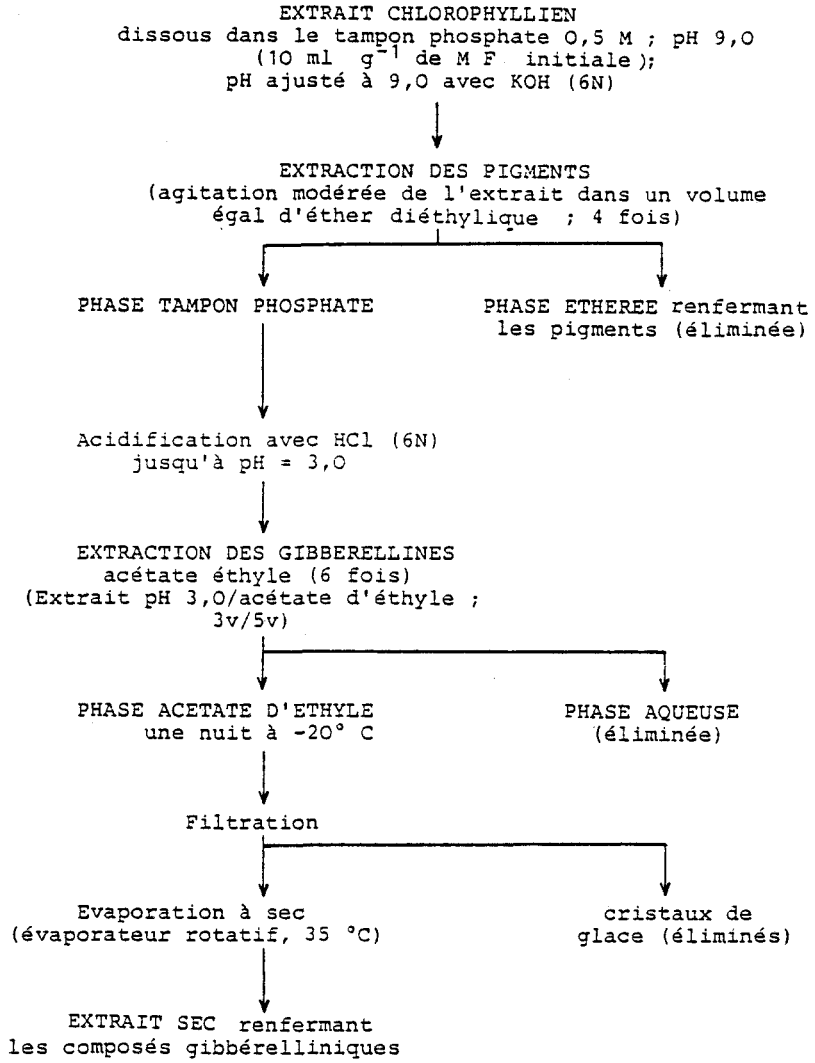


Figure 5: Séparation des composés gibbérelliniques et des pigments dans les extraits "méthanol (80%)" et "acétate d'éthyle".

BU LILLE

Dans tous les cas, l'extrait sec final est successivement solubilisé dans 400 µl de méthanol (80 %) et dans 400 µl d'acétate d'éthyle, puis déposé sur une plaque de gel de silice. Un chromatogramme témoin est préparé en déposant 400 µl de méthanol (80 %) et 400 µl d'acétate d'éthyle ; cette plaque, appelée "témoin solvant", est chromatographiée en même temps que les plaques où sont déposés les extraits, dans le solvant I (isopropanol + ammoniaque + eau : 80 - 0,05 - 19,95 ; V/V).

B - Tests biologiques

1. Test albumen d'Orge (d'après COOMBE et al., 1967).

L'extrait analysé est divisé en deux fractions égales. Après chromatographie, la première fraction permet le dosage des sucres réducteurs avant introduction des caryopses d'Orge privés de leur embryon. La seconde fraction indique par différence, les sucres réducteurs synthétisés consécutivement à la stimulation par les gibbérellines de l'activité α-amylasique. Les chromatogrammes sont partagés en 10 bandes de Rf dont le gel de silice est gratté puis introduit dans une fiole de 25 ml contenant 2 ml d'eau et 0,2 ml de sulfate de streptomycine à 0,2 %.

L'Orge est une variété à grain nu (lignée 113, fournie par l'INRA de Clermont Ferrand). L'extrémité distale des caryopses qui porte l'embryon est supprimée après 3 heures d'imbibition dans l'eau distillée à 4° C. Deux albumens sont introduits dans les fioles, la quantité de substrat (90 mg dans le cas présent) soumise à l'hydrolyse étant toujours la même. Un essai témoin permet la mesure de l'activité amylasique du substrat ; une gamme de GA_3 est réalisée. Les séries sans albumens et avec albumens sont mises à incuber simultanément à 29° C durant 20 heures.

Le liquide récupéré dans chaque fiole est amené à 10 ml, filtré sur Amberlite IR 120 H. Les sucres réducteurs contenus dans 1 ml de filtrat sont dosés selon la méthode de NELSON (1944). Les lectures colorimétriques se font à 650 nm (spectromètre Labospac).

2. Test Laitue (d'après FRANKLAND et WAREING, 1960, modifié par CLAIRE, 1976).

Les tests sont réalisés avec Lactuca sativa, cv "Grand Rapid" ou cv "Batavia dorée de printemps". Les graines

désinfectées par un passage dans l'hypochlorite de calcium ($30\ g\ l^{-1}$), sont mises à germer sur papier filtre humide pendant 48 heures à 23° C et à l'obscurité. Les substances de l'extrait à tester présentes dans chaque bande de Rf sont dissoutes dans 1 ml d'eau stérile et introduite dans les tubes de culture renfermant déjà 5 ml d'un milieu gélosé (0,5 %) stérile qui contient les éléments minéraux de la solution de HELLER. Dix plantules de 2 jours sont repiquées dans chaque tube ; elles sont cultivées pendant 5 jours à 24°.C (16 h de lumière, $11\ W\ m^{-2}$). La longueur des hypocotyles de Laitues cultivées en présence de l'extrait et du solvant chromatographiés, est alors mesurée.

VIII - MESURE DES SURFACES FOLIAIRES

Les feuilles sont étalées entre deux films polyvinyliques transparents immédiatement après la récolte des plantes. L'image photographique des limbes obtenue par reproduction à la photocopieuse est découpée puis pesée. La surface foliaire est calculée en fonction du poids constant de l'unité de surface du papier utilisé.

IX - TECHNIQUES D'ANALYSES BIOCHIMIQUES ET DOSAGES

A - Dosage des pigments plastidaux

Après broyage(à 0° C sous lumière réduite)des tissus congelés, les pigments sont extraits par l'acétone à 80 %. Les pigments chlorophylliens et caroténoïdes sont dosés à l'aide d'un spectrophotomètre à défilement dans une cuve de 1 cm de largeur. Les teneurs en pigments sont calculées en utilisant les équations proposées par BRUINSMA (1963) et par HOLM (1954).

B - Dosage des sucres réducteurs

1. Extraction

Deux techniques faisant référence à MELIN (1975) sont utilisées :

- Les tissus congelés (1 g de MF) sont broyés dans l'éthanol à 95 % à 0° C, puis centrifugés à 3 500 g pendant 20 min. Le culot est repris une première fois par l'éthanol à 80 % puis deux fois par de l'éthanol à 70 %. Le volume des surnageants réunis est ajusté à 100 ml avec de l'eau. Cet extrait brut est laissé 12 h en contact avec du chloroforme. L'extrait délipidé est passé sur résines échangeuses d'ions (Permutite 50 H^+ puis Amberlite IRA 400) qui retiennent les acides aminés et les acides organiques. L'effluent contient les glucides.

- Les tissus congelés sont broyés à 2° C dans du tampon phosphate M/15, pH 5,0 (1 ml pour 10 mg de MF). Après centrifugation (5 min. à 900 g) le surnageant contient entre autres les sucres solubles.

2. Dosage

Ils sont dosés globalement sur l'extrait dans le tampon phosphate ou dans la fraction effluente des colonnes de résines. La technique utilisée est celle de NELSON (1944).

C - Dosage de l'amidon

L'extraction et le dosage de l'amidon sont réalisés selon les méthodes décrites par DEKKER et RICHARDS (1971), Mc RAE (1971) et modifiées par BRASSART et al. (1982).

Les tissus (0,5 g de MF) broyés sont mis à macérer 30 min. dans 10 ml de NaOH (0,5 N). L'extrait neutralisé par de l'acide acétique (0,5 N), est centrifugé (2 500 g ; 20 min.). Deux fractions aliquotes (1 ml) sont prélevées dans le surnageant:

- la première, après filtration sur charbon actif Merck (30 mg), permet de doser le glucose libre,
- la seconde est mise à macérer 1 h à 30° C avec 1 ml d'une solution aqueuse d'amyloglucosidase (10 % , SIGMA). Après déprotéinisation par addition de 2 ml de NaOH (0,3 %) et de 2 ml de Zn SO_4 (5 %) + 5 ml d'eau (SOMOGYI, 1945), l'extrait est filtré.

Le glucose est dosé après action de la glucose-oxydase (SIGMA) (1 h à 30° C), puis addition de 4 ml d'acide chlorhydrique (5 N) : l'absorbance est mesurée à 540 nm.

D - Mesure de l'activité invertasique soluble

Le matériel frais broyé à 2° C dans le tampon phosphate M/15, pH 5,0 (1 ml pour 10 mg MF), est centrifugé 5 min à 900 g. Le surnageant est mis à incuber au bain-marie à 35°C en présence de saccharose 0,03 M. La teneur en sucres réducteurs de l'extrait est obtenue par un dosage au temps to (= addition du saccharose) . Des prélèvements effectués toutes les 15 min. pendant 2 h permettent de déterminer l'activité enzymatique, le dosage des sucres est réalisé selon la méthode de NELSON (1944).

E - Composés azotés

Les dosages sont effectués sur du matériel lyophilisé. L'azote soluble est extrait de 200 mg de poudre sèche de tissus dans 10 ml d'acide trichloracétique à 10 % pendant 12 h. Après centrifugation à 16000 g pendant 20 min., 1 ml de surnageant (correspondant à 20 mg de tissus) est prélevé.

L'azote total et l'azote protéique sont dosés par colorimétrie à 420 nm grâce au réactif de NESSLER (commercialisé par Merck) après minéralisation en présence de H_2SO_4 concentré et de catalyseur ($CuSO_4$: 1 partie ; K_2SO_4 : 1 partie ; Se : 0,2 partie).

RESULTATS

PREMIERE PARTIE

GIBBERELLINES ET JEUNES PLANTES

I - TRANSPORT ET DEVENIR DES GA_3 |^{14}C| et GA_1 |^{3}H| DANS LES JEUNES PLANTES.

L'étude de la distribution des traceurs radioactifs est réalisée lorsque les plantes présentent 8 à 10 feuilles.

A- Transport à partir des feuilles

1. Feuilles très jeunes (25 ± 5 mm de longueur).

a. Application de GA_3 |^{14}C|

Trois heures après l'application de GA_3 |^{14}C|, la 7e jeune feuille exporte de très faibles quantités du ^{14}C appliqué (0,02 % dans l'exemple choisi). Le traceur est présent dans la tige, comme l'indique la figure 6, mais peut aussi être décelé par comptages dans les feuilles adultes et dans les racines, c'est-à-dire à plus de 13 cm de la feuille donneuse . Par contre, les très jeunes organes susjacents à la 7e feuille ne sont pas encore radioactifs ; ils commencent à contenir des molécules |^{14}C| après 6 heures de migration (figure 7).

Figure 6 : Distribution de la radioactivité dans la plante 3 heures après l'application de 37 kBq de GA_3 |8 méthylène - ^{14}C| sur la 7e jeune feuille.

Le pétiole de la feuille donneuse (FD = 25 ± 5 mm) est indiqué par la flèche. L'activité spécifique de la GA_3 |^{14}C| est de 165 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$; ainsi chaque plante au stade de 8 feuilles reçoit 56,92 µg de GA_3 |^{14}C|.

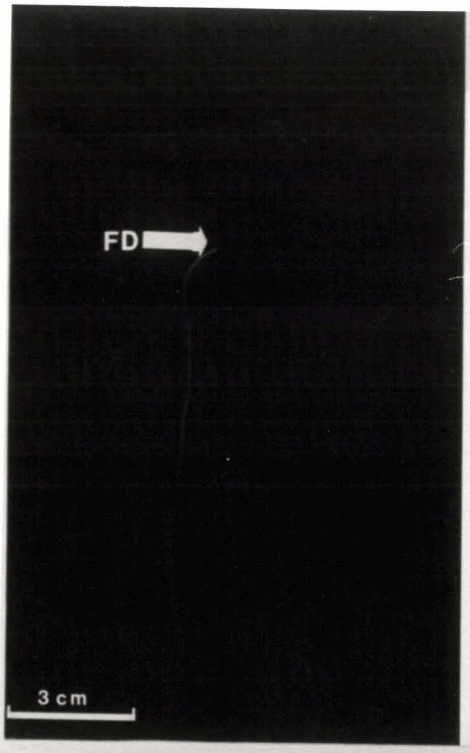
Autoradiographies sur films Kodirex (exposition : 2 mois).

Figure 7 : 6 heures après l'application.

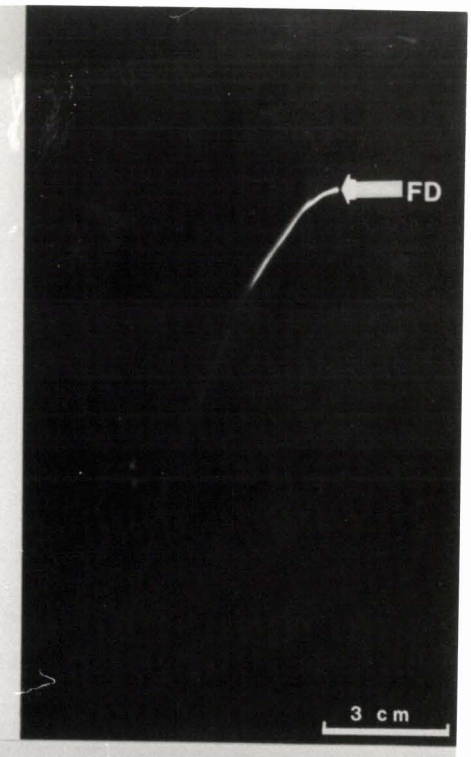
Figure 8 : 12 heures après l'application.

Figure 9 : 100 heures après l'application.

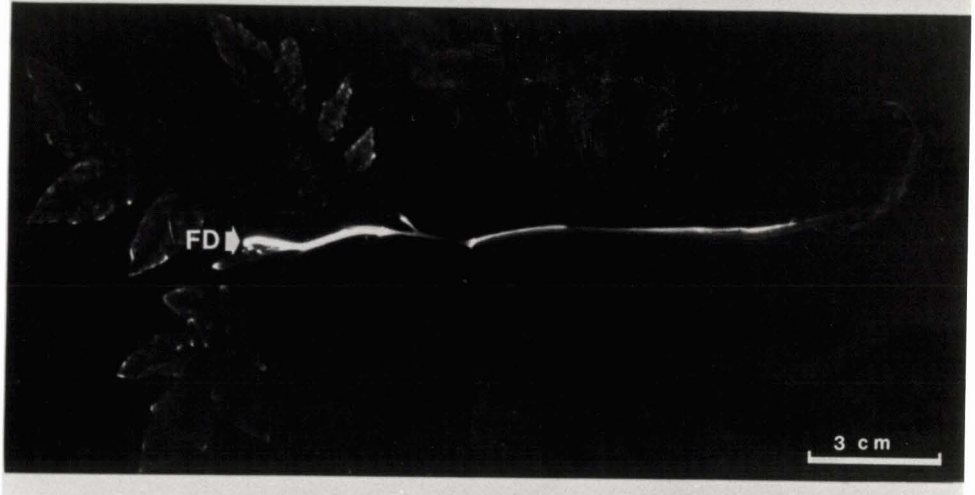
Figures 6, 8 et 9 extraites de COUILLEROT J.P. et BONNEMAIN J.L. (1975).



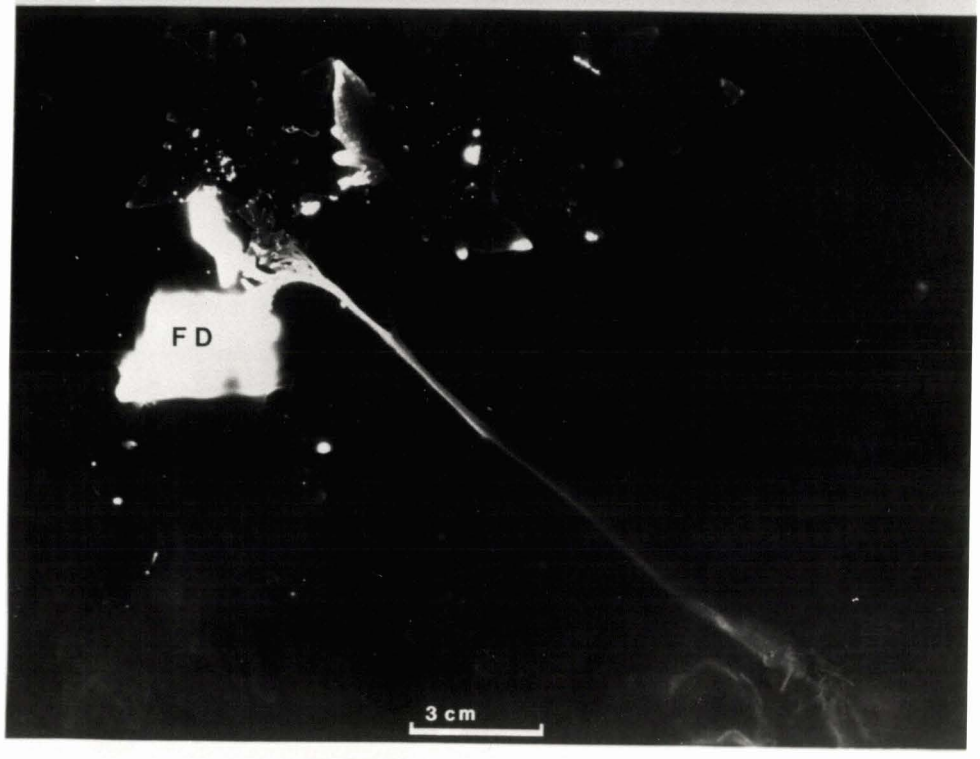
6



7



8



9

BU LILLE

12 heures après l'application de la GA_3 $|^{14}C|$ (figure 8), le ^{14}C est exporté (0,24 % du ^{14}C appliqué dans l'exemple choisi) et réparti dans tous les organes de la plante. Cependant, le traceur demeure plus concentré dans les jeunes entre-noeuds sous-jacents à la 7e feuille. Dans ces derniers, les tissus de la trace de la feuille donneuse sont plus radioactifs que les tissus des traces foliaires. Dans le reste de la tige, la distribution du ^{14}C n'est pas homogène ; en effet une plus forte concentration de molécules marquées peut être notée au niveau de quelques noeuds. Dans le feuillage, la répartition du ^{14}C est également hétérogène ; les traceurs s'accumulent en de nombreux points du limbe et surtout dans sa partie périphérique. Cette particularité se retrouve dans la très jeune 8e feuille dont la pointe des lobes est nettement radioactive.

100 heures après l'application de la GA_3 $|^{14}C|$, le ^{14}C exporté (2,47 % du ^{14}C appliqué dans l'exemple choisi, figure 9) se répartit comme précédemment dans tous les organes de la plante, y compris les très jeunes organes de la région apicale. Une partie importante (45 %) du traceur exporté se retrouve dans les feuilles adultes ; les molécules - ^{14}C s'accumulent fréquemment dans la pointe de quelques lobes. Cette distribution concerne en particulier les 4e et 5e feuilles qui sont situées sensiblement du même côté que la feuille exportatrice .Les poils de la tige et des feuilles sont également radioactifs.

120 heures après le dépôt de la GA_3 $|^{14}C|$ sur la 8e feuille, 9,40 % du traceur appliqué est distribué dans l'ensemble de la plante (tableau 2).

	% du ^{14}C exporté par la FD	^{14}C dans les organes (cpm)	^{14}C dans les organes (cpm mg^{-1} MS)
Bourgeon	6,22 ± 2,29	579 ± 213	34 ± 10
7 feuilles sous-jacentes à la FD	71,01 ± 23,90	6604 ± 3514	15 ± 5
Tige	12,81 ± 2,73	1192 ± 254	7 ± 1
Système racinaire	9,33 ± 1,84	924 ± 172	8 ± 1

BU LILLE

Tableau 2 : Distribution de la radioactivité après l'application de GA_3 |1, 7, 12, 18 - ^{14}C| sur la 8e feuille de Tomate.

La 8e jeune feuille (25 ± 5 mm) reçoit 1,65 Bq (98 876 cpm) soit 152 ng de GA_3 |^{14}C|, activité spécifique: $63\ 10^{-3}$ Gbq $mmol^{-1}$. La radioactivité est mesurée après 5 jours de transport (m ± ES ; 0,05 ; n = 10).

FD = feuille donneuse.

La plus grande partie du ^{14}C se retrouve dans les 7 premières feuilles de la plante (71 % du ^{14}C exporté) qui ne contiennent cependant que 8 ± 1 cpm mg^{-1} MS. Bien que le jeune bourgeon ne renferme que 6,2 % de la radioactivité exportée, ses tissus recèlent néanmoins la plus forte teneur en molécules marquées (34 ± 10 cpm mg^{-1} MS). Le système racinaire est lui aussi radioactif et recueille 9,33 % du ^{14}C exporté, soit 8 ± 1 dpm mg^{-1} MS . Ainsi, après 5 jours de transport dans les jeunes plants de Tomate, la majeure partie de la radioactivité se retrouve dans le feuillage (77 %).

Figure 10 : Distribution de la radioactivité 24 heures après l'application de 74 kBq (22,5 ng) de GA_1 |3, 4-^{3}H| sur la 8e jeune feuille (25 ± 5 mm).

L'activité spécifique de la GA_1 |^{3}H| est de 1 147 GBq $mmol^{-1}$.

Autoradiographie sur film Kodirex (exposition : 2 mois)

FD = feuille donneuse

FD
5 cm

b. Application de GA_1 $|^3H|$.

Les 8e jeunes feuilles donneuses de GA_1 $|^3H|$ exportent des molécules tritiées vers les autres organes (figure 10) . Ils contiennent 0,07 ± 0,02 % des 74 kBq appliqués 100 heures auparavant et 6,10 ± 1,52 % des 0,07 kBq déposés 24 heures plus tôt sur la jeune feuille (tableau 3). Les quantités de tritium migrant hors de l'organe donneur sont comparables dans les deux cas, mais le traceur est distribué de manière différente. 24 heures après l'application de 74 kBq de GA_1 $|^3H|$, la radioactivité exportée est essentiellement décelée dans le feuillage (85,56 %), alors que 120 heures après le dépôt de 0,07 kBq, celui-ci n'en recèle plus que 44,52 % ; dans le deuxième cas les racines contiennent 15,58 % du tritium transporté dans la plante et les tissus de la tige en retiennent 38,85 %.

BU LILLE

GA_1 $\|^3H\|$ appliquée : kBq (ng)	Durée de migration (heures)	Nombre de plantes	% de ^3H exporté hors de la FD	% du du ^3H exporté dans :		
				racines	tige	feuillage
74 (22,5)	24	6	0,07 ± 0,02	8,75	5,68	85,56
0,07 (0,02)	120	9	6,10 ± 1,52	15,58	38,85	44,52

Tableau 3 : Distribution de la radioactivité après l'application de GA_1 |3, 4-^3H| sur la 8e jeune feuille (25 ± 5 mm) de plants au stade 9 feuilles.

L'activité spécifique de la GA_1 $|^3H|$ est de 1 147 GBq $mmol^{-1}$.
(m ± ES ; 0,05)

FD = feuille donneuse.

organes receveurs	% du ^{3}H exporté	dpm mg^{-1} MS
Entre-noeuds:		
E_7	3,01	28 ± 17
E_6	3,34	29 ± 25
E_5	4,66	14 ± 7
E_4	2,88	11 ± 7
E_3	3,26	11 ± 6
E_2	17,72	33 ± 26
E_1 + hypocotyle	4,00	6 ± 2
Feuilles:		
Bourgeon	1,53	51 ± 28
F_7	6,76	7 ± 3
F_6	9,87	8 ± 2
F_5	8,46	8 ± 2
F_4	7,01	7 ± 2
F_3	4,73	9 ± 3
F_2	4,43	13 ± 6
F_1	3,31	14 ± 4
Racines	15,58	6 ± 2

Tableau 4 : Distribution de la radioactivité 120 heures après l'application de 0,07 kBq (0,02 ng) de GA_1 |3, 4 -^{3}H| sur la 8e feuille (25 ± 5 mm) de plants de Tomate au stade 9 feuilles.

L'activité spécifique de la GA_1 |3, 4-^{3}H| est de 1 147 GBq $mmol^{-1}$ (m ± ES ; 0,05 ; n = 9).

BU LILLE

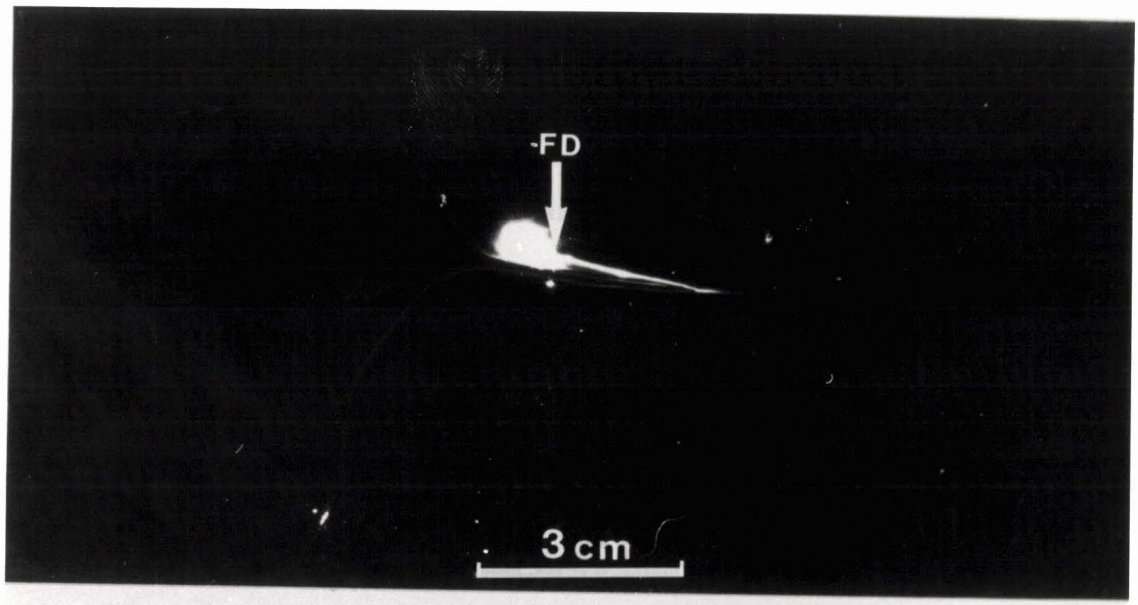
Figure 11 : Distribution de la radioactivité dans la plante, 3 heures après l'application de 37 kBq (56,92 µg) de GA_3 |8 méthylène ^{14}C| sur la 3e feuille (90 ± 15 mm) qui achève sa croissance.

Le pétiole de la feuille donneuse (FD), supprimée lors de la récolte, est indiqué par une flèche. L'activité spécifique de la GA_3 |^{14}C| est de 165 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$.

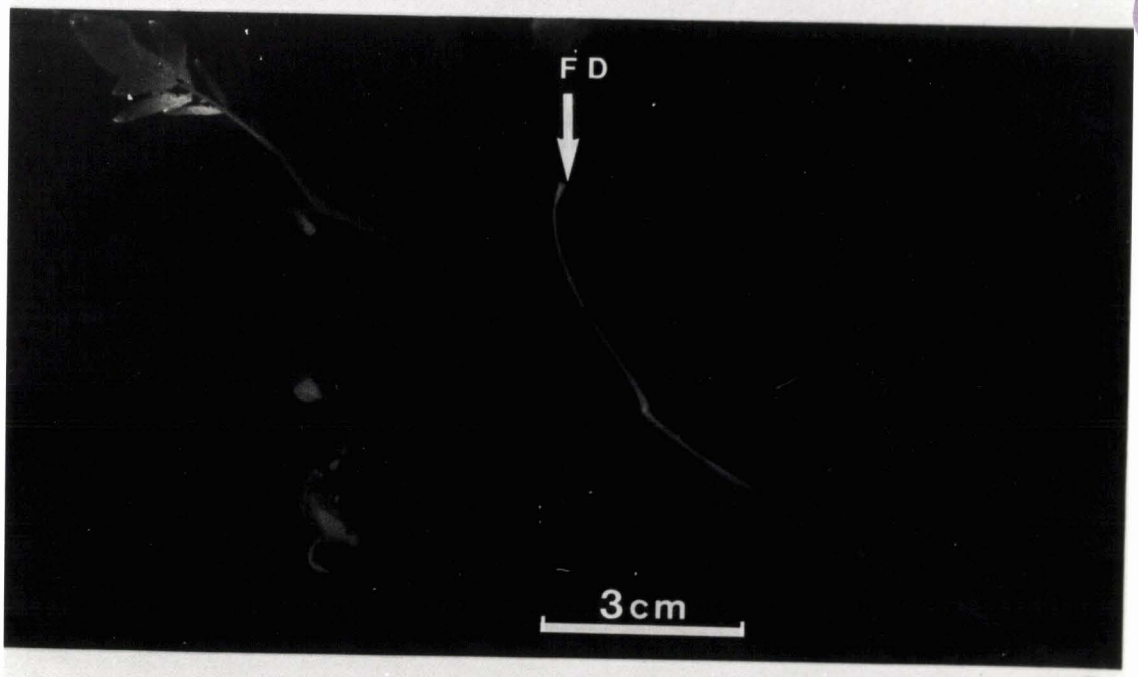
Autoradiographies sur films Kodirex (exposition : 2 mois).

Figure 12 : 6 heures après l'application.

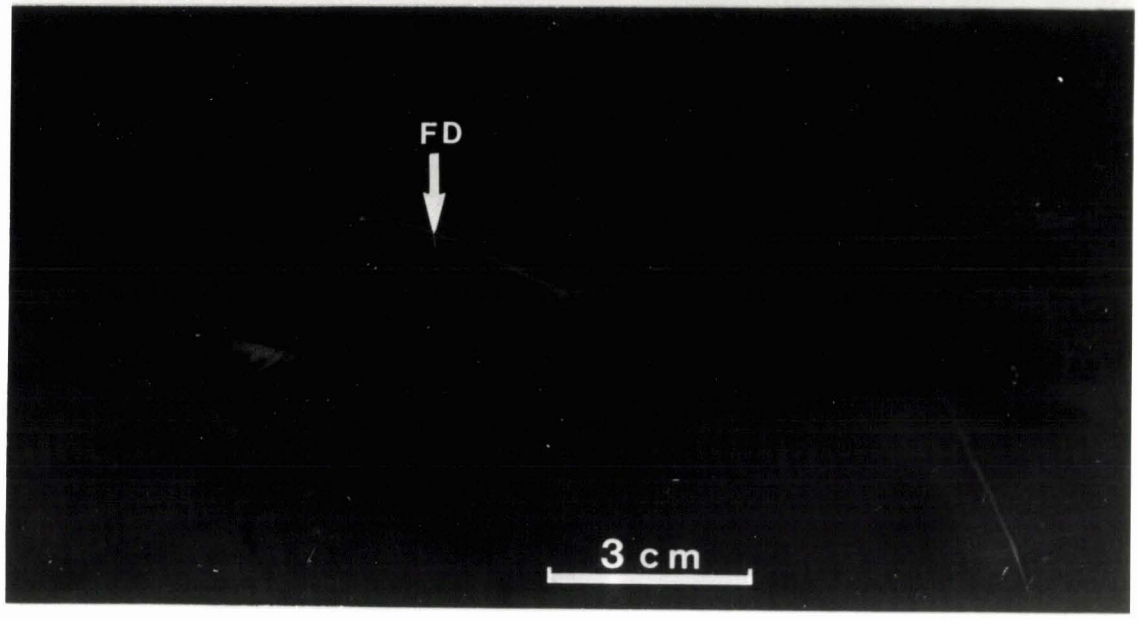
Figure 13 : 12 heures après l'application.



11



12



13

L'analyse plus précise de la répartition des molécules marquées transportées dans la plante (tableau 4) met en relief que les jeunes feuilles en voie de développement du sommet de la plante reçoivent une part importante du ^{3}H transporté ; toutefois ces organes, pas plus que le système racinaire n'accumulent le traceur dans leurs tissus puisque les mesures exprimées en dpm mg^{-1} MS sont voisines de 10 dpm mg^{-1} MS. Ce sont les jeunes entre-noeuds en élongation au sommet de la tige, le deuxième entre-noeud généralement très court chez le cultivar Marmande, et surtout les très jeunes feuilles du sommet dont la taille est inférieure à 20 mm, qui renferment les plus fortes teneurs en tritium.

2. Feuilles achevant leur croissance.

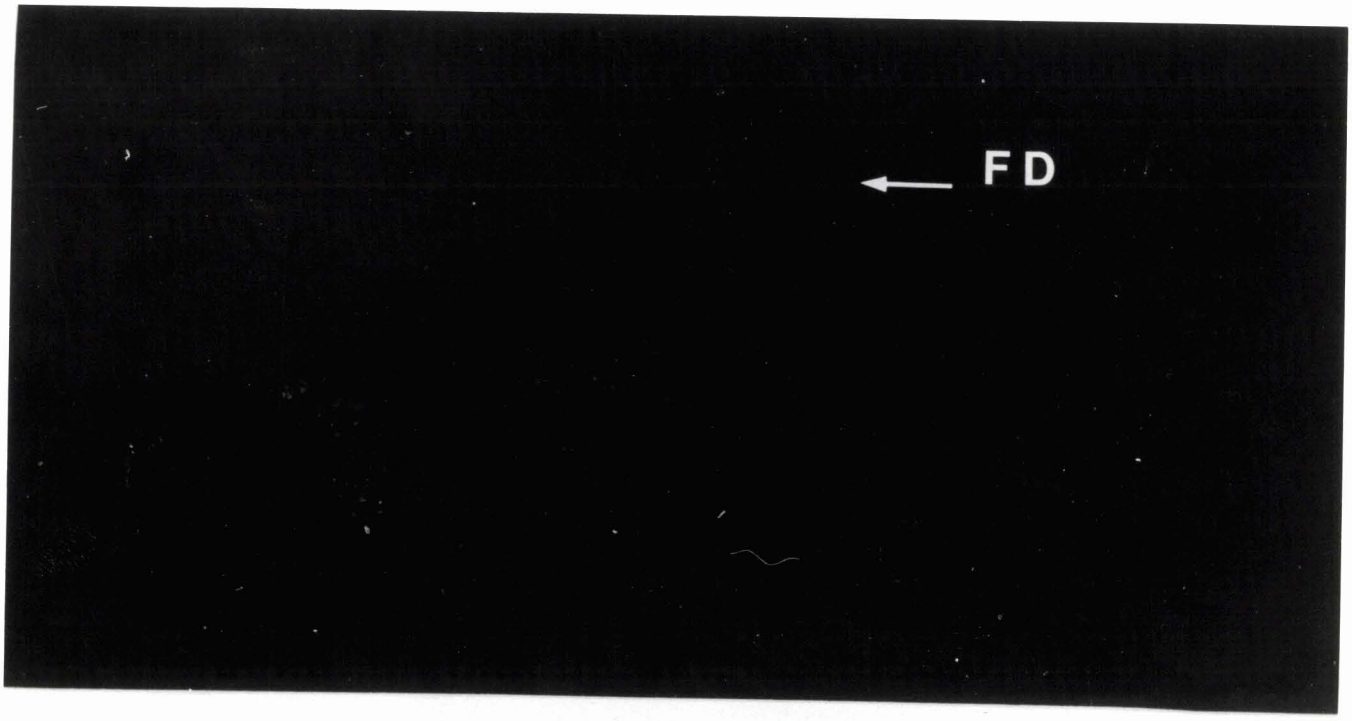
Les plantes présentent 8 feuilles lors de l'application de 37 kBq (56,92 µg) de GA_3 [^{14}C] sur la 3e feuille qui achève sa croissance. Les quantités de traceur exporté sont peu importantes ; de longues expositions sur les films radiologiques (2 mois) sont en effet nécessaires pour déceler la radioactivité dans les plantes. Toutefois 3 heures après l'application, le traceur est observé dans la tige et dans les feuilles sus-jacentes à la feuille donneuse (figure 11). Trois heures plus tard, les molécules marquées se retrouvent dans tous les organes de la plante, excepté les feuilles adultes (figure 12) ; les jeunes feuilles sont davantage radioactives. Après une période de transport de 12 heures (figure 13), le ^{14}C a une distribution dans la plante comparable à celle observée 6 heures après l'application ; cependant le sytème racinaire tout entier contient le traceur. Les 1e et 2e feuilles ne sont toujours pas radioactives alors que le ^{14}C s'accumule à la pointe des limbes des jeunes feuilles.

Figure 14 : Distribution de la radioactivité dans la plante, 3 heures après l'application de 37 kBq (56,92 µg) de GA_3 |8 méthylène - ^{14}C| sur la 1e feuille (50 ± 10 mm) qui a terminé sa croissance.

Le pétiole de la feuille donneuse (FD), supprimée lors de la récolte, est indiqué par une flèche. L'activité spécifique de la GA_3 |^{14}C| est de 165 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$.

Autoradiographies sur films Kodirex (exposition : 2 mois).

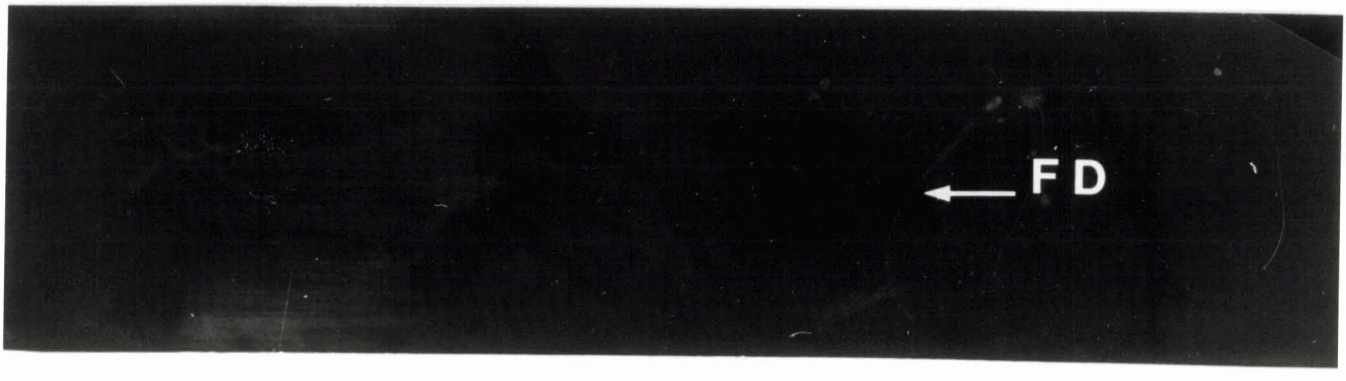
Figure 15 : 12 heures après l'application.



14

BU
LIBE

5 cm



15

3. Feuilles ayant terminé leur croissance.

Après le dépôt de 37 kBq de GA_3 |8 méthylène - ^{14}C| sur la 1e feuille à partir de la base et dont la croissance est terminée (50 ± 10 mm), l'exportation du traceur est toujours extrêmement faible. 3 heures après l'application, le ^{14}C est décelé dans le pétiole de la feuille donneuse. L'emplacement de la tige, à peine visible sur le film radiologique resté 2 mois en contact avec la plante, ne peut-être reproduit par tirage sur papier (figure 14). Les mêmes observations sont faites après une période de 12 heures de migration du traceur ; cependant celui-ci est présent dans les très jeunes feuilles du sommet qui sont très faiblement radioactives (figure 15). Les feuilles adultes manifestent donc très peu d'aptitude à exporter les molécules - ^{14}C lorsque la GA_3 | ^{14}C| est déposée sur leur limbe.

4. La 7e feuille à différents stades de son développement.

Les plantes choisies sont à des stades de développement différents et la longueur de leur 7e feuille est alors de 1,5, 3, 6 ou 12 cm. Celles-ci reçoivent presque au même moment 3,7 kBq (soit 340 ng) de GA_3 |^{14}C|. Après 24 heures de transport, l'exportation du ^{14}C dans l'ensemble de la plante est toujours plus nette à partir des feuilles très jeunes (1,5 cm). Cette capacité diminue fortement avec le développement de la feuille (tableau 5). Le traceur exporté par les jeunes feuilles se retrouve dans la tige et les feuilles sous-jacentes à la feuille donneuse. Les jeunes organes situés au-dessus de cette dernière (cas des feuilles donneuses de 3 et 6 cm) recèlent les plus fortes teneurs en molécules - ^{14}C par unité de poids. Lorsque la feuille donneuse ralentit sa croissance (feuille de 12 cm ou plus), le traceur est alors très faiblement exporté et sa distribution est globalement assez homogène dans l'ensemble des tissus de la plante.

Longueur de la FD (cm)	% du ^{14}C exporté	^{14}C exporté dans les diverses parties de la plante (cpm mg^{-1} MS)				
		Ensemble de la plante	Racines	Tige en dessous de la FD	Feuilles en dessous de la FD	Tige et feuilles sus-jacentes à la FD
1,5	1,20	32	8	35	43	*
3	0,09	16	13	16	11	348
6	0,06	7	3	6	11	12
12	0,05	3	1	3	5	4

Tableau 5 : Exportation de la radioactivité après l'application de la GA_3 |1, 7, 12, 18 - ^{14}C| sur la 7e feuille de Tomate à différents stades de son développement.

10 µl d'eau renfermant 3,7 kBq (222 000 cpm) soit 340 ng de GA_3 |^{14}C|, (activité spécifique : 63 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$), sont déposés sur le limbe de la foliole terminale ; la durée du transport est de 24 heures (n = 3 dans chaque cas).

* 8e jeune feuille à peine visible.

FD = feuille donneuse.

Le système racinaire est radioactif dans tous les cas mais les quantités de traceur par unité de poids restent faibles.

Les comptages corroborent et complètent les résultats obtenus par autoradiographies : les jeunes feuilles exportent le traceur après l'application de la GA_3 |^{14}C|, alors que les feuilles adultes ou celles qui achèvent leur croissance ont une faible capacité exportatrice.

BU LILLE

B. Transport à partir des racines

1. Application de GA_3 |^{14}C|

Après l'absorption de 1,85 kBq (2,84 µg) de GA_3 |1, 7, 12, 18-^{14}C| par les racines intactes, le ^{14}C est très rapidement transporté. Déjà 3 heures après l'application, une grande partie du traceur se retrouve dans l'ensemble de la plante (figure 16). Les molécules radioactives se dirigent vers la tige et le feuillage; le système racinaire sous-jacent aux racines donneuses est assez peu radioactif, quelques racines secondaires exceptées.

La radioactivité exportée vers le feuillage se déplace dans quelques faisceaux de la tige, situés du même côté que les racines donneuses.

Elle s'accumule surtout dans les feuilles ou les moitiés des feuilles elles-mêmes situées sensiblement du même côté que les racines exportatrices. Enfin, des molécules - ^{14}C se concentrent rapidement en divers points du limbe et dans l'extrémité des folioles, vraisemblablement au niveau des hydathodes.

Compte tenu de ces différentes observations et de la vitesse très rapide du transport des molécules marquées, on peut logiquement penser qu'après absorption de la gibbérelline - ^{14}C par les racines, les molécules radioactives pénètrent très facilement dans le xylème et sont entraînées par le courant de transpiration.

24 heures après l'application de la GA_3 |^{14}C|, la distribution des molécules marquées présente de nombreuses analogies avec celle observée au bout de 3 heures (figure 17). Toutefois, une fraction du traceur semble subir un transport descendant, puisque le système racinaire entier est radioactif. Les jeunes organes du sommet de la plante n'accumulent pas le traceur de façon spectaculaire. Avec le

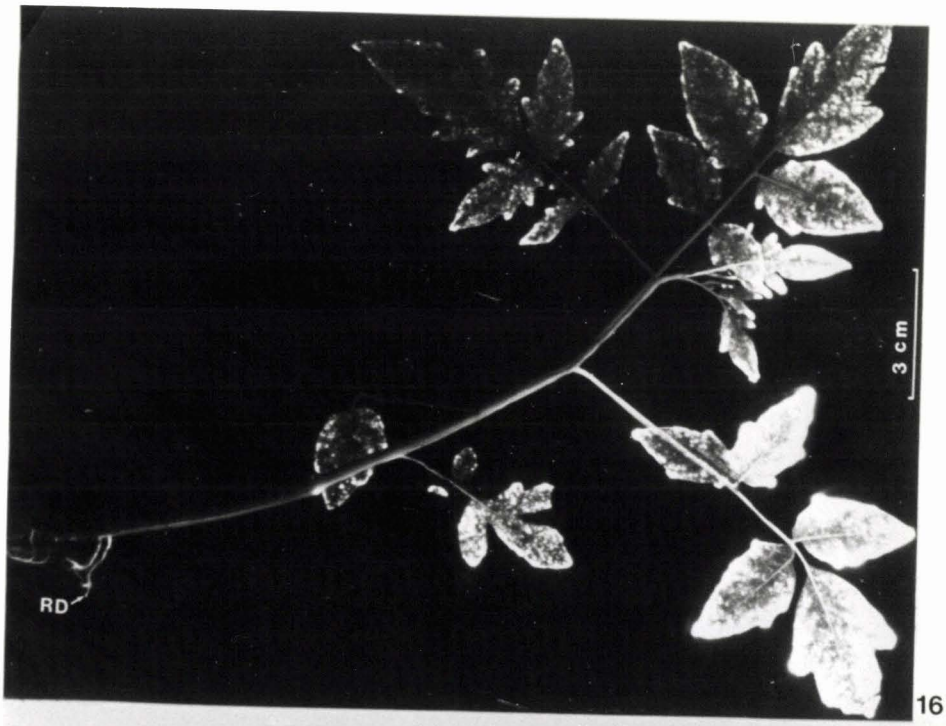
Figure 16 : Distribution de la radioactivité dans une plante 3 heures après le début de l'absorption de 1,85 kBq (2,84 µg) de GA_3 |8 méthylène - ^{14}C| par 2 racines secondaires.

Les plantes présentent 8 feuilles au moment de l'application de la GA_3 |^{14}C| dont l'activité spécifique est de 165 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$. Les 2 racines donneuses (RD) absorbent les 100 µl d'eau qui renferment la GA_3 |^{14}C| en 20 minutes environ.

Autoradiographies sur film Kodirex (exposition: 2 mois).

Figure 17 : 24 heures après le début de l'absorption.

Figure 18 : 100 heures après le début de l'absorption.



16

17

18

BU LILLE

temps, les petites taches radioactives réparties dans l'ensemble du limbe ont disparu. De plus, on note une tendance plus nette à une concentration de molécules marquées dans les extrémités des lobes des feuilles.

100 heures après l'application, la distribution de la radioactivité n'a pratiquement pas changé (figure 18). Le traceur présent en grande quantité dans les feuilles situées du même côté que les racines exportatrices ne paraît que peu redistribué vers les organes en croissance situés plus haut sur la tige (5e feuille par exemple).

2. Application de GA_1 $|^3H|$

Lorsque la GA_1 $|^3H|$ est absorbée par voie racinaire, les molécules tritiées sont très rapidement distribuées dans tous les organes de la plante (tableau 6). Après l'application de 0,74 kBq, les quantités de radioactivité augmentent en fonction du temps mais la répartition du tritium dans la plante demeure stable : le système racinaire en renferme environ 25 % et le feuillage environ 65 %, en particulier dans les jeunes feuilles en voie

BU ULLE

GA_1 $|^3H|$ appliquée en kBq (µg)	Durée de transport (heures)	Nombre de plantes	Nombre de feuilles sur les plantes	% de ^3H exporté par les racines	% du ^3H exporté dans		
					Racines	Tige	Feuillage
0,74 (0,22)	3	9	8	2.95*	27.77	7.15	65.10
0,74 (0,22)	24	9	8	5.28 ± 2.68	25.67	10.73	63.59
74 (22,5)	24	6	9	0.51 ± 0.09	20.02	8.64	73.33

Tableau 6 : Distribution de la radioactivité après l'application de la GA_1 $|3 - 4 - ^3H|$ sur 2 racines secondaires. L'activité spécifique de la GA_1 $|^3H|$ est de 1 147 GBq $mmol^{-1}$; (m ± ES ; 0,05).

* moyenne globale de 9 plantes.

de développement (tableau 7). Les autoradiographies réalisées sur ces plantes permettent de fournir des précisions sur la distribution de la radioactivité à la surface de leurs organes ; elles montrent une accumulation du traceur dans les pointes des lobes foliaires (figure 19). Dans l'épiderme de la tige, les molécules tritiées sont surtout présentes au niveau des premiers entre-noeuds et de ceux en voie d'élongation.

organes receveurs	% du ^3H exporté	dpm mg^{-1} MS
Entre-noeuds		
E_6	0,62	292 ± 119
E_5	1,01	97 ± 42
E_4	1,03	134 ± 77
E_3	0,56	61 ± 18
E_2	1,17	443 ± 223
E_1 + hypocotyle	6,31	444 ± 246
Feuilles		
Bourgeon	4,54	540 ± 263
F_6	6,24	175 ± 52
F_5	18,88	462 ± 202
F_4	17,85	345 ± 64
F_3	8,05	211 ± 76
F_2	2,61	183 ± 69
F_1	5,40	153 ± 58
Racines	25,67	193 ± 30

Tableau 7 : Distribution des molécules tritiées, 24 heures après l'absorption de 0,74 kBq (0,22 ng) de GA_1 $|^3H|$ par 2 racines secondaires.

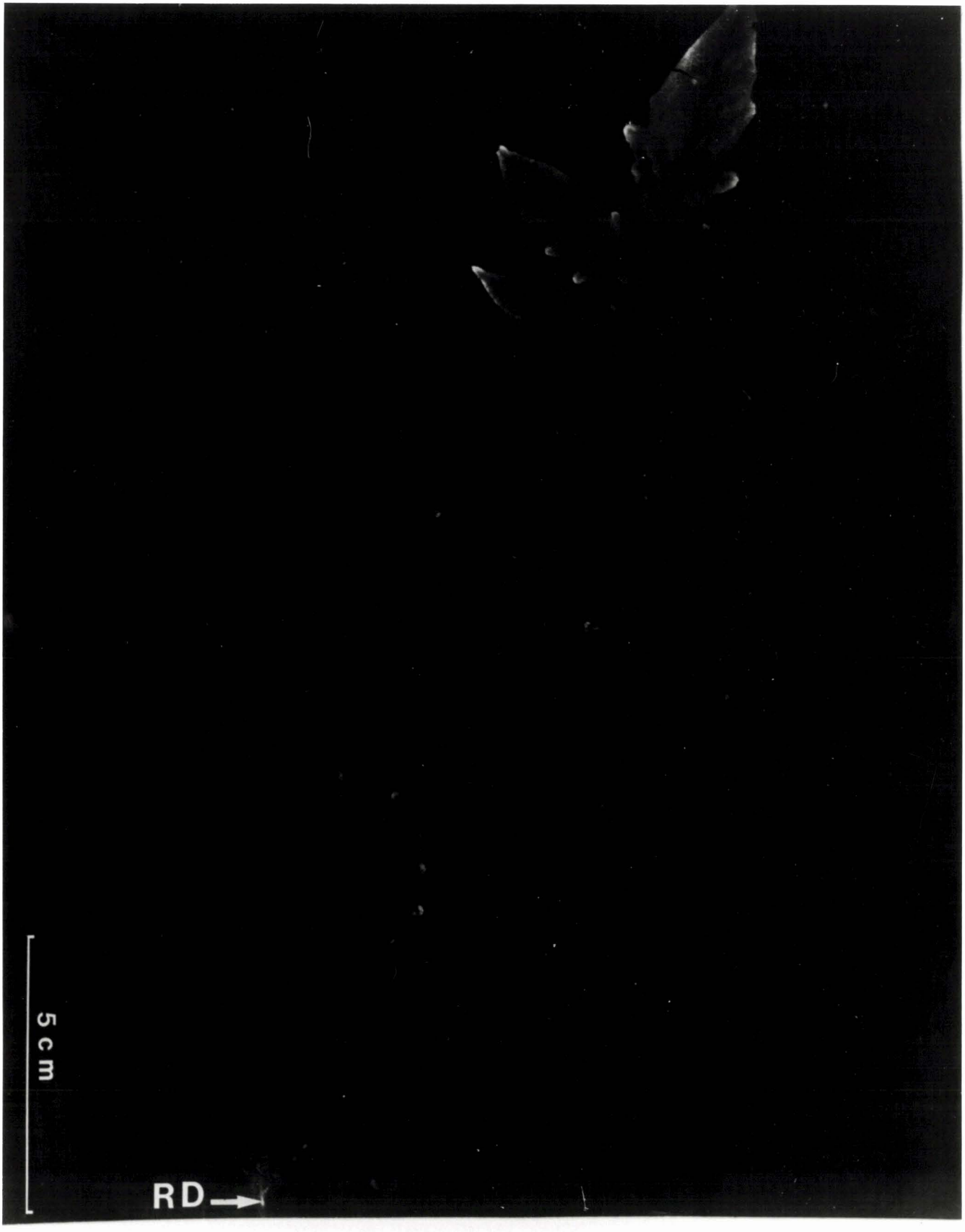
Les racines donneuses absorbent les 100 µl d'eau qui renferment de la GA_1 $|^3H|$ en 20 minutes environ. Les plantes utilisées présentent 9 feuilles. L'activité spécifique de la GA_1 $|^3H|$ est de 1 147 GBq $mmol^{-1}$ (m ± ES ; 0,05 ; n = 9).

Figure 19 : Distribution de la radioactivité dans une plante, 24 heures après l'absorption de 74 kBq (22,5 ng) de GA_1 |3, 4 - ^3H| par 2 racines secondaires.

Les racines donneuses (RD) absorbent les 100 µl d'eau qui renferment la GA_1 |^3H| en 20 minutes environ. Les plantes utilisées présentent 9 feuilles. L'activité spécifique de la GA_1 |^3H| est de 1 147 GBq $mmol^{-1}$.

Autoradiographie sur film Kodirex (exposition : 2 mois)

UB Lille



BU LILLE

Lorsque la quantité de GA_1 $|^3H|$ fournie aux racines est plus importante (74 kBq), la quantité relative de tritium exporté (0,51 ± 0,09 %) en 24 heures est comparable à celle exportée à partir de 0,74 kBq (tableau 6), mais le feuillage reçoit plus de radioactivité (72,33 %).

C - Nature des molécules tritiées transportées

1. Protocole expérimental

Au cours de la nuit, des gouttelettes de guttation apparaissent sur les pointes des lobes des feuilles, en particulier lorsque l'humidité relative de l'air est élevée. L'émission de liquide s'effectue par les hydathodes (PERRIN, 1972), lorsque l'absorption d'eau est supérieure à la transpiration des plantes. Le soir, ces conditions sont artificiellement réalisées en plaçant les pots où se développent des plantes ayant moins de 12 feuilles, dans une enceinte constituée par deux bacs, le premier étant renversé sur le second. Le fond des pots baignant dans de l'eau (1 cm de hauteur environ), les plantes sont ainsi placées dans une atmosphère où l'humidité relative est comprise entre 85 et 95 %. Si les plantes ne sont pas agitées durant cette période, toutes les gouttelettes restent suspendues aux feuilles et peuvent ainsi être récoltées le matin, vers 9 h généralement.

Le liquide recueilli sur les feuilles de plantes ayant reçu une application de gibbérellines marquées est conservé à - 20° C. La radioactivité qu'il contient est mesurée et la nature des molécules marquées ayant circulé dans la plante est analysée par chromatographie après avoir déposé directement le liquide de guttation sur papier Whatman n° 1.

			Position de la feuille sur la tige						
			1e	2e	3e	4e	5e	6e	7e = FD
radioactivité (cpm)	A n = 4	1e jour	-	0	1	5	3	1	46
		2e jour	1	8	1	18	35	9	1760
		3e jour	3	4	72	30	49	14	5656
		4e jour	-	14	9	2443	83	20	4145
		5e jour	-	7	7	3980	495	44	4407
		Total pour 5 jours	4	33	90	6476	665	88	16014
	B n = 8	1e jour	-	-	1	3	1	4	1574
		2e jour	-	4	9	13	33	82	6865
		3e jour	2	3	12	18	132	28	6824
		4e jour	-	2	9	31	38	29	1446
		5e jour	-	4	15	17	67	21	890
		Total pour 5jours	2	13	46	82	271	164	17299
	C n = 4	Total pour 5jours	3	2	2	7	24	8	759

Tableau 8 : Radioactivité éliminée dans les gouttelettes de guttation émises par les feuilles de Tomate en fonction de leur position sur la tige.

Les plantes sont au stade 8 feuilles et la 7e feuille (2,5 ± 0,5 cm) reçoit à 11 heures, 10 µl d'une solution de GA_3 |8 méthylène - ^{14}C| (activité spécifique : 165 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$)

A : 9,2 kBq (soit 550 000 cpm et 14,3 µg) ; B : 3,7 kBq (soit 222 000 cpm et 5,71 µg); C : 0,37 kBq (soit 22 200 cpm et 0,57 µg). Les plantes sont placées chaque soir dans une enceinte où l'humidité relative est supérieure à 90 %. Les gouttelettes présentes sur chaque feuille sont recueillies le matin vers 9 heures durant les 5 jours qui suivent l'application de la GA_3 |^{14}C|.

La guttation permet l'élimination de 1,32 % (A), 0,26 % (B) et 0,21 % (C) de la radioactivité appliquée.

n = nombre de plantes

2. Résultats

a. Après application sur les jeunes feuilles

Au moment de l'application des gibbérellines, les plantes présentent 8 feuilles. La 7e jeune feuille (2,5 cm environ) qui reçoit la GA_3 $|^{14}C|$ ou la GA_1 $|^{3}H|$ exporte des molécules marquées vers les autres feuilles de la plante ; une partie de ces molécules s'accumule au niveau des pointes foliaires qui se terminent par les hydathodes.

a_1. Application de GA_3 $|^{14}C|$

Quelles que soient les quantités de GA_3 $|^{14}C|$ appliquées sur la 7e feuille (9,2 , 3,7 et 0,37 kBq), des molécules marquées ayant migré dans la plante sont retrouvées dans le liquide de guttation ; l'élimination de ^{14}C par les 6 feuilles sous-jacentes à la feuille donneuse décroît lorsque les quantités de GA_3 $|^{14}C|$ déposées sur la feuille donneuse diminuent ; elle représente respectivement 1,32 %, 0,26 % et 0,21 % du ^{14}C fourni (tableau 8 A, B et C).

Les 1e et 2e feuilles rejettent peu de liquide de guttation, alors que les feuilles sous-jacentes et en particulier les 4e et 5e feuilles, émettent de nombreuses gouttelettes renfermant davantage de molécules tritiées dont la plupart ont un Rf correspondant à celui de la GA_3 (figure 20 a, b et c). La présence d'un autre pic de radioactivité sur les chromatogrammes (figure 20 b et c) correspond à un produit de dégradation de la GA_3 $|^{14}C|$ dans ces solvants, ou peut être aussi à des molécules $-^{14}C$ métabolisées dans la plante ; en effet le pourcentage de radioactivité à ce Rf est un peu plus important avec le liquide de guttation qu'avec la GA_3 $|^{14}C|$ appliquée.

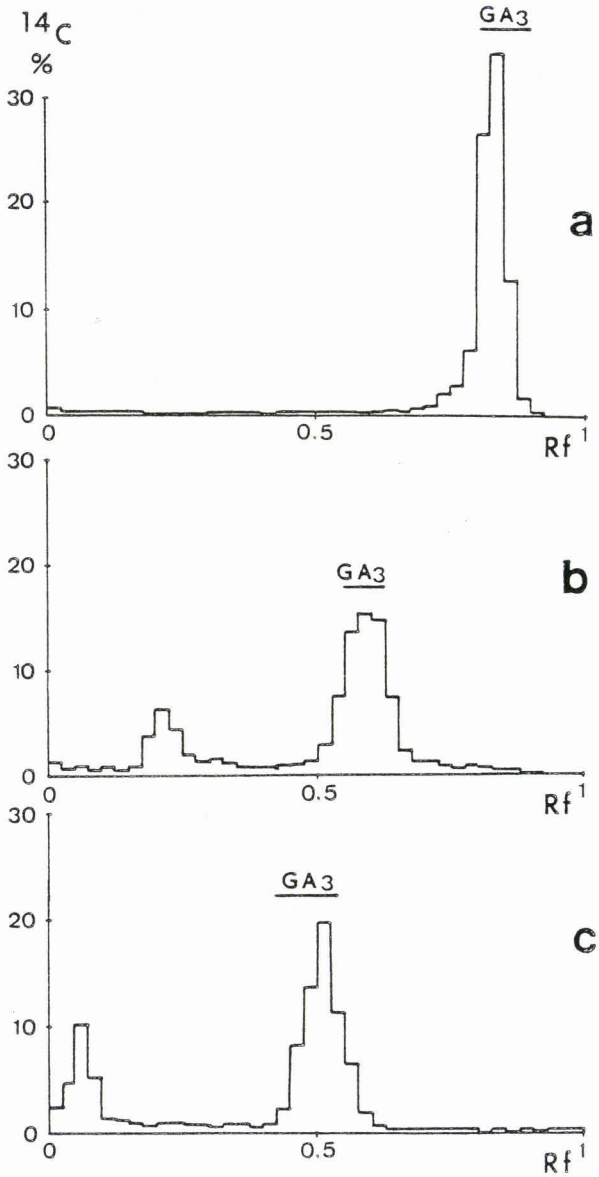


Figure 20 : Distribution sur papier Whatman n° 1 des molécules -^{14}C présentes dans le liquide de guttation.
Les gouttelettes sont récoltées lors de 4 périodes de guttation sur les 6 feuilles sous-jacentes à la 7e feuille donneuse (2,5 cm) de GA_3 |8 méthylène -^{14}C|, (37 kBq soit 57,2 µg ; activité spécifique: 165 10^{-3} GBq mmol^{-1})

a : butanol + acide acétique + eau (19 - 1 - 6 ; v/v)

b : alcool amylique tertiaire + acétone + butanol + ammoniaque (10 - 25 - 25 - 15 ; v/v)

c : isopropanol + ammoniaque + eau (9 - 0,1 - 19,9 ; v/v)

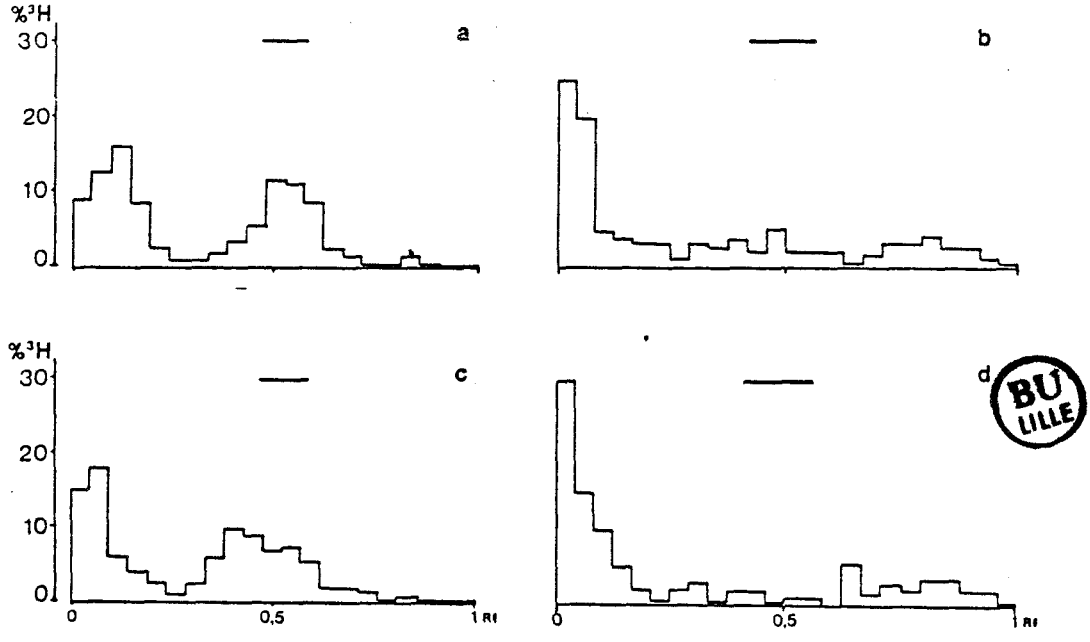
extrait de COUILLEROT J.P. et BONNEMAIN, J.L. (1975).

En général, le ^{14}C est plus abondant dans le liquide de guttation lors des 2e et 3e récoltes pour la feuille donneuse et après 3 jours de migration dans la plante pour les autres feuilles (tableau 8 A et B).

Pour un lot de 8 plantes, après 6 périodes de guttation, la quantité de ^{14}C retrouvée dans les gouttelettes représente 9,74 ± 4,42 % du ^{14}C appliqué (3,7 kBq) ou 0,38 ± 0,10 % du ^{14}C appliqué, s'il n'est pas tenu compte des gouttelettes provenant de la feuille donneuse, c'est-à-dire approximativement environ 12 % du ^{14}C exporté (cf résultats précédents, partie I, paragraphe A, 1, a).

a_2 · Application de GA_1 $|^3H|$

Des molécules tritiées en provenance de la 7e jeune feuille donneuse de GA_1 $|^3H|$ sont présentes dans les gouttelettes recueillies sur les feuilles sous-jacentes.



BU LILLE

Figure 21 : Distribution sur papier Whatman n° 1 des molécules tritiées présentes dans le liquide de guttation. Les gouttelettes sont récoltées au cours de 4 périodes de guttation sur les 6 feuilles sous-jacentes à la 7 e feuille donneuse (2,5 cm) de GA_1 $|^3H|$ (a et b) ou sur les feuilles de plants dont 2 racines secondaires ont absorbé la GA_1 $|^3H|$ (c et d). Dans chaque cas, 37 kBq soit 6 µg de GA_1 $|3 - 4 - {}^3H\ (N)|$ (activité spécifique: 2 155 Gbq $mmol^{-1}$) sont appliqués sur des plantes au stade 10 feuilles :

a et c : isopropanol + ammoniaque + eau (10 - 1 - 1 ; v/v)

b et d : tétrachlorure de carbone + acide acétique + eau (8 - 3 - 5 ; v/v) + 25 % d'acétate d'éthyle.

Une fraction des molécules marquées migre au Rf de la GA_1, mais la majeure partie d'entre elles correspond à des métabolites de la GA_1 $|^3H|$, (figure 21 a et b).

b - Après application sur les racines

L'exportation de molécules marquées par les racines donneuses de GA_1 $|^3H|$ et de GA_3 $|^{14}C|$ en direction du feuillage est importante et rapide ; elle est généralement suivie d'une accumulation des traceurs dans les pointes foliaires (cf 1e partie, paragraphe I, B, 1 et 2).

b_1. Application de GA_3 $|^{14}C|$

Dès la première période de guttation, 1 % environ de la radioactivité appliquée est retrouvée dans le liquide émis par les pointes foliaires (tableau 9). L'élimination

	Jour de récolte					Total pour 5 jours
	1e	2e	3e	4e	5e	
Radioactivité (cpm)	17 ± 9	56 ± 18	49 ± 19	58 ± 23	35 ± 12	215 ± 60

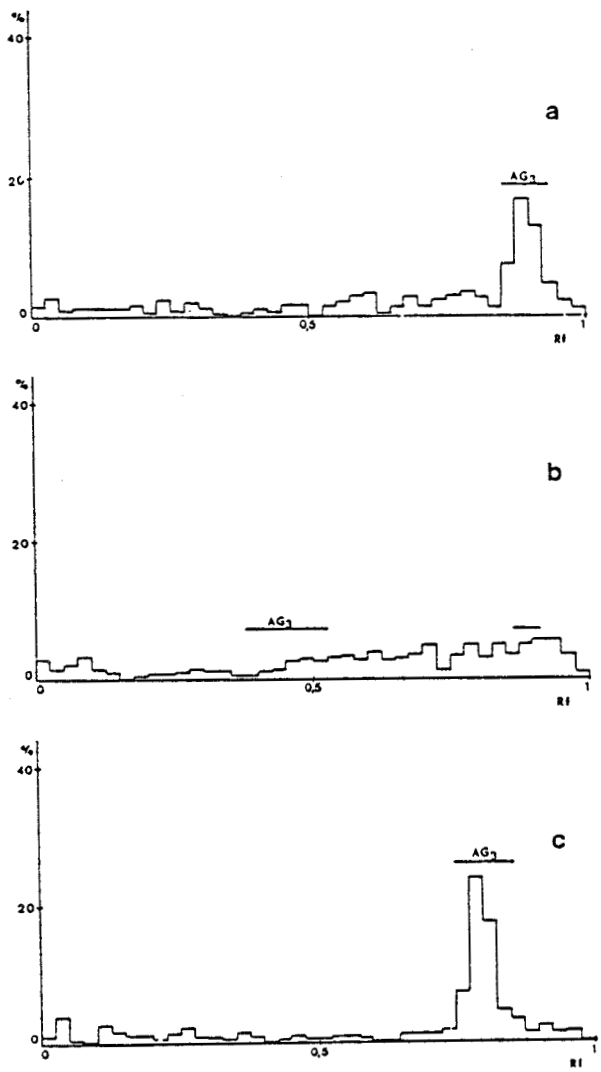
Tableau 9 : Radioactivité éliminée par les gouttelettes de guttation émises par les pointes foliaires de Tomate.
2 racines secondaires absorbent à partir de 11 heures 100 µl d'eau renfermant 29 Bq soit 2,7 ng (1 730 cpm) de GA_3 $|1, 7, 12, 18\text{-}^{14}C|$, activité spécifique: 63 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$. Les gouttelettes émises les jours suivants par l'ensemble des feuilles sont récoltées vers 9 heures pendant 5 jours.

La guttation permet l'élimination de 12,42 ± 3,47 % du ^{14}C appliqué (m ± ES; 0,05 ; n = 9).

BU LILLE

du traceur est surtout importante lors des 2e, 3e et 4e périodes de guttation. Après 5 périodes de guttation, la quantité moyenne du ^{14}C éliminé dans les gouttelettes représente 12,42 ± 3,47 % du ^{14}C absorbé. Le pourcentage du traceur éliminé par rapport à la quantité de ^{14}C appliqué

est donc nettement plus important que dans le cas où les jeunes feuilles constituent les organes exportateurs. De plus le traceur se retrouve très rapidement (dès la 1e récolte) dans le liquide émis par les feuilles ; ces résultats corroborent les observations par autoradiographies de molécules marquées dans les pointes des lobes peu de temps après l'application de GA_3 $|^{14}C|$.



BU LILLE

Figure 22 : Distribution sur papier Whatman n° 1 des molécules $|^{14}C|$ présentes dans le liquide de guttation.
Les gouttelettes sont récoltées lors de 5 périodes de guttation sur les feuilles de plants de Tomate dont 2 racines secondaires ont absorbé 0,37 kBq (2,05 µg) de GA_3 (activité spécifique: $63\ 10^{-3}$ GBq $mmol^{-1}$)
Solvants de migration :
a : butanol + acide acétique + eau (19 - 1 - 6 ; v/v)
b : alcool amylique tertiaire + acétone + butanol + ammoniaque (10 - 25 - 25 - 15 ; v/v)
c : isopropanol + ammoniaque + eau (8 - 0,1 - 19,9 ; v/v).
extrait de COUILLEROT J.P. (1976)

Les radiochromatogrammes révèlent la présence de molécules ayant le Rf de la GA_3, mais aussi l'existence de nombreux autres métabolites (figure 22 a, b et c), en particulier lorsque le chromatogramme est développé dans un solvant à pH très basique (alcool amylique tertiaire + butanol + acétone + ammoniaque ; figure 22 b). Par conséquent, une partie des molécules $|^{14}C|$ éliminées peut être constituée par de la GA_3 $|^{14}C|$, mais accompagnée de produits du métabolisme de la GA_3 $|^{14}C|$ et peut être d'autres gibbérellines.

$^b{}_2$. Application de GA_1 $|^3H|$

Le liquide de guttation contient des molécules tritiées provenant des racines donneuses de GA_1 $|^3H|$; les molécules radioactives éliminées sont surtout des métabolites de la GA_1 (figure 21 c et d).

II - LES GIBBERELLINES DANS LE FEUILLAGE DES JEUNES PLANTES.

Tenant compte des résultats obtenus précédemment, nous avons étudié la distribution des gibbérellines endogènes dans le feuillage ; nous avons ensuite analysé quelques répercussions foliaires à la suite de l'absorption de GA_3 par les racines.

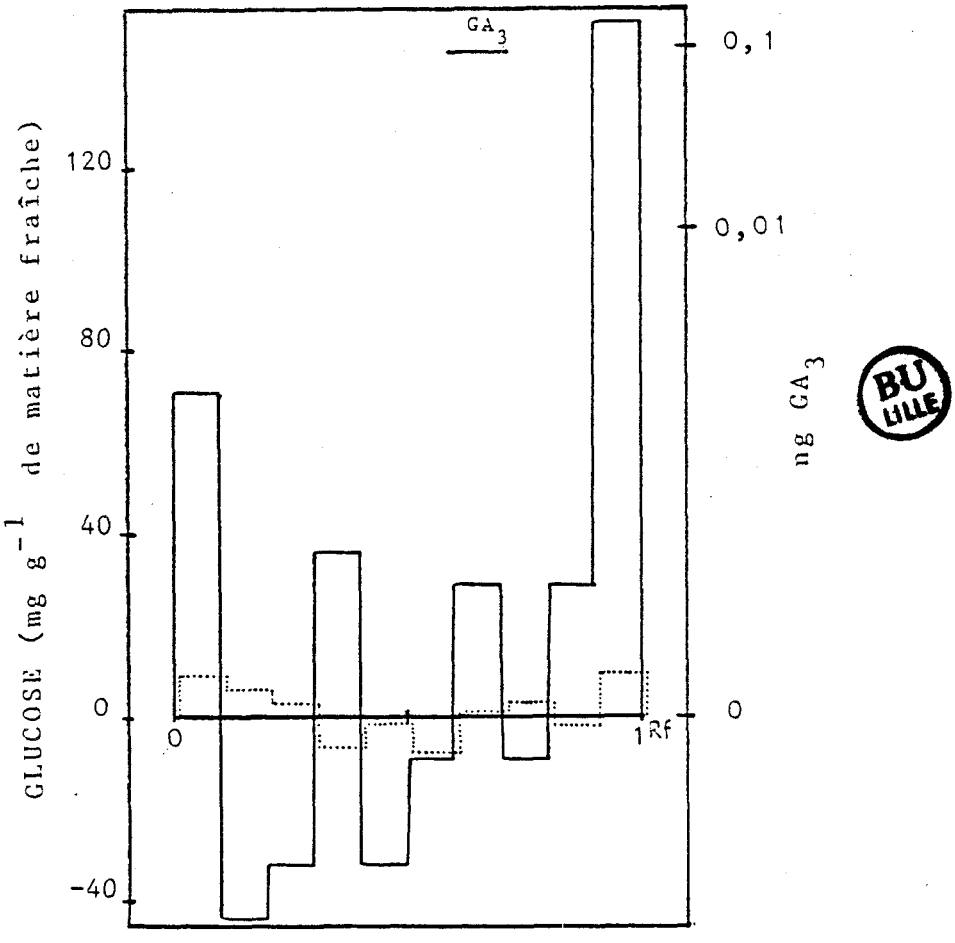
A - Les gibbérellines endogènes du feuillage.

1. Conditions expérimentales

Les 30 plantes utilisées présentent 10 feuilles dont seules les 4e, 5e, 6e, 7e et 8e feuilles sont retenues. Les pointes des lobes (6,50 g de MF) sont séparées du centre des folioles (39,20 g de MF). L'extraction des gibbérellines est réalisée à partir de 1 g de MF selon le protocole précisé dans les figures 3 et 5 ; l'activité gibbérellinique est recherchée à l'aide du test "albumen d'Orge".

2. Résultats

Des gibbérellines sont effectivement présentes dans les tissus centraux et périphériques des limbes (figure 23). L'activité gibbérellinique globale dosée dans un gramme de MF est nettement plus importante dans les pointes foliaires. Seule une faible fraction des molécules trouvées dans les pointes stimule l'activité α-amylasique de l'Orge au Rf de la GA_3. Par ailleurs, des substances inhibitrices sont décelées grâce au test biologique ; elles sont là encore plus abondantes dans les extrémités des lobes que dans la partie centrale du limbe.



BU LILLE

Figure 23 : Activité gibbérellinique dosée dans les tissus foliaires à l'aide du test "albumen d'Orge" :
——— dans les pointes des folioles
..... dans la partie centrale des limbes.
Les gibbérellines sont extraites des feuilles 4, 5, 6, 7 et 8 de plants présentant 10 feuilles.

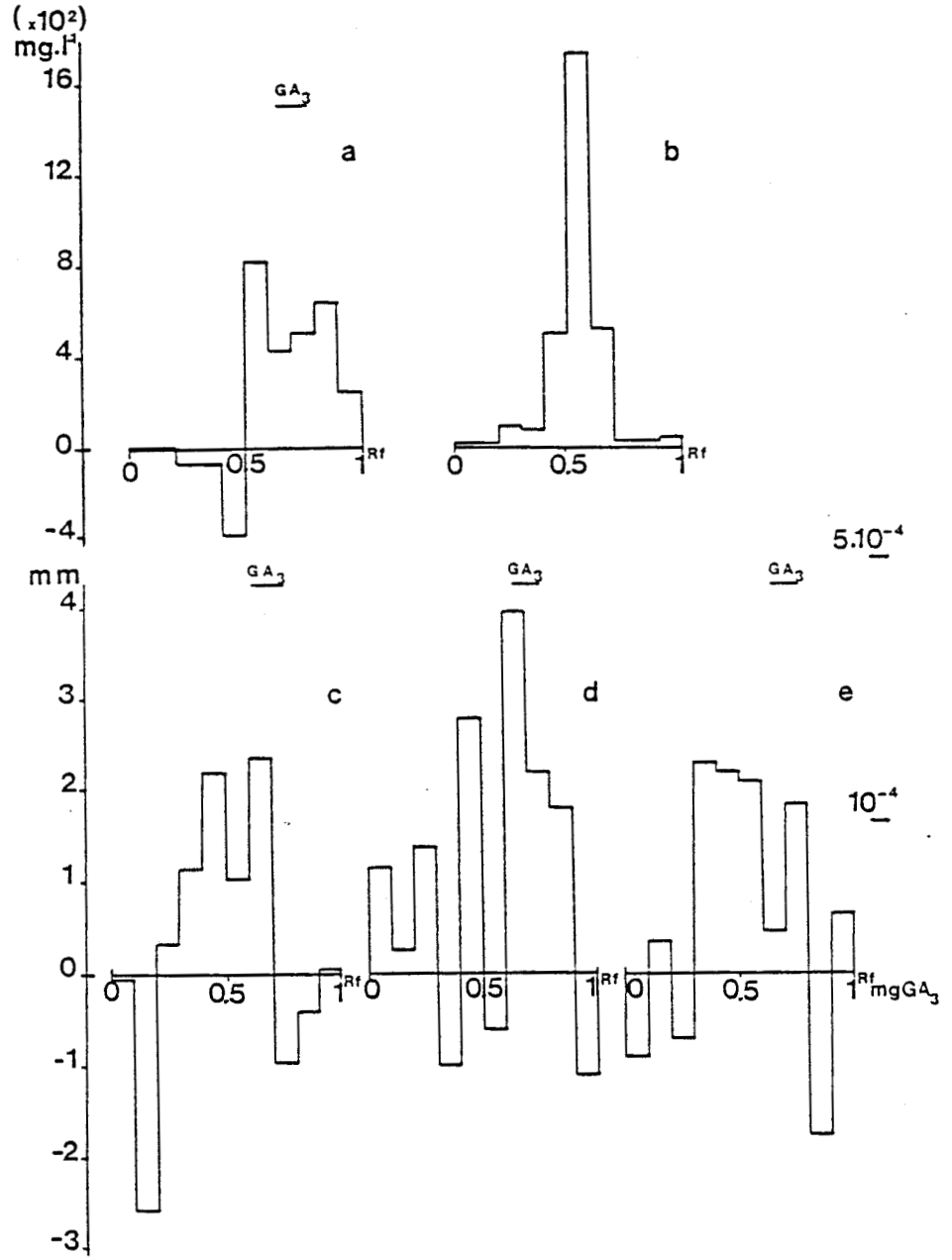


Figure 24 : Activité gibbérellinique et sucres réducteurs dosés dans les gouttelettes de guttation lors d'une vingtaine de récoltes sur 50 plants de Tomate au stade 10 feuilles.
La stimulation ou l'inhibition de l'activité α-amylasique et de l'élongation des hypocotyles de Laitue est déterminée après chromatographie des liquides de guttation sur gel de silice 60 F_{254}.
(Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau : 80 - 0,05 - 19,95 ; v/v)
a et b : Test "albumen d'Orge" (février 1975) à partir de 36 ml de liquide de guttation
a : stimulation ou inhibition de l'activité α-amylasique (en mg de glucose l^{-1})
b : sucres réducteurs (en mg de glucose l^{-1})
c,d et e: Test "Hypocotyle de Laitue" (à partir de 45 ml de liquide de guttation)
____ stimulation ou inhibition de l'élongation des hypocotyles de Laitue, (cv Grand Rapid).
Les tests sont réalisés fin février 1975 (c), fin avril 1975 (d) et fin juin 1975 (e).

BU LILLE

B - Analyse de l'activité gibbérellinique du liquide de guttation des plantes témoins

1. Protocole expérimental

Une vingtaine de récoltes des gouttelettes est nécessaire pour recueillir 45 ml de liquide sur 50 plantes au stade 10 feuilles. Le liquide de guttation est directement repris après évaporation par le méthanol puis l'acétate d'éthyle , puis chromatographié. Les tests biologiques "albumen d'Orge" et "hypocotyle de Laitue" sont alors réalisés.

2. Résultats

Le liquide de guttation émis par les feuilles de Tomate contient des molécules stimulant l'activité α-amylasique de l'Orge (figure 24 a). Celle-ci est importante au Rf 0,6 ; un second groupe de molécules ayant une activité gibbérellinique est noté au Rf 0,9. Des composés inhibant l'activité α-amylasique sont rejetés (Rf 0,5 par exemple) de même que des sucres réducteurs (environ 61,4 mg ml^{-1} de liquide de guttation ; figure 24 b).

Trois tests "hypocotyles de Laitue " réalisés à différentes périodes de l'année révèlent tous des activités gibbérelliniques dans les gouttelettes de guttation (figure 24 c, d et e). Dans le premier test (fin février, figure 24 c) deux zones de Rf (0,5 et 0,7) indiquent nettement la présence de substances analogues aux gibbérellines. Ces caractéristiques se retrouvent dans le deuxième test (fin avril, figure 24 d), l'activité au niveau du Rf 0,5 et du Rf 0,7 étant toutefois très importante. De plus, les hypocotyles de Laitue sont sensibles à une stimulation gibbérellinique aux zones de Rf 0,1, 0,3 mais aussi 0,8 - 0,9. Le troisième test réalisé fin juin (figure 24 e) met en évidence des activités gibbérelliniques nettes aux zones de Rf 0,4, 0,5, 0,6 et 0,8.

Il apparaît donc que la guttation entraîne des gibbérellines endogènes. Ces résultats suggèrent que des gibbérellines synthétisées par la plante sont elles aussi mises "hors circuit" dans les feuilles et sont éventuelle-

ment éliminées lors de conditions d'environnement particulières telles que les fortes hygrométries. Toutefois ces gibbérellines ne sont peut être pas définitivement rejetées dans leur totalité, une partie des gouttelettes pouvant être réabsorbée par les tissus lorsque l'hygrométrie diminue.

C - Répercussions foliaires de l'absorption racinaire de GA_3.

1. Conditions expérimentales

Les racines de 192 plantes au stade 10 feuilles sont débarrassées du terreau de culture. Les plantes sont divisées en deux lots, chacun étant placé dans un bac contenant la solution minérale de HOAGLAND et SNYDER ; 6 litres de cette solution sont nécessaires pour submerger totalement les racines de chaque lot de 96 plantes. Le niveau du milieu de culture est maintenu constant par apport de solution minérale. Compte tenu que la GA_3 est absorbée, puis distribuée dans l'ensemble de la plante (figures 16, 17 et 18) plus rapidement qu'à partir du feuillage, 6 mg de GA_3 sont dissous dans le liquide nutritif de l'un des bacs. Chaque plante peut ainsi prélever au maximum 62,5 µg de GA_3.

Après 6 jours de culture, les 3e, 4e, 5e, 6e, 7e et 8e feuilles de chaque plante sont récoltées. Les surfaces foliaires sont mesurées, puis les pointes de chaque foliole sont aussitôt séparées de la partie centrale des limbes. Les tissus sont conservés à - 20°C.

2. Résultats

a. Modifications d'ordre morphologique

Les plantes cultivées en présence de GA_3 ont une surface foliaire accrue (+ 13,53 %). L'augmentation du poids de matière fraîche (+ 1,94 %) et la diminution du poids de matière sèche (- 9,25 %) de leurs limbes traduit une forte hydratation des tissus (tableau 10). Cependant les variations pondérales observées ne sont pas homogènes dans les diverses parties des limbes, puisque la GA_3 provoque un accroissement net du poids de matière

	Plantes témoins		Plantes traitées	
Surface des limbes (cm^2)	264,90 ± 105,97		300,74 ± 113,42	
MF (mg par plante)	175,5		178,9	
MS (mg par plante)	22,2		20,3	
$\frac{MS}{MF}$ (%)	12,64		11,35	
	Centre des folioles	Pointes foliaires	Centre des folioles	Pointes foliaires
MF (mg par plante)	124,0	51,4	120,0	58,8
MS (mg par plante)	13,8	8,3	12,7	7,6
$\frac{MS}{MF}$ (%)	11,19	16,16	10,56	12,98

Tableau 10 : Effet de la GA_3 sur la surface foliaire, sur les teneurs en matières fraîche (MF) et sèche (MS) de la zone centrale et des pointes des feuilles.

BU LILLE

Les plantes au stade 10 feuilles sont divisées en 2 lots :
1er lot : 96 plantes témoins cultivées sur 6 litres de solution minérale de HOAGLAND et SNYDER pendant 6 jours (=Plantes témoins)
2e lot : 96 plantes cultivées dans les mêmes conditions, mais 6 mg de GA_3 sont ajoutés à la solution minérale absorbée par les racines (= Plantes traitées)
L'analyse porte sur les 3e, 4e, 5e, 6e, 7e et 8e feuilles des plantes.

fraîche (+ 14,39 %) dans les pointes foliaires et une diminution (- 3,23 %) dans la zone centrale des limbes. Le pourcentage de matière sèche baisse surtout dans les extrémités foliaires des plantes traitées. Ainsi la diminution de matière sèche et l'accumulation d'eau dans les pointes foliaires peut en partie expliquer la modification du port des plantes traitées dont les extrémités foliaires ont tendance à être "retombantes", suite à un manque de rigidité des tissus.

b. Modifications d'ordre biochimique

Les plantes qui absorbent pendant 6 jours de la GA_3 par voie racinaire présentent une coloration verte plus pâle que celle des plantes témoins. La teneur en chlorophylles a + b diminue de 22,3 % par unité de surface foliaire et respectivement de 13,5 % et 22,4 % par unité de poids de MF et de MS (tableau 11). Dans les deux lots de plantes, les pigments chlorophylliens sont plus abondants dans les pointes foliaires. L'action de la GA_3 n'est pas uniforme : la teneur en pigments chlorophylliens, exprimée par exemple par unité de poids de matière fraîche, diminue de 7,8 % dans la partie centrale des limbes et de 24,4 % dans les pointes des folioles. Les pigments caroténoïdes sont aussi plus abondants dans les extrémités foliaires (+ 5,8 %) des plantes témoins et l'application de GA_3 accroît cette différence (+ 21,2 %).

Teneurs en mg g^{-1} MS (mg g^{-1} MF)	Plantes témoins		Plantes traitées	
	Centre des folioles	Pointes foliaires	Centre des folioles	Pointes foliaires
Chlorophylle a	11,1 (1,24)	12,3 (1,99)	10,6 (1,12)	11,3 (1,46)
Chlorophylle b	3,8 (0,43)	4,3 (0,70)	4,0 (0,42)	4,3 (0,57)
Chlorophyllesa + b	14,9 (1,67)	16,6 (2,69)	14,6 (1,54)	15,6 (2,03)
$\frac{\text{Chlorophylle a}}{\text{Chlorophylle b}}$	2,88	2,86	2,62	2,57
Pigments caroténoïdes	1,6 (0,18)	1,2 (0,19)	1,6 (0,17)	1,6 (0,21)
$\frac{\text{Pigments caroténoïdes}}{\text{Chlorophylles a + b}}$	0,11	0,07	0,11	0,10

Tableau 11 : Effet de la GA_3 absorbée par les racines sur les teneurs en pigments chlorophylliens et caroténoïdes dans la zone centrale et dans les pointes des feuilles. (les conditions expérimentales sont précisées dans le tableau 10).

BU LILLE

Les pointes foliaires sont également plus riches en amidon et en sucres réducteurs (tableau 12) que la zone centrale des limbes. L'absorption de GA_3 entraîne une hydrolyse importante de l'amidon ; simultanément, les sucres réducteurs sont plus abondants et sont retrouvés en particulier à la périphérie des feuilles alors que l'activité invertasique y est plus faible.

Teneurs en mg g^{-1} MS (mg g^{-1} MF)	Plantes témoins		Plantes traitées	
	Centre des folioles	Pointes foliaires	Centre des folioles	Pointes foliaires
Amidon	375 (41,9)	426 (68,8)	104 (10,9)	115 (14,9)
Sucres réducteurs	35 (3,9)	41 (6,6)	106 (11,2)	140 (18,2)
Activité invertasique (*)	360 (40,2)	432 (59,8)	288 (30,4)	216 (28,0)

Tableau 12 : Effet de la GA_3 absorbée par les racines sur les teneurs en amidon, en sucres réducteurs et sur l'activité invertasique dans la zone centrale et dans les pointes des feuilles. (les conditions expérimentales sont précisées dans le tableau 10).
(*) activité invertasique exprimée en mg de sucres réducteurs produits par heure et par g de MS (ou par g de MF).

BU LILLE

La partie centrale des limbes renferme davantage de composés azotés solubles et totaux (tableau 13) et l'absorption de GA_3 augmente leur teneur.

Teneurs en mg g^{-1} MS (mg g^{-1} MF)	Plantes témoins		Plantes traitées	
	Centre des folioles	Pointes foliaires	Centre des folioles	Pointes foliaires
Azote total	321 (36,0)	204 (32,9)	359 (37,9)	300 (39,0)
Azote soluble	71 (7,9)	43 (6,8)	104 (10,8)	69 (9,0)

Tableau 13 : Effet de la GA_3 absorbée par les racines sur les teneurs en azote total et en azote soluble dans la zone centrale et dans la pointe des feuilles. Les conditions expérimentales sont précisées dans le tableau 10.

La forte concentration de GA_3 ou de ses métabolites observée sur les autoradiographies dans les extrémités foliaires (figures 16, 17 et 18) peut ainsi modifier le métabolisme d'un certain nombre de constituants cellulaires.

DEUXIEME PARTIE

GIBBERELLINES ET PLANTES EN FLORAISON.

I - TRANSPORT DE GIBBERELLINES

L'analyse du transport des gibbérellines est réalisée lorsque la première inflorescence des plantes présente une fleur à corolle parfaitement ouverte. A ce stade, les plantes présentent les caractéristiques suivantes : 7 feuilles sous la première inflorescence, 3 feuilles en voie de développement entre la première et la deuxième inflorescence dont les boutons floraux sont encore fermés, et enfin 2 ou 3 très jeunes feuilles au sommet de la plante. Un bourgeon axillaire est bien développé à l'aisselle de la 6e feuille située dans l'alignement de la première inflorescence.

A. Transport dans les fleurs isolées

1. La GA_1 |^3H|

a. Conditions expérimentales

Huit jours avant l'anthèse (stade I) ou au moment de l'anthèse (stade II) des fleurs de Tomate sont récoltées et placées aussitôt sur un milieu gélosé (5 ‰) renfermant les éléments minéraux de la solution de KNOP ; une feuille d'aluminium limite au pédicelle le contact de la fleur avec le milieu. Les fleurs d'un premier lot sont placées individuellement sur un milieu gélosé auquel sont ajoutés immédiatement avant la solidification 4,10 ou 9,54 ng de GA_1 |3-4-^3H (N)|, (activité spécifique: 1,147 GBq μmol^{-1}, soit 3,238 kBq ng^{-1}).

Les fleurs d'un deuxième lot reçoivent 4,10 ou 9,54 ng de GA_1 |^3H| dans la couronne d'étamines. Après 2 jours de culture à 24 °C (16 h de lumière ; 23 W m^{-2}), les

milieux de culture et les fleurs dont le pédicelle en contact avec le milieu gélosé radioactif a été supprimé, sont lyophilisés. Leur radioactivité est déterminée après 24 heures de macération dans le Lumasolve puis adjonction de 5 ml de Lipoluma.

L'analyse des molécules marquées transportées est réalisée chez les fleurs isolées, cultivées sur la solution minérale de KNOP. Le milieu de culture sur lequel sont cultivées pendant 48 heures des fleurs ayant reçu chacune 13,5 ou 74 kBq de GA_1 |^{3}H| dans la couronne d'étamines, est désséché. Les molécules tritiées importées par les fleurs cultivées 48 heures sur la solution minérale de KNOP contenant 13,5 ou 31,4 kBq de GA_1 |^{3}H|, sont récupérées après broyage, par 3 extractions successives à 0 °C avec du méthanol (80 %) puis par 3 extractions avec de l'acétate d'éthyle ; les solvants de l'extrait global sont alors évaporés.

Les extraits secs sont récupérés avec 400 µl de méthanol (80 %) puis 400 µl d'acétate d'éthyle ; ils sont chromatographiés sur plaque de gel de silice 60 F_{254} (Merck) sur une hauteur de 18 cm dans deux solvants. La radioactivité de chaque zone de Rf est déterminée après grattage du gel de silice puis adjonction de 5 ml de Lipoluma.

b. Résultats

Les fleurs au stade I ou au stade II qui reçoivent une application de GA_1 |^{3}H| dans la couronne d'étamines, exportent des molécules tritiées dans le milieu nutritif gélosé sur lequel elles sont cultivées (tableau 14).

Une fraction importante de ces molécules quittant le pédoncule floral a un Rf correspondant à celui de la GA_1 (figure 25 a_3, b, e et f). Cultivées sur un milieu gélosé contenant de la GA_1 | ^3H |, les fleurs importent des molécules marquées (tableau 14), dont plus de 50 % migrent au Rf de la GA_1 (figure 25c, d, g et h).

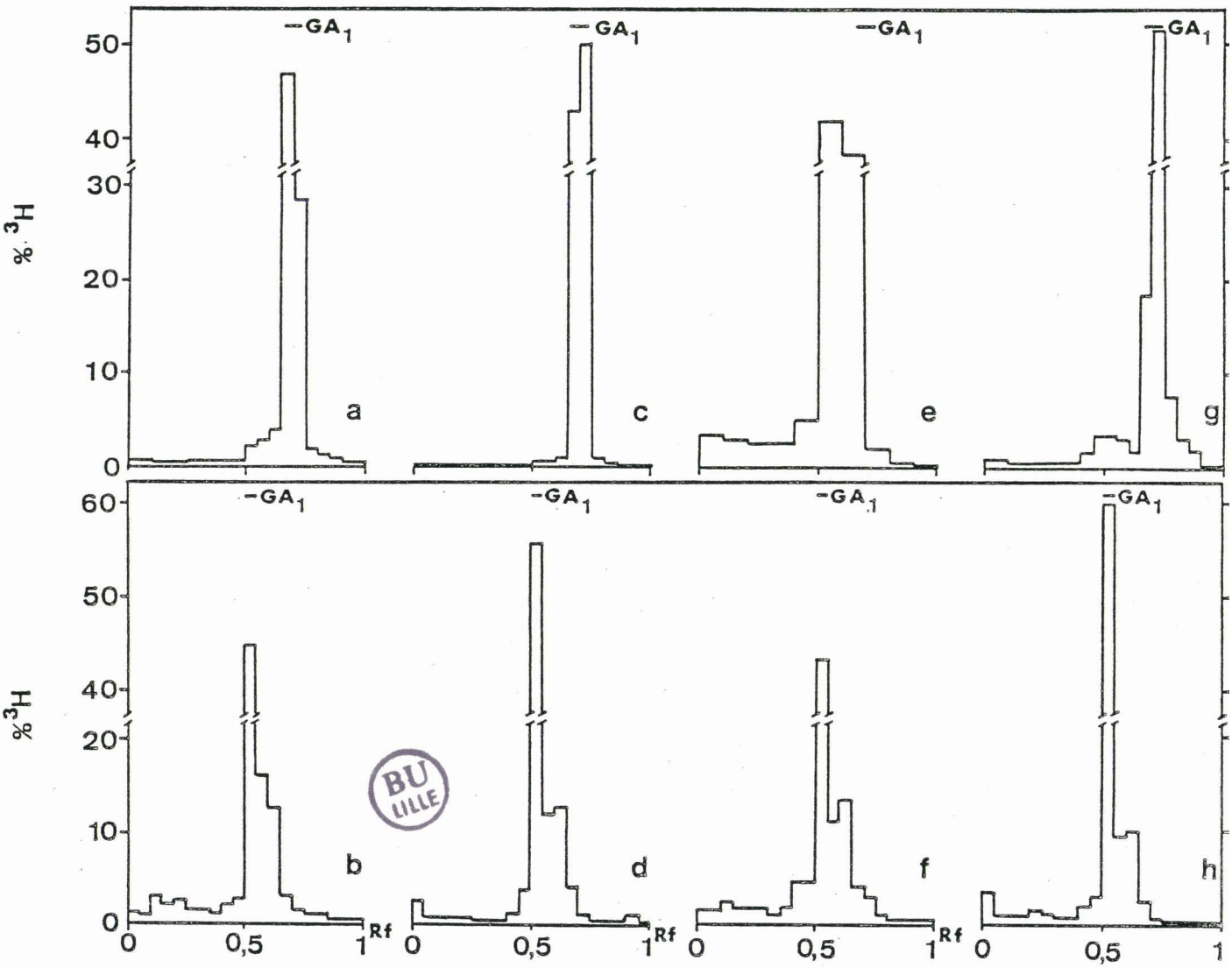
Stade	$GA_1[^3H]$ appliquée	% de ^3H exporté	% de ^3H importé
I	13,5 kBq (4,10 ng)	0,21 ± 0,09	0,46 ± 0,03
II	31,4 kBq (9,54 ng)	0,44 ± 0,03	0,95 ± 0,11

Tableau 14 : Exportation et importation de molécules tritiées par des fleurs de Tomate après l'application de GA_1 | ^3H |.
Les fleurs, isolées de la plante 8 jours avant l'anthèse (stade I , 9 fleurs) et à l'anthèse (stade II, 13 fleurs), sont cultivées sur un milieu gélosé pendant 2 jours ; la GA_1 | ^3H | est appliquée soit dans la couronne d'étamines, soit dans le milieu gélosé (moyenne ± erreur standard de la moyenne ; 0,05).

Extrait de COUILLEROT J.P. et YI Y.B. (1986)

Les molécules tritiées circulant dans les organes floraux représentent dans chaque cas un faible pourcentage de la radioactivité appliquée. Quel que soit le stade du développement des fleurs, l'absorption du traceur est environ deux fois supérieure au rejet dans le milieu de culture. La mobilité des molécules après l'application de la GA_1 | ^3H |, exprimée par le pourcentage du tritium transporté, augmente lorsque les fleurs sont à l'anthèse (tableau 14).

Les différentes pièces florales, mais plus particulièrement le calice, reçoivent des molécules tritiées en provenance du milieu de culture (tableau 15). La distribution de la



BU LILLE

Figure 25 : Distribution sur plaque de gel de silice des molécules tritiées exportées ou importées par les fleurs de Tomate.

a, b, e et f : molécules radioactives retrouvées dans la solution minérale de KNOP, sur laquelle sont cultivées pendant 48 heures des fleurs au stade I (a et b) et au stade II (e et f) ; celles-ci ont reçu respectivement une application de 13,5 kBq et de 74 kBq de GA_1 |^{3}H| dans la couronne d'étamines.

c, d, g et h : molécules radioactives extraites de fleurs au stade I (c et d) et au stade II (g et h) ; celles-ci ont été cultivées pendant 48 heures sur la solution minérale de KNOP renfermant respectivement 13,5 kBq et 74 kBq de GA_1 |^{3}H|.

Solvants de migration :

a, c, e et g : isopropanol+ammoniaque+eau (80, 0,05, 19,95 ; v/v)

b, d, f et h : hexane+isopropanol+acide acétique (60, 40, 1 ; v/v).

Extrait de COUILLEROT J.P. et YI Y.B. (1986)

Organe	Stade I		Stade II	
	% de ^3H importé	Bq mg^{-1} MS	% de ^3H importé	Bq mg^{-1} MS
Calice	54,00 ± 7,49	23,1 ± 3,4	50,58 ± 4,35	41,9 ± 3,6
Corolle	11,22 ± 2,61	8,5 ± 2,2	22,62 ± 1,54	24,3 ± 1,6
Androcée	18,96 ± 3,54	6,8 ± 1,3	15,98 ± 1,45	9,3 ± 0,8
Gynécée	15,81 ± 2,78	12,2 ± 2,8	10,82 ± 1,76	19,5 ± 3,1

Tableau 15 : Distribution des molécules tritiées dans les fleurs de Tomate cultivées pendant 2 jours sur un milieu gélosé.
Le milieu de culture renferme 13,5 kBq de GA_1 |^3H| pour chaque fleur au stade I et 31,4 kBq pour chaque fleur au stade II.
(m ± ES ; 0,05).
Extrait de COUILLEROT J.P. et YI Y.B. (1986)

radioactivité dans le gynécée et dans l'androcée est peu modifiée lorsque la fleur se développe. En revanche, les pétales qui achèvent leur croissance, renferment davantage de tritium que la jeune corolle.

2. Les gibbérellines endogènes

a. Conditions expérimentales

Les gibbérellines sont dosées grâce au test "albumen d'Orge" dans les différentes pièces florales lors de l'ouverture de la fleur (11/8/84). L'extraction est réalisée à partir de 165 fleurs selon le protocole décrit dans les figures 3 et 5.

Par ailleurs, au moment de l'anthèse, 80 fleurs de la première inflorescence sont séparées de la plante (27/9/84). Elles sont aussitôt mises en culture individuellement sur 7,5 ml de solution minérale de KNOP. Le pédoncule floral est la seule partie de la fleur en contact avec le liquide au

cours des 48 heures de culture (24° C, 16 h de lumière, 23 W m^{-2}). Les milieux de culture regroupés, sont séparés en deux volumes égaux, chacun étant ensuite desséché. Les gibbérellines sont mises en évidence après chromatographie des extraits secs correspondant à 40 fleurs, grâce aux tests "hypocotyle de Laitue" et "albumen d'Orge".

b. Résultats

b_1. Les diverses pièces florales renferment des composés ayant une activité gibbérellinique (tableau 16 et figure 26) : ces derniers sont peu abondants dans le gynécée, alors que leur teneur dans les corolles qui se déploient permet une très forte stimulation de l'activité α-amylasique de l'Orge. Curieusement, le contenu en gibbérellines des étamines n'est pas particulièrement important par unité de poids de MS. L'activité gibbérellinique au niveau du Rf de la GA_3 n'est notée que dans la corolle (figure 26 b) et dans les étamines (figure 26 c).

Activité α-amylasique : µg de glucose g^{-1} MS (% de l'activité dosée dans 165 fleurs)	Calice	Corolle	Androcée	Gynécée	Fleur entière
Activité stimulatrice	1 800 (29,20 %)	3 421 (36,88 %)	1 526 (23,86 %)	1 125 (10,05 %)	1 938 (100 %) *
Activité inhibitrice	533 (10,84 %)	284 (10,92 %)	76 (4,25 %)	1 695 (53,97 %)	543 (100 %)**

Tableau 16 : Activité gibbérellinique dosée dans les pièces florales de Tomate.

165 fleurs sont utilisées et les gibbérellines du calice, de la corolle, de l'androcée et du gynécée sont extraites selon le protocole décrit dans les figures 3 et 5. La stimulation ou l'inhibition de l'activité α-amylasique de l'Orge sont déterminées après chromatographie des extraits sur gel de silice 60 F_{254}.
(solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau ; 80 - 0,05 - 19,95; v/v)

* 8 876 µg de glucose
**2 490 µg de glucose

BU LILLE

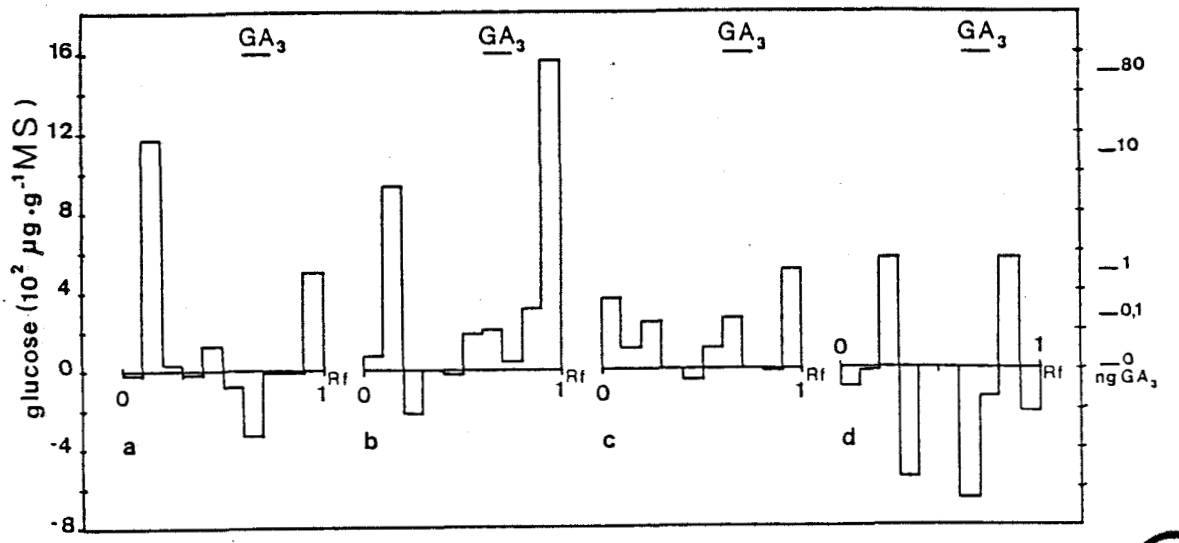
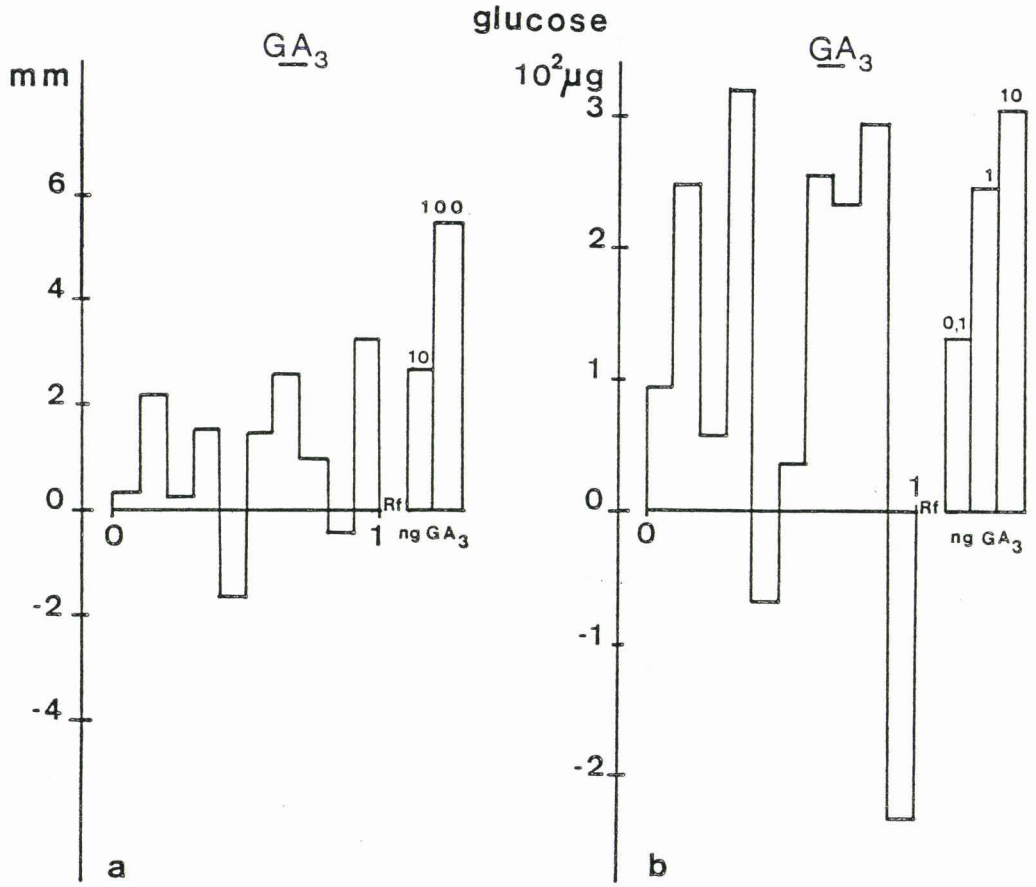


Figure 26 : Activité gibbérellinique dosée par le test "albumen d'Orge" dans le calice (a), dans la corolle (b), dans l'androcée (c) et dans le gynécée (d).
Les conditions expérimentales sont celles décrites dans le tableau 16 .

Le taux d' inhibiteurs de l'activité α-amylasique est important dans le gynécée (tableau 16) et au moins trois groupes de substances inhibitrices peuvent être notés (figure 26 d). Des résultats analogues sont obtenus avec le test "hypocotyle de Laitue" (YI, communication personnelle).

b_2. Des molécules ayant une activité gibbérellinique sont exportées dans le milieu de culture (figure 27). Trois zones de Rf (0,2 - 0,4 - 0,7 et 0,8) augmentent à la fois l'activité α-amylasique de l'Orge et l'élongation des hypocotyles de Laitue . Les stimulations notées au Rf 0,7 et au Rf 0,8 recouvrent le Rf de migration de la GA_3. Des substances inhibitrices de l'activité α-amylasique et de la croissance des hypocotyles sont également décelées dans le milieu de culture.

Ainsi des gibbérellines et des inhibiteurs endogènes des fleurs peuvent être exportés par le pédoncule floral dans le milieu de culture.



BU LILLE

Figure 27 : Activité gibbérellinique dosée dans le milieu où sont cultivées 40 fleurs pendant 48 heures.

a. stimulation ou inhibition de l'élongation des hypocotyles de Laitue, cv Batavia dorée de Printemps.

b. activité α-amylasique de l'Orge.

Chromatographie sur gel de silice $60F_{254}$
Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau (80 - 0,05 - 19,95; v/v).

B - Transport dans la plante entière

1. Conditions expérimentales

Chez les plantes entières, 10 µl d'eau renfermant 0,05 µl de Tween 20 et 95,40 ng de GA_1 |^{3}H| sont déposés dans la couronne d'étamines de la première fleur épanouie sur la première inflorescence ou sur l'une des très jeunes feuilles (3 ± 0,5 cm) du sommet. Six jours plus tard, les plantes récoltées sont immédiatement congelées puis lyophilisées. Après détermination de la matière sèche puis broyage des différentes parties de la plante, la radioactivité est déterminée.

2. Résultats

a. Transport à partir des fleurs.

Lors de l'anthèse, une des fleurs de la première inflorescence exporte dans la plante 6,07 % de la radioactivité appliquée 6 jours auparavant sous forme de GA_1 |^{3}H| (314 kBq) dans la couronne d'étamines (tableau 17). Les molécules tritiées présentes dans les jeunes feuilles du sommet ou dans la 2e très jeune inflorescence, mais aussi dans les feuilles adultes sous-jacentes à l'organe donneur et dans les racines, témoignent d'un transport acropète et basipète du traceur. Celui-ci est essentiellement retrouvé dans les racines, dans les tiges et dans les feuilles adultes ou en voie de développement, sa teneur par mg de matière sèche restant faible cependant. Une partie des molécules marquées migre en direction des plus jeunes fleurs des 1e et 2e inflorescences qui sont les organes renfermant la plus forte radioactivité par mg de matière sèche. Les jeunes feuilles en voie de croissance reçoivent peu de molécules tritiées : par exemple, le rameau situé à l'aisselle de la 6e feuille, dont le développement est important et rapide, ne contient que 1,68 Bq mg^{-1} MS.

Organes receveurs	Radioactivité (Bq mg^{-1} MS)	
	Donneur : feuille	Donneur : fleur
A	3,03 ± 1,46 (1,12)	2,25 ± 0,33 (0,46)
B	2,18 ± 0,66 (0,20)	5,18 ± 1,05 (0,59)
C	2,31 ± 0,30 (16,43)	2,30 ± 0,58 (18,34)
D	6,01 ± 0,25 (3,46)	7,86 ± 1,85 (5,93)
E	3,20 ± 0,28 (11,48)	1,68 ± 0,41 (9,49)
F	1,00 ± 0,10 (33,99)	0,81 ± 0,11 (28,77)
G	3,01 ± 1,03 (33,28)	2,26 ± 0,60 (36,38)

BU LILLE

Tableau 17 : *Distribution de la radioactivité dans les différentes parties de plants de Tomate lors de la floraison.* Les plantes reçoivent 314 kBq (95,38 ng) de $GA_1[^3H]$ sur l'une des très jeunes feuilles du sommet (3 ± 0,5 cm) ou dans la couronne d'étamines de l'une des fleurs de la première inflorescence; la radioactivité est déterminée après une période de transport de 6 j, dans les jeunes feuilles situées au-dessus de la deuxième inflorescence (A), dans la deuxième inflorescence (B), dans la tige et les feuilles situées entre les première et deuxième inflorescences (C), dans les fleurs — la fleur donneuse exceptée — de la première inflorescence (D), dans le bourgeon axillaire à l'aisselle de la sixième feuille (E), dans la tige et les feuilles situées entre la première inflorescence et le système racinaire (F) et dans le système racinaire (G) (moyenne ± erreur standard de la moyenne, 0,05; $n = 12$). Les valeurs entre parenthèses indiquent le pourcentage du tritium exporté par l'organe donneur dans les différentes parties de la plante.

Extrait de COUILLEROT J.P. et YI Y.B. (1986)

b. Transport à partir des jeunes feuilles.

L'application de GA_1 |^3H| sur les jeunes feuilles du sommet de plants de Tomate est suivie d'un transport descendant du traceur dans la tige, en direction du système racinaire (tableau 17). Un mouvement acropète ultérieur d'une fraction des molécules marquées permet leur répartition dans les limbes foliaires, dans les organes reproducteurs et dans la tige axillaire à l'aisselle de la 6e feuille. La jeune feuille donneuse exporte 6,71 % de la radioactivité déposée sur le limbe vers les différentes parties de la plante. Le système racinaire et les organes aériens situés en dessous de la 1e inflorescence recueillent là encore le plus fort pourcentage du tritium exporté. Les jeunes feuilles situées au-dessus de la 1e inflorescence en recevant 17,55 % du tritium, présentent une teneur par mg de matière sèche similaire à celle décelée dans d'autres organes en pleine croissance (racines, très jeunes feuilles du rameau axillaire). Une fraction de la radioactivité est retrouvée dans les organes reproducteurs, sa rétention étant maximale dans la 1e inflorescence (6,01 Bq mg^{-1} MS).

II - EFFETS DE L'APPLICATION DE GA_3 DANS LES FLEURS DE LA PREMIERE INFLORESCENCE.

A - Conditions expérimentales

Les plantes reçoivent 10 µl d'eau renfermant 0,05 µl de Tween 20 et 50 µg de GA_3 dans la couronne d'étamines de la première fleur ouverte sur la première inflorescence. Les plantes témoins reçoivent 10 µl d'eau(+ Tween 20).La longueur des jeunes feuilles sus-jacentes à l'inflorescence donneuse et des feuilles du bourgeon axillaire de la 6e feuille est mesurée au moment de l'application puis 7 jours plus tard.

B- Résultats

L'instillation de 50 µg de GA_3 dans l'une des fleurs de la première inflorescence modifie ultérieurement le développement de la plante (tableau 18). Les jeunes feuilles situées au-dessus de l'organe donneur s'allongent davantage ; seule la 10e feuille dont l'insertion sur la partie sommitale de la tige est diamètralement opposée à l'inflorescence a une croissance comparable à la 10e feuille des plantes témoins (tableau 18 A).

Position des feuilles	Longueur moyenne des feuilles en cm au moment du traitement	Augmentation de la longueur des feuilles (limbes + pétioles) en cm	
A•Sur la tige principale		plants traités (GA_3)	plants témoins (H_2O)
8e	24,3 ± 2,2	2,0 ± 1,0	1,7 ± 0,7
9e	17,7 ± 2,7	7,0 ± 1,7	5,4 ± 1,5
10e	13,8 ± 2,0	7,5 ± 2,2	7,5 ± 1,2
11e	7,2 ± 1,9	7,6 ± 2,0	4,6 ± 1,9
12e	4,9 ± 1,1	5,9 ± 1,4	3,6 ± 1,3
B•Sur le bourgeon axillaire de la 6e feuille			
1e	15,6 ± 4,6	4,0 ± 0,9	2,6 ± 1,5
2e	10,6 ± 3,3	5,2 ± 1,6	4,0 ± 1,0
3e	6,5 ± 2,6	3,6 ± 1,9	3,3 ± 1,5

Tableau 18 : Croissance des feuilles de Tomate sus-jacentes à la 1e inflorescence (A) et des feuilles de la tige axillaire de la 6e feuille (B) de plants de Tomate dont une des fleurs de la 1e inflorescence a reçu :
- 10 µl d'eau renfermant 0,05 µl de Tween 20 et 50 µg de GA_3 (= plants traités GA_3)
- 10 µl d'eau renfermant 0,05 µl de Tween 20 (= plants témoins H_2O)

Les mesures sont réalisées au moment de l'instillation puis 7 jours plus tard (m ± ES ; 0,05, n = 6).

BU LILLE

Augmentation de longueur (cm)			Plantes avec inflorescence	Plantes sans inflorescence
A.	Feuilles	F_{11}	7,2 ± 0,9	7,7 ± 1,5
		F_{10}	10,5 ± 1,4	12,0 ± 2,5
		F_{9}	11,7 ± 2,3	16,5 ± 2,4*
		F_{8}	13,4 ± 2,1	16,8 ± 2,2*
	Inflorescence	-	---	---
		F_{7}	11,9 ± 1,3	14,2 ± 3,6
		F_{6}	8,7 ± 2,3	11,3 ± 2,6
		F_{5}	5,3 ± 2,1	7,1 ± 1,6
		F_{4}	4,0 ± 1,9	3,5 ± 1,5
		F_{3}	5,1 ± 3,0	2,5 ± 1,5
		F_{2}	5,6 ± 3,2	4,6 ± 3,5
B.	Entre-noeud d'insertion de l'inflorescence		1,8 ± 0,2	0,6 ± 0,3*
C.	Bourgeon axillaire de la 6e feuille			
	- 1e entre-noeud		0,9 ± 0,5	1,6 ± 1,1
	- longueur totale		3,8 ± 2,0	6,4 ± 3,8

BU LILLE

Tableau 19 : Modification de la croissance du feuillage et des tiges après la suppression des organes floraux.
Les diverses parties de la plante sont mesurées au moment de l'ablation de la jeune inflorescence (10 ± 3 mm de longueur) puis 14 jours plus tard (m ± ES ; 0,05 ; n = 10).

* différences significatives au seuil de 0,05.

Au moment de l'apport de la GA_3 dans la fleur, le bourgeon axillaire de la 6e feuille possède déjà 4 feuilles et la croissance des deux premières est stimulée à la suite du traitement floral (tableau 18 B).

III - CONSEQUENCES DE LA SUPPRESSION DES FLEURS DE LA PREMIERE INFLORESCENCE.

La jeune inflorescence est supprimée lorsqu'elle mesure 10 ± 3 mm de longueur (8/6/84). L'allongement des feuilles et du bourgeon axillaire de la 6e feuille est mesuré après 14 jours de culture.

L'élimination précoce des jeunes organes floraux favorise le développement du feuillage, et plus précisément, celui des jeunes feuilles les plus proches de l'inflorescence (tableau 19 A). Les 8e et 9e feuilles sus-jacentes au pédoncule floral présentent les accroissements de longueur les plus significatifs. Les feuilles plus âgées (F_2, F_3, F_4) au contraire, ont un développement plus restreint que celui des feuilles témoins. Par ailleurs, l'entre-noeud d'insertion du pédoncule floral dépourvu de fleurs a une élongation moindre (tableau 19 B).

Dans les conditions décrites, le bourgeon axillaire de la 6e feuille se développe davantage lorsque les fleurs sont supprimées (tableau 19 C).

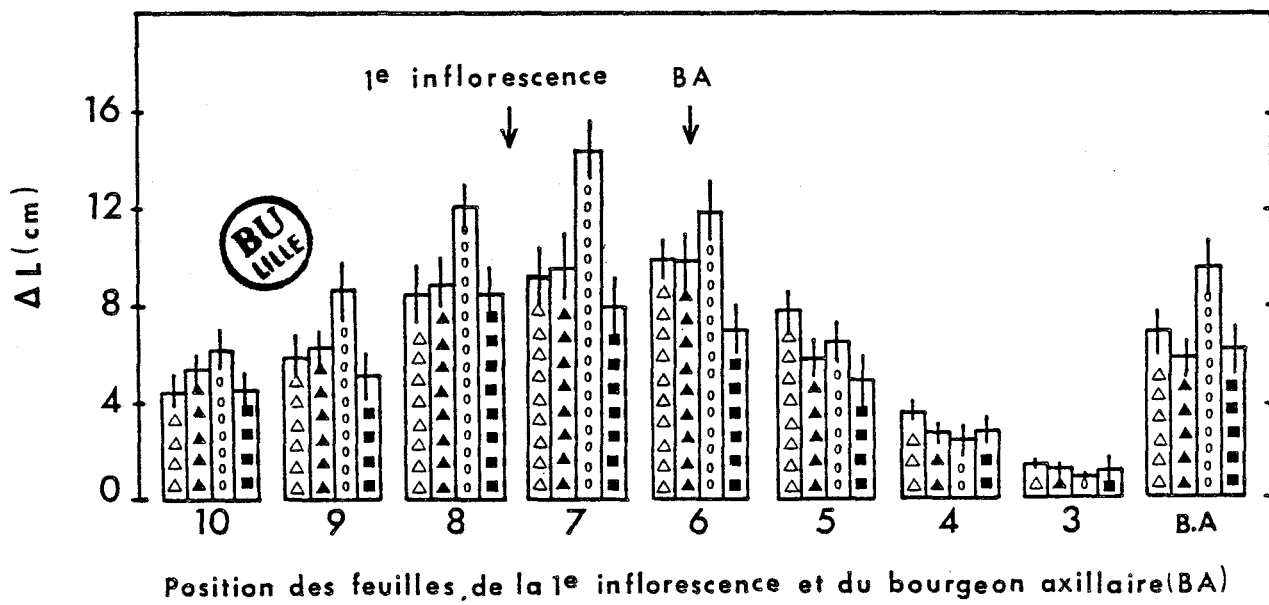


Figure 28 : Croissance des feuilles et du bourgeon axillaire de la 6e feuille (BA) de plants de Tomate, 5 jours après l'ablation des fleurs (Δ) ou après l'application de gélose (200 µl) (▲), de gélose + GA_3 (1 µg) (0) ou de gélose + CCC (1 µg) (■) sur le pédoncule de la 1e inflorescence privée de ses fleurs. (m ± ES ; 0,05, n =10).

IV - EFFETS DE LA SUPPRESSION DES FLEURS ET DE L'APPLICATION DE REGULATEURS DE CROISSANCE SUR LE PEDONCULE FLORAL.

A - Conditions expérimentales

Les plantes choisies au 19/10/83 présentent une inflorescence et les pétales de la première fleur commencent à se déployer. Les fleurs étant supprimées, un bloc de 200 µl de gélose (6 ‰) contenu dans un petit récipient de verre est appliqué sur le pédoncule privé des fleurs. Dans deux autres séries d'expériences, la gélose renferme 1 µg de GA_3 ou 1 µg de 3-chlorure de 2-chloro-éthyl-triméthylammonium (CCC). Les allongements des feuilles en voie de développement et du bourgeon de la 6e feuille sont mesurés après 5 jours de culture.

B - Résultats

En réalisant directement l'apport de GA_3 sur le pédoncule dont les fleurs sont supprimées (figure 28) l'allongement des jeunes feuilles à proximité du pédoncule donneur, mais aussi du bourgeon axillaire sous-jacent, est nettement supérieur à celui observé chez des plantes dont les fleurs sont éliminées ou remplacées par de la gélose. La croissance des feuilles adultes situées au-dessous du pédoncule floral (feuilles 3, 4 et 5) n'est plus stimulée . L'application d'un inhibiteur de la synthèse des gibbérellines, le CCC, sur le pédoncule dépourvu de fleurs réduit la croissance de l'ensemble du feuillage et de la tige axillaire. Il faut enfin remarquer que les conditions de cicatrisation des tissus du pédoncule floral peuvent perturber la croissance de la plante. Le maintien du pédoncule dans la gélose permet d'éviter son dessèchement et favorise la croissance des jeunes feuilles sus-jacentes ; par contre ce traitement limite le développement des feuilles les plus âgées.

TROISIEME PARTIE

GIBBERELLINES ET FRUCTIFICATION

I - TRANSPORT DES GIBBERELLINES.

A - Transport dans les fruits isolés

1. La GA_1 [^3H].

a. Conditions expérimentales

De jeunes fruits (10 ± 2 mm de diamètre) sont isolés (13/9/78) de la 1e hampe fructifère et sont placés sans asepsie préalable, sur un milieu gélosé (6 ‰) contenant les éléments minéraux de la solution de KNOP et du glucose (6 %). 74 kBq (2 µCi soit 22,5 ng) de GA_1 [3-4-^3H (N)] (activité spécifique : 1 147 GBq $mmol^{-1}$) sont incorporés dans le milieu encore tiède (lot A) ou instillés dans le fruit (lot B) au niveau de la trace du style. Le contact du fruit avec le milieu est limité au pédoncule fructifère, une feuille d'aluminium séparant le reste du fruit du milieu. Après 4 jours de culture (16 heures de lumière ; 24° C ; 23 W m^{-2}), la radioactivité du fruit cultivé sur le milieu tritié et du milieu, est déterminée .

L'importation et l'exportation de molécules tritiées sont également mesurées lorsque les fruits se développent (diamètres : 15 ± 5 mm ; 35 ± 5 mm; 55 ± 5 mm).

L'analyse chromatographique des molécules marquées après extraction méthanolique et élimination des pigments (lot A) est réalisée sur papier Whatman n° 1 [solvant de migration I :

isopropanol + ammoniaque + eau (10 - 1 - 1, v/v)] et sur couche mince "Kieselgur F_{254} Merck" [solvant de migration II : tétrachlorure de carbone + acide acétique + eau (8 - 3 - 5, v/v) + 25 % d'acétate d'éthyle].

b. Résultats

Les très jeunes fruits placés sur un milieu gélosé incorporent 1,59 ± 0,58 % de la radioactivité introduite dans le milieu sous forme de GA_1 $|^3H|$ (figure 29 A). Une partie des molécules marquées présentes dans les fruits a un Rf correspondant à celui de la GA_1 (figures 30 C et D).

Ces fruits se comportent aussi en organes exportateurs puisque l'application de GA_1 $|^3H|$ est suivie d'une migration de molécules tritiées dans le milieu de culture (4,13 + 0,86 % : figure 29 B). Ces dernières ont en majeure partie le Rf de la GA_1, comme l'indique l'analyse chromatographique du milieu gélosé (figures 30 A et B).

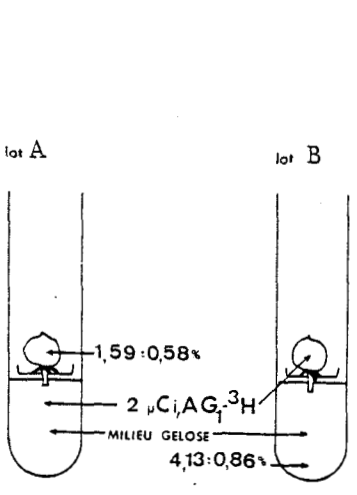


Fig. 29

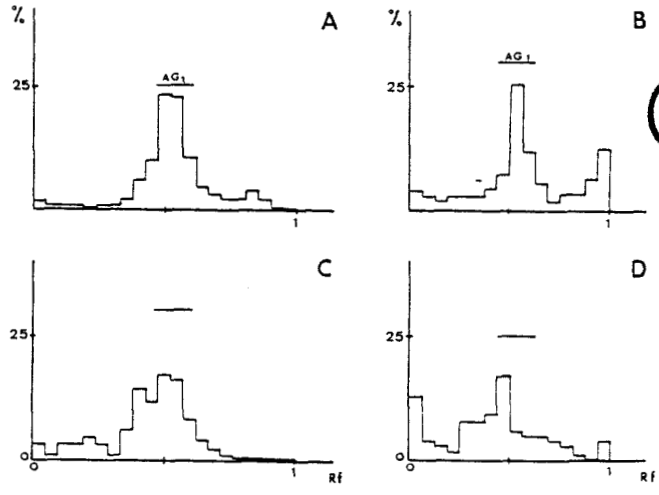


Fig. 30

Figure 29 – ^3H retrouvé dans les fruits cultivés sur milieu gélosé contenant 2 µCi de AG_1-^3H (lot A) et dans le milieu gélosé sur lequel a été placé un fruit ayant reçu 2 µCi de AG_1-^3H (lot B). Durée de la culture : 4 jours ($m \pm ES$, 0,05, $n = 9$).

Figure 30 – Distribution des molécules marquées exportées par 10 fruits (1 µCi de AG_1-^3H appliqué sur chaque fruit) dans le milieu gélosé (chromatogrammes A et B), ou importées par 10 fruits cultivés sur un milieu gélosé contenant 10 µCi de AG_1-^3H (chromatogrammes C et D). Durée de la culture : 5 jours. Chromatogrammes A et C : solvant I. Chromatogrammes B et D : solvant II.

extrait de COUILLEROT J.P., 1981.

BU LILLE

L'exportation de molécules tritiées par les très jeunes fruits et les fruits ayant quasiment achevé leur développement, est supérieure à l'importation(figure 29 et tableau 20);cependant dans les fruits en pleine croissance(35 mm de diamètre),l'exportation du tritium est sensiblement identique à l'importation.La migration du traceur hors du fruit(tableau 20A) et dans les fruits (tableau 20B) décroit lors de leur grossissement.Ainsi,les tissus des fruits ayant un diamètre moyen de 15, 35 et 55 mm,reçoivent respectivement 26 ± 12, 2 ± 1 et 1 ± 1 dpm mg^{-1} MS.

Diamètre du fruit (mm)	(A) ^3H exporté % (dpm)	(B) ^3H importé % (dpm)
15 ± 5	0,41 ± 0,20 (13 081 ± 6 615)	0,14 ± 0,06 (4 334 ± 1 922)
35 ± 5	0,07 ± 0,02 (2 398 ± 570)	0,08 ± 0,04 (2 659 ± 1 381)
55 ± 5	0,06 ± 0,02 (2 001 ± 630)	0,008 ± 0,004 (256 ± 134)

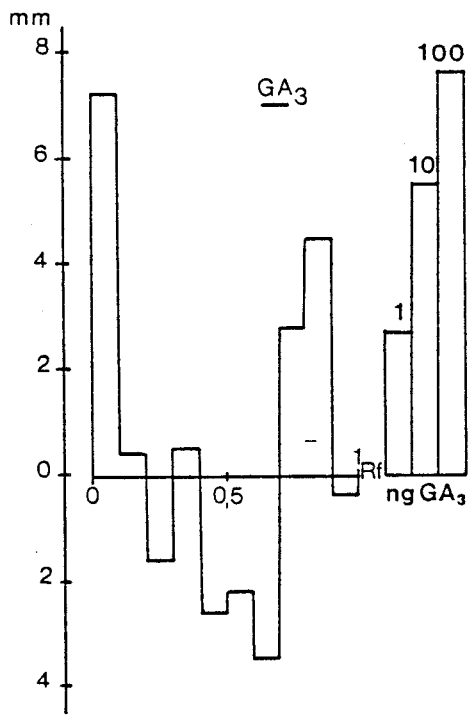
Tableau 20 : Exportation et importation de molécules tritiées par des fruits de Tomate après l'application de GA_1 $|^3H|$.
Les fruits isolés de la plante sont cultivés pendant 4 jours sur un milieu gélosé (6 %) renfermant les éléments de la solution de KNOP et du glucose (6 %). 53,5 kBq (8,65 ng) de GA_1 |3, 4 - ^3H (N)| (activité spécifique: 2 155 GBq $mmol^{-1}$) dissous dans 10 µl d'eau, sont instillés au niveau de la trace du style des fruits (A) ou mélangés dans le milieu de culture encore tiède (B).
(m ± ES ; 0,05 ; n = 12).

BU LILLE

2. Les gibbérellines endogènes.

Des molécules stimulant ou inhibant l'élongation des hypocotyles de Laitue quittent les fruits cultivés sur la solution minérale de KNOP (figure 31). L'activité gibbérellinique est particulièrement nette en deux zones de Rf (0,1 et 0,8 - 0,9).

Ainsi, en plus des gibbérellines exogènes appliquées dans le fruit, des gibbérellines endogènes peuvent aussi être exportées hors du fruit.



BU LILLE

Figure 31 : Activité gibbérellinique dosée par le test "hypocotyle de Laitue" dans le milieu liquide sur lequel 18 jeunes fruits ont été cultivés. Le pédoncule de chaque fruit (15 ± 5 mm de diamètre) reste en contact 2 jours avec 7,5 ml de la solution minérale de KNOP (16 h de lumière, 24° C, 23 W m^{-2}). Les gibbérellines sont extraites avec du méthanol (80%) (3 fois) et avec de l'acétate d'éthyle (3 fois), puis chromatographiées sur gel de silice 60 F_{254} Merck (Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau ; 80 - 0,05 - 19,95 v/v). La stimulation ou l'inhibition de l'élongation de l'hypocotyle de 10 Laitues (cv. Batavia dorée de printemps) est exprimée en mm).

B - Transport de la GA_1 $|^3H|$ dans la plante entière

1. Plantes présentant de très jeunes fruits sur la 1e hampe fructifère.

a. Conditions expérimentales

Au moment de l'application de 1 194 kBq (363 ng) de GA_1 $|3,4, -{}^3H\ (N)|$ (activité spécifique: 1 147 GBq $mmol^{-1}$) les plantes possèdent 10 ou 11 feuilles. La 1e hampe porte uniquement un jeune fruit (8 à 12 jours après l'anthèse) dont le diamètre est de 10 ± 2 mm. Les bourgeons axillaires sont éliminés au fur et à mesure de leur apparition.

La GA_1 $|^3H|$ est fournie en solution aqueuse à raison de 10 µl sur la 10e jeune feuille mesurant 25 mm de longueur (lot A), de 100 µl aux racines (lot B) et de 20 µl dans le fruit (lot C). La migration du traceur dure 24 heures.

b. Résultats

Lors des premiers stades de la fructification, les jeunes feuilles et les racines sur lesquelles est appliquée la GA_1 $|^3H|$, sont des organes qui exportent respectivement 0,26 ± 0,05 % et 10,43 ± 1,24 % du tritium vers tous les organes de la plante (tableau 21, A et B). 24 heures après l'application, les feuilles adultes reçoivent la plus grande partie de la radioactivité exportée par les jeunes feuilles (57,29 ± 27,88 %) et par les racines (91,64 ± 20,66 %). Dans ce dernier cas, le traceur semble donc massivement entrainé par le courant de transpiration. Cependant, quel que soit le site d'application de la GA_1 $|^3H|$, ce sont toujours les feuilles en voie de développement sus-jacentes à la hampe fructifère qui contiennent le plus de tritium par mg de matière sèche.

Organes receveurs							
Radioactivité totale (dpm)				Radioactivité (dpm/mg)			
Tige + feuilles sus-jacentes	Fruit + sépales	Tige + feuilles sous-jacentes	Racines	Tige + feuilles sus-jacentes	Fruit + sépales	Tige + feuilles sous-jacentes	Racines
Organe donneur : jeune feuille (25 mm de longueur) (lot A)							
13 346 ± 8 981	9 067 ± 1 439	106 493 ± 29 966	40 496 ± 6 776	69 ± 13	39 ± 5	22 ± 6	29 ± 3
Organe donneur : Racines (lot B)							
468 297 ± 271 803	164 474 ± 38 304	6 847 430 ± 726 446	-	1 517 ± 308	588 ± 74	1 324 ± 96	-
Organe donneur : fruit (10 mm de diamètre) (lot C)							
3 973 986 ± 1 329 024	-	2 195 392 ± 494 759	576 955 ± 116 240	9 768 ± 995	-	432 ± 63	268 ± 23

BU LILLE

Tableau 21 : Distribution de la radioactivité dans des plants de Tomate, 24 h après l'application de 1 194 kBq (363 ng) de GA_1 |^{3}H| (activité spécifique: 1 147 Gbq $mmol^{-1}$) sur une jeune feuille (lot A), sur 2 racines secondaires (lot B) ou sur un jeune fruit de la 1e hampe fructifère (lot C).
(m ± ES ; 0,05 ; n = 12)
Extrait de : COUILLEROT J.P., 1981.

Les jeunes fruits sont des organes importateurs du traceur en provenance des jeunes feuilles ou des racines (tableau 21, A et B). On y retrouve 5,15 ± 1,85 % de la radioactivité exportée par les jeunes feuilles et 2,15 ± 0,64 % de celle exportée par les racines.

. Le jeune fruit se comporte en organe exportateur puisque 9,41 ± 2,79 % de la radioactivité appliquée est transportée vers le reste de la plante (tableau 21, C). Les feuilles adultes en dessous des fruits ne contiennent que 32,54 ± 16,98 % du tritium exporté, alors que les feuilles sus-jacentes en reçoivent 58,90 ± 37,18 %.

2. Plantes présentant une hampe fructifère et une ou plusieurs hampes sus-jacentes portant des fleurs ou des fruits.

a. Protocole expérimental

Les plantes d'un premier lot présentent une quinzaine de feuilles et deux hampes : la 1e hampe porte généralement trois jeunes fruits de taille inégale, alors que la 2e hampe ne porte que des fleurs dont la plupart sont au stade anthèse. Les plantes d'un second lot ont déjà développé une vingtaine de feuilles et présentent cinq hampes dont les deux premières portent des fruits. Les bourgeons axillaires sont dans chaque cas supprimés au fur et à mesure de leur apparition.

La GA_1 |3, 4-^{3}H(N)|, (activité spécifique: 2 155 GBq $mmol^{-1}$) est dissoute dans 10 µl d'eau (850 kBq soit 137,4 ng) puis appliquée le 1/7/83 soit dans le cône d'étamines des fleurs de la 2e inflorescence soit au niveau de la trace du style des fruits de la 1e ou de la 2e hampe. La migration du traceur dans la plante dure 7 jours.

b. Résultats

b_1. Les plantes dont la 1e hampe a développé des fruits et la 2e hampe des fleurs (lot 1), présentent de la radioactivité dans l'ensemble de leurs organes (tableau 22 A et B). Cette distribution du tritium témoigne d'un transport basipète et d'un transport acropète dans la plante après l'application de GA_1 |^{3}H| dans une fleur ou dans un fruit.

Organes donneurs / Organes receveurs	(A) Fruit de la 1e hampe		(B) Fleur de la 2e hampe	
	% du ^3H exporté	dpm mg^{-1} MS	% du ^3H exporté	dpm mg^{-1} MS
Jeunes feuilles du sommet	0,25	477 ± 94	0,18	64 ± 26
4e très jeune hampe	0,15	472 ± 82	0,11	576 ± 110
T + F entre 3e et 4e hampe	4,01	534 ± 76	3,27	539 ± 73
3e jeune hampe (fleurs non ouvertes)	0,42	412 ± 71	0,48	571 ± 246
T + F entre 2e et 3e hampe	8,95	279 ± 31	5,32	384 ± 47
Fleurs de la 2e hampe (fleur donneuse exceptée pour les plantes B)	1,74	257 ± 27	← 1,42	521 ± 111
T + F entre 1 e et 2e hampe	23,69	362 ± 48	29,24	716 ± 183
Fruits de la 1e hampe (fruit donneur excepté pour les plantes A)	← 9,36	341 ± 33	10,83	380 ± 77
T + F entre 1e hampe et racines	36,19	505 ± 56	37,82	686 ± 121
Racines	15,20	337 ± 105	11,30	405 ± 123

BU LILLE

Tableau 22 : Distribution de la radioactivité dans des plants de Tomate, 7 jours après l'application de 850 kBq (137,4 ng) de GA_1 [^3H] (activité spécifique : 2 155 GBq $mmol^{-1}$).

A - instillation dans un jeune fruit (15 ± 5 mm de diamètre) de la 1e hampe

B - instillation dans le cône d'étamines de l'une des fleurs au stade anthèse de la 2e hampe.

La flèche indique la position de l'organe donneur sur la plante .

(m ± ES ; 0,05 ; n = 10).

T + F : Tige +Feuilles.

.Le jeune fruit donneur de GA_1 |^{3}H| de la 1e hampe exporte 182 kBq (soit 21,44 % de la radioactivité appliquée) vers les autres parties de la plante (tableau 22 A). Ce sont les feuilles adultes situées immédiatement au-dessous et au-dessus qui recueillent la plus importante fraction du traceur exporté (59,88 %). Les plus jeunes feuilles du sommet recèlent de fortes teneurs en molécules tritiées par mg de matière sèche. Le système racinaire reçoit 15,20 % du tritium migrant dans la plante.

L'ensemble des organes floraux importe des molécules marquées, en particulier les 3e et 4e jeunes inflorescences qui renferment le plus de radioactivité par unité de poids. Les autres jeunes fruits de la 1e hampe reçoivent également une fraction importante de tritium.

.Lorsque l'organe donneur de GA_1 |^{3}H| est une fleur de la 2e inflorescence , 339 kBq (soit 39,84 % du tritium fourni) sont distribués dans la plante (tableau 22 B). La distribution des molécules marquées présente des analogies avec celle observée précédemment (tableau 22 A). La tige et les feuilles adultes situées au-dessous de la 2e hampe sont remarquablement riches en tritium (67 % du tritium exporté). Si les échanges de traceur entre la fleur donneuse et les très jeunes feuilles sont limités après 7 jours de culture, les inflorescences plus jeunes sont toujours importatrices, de même que les autres fleurs de la 2e inflorescence. Enfin les fruits se développant sur la 1e hampe reçoivent près de 11 % de la radioactivité circulant dans la plante.

b_2. Des molécules radioactives provenant des fruits donneurs de GA_1 |^{3}H| situés sur les 1e et 2e hampes fructifères gagnent le système racinaire et les jeunes organes de la région apicale (tableau 23 A et B).

Organes donneurs / Organes receveurs	(A) Fruit de la 1e hampe		(B) Fruit de la 2e hampe	
	% du ^3H exporté	dpm mg^{-1} MS	% du ^3H exporté	dpm mg^{-1} MS
Jeunes feuilles du sommet	0,22	478 ± 156	0,01	890 ± 334
5e hampe (jeunes fleurs)	0,11	470 ± 202	0,04	571 ± 328
T + F entre 4e et 5e hampe	2,61	460 ± 304	0,53	392 ± 88
4e hampe (fleurs non ouvertes)	0,31	319 ± 94	0,47	1935 ± 1001
T + F entre 3e et 4e hampe	10,83	501 ± 195	3,91	590 ± 474
Fleurs de la 3e hampe (à l'anthèse)	4,63	413 ± 208	0,34	599 ± 255
T + F entre 2e et 3e hampe	15,17	328 ± 152	14,66	747 ± 351
Fruits de la 2e hampe (fruit donneur excepté pour les plantes B)	5,37	200 ± 55	← 19,22	4676 ± 1294
T + F entre 1e et 2e hampe	19,36	332 ± 85	21,61	653 ± 154
Fruits de la 1e hampe (fruit donneur excepté pour les plantes A)	← *	*	5,82	292 ± 31
T + F entre 1e hampe et racines	33,97	386 ± 99	31,56	1074 ± 241
Racines	7,40	120 ± 52	1,77	67 ± 33

BU LILLE

Tableau 23 : Distribution de la radioactivité dans des plants de Tomate, 7 jours après l'application de 850 kBq (137,4 ng de GA_1 $|^3H|$; activité spécifique : 2 155 GBq $mmol^{-1}$)

A - instillation dans un fruit (30 ± 5 mm de diamètre) de la 1e hampe (* les 2 autres fruits sont supprimés).

B - instillation dans un des trois jeunes fruits (15 ± 5 mm de diamètre) de la 2e hampe.

La flèche indique la position de l'organe donneur sur la plante :

(m ± ES ; 0,05 ; n = 6)

T + F : Tige + Feuilles.

• Le fruit donneur de la 1e hampe dont le diamètre est de 30 ± 5 mm au moment de l'instillation de la GA_1 | ^3H |, exporte 254 kBq, soit 29,88 % du tritium appliqué (tableau 23 A). Compte tenu des résultats obtenus antérieurement, les fruits de la 1e hampe exportent davantage lorsqu'ils grossissent. Ainsi, c'est respectivement 9,41 %, 21,44 % et 29,88 % du traceur appliqué dans le fruit qui circule dans la plante lorsque le diamètre du fruit passe de 10 à 15 puis 30 mm (tableaux 21, 22 A., 23 A). Les quantités croissantes de molécules tritiées se déplaçant dans la plante doivent également être mises en relation avec l'augmentation des centres d'appel moléculaire constitués par les jeunes organes végétatifs et fructifères.

La répartition du tritium dans ces plantes plus âgées est sensiblement modifiée (tableau 23 A). Le système racinaire reçoit moins de radioactivité. Si les feuilles adultes situées en dessous de la 2e hampe retiennent encore 53,33 % du tritium exporté, les feuilles situées entre les 2e et 4e hampes et qui achèvent leur croissance contiennent 26 % du traceur. Les très jeunes feuilles figurent parmi les organes les plus riches en molécules tritiées par unité de poids.

Les jeunes fruits de la 2e hampe florale dont le diamètre est voisin de 15 ± 5 mm importent le traceur sans toutefois qu'il y ait concentration dans les tissus (200 ± 55 dpm mg^{-1} MS). Les fleurs des 3e, 4e et 5e hampes continuent d'attirer des molécules tritiées dans leurs tissus.

•Le jeune fruit de la 2e hampe (15 ± 5 mm de diamètre) exporte 679 kBq soit 79,86 % de la radioactivité appliquée (tableau 23 B). Cette migration extrêmement importante du traceur a lieu à nouveau en direction du feuillage adulte ou en voie d'achever sa croissance. Curieusement, le système

racinaire retient peu de radioactivité. Les jeunes feuilles et les inflorescences sus-jacentes au fruit donneur présentent toujours des teneurs en molécules tritiées importantes. Les autres jeunes fruits de la 2e hampe exportatrice sont exceptionnellement riches en traceur (4 676 ± 1 294 dpm mg^{-1} MS), alors que les fruits de la 1e hampe, plus gros, sont les organes reproducteurs dont les tissus renferment la plus faible quantité de radioactivité par mg de matière sèche.

Ainsi les divers résultats obtenus concernant le transport de la GA_1 $|^3H|$ (tableaux 21, 22, 23) soulignent les échanges existants entre les organes végétatifs et reproducteurs, mais aussi entre les organes reproducteurs eux-mêmes.

II - EFFETS DE L'APPLICATION DE GA_3 DANS UN JEUNE FRUIT DE LA PREMIERE HAMPE.

A - Protocole expérimental

Les plantes sont cultivées en pot sur terreau dans les conditions climatologiques ambiantes de juillet 1982. Au moment de l'instillation de 10 µl d'eau contenant 50 µg de GA_3, les plantes possèdent une douzaine de feuilles . Les 7 feuilles sous-jacentes à la hampe fructifère ont quasiment achevé leur développement. Les bourgeons axillaires sont supprimés et un seul fruit (6 ± 2 mm) par hampe est conservé. 10 µl d'eau sont instillés dans le fruit des plantes témoins. L'augmentation de la longueur des feuilles (pétioles + limbes) situées au-dessus de la hampe est calculée après 11 jours de culture.

B - Résultats

Les feuilles sus-jacentes grandissent encore contrairement aux 7 premières feuilles (tableau 24). L'application de GA_3 dans le fruit est suivie d'une légère augmentation de l'allongement des 8e et 10 e feuilles situées, compte tenu de la phyllotaxie, du même côté que la hampe fructifère. La croissance de la 9e feuille dont l'insertion sur la tige est diamètralement opposée à la hampe est réduite par rapport à la 9e feuille des plantes témoins.

Position des feuilles \ allongement en mm	fruits traités (GA_3)	fruits témoins (H_2O)
8e	48 ± 33	24 ± 20
9e	82 ± 33	101 ± 18
10e	78 ± 25	62 ± 16

Tableau 24 : Augmentation de la longueur des 8e, 9e et 10e feuilles 11 jours après l'application de 50 µg de GA_3 dans un jeune fruit de la 1e hampe fructifère. (m ± ES ; 0,05 ; n = 6).

BU LILLE

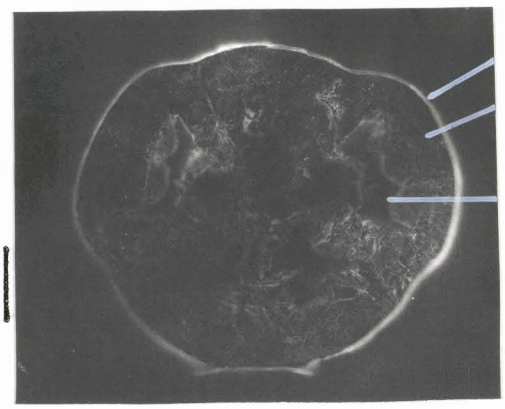
III - LOCALISATION DES GIBBERELLINES DANS LES FRUITS ET LES GRAINES.

A - Distribution dans les fruits

1. La GA_3 $|^{14}C|$.

a. Protocole expérimental

Les plantes utilisées présentent sur la 1e hampe des fruits dont le diamètre est compris entre 20 et 60 mm ; un seul fruit est laissé sur la hampe. La GA_3 $|1, 7, 12, 18\text{-}^{14}C|$ (activité spécifique: 518.10^{-3} GBq. $mmol^{-1}$) est instillée dans



BU LILLE

Figure 32 : Distribution de la radioactivité dans les fruits de Tomate, 48 heures après l'instillation de 55,5 kBq (37,2 µg) de GA_3 |^{14}C| (activité spécifique: 518 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$) dans le pédoncule fructifère.

Les tranches fines sont coupées parallèlement au plan équatorial des fruits au stade vert-mûr.
Autoradiographie sur film Kodirex (exposition 2 mois à -20 °C).

le pédoncule du fruit, à environ 20 mm du calice. La distribution du traceur est analysée dans des fruits au stade vert -mûr (45 ± 10 mm de diamètre) et 15 jours plus tard lorsque les fruits sont au stade rouge intense (50 ± 10 mm de diamètre). La détermination des stades de mûrissement fait référence à celle décrite par RICK (1978).

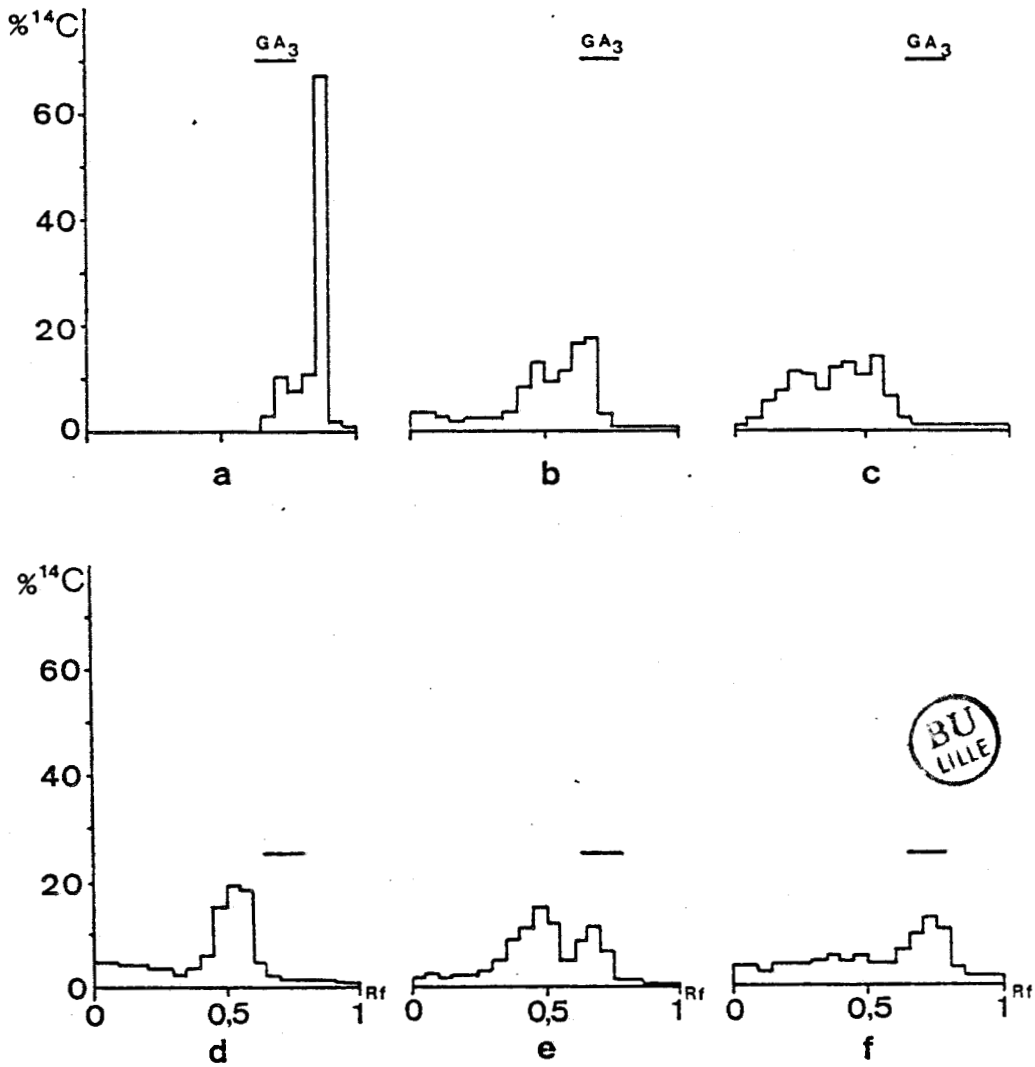
Les autoradiographies sont réalisées après 2 jours de migration du traceur : les fruits récoltés sont coupés en deux parties au niveau de la zone équatoriale. Le demi-fruit qui ne porte pas de pédoncule est débité, parallèlement au plan équatorial, en fines tranches (2 mm d'épaisseur environ) congelées immédiatement sur une plaque de verre à -20° C. Les autoradiographies sont réalisées à -20° C. Le comptage de la radioactivité extraite des différentes parties du fruit par le méthanol puis par l'acétate d'éthyle (cf figure 3) est effectué après 4 jours de migration de la GA_3 $|^{14}C|$. L'analyse chromatographique est réalisée sur gel de silice : deux solvants de migration sont utilisés (Solvant I : isopropanol + ammoniaque + eau : 80 - 0,05 - 19,95, v/v ; Solvant II : hexane + isopropanol + acide acétique : 60 - 40 - 1, v/v). Compte tenu de la similitude du métabolisme de la GA_3 $|^{14}C|$ observée sur les radiochromatogrammes après migration dans les deux solvants, seuls les résultats obtenus avec le solvant I sont présentés.

b. Résultats

Une fraction du traceur instillé dans le pédoncule du fruit 2 jours auparavant migre dans le fruit. Les autoradiographies mettent en évidence une accumulation du ^{14}C dans la zone épidermique du fruit (figure 32). Le mésocarpe, l'endocarpe et la région placentaire sont plus faiblement radioactifs. Les cavités carpellaires contenant les graines n'impressionnent pas encore le film radiologique après 2 mois d'exposition.

		Calice	Epicarpe	Mésocarpe + endocarpe	Carpelles	Placenta	Graines
A Stade vert-mûr (diamètre du fruit : 45 ± 10 mm)	dpm par fruit	343 700	128 525	35 250	27 020	103 350	6 106
	%	53,37	19,95	5,47	4,19	16,05	0,94
	%,calice excepté	-	42,80	11,74	8,99	34,42	2,03
	dpm mg^{-1} MS	3 776	249	14	83	147	19
B Stade rouge intense (diamètre du fruit : 50 ± 10 mm)	dpm par fruit	429 833	8 828	5 014	25 650	12 021	1 457
	%	89,02	1,83	1,03	5,31	2,48	0,30
	%,calice excepté	-	16,66	9,47	48,42	22,69	2,75
	dpm mg^{-1} MS	7 795	25	2	47	28	4

Tableau 25 : Distribution de la radioactivité dans des fruits de Tomate après l'application de GA_3 $|^{14}C|$.
33 µl d'eau renfermant 18,5 kBq (12,4 µg de GA_3 $|^{14}C|$; activité spécifique: 518 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$) sont instillés dans le pédoncule de 6 fruits au stade vert-mûr (A) et de 7 fruits au stade rouge intense (B). La radioactivité est mesurée dans les diverses parties du fruit, après 4 jours de migration du traceur.



BU LILLE

Figure 33 : Distribution sur plaque de gel de silice 60 F_{254} Merck, des molécules - ^{14}C extraites des différentes parties des fruits de Tomate au stade vert-mûr.

Le traitement des fruits est décrit dans le tableau 25 (solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau ; 80 - 0,05 - 19,95 : v/v).

La radioactivité chromatographiée dans chaque partie des fruits représente :

a. calice : 66 600 dpm.
b. épicarpe : 16 426 dpm.
c. mésocarpe + endocarpe : 21 674 dpm.
d. carpelles (gelée): 3 350 dpm.
e. placenta : 9 643 dpm.
f. graines : 1 582 dpm.

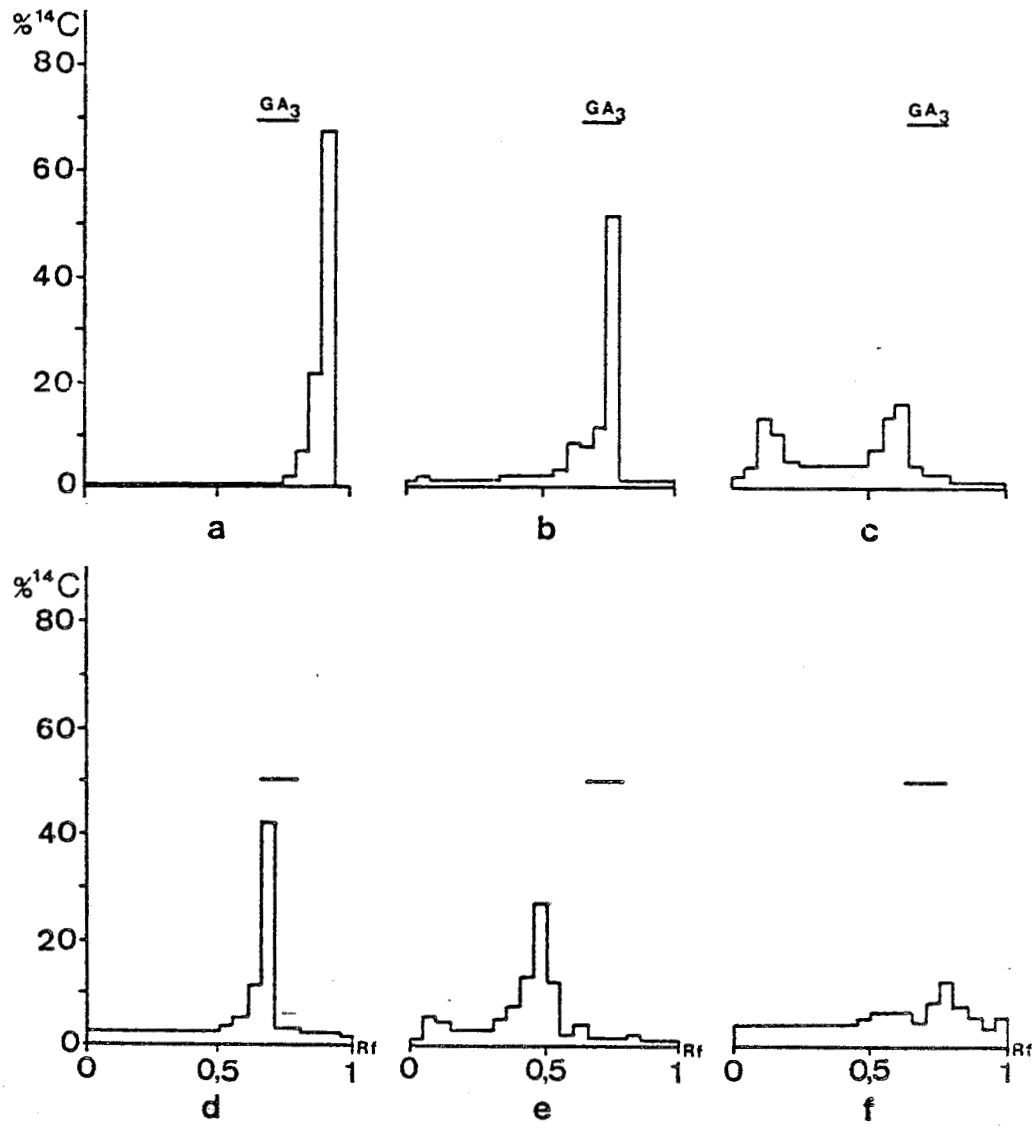


Figure 34 : Distribution sur plaque de gel de silice 60 F_{254} Merck, des molécules - ^{14}C extraites des différentes parties des fruits de Tomate au stade rouge intense.
Le traitement des fruits est décrit dans le tableau 25 (Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau ; 80 - 0,05 - 19,95 ; v/v).
La radioactivité chromatographiée dans chaque partie des fruits représente :

a. calice : 84 807 dpm.
b. épicarpe : 5 914 dpm.
c. mésocarpe + endocarpe : 2 025 dpm.
d. carpelles (gelée) : 1 684 dpm.
e. placenta : 2 569 dpm.
f. graines : 910 dpm.

Les comptages réalisés après 4 jours de migration de la GA_3 |^{14}C| confirment les observations antérieures (tableau 25). Au stade vert-mûr, la rétention est importante au niveau de l'épicarpe (tableau 25 A), mais environ 78,5 % des molécules - ^{14}C sont des métabolites de la GA_3 |^{14}C| (figure 33 b). La zone placentaire qui approvisionne les graines par les faisceaux criblo-vasculaires présente une forte teneur en molécules radioactives dont 20 % environ ont un Rf similaire à celui de la GA_3 (figure 33 e). La radioactivité n'apparait pas sur les autoradiographies réalisées dans la zone médiane du fruit ; ce fait laisse penser que le ^{14}C reste localisé dans la région proche de l'insertion du calice, ce dernier accumulant plus de la moitié du traceur migrant vers le fruit (tableau 25 A) essentiellement sous la forme d'un métabolite de la GA_3 |^{14}C| migrant au Rf 0,85 (figure 33 a). Les graines, peu radioactives, renferment près de 32 % de molécules - ^{14}C migrant au Rf de la GA_3 (tableau 25 A et figure 33 f) alors que la gelée placentaire qui les entoure, le mécosarpe et l'endocarpe ne contiennent que des métabolites de la GA_3 |^{14}C| (tableau 25 A, figure 33 d et c).

Lorsque le fruit est parfaitement rouge (tableau 25 B) la répartition du traceur est modifiée. Près de 90 % des molécules marquées transportées vers le fruit mûr sont retenues par les sépales sous forme d'un métabolite - ^{14}C analogue à celui décelé dans les fruits au stade vert-mûr; il migre au Rf 0,85 et au Rf 0,90 (figure 34 a). La radioactivité par unité de poids de matière sèche est faible dans toutes les parties du fruit, en particulier dans le mésocarpe et dans l'endocarpe qui renferment peu de molécules ayant le Rf de la GA_3 (figure 34 c). L'épicarpe des fruits mûrs ne constitue plus un tissu de rétention du traceur ; toutefois près de 70 % des molécules-^{14}C ont un Rf identique au Rf de la GA_3 (figure 34 b). Le placenta du fruit, riche en métabolites marqués (figure 34 e),

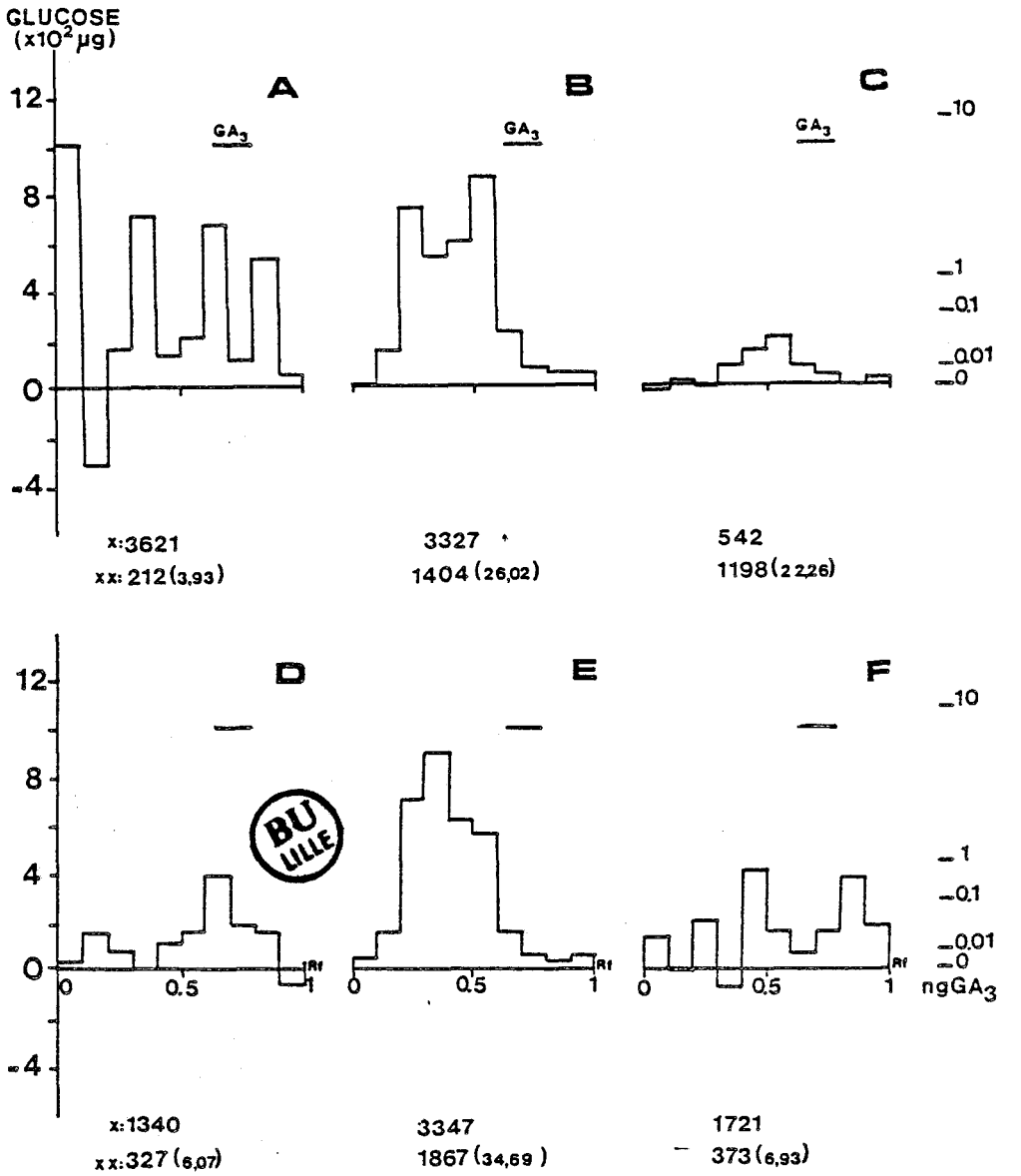


Figure 35 : Activité gibbérellinique dosée grâce au test "Albumen d'Orge" dans les différentes parties de fruits de Tomate récoltés au stade vert-mûr :

A : calice
B : épicarpe
C : mésocarpe + endocarpe
D : carpelles
E : placenta
F : graines

En ordonnée : (activité α-amylasique des extraits - sucres réducteurs) - activité α-amylasique du gel de silice chromatographié.

L'activité α-amylasique est exprimée en µg de glucose :

x pour 1 g de MS

xx par fruit ; le pourcentage de l'activité α-amylasique dechaque partie du fruit est indiqué entre parenthèses.

Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau (80 - 0,05 - 19,95 ; V/V).

semble céder aux carpelles des molécules marquées (tableau 25 B) dont environ 48 % migrent au Rf de la GA_3 (figure 34 d). Les graines renferment toujours peu de molécules - ^{14}C dont 24 % seulement ont le Rf de la GA_3 (figure 34 f).

2. Les gibbérellines endogènes

a. Protocole expérimental

Les fruits de la 1e hampe fructifère sont prélevés au stade vert-mûr (10 fruits) et au stade rouge intense (12 fruits). Les différentes parties des fruits sont séparées puis lyophilisées ; les gibbérellines sont extraites dans le méthanol (80 %) puis dans l'acétate d'éthyle (figure 3). Après élimination des pigments (figure 5), l'activité gibbérellinique est recherchée dans ces extraits grâce au test "albumen d'Orge".

b. Résultats

L'activité α-amylasique globale dosée est comparable dans les fruits au stade vert-mûr (1234 µg de glucose par g de MS, soit 4573 µg de glucose par fruit) et dans les fruits au stade rouge intense (1252 µg de glucose par g de MS, soit 3896 µg de glucose par fruit).

La plus importante teneur (par unité de poids de MS) en composés stimulateurs mais aussi en composés inhibiteurs de l'activité α-amylasique, est décelée dans les sépales des fruits verts (figure 35 A) ou rouges (figure 36 A).

Dans le fruit vert-mûr, un parallèle peut être établi entre la répartition des molécules ayant une activité gibbérellinique (par g de MS) et la distribution des molécules - ^{14}C après l'application de GA_3 | ^{14}C | dans le pédoncule : l'épicarpe (figure 35 B) et surtout les tissus placentaires (figure 35 E) sont très riches en composés gibbérelliniques. Ces derniers sont en faible quantité dans les carpelles (figure 35 D), les graines (figure 35 F) et surtout dans le mésocarpe et l'endocarpe qui

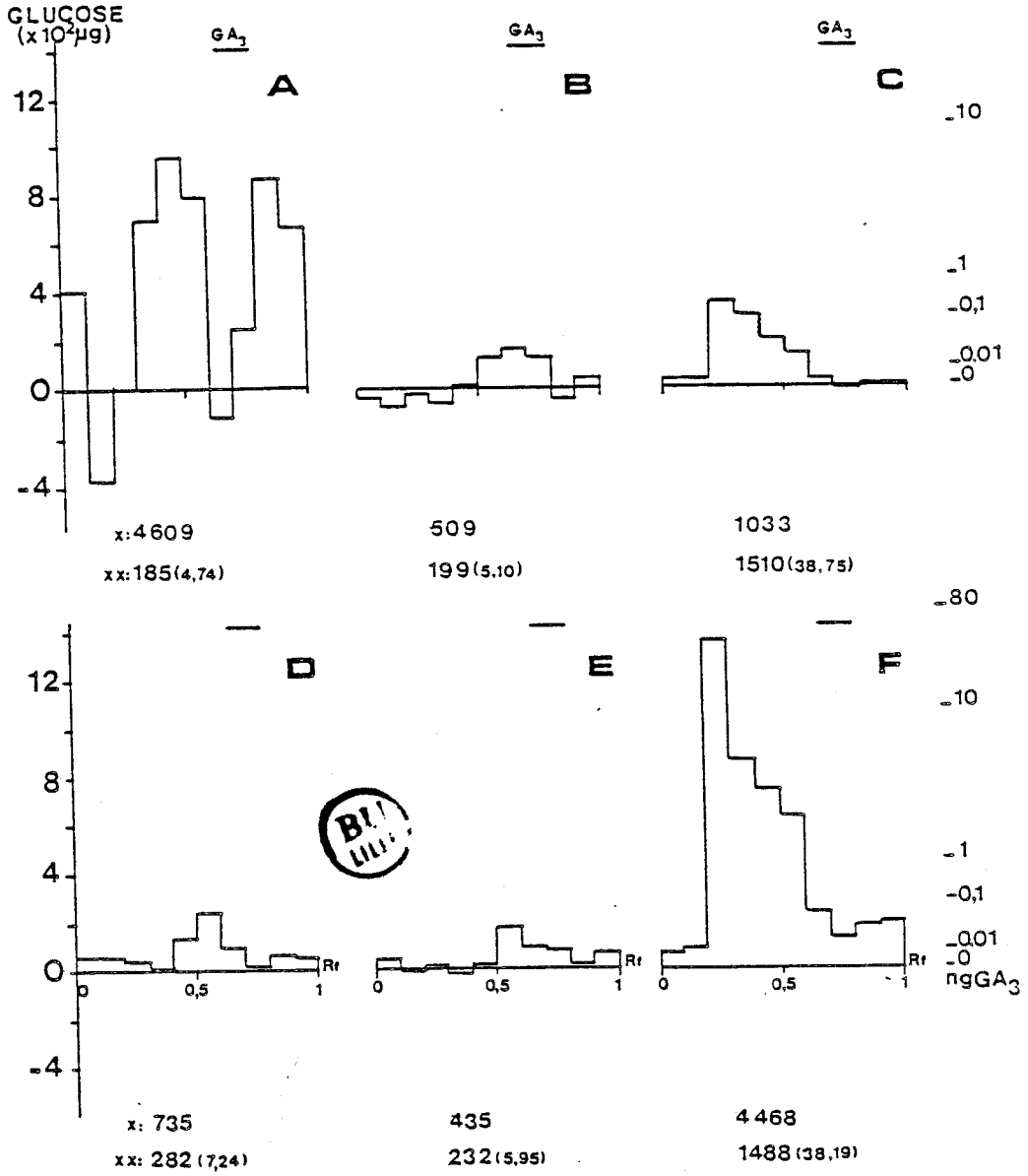


Figure 36 : Activité gibbérellinique dosée grâce au test "Albumen d'Orge" dans les différentes parties de fruits de Tomate récoltés au stade rouge intense :

A : calice
B : épicarpe
C : mésocarpe + endocarpe
D : carpelles
E : placenta
F : graines

En ordonnée : (activité α-amylasique des extraits - sucres réducteurs) - activité α-amylasique du gel de silice chromatographié.

L'activité α - amylasique est exprimée en µg de glucose :

x pour 1 g de MS

xx par fruit ; le pourcentage de l'activité α-amylasique de chaque partie du fruit est indiqué entre parenthèses.

Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau (80 - 0,05 - 19,95 ; V/V).

recèlent cependant 26,19 % de l'activité gibbérellinique du fruit (figure 35 C).

Dans le fruit rouge intense, la répartition des composés gibbérelliniques est modifiée : le mésocarpe et l'endocarpe qui achèvent leur développement, présentent 38,75 % de l'activité gibbérellinique totale dosée dans le fruit (figure 36 C). Les graines, en accumulant 38,19 % des composés gibbérelliniques du fruit (figure 36 F) constituent désormais un site d'accumulation privilégié (exprimé en µg de glucose g^{-1} MS) ; ce résultat ne corrobore pas la répartition des molécules - ^{14}C importées par le fruit ayant reçu de la GA_3 $|^{14}C|$ dans le pédoncule (tableau 25). L'épicarpe (figure 36 B), les carpelles (figure 36 D) et la zone placentaire (figure 36 E) s'appauvrissent à ce stade en molécules stimulant l'activité α-amylasique.

B - Distribution dans les graines

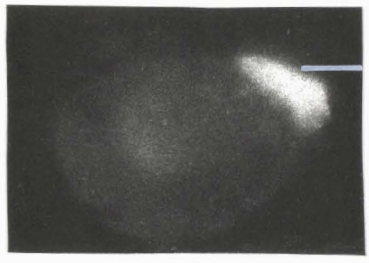
1. La GA_3 $|^{14}C|$

a. Protocole expérimental

Les graines sont récupérées dans le demi-fruit non utilisé pour la réalisation des autoradiographies (cf paragraphe A, 1 a). La gangue mucilagineuse qui recouvre les téguments est éliminée par frottement de chaque graine sur du papier filtre. Les graines sont coupées longitudinalement en deux parties et les autoradiographies sont réalisées à -20°C. La radioactivité est également mesurée dans l'embryon, l'albumen et les téguments : l'embryon est extrait des demi-graines qui sont ensuite humidifiées 3 minutes environ sur un papier filtre imbibé d'eau afin de décoller les téguments. Les diverses parties des graines sont alors lyophilisées et la radioactivité y est déterminée.

b. Résultats

Les autoradiographies obtenues après 2 mois d'exposition sur film Kodirex montrent que les graines renferment de faibles teneurs en traceur qui est surtout localisé au niveau du hile (figure 37). Lorsque les graines sont privées de leurs téguments, l'embryon et l'albumen contiennent trop peu de ^{14}C pour impressionner le film (document non présenté).



BU LILLE

Figure 37 : Distribution de la radioactivité dans les graines récoltées dans les fruits de Tomate ayant reçu 55,5 kBq (37,2 µg) de GA_3 |^{14}C| dans le pédoncule fructifère (confer figure 28).
Autoradiographie sur film Kodirex (exposition: 2 mois à -20° C).

Le comptage de la radioactivité confirme les résultats obtenus avec la technique d'autoradiographie: les téguments renferment plus de la moitié du ^{14}C présent dans la graine (tableau 26).

BU LILLE

	cpm graine^{-1}	cpm mg^{-1} MS	% du ^{14}C de la graine
Embryon	220	313	20,23
Albumen	235	123	21,66
Téguments	631	1261	58,09

Tableau 26 : Distribution de la radioactivité dans les graines de Tomate.

Les 10 graines disséquées pour les comptages, proviennent de fruits au stade vert-mûr dont le pédoncule a reçu 48 heures auparavant 55,5 GBq (37.2 µg) de GA_3 |^{14}C| (activité spécifique: 518 10^{-3} GBq mmol^{-1}).

2. La GA_1 $|^3H|$

a. Protocole expérimental

L'instillation de la GA_1 $|^3H|$ a lieu au niveau de la trace du style de fruits au stade "tournant", c'est-à-dire au début de l'enrichissement en lycopène et en β-carotène (RICK, 1978). Les fruits traités sont récoltés sur la 1e hampe 8 jours plus tard, (stade rouge intense) et les graines sont récupérées une à une. Après élimination des mucilages tégumentaires, les graines sont conservées à 25° C environ.

b. Résultats

Les téguments sont là encore très riches en tritium puisqu'environ 75 % des molécules tritiées de la graine y sont décelées (tableau 27). L'embryon des graines des fruits rouges recèle très peu de radioactivité (5 % environ).

	dpm graine^{-1}	dpm mg^{-1} MS	% du ^3H de la graine
Embryon	39	37	5,11
Albumen	157	130	20,31
Téguments	574	820	74,57

Tableau 27 : Distribution de la radioactivité dans les graines de Tomate.
Les 30 graines disséquées pour les comptages proviennent de fruits récoltés au stade rouge intense ; au stade "tournant" (8 jours plus tôt) le fruit a reçu 370 kBq (59,8 ng) de GA_1 $|^3H|$, (activité spécifique: 2 155 GBq mmol^{-1}).

Les autoradiographies réalisées avec ces graines corroborent les résultats précédents. Seule la partie périphérique de la graine, correspondant aux téguments, impressionne le film radiologique (figure 38).

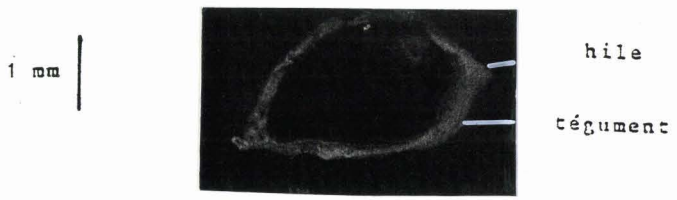


Figure 38 : Distribution de la radioactivité dans les graines de Tomate récoltées dans des fruits ayant reçu de la GA_1 $|^3H|$ (cf légende du tableau 27)
Autoradiographie sur film Kodirex, exposition: 6 mois à -20° C.

3. Les gibbérellines endogènes extractibles

a. Protocole expérimental

150 graines sont récoltées dans des fruits au stade rouge intense en septembre 1982. A titre de comparaison, 150 graines sont également récoltées dans des fruits à un stade identique ayant reçu de la GA_1 $|^3H|$ (voir paragraphe B, 2 a). Les graines sont conservées à 25° C pendant 2 mois et l'activité est recherchée grâce au test "albumen d'Orge" dans l'embryon, dans l'albumen et dans les téguments, leur poids de matière fraîche étant très peu différent.

b. Résultats

L'embryon, l'albumen et les téguments des graines témoins stimulent l'activité α-amylasique de l'Orge : les activités gibbérelliniques décelées représentent respectivement 53,65 %, 11,08 % et 35,26 % de l'activité gibbérellinique totale de la graine (figure 39, A, B et C). Les pics d'activité dans les différentes parties de la graine ont des Rf variables; la présence de molécules stimulatrices de l'α-amylase migrant

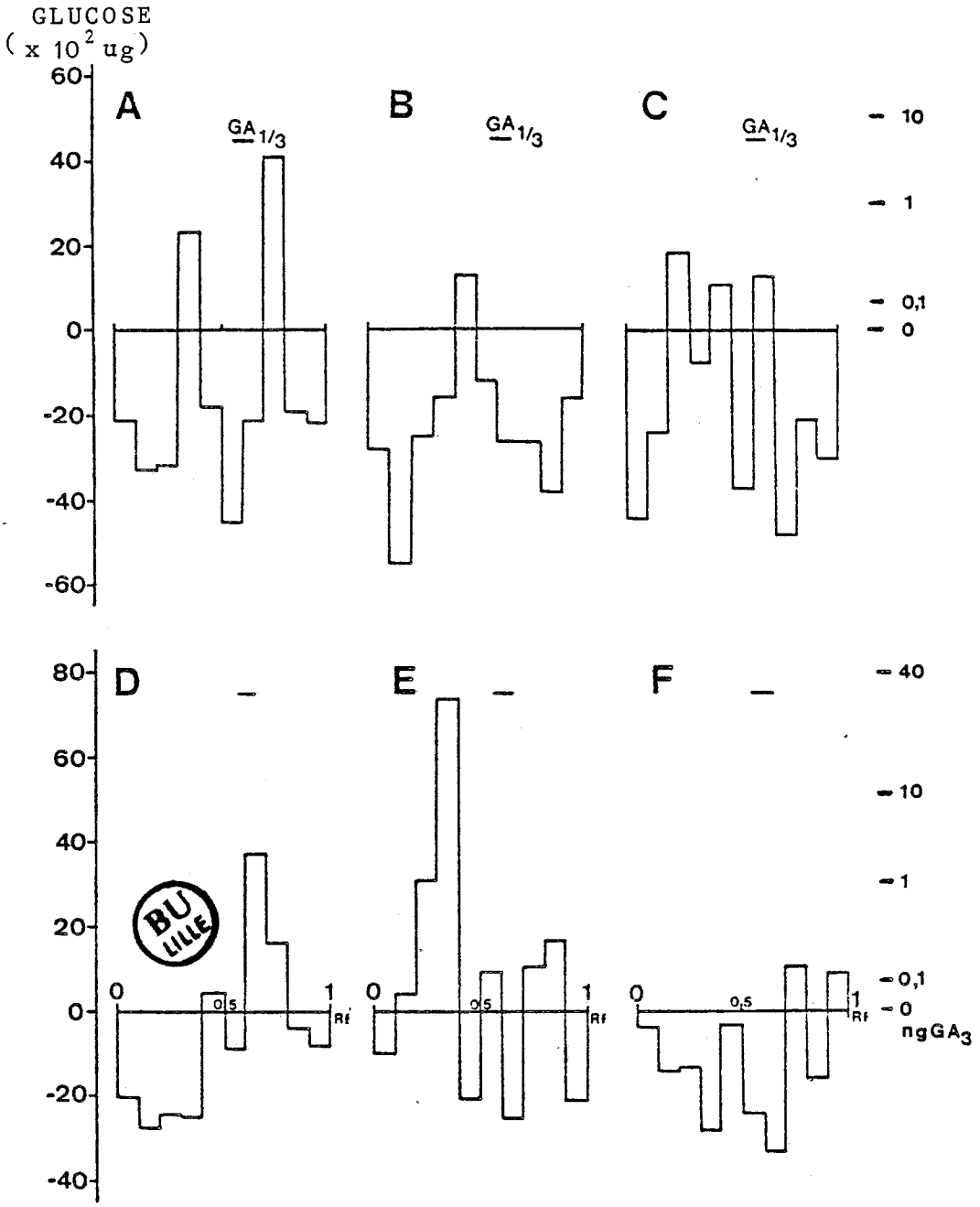


Figure 39 : Activité gibbérellinique dosée grâce au test "Albumen d'Orge" dans les différentes parties de graines de Tomate.
La stimulation ou l'inhibition de l'activité α-amylasique est déterminée à partir de 150 graines récoltées dans des fruits au stade rouge intense.

- graines de fruits témoins : Embryon (A)
  Albumen (B)
  Téguments (C)
- graines de fruits ayant reçu de la GA_1 | ^3H | (confer tableau 27)
  Embryon (D)
  Albumen (E)
  Téguments (F)

En ordonnée : (activité α-amylasique des extraits - sucres réducteurs) - activité α-amylasique du gel de silice chromatographié.
Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau (80 - 0,05 - 19,95 ; v/v).

au Rf commun de la GA_1 et de la GA_3 n'est observée que dans les téguments (figure 39 C). L'abondance de nombreux composés inhibiteurs n'est pas surprenante dans ces graines dormantes. L'inhibition est sensiblement égale dans l'embryon (31,74 % de l'effet inhibiteur total de la graine), dans l'albumen (36,43 %) et dans les téguments (31,80 %).

L'activité gibbérellinique totale des graines mesurée avec le test biologique, augmente nettement dans les graines issues de fruits traités avec de la GA_1 $|^3H|$, (figure 39 D, E et F). Elle est particulièrement importante dans l'albumen (figure 39 E) alors que les téguments en renferment moins que les téguments des graines témoins (figure 39 F et 39 C). Seul l'embryon renferme une teneur suffisamment importante en molécules migrant au Rf de la GA_1 pour stimuler l'activité α-amylasique de l'Orge (figure 39 D). L'inhibition de l'enzyme est moindre dans chaque partie de ces graines (figures 39 D, E et F). L'ensemble des résultats obtenus semble indiquer que les molécules tritiées abondantes dans les téguments, (tableau 27) ne sont plus des composés gibbérelliniques activateurs de l'α-amylase.

QUATRIEME PARTIE

GIBBERELLINES ET GERMINATION

I - CROISSANCE DES PLANTULES ISSUES DE GRAINES PROVENANT DE FRUITS AYANT RECU DE LA GA_1 |^{3}H|.

A - Protocole expérimental

Les graines proviennent de fruits récoltés 8 jours après l'instillation de 74 ou de 370 kBq (11,9 ou 59,8 ng) de GA_1 |^{3}H| (activité spécifique: 2 155 GBq $mmol^{-1}$) dans le pédoncule au stade "tournant". Des graines témoins sont récoltées dans des fruits au même stade de maturité.

La germination des graines a lieu sur papier filtre humide (obscurité, 23 ± 1° C). Quatre ou cinq jours plus tard, selon le cas, les jeunes plantules sont placées dans des conditions non aseptiques dans un tube à essai. Le système racinaire est étalé sur un filtre plissé baignant dans 20 ml de la solution de HOAGLAND et SNYDER ; pour l'un des essais la concentration des éléments minéraux est triplée. Les plantules sont cultivées à 23 ± 1° C (16 heures de lumière, 23 W m^{-2}).

B - Résultats

Cinq jours après la mise en germination sur papier filtre humide, 90 % des graines témoins et 62 % des graines "traitées GA_1 |^{3}H|" germent et développent une racine. Celle-ci est un peu moins développée chez les graines "traitées GA_1 |^{3}H|" (tableau 28). Tous les autres essais de germination confirment ce résultat et quelquefois les différences sont plus importantes (4,5 mm, n = 14).

	Graines témoins	Graines "traitées GA_1 |^{3}H|"
Longueur de la racine principale (en mm)	22,6 ± 2,4	19,8 ± 1,4

BU LILLE

Tableau 28 : Longueur de la racine principale de plantules de Tomate, 5 jours après la mise en germination sur papier filtre humide de graines issues de fruits ayant reçu une application de GA_1 |^{3}H| (cf tableau 27).

Les graines témoins proviennent de fruits récoltés au stade rouge intense sur la 1e hampe de plantes cultivées en serre.

Germination à l'obscurité, 23° C ± 1° C ; m ± ES; 0,05 ; (n = 96).

Les jeunes plantules de 5 jours transférées sur la solution minérale de HOAGLAND et SNYDER sont au stade première feuille vraie 17 jours plus tard.

Cultivées sur le milieu hydroponique dont la concentration est normale (x 1), les plantules témoins et "traitées GA_1 |^{3}H|" ont une croissance comparable en ce qui concerne le système racinaire et l'hypocotyle ; seul le 1e entre-noeud des plantes témoins s'allonge davantage (tableau 29 A).

Sur un milieu plus riche en éléments minéraux (HOAGLAND et SNYDER (x 3) ; tableau 29 B) le nombre et la longueur des racines sont augmentés chez les plantules issues de graines "traitées GA_1 |^{3}H|" ; l'hypocotyle reste plus court alors que le 1e entre-noeud a une élongation plus importante.

Longueur en cm	Plantules témoins	Plantules traitées GA_1 |^{3}H|
A : culture sur la solution de HOAGLAND et SNYDER (x 1)		
1e entre-noeud	1,45 ± 0,42	0,79 ± 0,24
Hypocotyle	6,36 ± 0,31	6,12 ± 0,22
Racines	11,41 ± 1,05	11,72 ± 0,89
(Nombre de racines)	(13,1 ± 1,7)	(13,1 ± 1,5)
B : Culture sur la solution de HOAGLAND et SNYDER (x 3)		
1e entre-noeud	1,35 ± 0,24	2,20 ± 0,40
Hypocotyle	5,62 ± 0,20	4,99 ± 0,26
Racines	12,20 ± 0,81	13,64 ± 1,00
(Nombre de racines)	(10,4 ± 1,0)	(14,7 ± 1,6)

BU LILLE

Tableau 29 : Croissance des plantules de Tomate provenant de graines de fruits non traités et de graines de fruits ayant reçu 370 kBq (59,8 ng) de GA_1 |^{3}H| (cf. tableau 27).
Après 5 jours de germination à l'obscurité (23 ± 1° C) les plantules sont placées pendant 17 jours sur la solution de HOAGLAND et SNYDER dont la concentration en éléments minéraux est x 1 (A) ou x 3 (B) ; (16 heures de lumière, 23 W m^{-2} ; 23 ± 1° C)
(m ± ES ; 0,05 ; n = 24)

II - EFFETS DE L'ELIMINATION DES TEGUMENTS DES GRAINES

Les 50 graines "traitées GA_1 |^{3}H|" ont une meilleure germination lorsque les téguments sont supprimés : le pourcentage d'émergence des plantules, qui passe de 62 à 94 % après 5 jours de culture, est voisin de celui des graines témoins (cf paragraphe I, A, 2). Ainsi les téguments des graines "traitées GA_1 |^{3}H|", peuvent inhiber la germination d'un nombre important de graines, la plupart d'entre elles n'ayant toujours pas germé 13 jours plus tard.

BU LILLE

	Eléments minéraux	Nombre de plantules	Longueur en cm : 1e entre-noeud	Hypocotyle	Racines	Nombre de racines par plantule
Graines avec téguments	(x 1)	15	0,15 ± 0,03	3,78 ± 0,22 *	7,56 ± 0,68	7,0 ± 1,4
	(x 3)	22	0,20 ± 0,02	3,49 ± 0,19	7,54 ± 1,21	8,8 ± 0,8
Graines sans téguments	(x 1)	13	0,16 ± 0,04	3,14 ± 0,27 *	7,66 ± 1,13	7,0 ± 1,6
	(x 3)	16	0,13 ± 0,03	3,25 ± 0,23	6,38 ± 0,86	6,1 ± 1,4

Tableau 30 : Croissance des plantules de Tomate provenant de graines de fruits ayant reçu 370 kBq (59,8 ng) de GA_1 |^{3}H| (cf tableau 27).

Les graines avec et sans téguments sont mises à germer 5 jours à l'obscurité (23 ± 1° C) ; les plantules sont cultivées par la suite durant 8 jours sur la solution de HOAGLAND et SNYDER dont la concentration en éléments minéraux est x 1 ou x 3 ; (16 heures de lumière, 23 W m^{-2}; 23 ± 1° C).

* différence significative (p = 0,05) entre plantules issues de graines avec et sans téguments pour une même concentration en éléments minéraux.

Les deux types de plantules transférées sur la solution de HOAGLAND et SNYDER (cf paragraphe 1, A) dont les éléments minéraux sont à la concentration normale, (x 1) ont une croissance comparable, excepté l'hypocotyle qui s'allonge significativement davantage après 8 jours de culture à la lumière (tableau 30). Par contre, les plantules issues de graines dépourvues de téguments ont un développement moindre lorsqu'elles sont cultivées sur un milieu plus riche en éléments minéraux (x 3). La réduction de croissance, sans être significative, affecte surtout le système racinaire (tableau 30).

III - LOCALISATION DE LA RADIOACTIVITE DANS LES PLANTULES

L'ensemble des organes des plantules renferme des molécules tritiées provenant de graines extraites de fruits dont le pédoncule a reçu 370 kBq de GA_1 |^3H|, (tableau 31).

			Radioactivité : dpm mg^{-1} MS (% du ^3H de la plantule)			
	Eléments minéraux * *n plantules*	Jeunes feuilles vraies	1e entre-noeud	Feuilles cotylédonaires	Hypocotyle	Racines
A	(x 1) *15	36 (6,86 %)	26 (1,63 %)	25 (41,71 %)	31 (23,94 %)	45 (25,83 %)
	(x 3) *22	44 (12,14 %)	22 (1,32 %)	29 (41,04 %)	24 (15,83 %)	53 (29,64 %)
B	(x 1) *13	82 (14,65 %)	13 (0,93 %)	76 (59,97 %)	29 (10,35 %)	43 (14,08 %)
	(x 3) *16	53 (14,58 %)	10 (1,09 %)	24 (33,71 %)	28 (21,27 %)	53 (29,33 %)

Tableau 31 : Distribution de la radioactivité dans les plantules issues de graines provenant de fruits ayant reçu 370 kBq (59,8 ng) de GA_1 |^3H| (cf tableau 27).

A : Plantules issues de graines "traitées GA_1 |^3H|"

B : Plantules issues de graines "traitées GA_1 |^3H|" et dépourvues de téguments

Les graines sont mises à germer 5 jours à l'obscurité (23 ± 1° C). Les plantules sont ensuite cultivées durant 8 jours sur la solution de HOAGLAND et SNYDER dont la concentration en éléments minéraux est x 1 ou x 3 ,(confer tableau 28) ; (16 heures de lumière, 23 W m^{-2} ; 23 ± 1 °C).

BU LILLE

Le traceur provient essentiellement de l'albumen et de l'embryon de la graine et non d'une éventuelle contamination radioactive des téguments par d'autres tissus du fruit tels que le placenta ou la gelée carpellaire (cf troisième partie, § III, A) : les plantules issues de graines "traitées GA_1 |^3H|" dépourvues ou non de téguments présentent en effet des teneurs similaires en traceur (110 dpm en moyenne).

Les racines et les jeunes feuilles dont le développement est rapide recèlent les plus fortes teneurs en molécules tritiées alors que le 1e entre-noeud encore très court renferme peu de radioactivité. L'élongation plus importante de l'hypocotyle des plantules de graines non décortiquées (tableau 30) n'est pas occasionnée par une rétention accrue de molécules tritiées par mg de matière sèche (tableau 31). La distribution du tritium dans les plantules issues de graines décortiquées ou non est comparable, que ces plantules soient cultivées sur la solution minérale de HOAGLAND et SNYDER (x 1) ou (x 3). Le traceur est toutefois plus abondant dans le feuillage des plantules issues de graines décortiquées se développant sur la solution nutritive (x 1).

Ultérieurement, la radioactivité est redistribuée dans la plantule (tableau 32). Chez des plantules de 22 jours

	% de radioactivité	cpm mg^{-1} MS
2 jeunes feuilles vraies	23,16	73
1e entre-noeud	5,77	70
Feuilles cotylédonaires	22,88	65
Hypocotyle	11,35	63
Racines	36,81	91

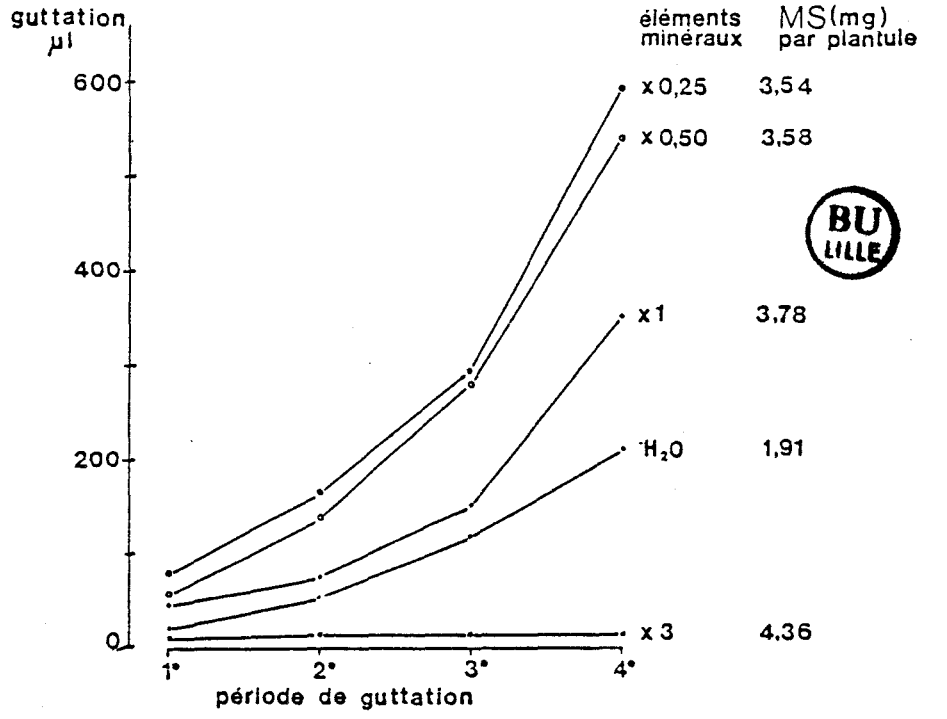
Tableau 32 : Distribution de la radioactivité dans 34 plantules issues de graines provenant de fruits ayant reçu 74 kBq (12 ng) de GA_1 |^3H|. Les graines sont mises à germer 5 jours à l'obscurité (23 ± 1° C). Les plantules sont ensuite cultivées 17 jours sur la solution minérale de HOAGLAND et SNYDER normale (x 1) ; (16 heures de lumière, 23 W m^{-2}: 23 ± 1° C).

BU LILLE

cultivées sur la solution minérale (x 1) par exemple, une fraction du tritium mesuré au 13e jour (tableau 31) quitte l'hypocotyle et les feuilles cotylédonaires au profit du système racinaire mais aussi des premières jeunes feuilles vraies et du 1e entre-noeud alors en élongation (tableau 32).

IV - NATURE DES MOLECULES RADIOACTIVES CIRCULANT DANS LES PLANTULES

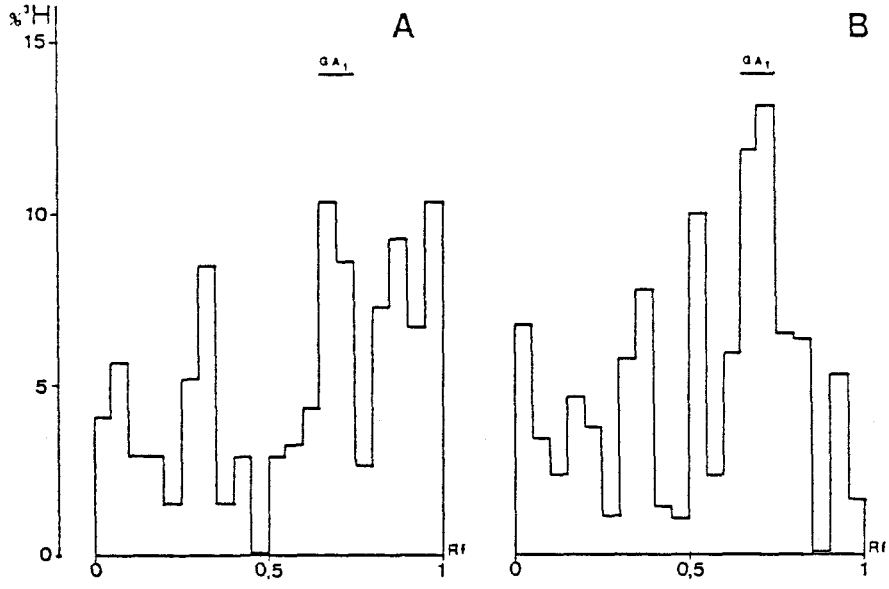
Les plantules cultivées sur la solution minérale de HOAGLAND et SNYDER dans des tubes de culture où l'humidité relative est élevée, émettent en permanence des gouttelettes de guttation au niveau des extrémités foliaires.



BU LILLE

Figure 40 : Détermination du volume de liquide émis au cours de 4 périodes de guttation par les pointes foliaires de 24 plantules.
Les graines mises à germer 5 jours à l'obscurité (23 ± 1° C) sont cultivées sur de l'eau distillée ou la solution nutritive de HOAGLAND et SNYDER dont la concentration en éléments minéraux est multipliée par 0,25, 0,50 , 1 ou 3.
(16 heures de lumière, 23 W m^{-2}; 23 ± 1° C)
Le liquide de guttation est recueilli chaque matin vers 9 heures à partir du 14e jour de mise en germination.
La croissance des plantules, exprimée en mg de MS, est déterminée après 18 jours de culture hydroponique.

Le volume de liquide émis par les plantules est d'autant plus important que le milieu est pauvre en éléments minéraux (figure 40). Toutefois les plantes dont la croissance (exprimée en mg MS) sur de l'eau distillée est réduite, libèrent peu de gouttelettes de guttation. Le milieu nutritif dont la concentration en minéraux est triplée permet un meilleur développement des plantules qui n'émettent plus de gouttelettes.



BU LILLE
LILLE

Figure 41 : Distribution sur plaque de gel de silice (60 Merck F_{254}) des molécules tritiées présentes dans le liquide de guttation. Les gouttelettes émises par les pointes des feuilles cotylédonaires et des 1e et 2e jeunes feuilles de 15 plantules sont récoltées chaque matin vers 9 heures pendant 3 périodes de guttation. Les plantules proviennent de graines de fruits ayant reçu 370 kBq (59,8 ng) de GA_1 [^{3}H] (activité spécifique: 2 155 GBq $mmol^{-1}$). Les plantules se développent en tube de culture sur la solution de HOAGLAND et SNYDER (x 1) ; (16 heures de lumière, 23 W m^2 ; 23 ± 1° C).

A : graines intactes
B : graines décortiquées
(Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau ; 80 + 0,05 + 19,95:v/v).

Le liquide de guttation recueilli sur les feuilles de plantules issues de graines "traitées GA_1 |^{3}H|" décortiquées ou non, contient des molécules marquées (figure 41). De nombreux métabolites y sont décelés, mais dans le liquide émis par les plantules issues respectivement de graines intactes et décortiquées, environ 19 % (figure 41 A) et 25 % (figure 41 B) des molécules tritiées ont un Rf correspondant à celui de la GA_1.

Les résultats obtenus mettent en évidence la redistribution vers la plantule de la gibbérelline A_1 |^{3}H| et de ses métabolites présents initialement dans les graines. Ces composés modifient le développement des plantules.

C I N Q U I E M E P A R T I E

REJET ET IMMOBILISATION DE GIBBERELLINES

I - REJET DE GIBBERELLINES

A - L'exsudation racinaire

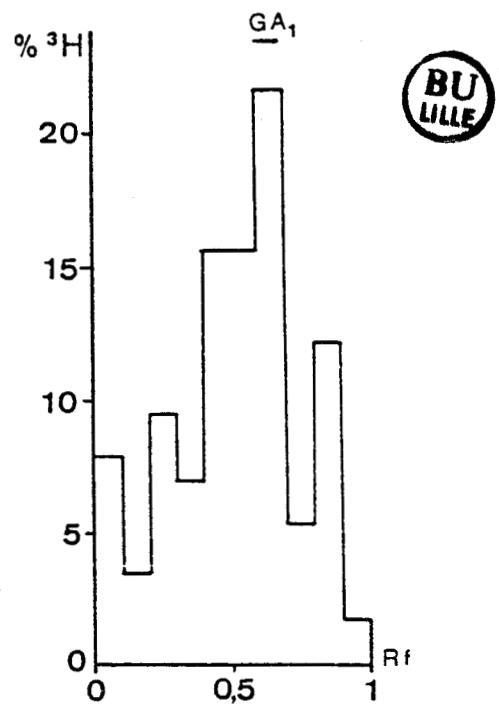
1. Par les jeunes plantules issues de graines prélevées dans les fruits ayant reçu de la GA_1 $|^3H|$

a. Protocole expérimental

Les 34 plantules utilisées sont cultivées dans les conditions expérimentales décrites dans la quatrième partie (paragraphe I, A et légende du tableau 32).

b. Résultats

La solution minérale sur laquelle sont cultivées les plantules pendant 17 jours s'enrichit en molécules tritiées dont 21 % environ migrent au Rf de la GA_1 (figure 42). La radioactivité décelée dans le milieu nutritif représente 0,46 % du tritium mesuré dans les plantules.



BU LILLE

Figure 42 : Distribution sur plaque de gel de silice (60 F_{254}) des molécules tritiées retrouvées dans la solution minérale de HOAGLAND et SNYDER.
34 jeunes plantules provenant de graines récoltées dans des fruits ayant reçu 74 kBq (12 ng) de GA_1 $|^3H|$ (activité spécifique: 2 155 GBq $mmol^{-1}$) sont cultivées sur le milieu liquide pendant 17 jours.
La radioactivité rejetée par le système racinaire représente 0,46 % du tritium mesuré dans la plantule.
(Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau ; 80 + 0,05 + 19,95 ; V/V).

2. Par des plantes au stade 10-11 feuilles

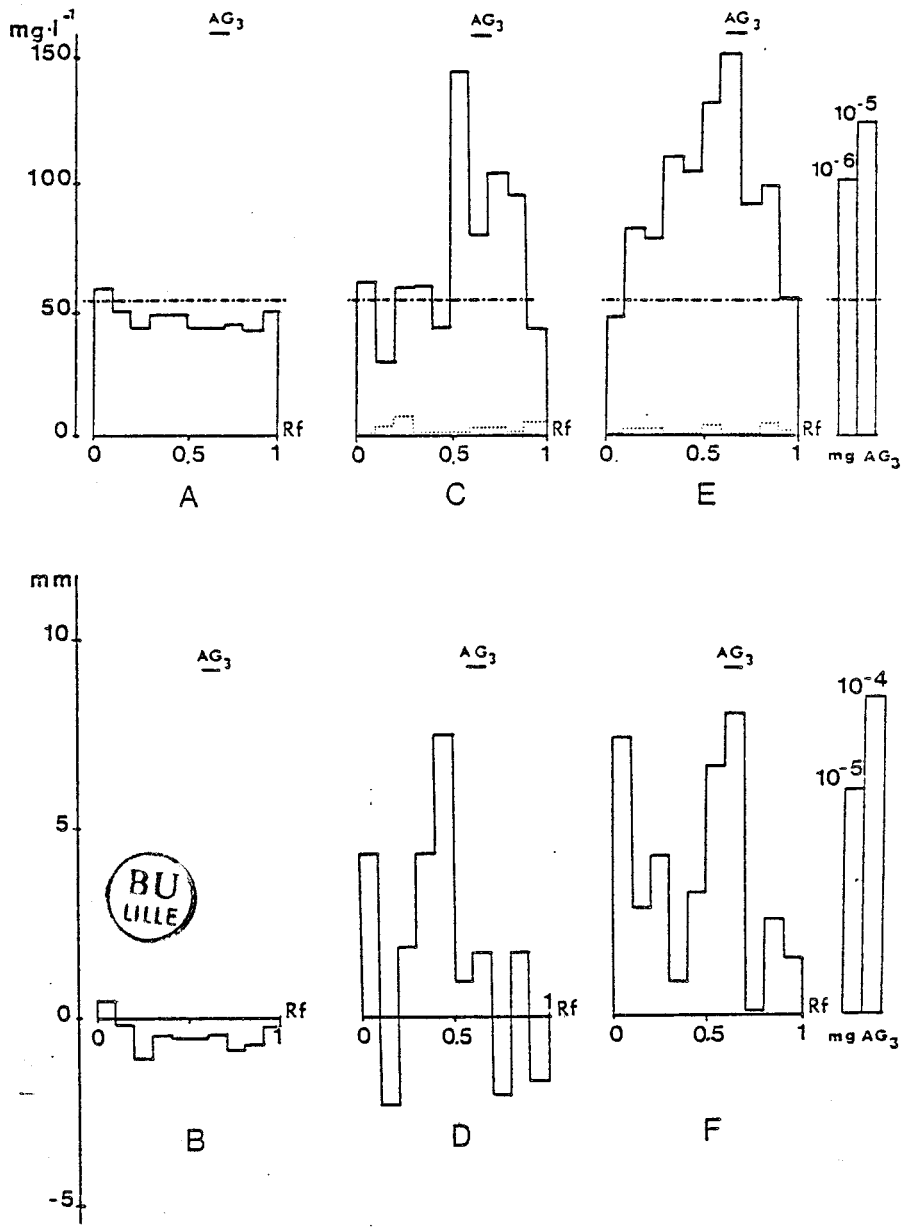
a. Protocole expérimental

Les plants de Tomate utilisés sont au stade 10 - 11 feuilles. Le terreau de culture est éliminé et le système racinaire est rincé avec soin avec de l'eau. 96 plantes sont aussitôt réparties dans 4 bacs contenant la solution minérale de HOAGLAND et SNYDER non aérée. Pour chaque bac, 5,5 litres de solution nutritive par semaine permettent de maintenir constant (à 3 cm) le niveau du liquide dans lequel baignent les racines. Après un conditionnement de 7 jours, les racines sont rincées avec de l'eau distillée et le milieu initial est remplacé par du milieu neuf. Trois dépôts successifs de 100 µl d'eau renfermant 100 µg de GA_3 (avec 0,5 % de Tween 20) sont alors réalisés à 12 heures d'intervalle sur trois jeunes feuilles du sommet de 48 plantes ; 48 plantes non traitées servent de témoin. Sept jours après la première application de GA_3, les plantes sont enlevées et leurs racines rincées avec de l'eau distillée. La solution nutritive des deux lots est filtrée puis lyophilisée. L'activité gibbérellinique y est recherchée, de même que dans le milieu avant la mise en culture, à l'aide des tests "Laitue" et "albumen d'Orge", L'activité gibbérellinique globale de chaque extrait est calculée en additionnant les valeurs mesurées aux zones de Rf stimulant soit l'allongement des hypocotyles de Laitue, soit l'activité α - amylasique.

Dans une autre série d'expériences, 50 µl d'eau (avec 0,5 % de Tween 20) renfermant 10 ng (soit 28,7 pmol) de GA_1 |3-4-H(N)| (activité spécifique: 1 147 GBq $mmol^{-1}$), sont déposés sur les trois plus jeunes feuilles de 22 plantes. Les racines de chaque plante baignent dans 100 ml de solution nutritive. La radioactivité rejetée par les racines de chaque plante est déterminée par comptage et la nature des molécules marquées est étudiée par radiochromatographie.

b. Résultats

Les racines des plants de Tomate sont placées dans un milieu nutritif liquide non aéré qui ne présente pas initialement d'activité gibbérellinique



BU LILLE

Figure 43 : Activité gibbérellinique dosée par les tests "albumen d'Orge" (A, C et E) et "Laitue" (B, D et F) dans la solution nutritive avant mise en culture des plants de Tomate (A et B) et après 7 jours de culture (C, D, E, F).

Pour les lots E et F, chaque plante a reçu 300 µg de GA_3 sur 3 très jeunes feuilles du sommet.

A, C et E : ———— extrait chromatographié sur gel de silice 60 F_{254} ; -·-·-·- activité amylasique en présence du gel de silice ; . . . . . sucres réducteurs (mg. l^{-1} de glucose).

B, D et F : ———— stimulation ou inhibition de l'élongation (mm) des hypocotyles de Laitue (extrait chromatographié - témoin solvant). Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau (80 - 0,05 - 19,95 v/v).

.extrait de COUILLEROT J.P. et YI Y.B. (1985).

(figures 43 A et 43 B). Au cours de la culture, le système racinaire libère diverses molécules stimulant ou inhibant l'activité α-amylasique de l'albumen d'Orge (figure 43 C) et l'élongation des hypocotyles de Laitue (figure 43 D).

Sept jours après l'application de 300 µg de GA_3 sur les jeunes feuilles des plantes, l'activité de type gibbérellinique augmente nettement dans le milieu de culture ; elle est respectivement 2,2 et 1,6 fois plus importante avec les tests α-amylase de l'Orge et élongation des hypocotyles de Laitue (figures 43E et 43F). Dans ces deux derniers cas, l'activité maximale est maintenant décelée au Rf de la GA_3.

Cinq jours après l'application de la GA_1 $|^3H|$ sur les jeunes feuilles de plants de Tomate, 1 094 ± 293 dpm, soit 0,05 ± 0,01 % (moyenne ± 2 ES ; n = 22) du tritium fourni, sont retrouvés dans le milieu de culture ; ainsi, 0,16 ± 0,04 % de la radioactivité présente dans le système racinaire (665 720 dpm) est rejetée dans la solution nutritive et l'analyse chromatographique indique que 42 % des molécules tritiées libérées migrent à un Rf correspondant à celui de la GA_1 $|^3H|$ dans le solvant utilisé (figure 44).

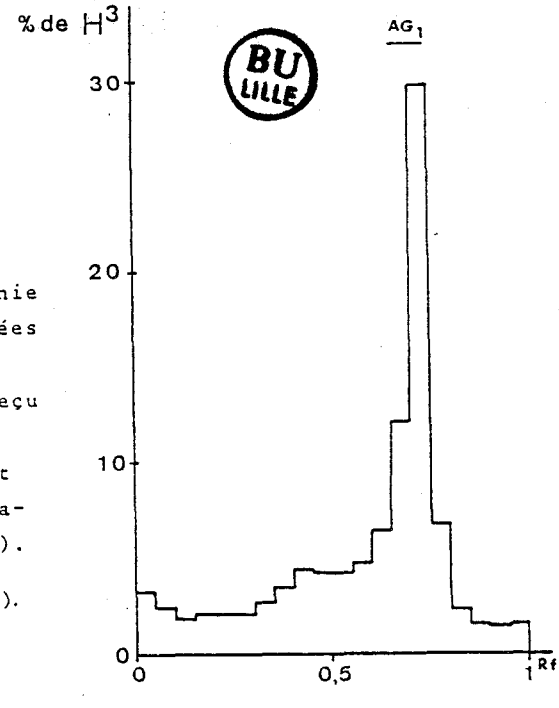


Figure 44 : Mesure de la radioactivité après chromatographie sur gel de silice 60 F_{254} des molécules libérées pendant 7 jours dans la solution nutritive par les racines de 6 plants de Tomate ayant reçu 10 ng de GA_1 $|^3H|$ sur 3 jeunes feuilles.
La radioactivité totale avant chromatographie est de 10 049 dpm (Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau; 30 - 0,05 - 19,95:v/v).
·extrait de COUILLEROT J.P. et YI Y.B. (1985).

BU LILLE

B - L'eau de lavage des feuilles

1. Protocole expérimental

L'eau de lavage des feuilles est constituée par le liquide recueilli sous des plantes de Tomate après une fine pulvérisation de 200 ml d'eau distillée (pH 5,6) durant environ 20 minutes. Le feuillage des plantes témoins ou des plantes ayant reçu la GA_3 |^{14}C| sur les jeunes feuilles et les racines est placé horizontalement au dessus d'un large entonnoir collectant les eaux restées en contact avec les limbes.

2. Résultats

a. L'eau de lavage des feuilles de plantes ayant reçu de la GA_3 |^{14}C|

a_1. Application sur les jeunes feuilles

Cinq jours après l'application de 1,42 kBq (131 ng) de GA_3 |^{14}C| sur la 8e feuille, les eaux de lavage du feuillage (excepté la feuille donneuse qui est éliminée) contiennent des composés marqués (tableau 33) dont la

BU LILLE

	Plantes									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	moyenne
Radioactivité (cpm)	197	159	180	182	437	277	326	556	409	302 ± 87

Tableau 33 : Radioactivité mesurée dans les eaux recueillies à la suite de leur pulvérisation sur le feuillage de Tomate.

La 7e feuille (3,5 ± 0,5 cm) de ces plantes reçoit 5 jours auparavant une application de 10 µl d'eau renfermant 1,42 kBq soit 131 ng (85 545 cpm) de GA_3 |1, 7, 12, 18 - ^{14}C|, (activité spécifique: 63 10^3 GBq $mmol^{-1}$). Après élimination de la feuille donneuse, l'ensemble du feuillage est soumis pendant 20 minutes environ à une fine pulvérisation (200 cm^3) d'eau. (m ± ES ; 0,05 ; n =9). La radioactivité retrouvée représente 0,35 ± 0,10 % du ^{14}C appliqué.

plupart sont des métabolites de la GA_3 $|^{14}C|$ et dont la nature n'a pas été précisée (figure 45 a, b et c). Toutefois certains métabolites, et en particulier le produit migrant au Rf 0,9 dans le solvant b, sont visibles en lumière ultra-violette après traitement à l'acide sulfurique et à la chaleur (réaction permettant la mise en évidence des gibbérellines).

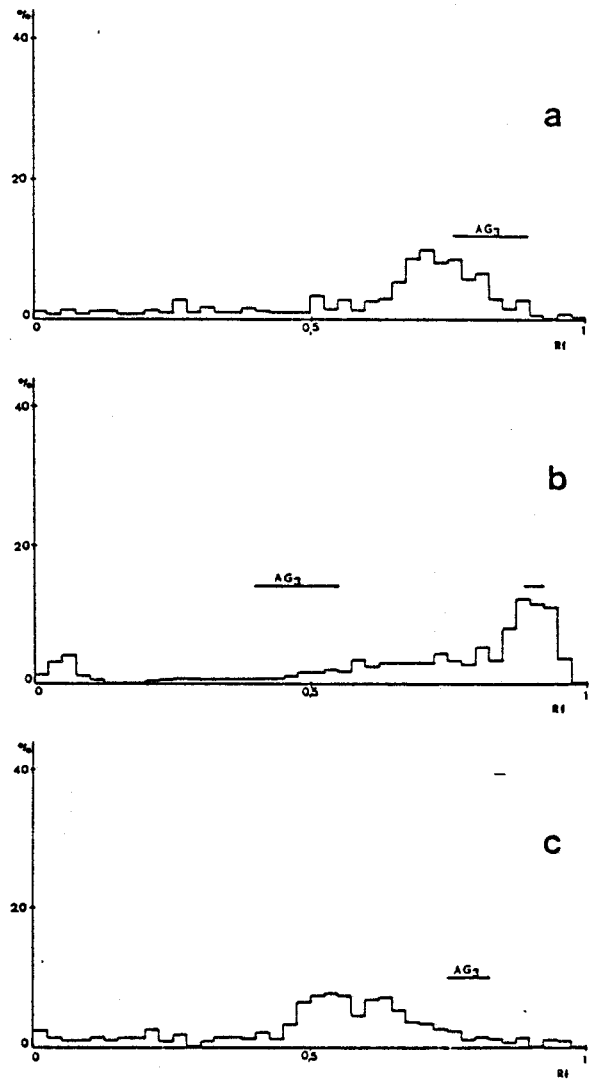


Figure 45 : Distribution sur papier Whatman n° 1 des molécules $|^{14}C|$ présentes dans le liquide de lavage du feuillage (excepté la feuille donneuse).

Le liquide est recueilli 100 heures après l'application de 1,42 kBq (131 ng) de GA_3 $|^{14}C|$ (activité spécifique: $63\ 10^{-3}$ GBq $mmol^{-1}$) sur la 7e feuille (3,5 ± 0,5 cm).

Solvants de migration :

a : butanol + acide acétique + eau (19 - 1 -6 ; v/v)

b : alcool amylique tertiaire + acétone + butanol + ammoniaque (10 - 25 - 25 - 15 ; v/v)

c : isopropanol + ammoniaque + eau (8 - 0,1 - 19,9 ; v/v).

extrait de COUILLEROT J.P. (1976).

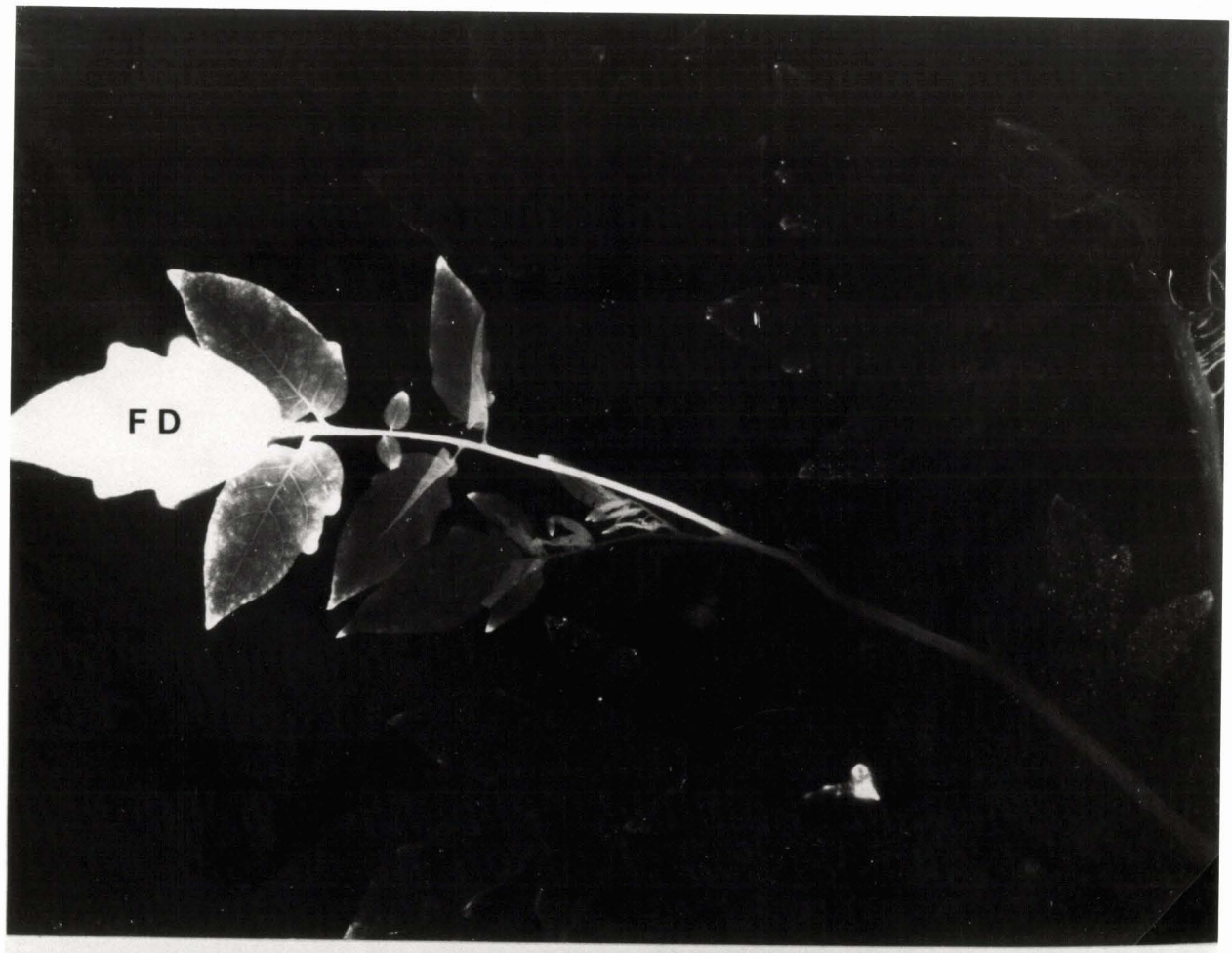
U LILLE

Figure 46 : Distribution de la radioactivité dans le feuillage de plantes avant et après la pulvérisation d'eau sur les limbes.
Les plantes reçoivent 1,42 kBq (131 ng) de GA_3 [1, 7, 12, 18 - ^{14}C], (activité spécifique: $63\ 10^{-3}$ GBq $mmol^{-1}$) sur la 7e feuille (3,5 ± 0,5 cm).

a. autoradiographie de l'une des plantes récoltées 5 jours plus tard, immédiatement avant la pulvérisation d'eau (FD = feuille donneuse)

b. autoradiographie des feuilles de l'une des plantes après une pulvérisation de 200 ml d'eau distillée (20 minutes environ).
Le pétiole (PFD) de la feuille donneuse éliminée avant la pulvérisation est encore nettement visible).

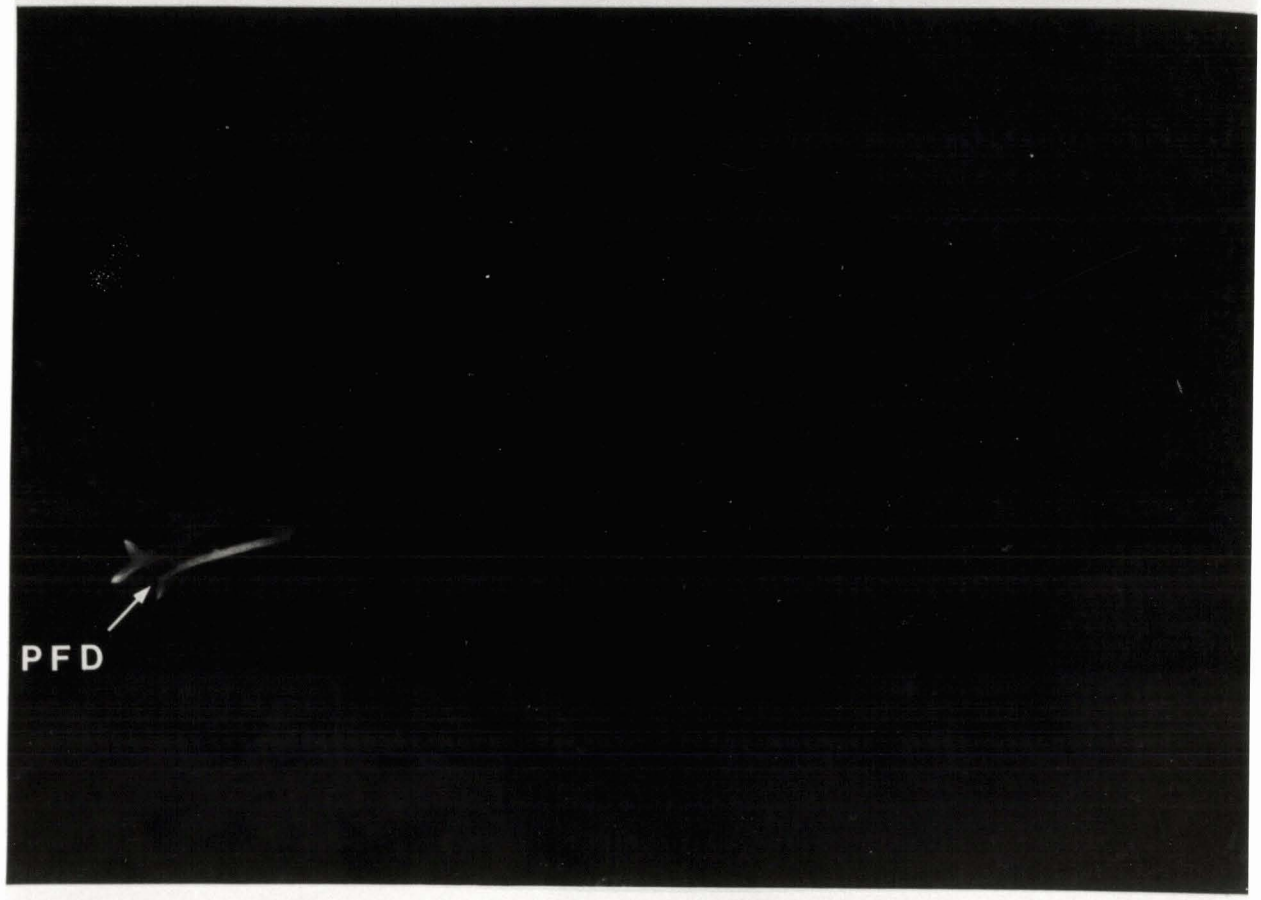
Autoradiographies sur films Kodirex (exposition : 2 mois)



46a

BU LILLE

5 cm

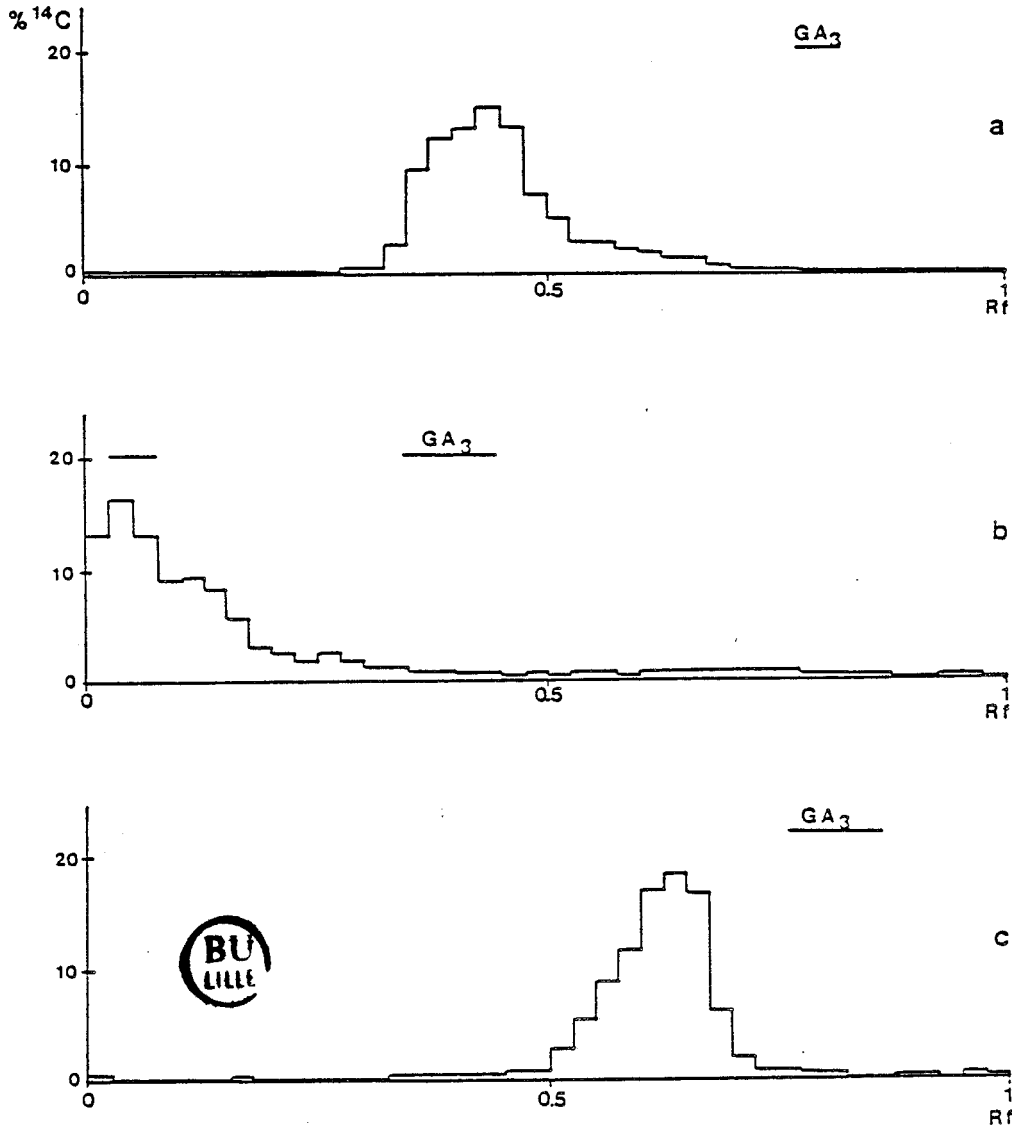


46b

La quantité de traceurs retrouvée représente 0,35 ± 0,10 % de la radioactivité appliquée, soit approximativement 12 % du ^{14}C exporté, si l'on tient compte des résultats de I, A, 1, a. Une partie importante des molécules marquées exportées est donc éliminée lors d'une pulvérisation d'eau sur la plante.

Par ailleurs, la radioactivité du feuillage observée sur les autoradiographies (figure 46 a) diminue fortement en particulier au niveau des limbes après la pulvérisation d'eau (figure 46 b) : les extrémités des folioles ne sont presque plus radioactives, car une longue exposition sur film Kodirex (2 mois), ne révèle pratiquement plus le traceur. De plus, les multiples petites concentrations de ^{14}C sur les limbes des feuilles adultes en particulier ont disparu.

Seuls les organes très jeunes demeurent encore légèrement radioactifs. Il semble donc que l'eau pulvérisée sur le feuillage entraîne le traceur retenu notamment dans les pointes foliaires et vraisemblablement le ^{14}C présent dans les poils épidermiques.



BU LILLE

Figure 47 : Distribution sur papier Whatman n° 1 des molécules -^{14}C présentes dans le liquide de lavage du feuillage de Tomate.

Le liquide est recueilli 5 jours après l'application de 2,79 kBq (257 ng) de GA_3 [1 . 7 , 12 , 18 - ^{14}C], (activité spécifique : 63.10^{-3} GBq. $mmol^{-1}$) sur les racines de 10 plantes.

Solvants de migration :

a : butanol + acide acétique + eau (19 - 1 - 6 ; v/v)

b : alcool amylique tertiaire + acétone + butanol + ammoniaque ; 10 - 25 - 25 - 25 ; v/v)

c : isopropanol + ammoniaque + eau (8 - 0,1 - 19,9 ; v/v)

a_2. Application sur les racines.

Des molécules marquées provenant de racines donneuses de GA_3 |^{14}C| (2,79 kBq soit 252 ng) sont entraînées par les eaux ayant été en contact avec les limbes foliaires (tableau 34). Les molécules radioactives recueillies, qui représentent 7,16 ± 2,49 % du ^{14}C appliqué, ne sont que des produits du métabolisme de la GA_3 |^{14}C| (figure 47 a, b et c).

	Plantes										moyenne
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Radioactivité (dpm)	8760	6647	9440	5744	27022	5774	9874	11542	20696	14542	12004 ± 4179

Tableau 34 : Radioactivité mesurée dans les eaux recueillies après pulvérisation sur le feuillage de Tomate.

Cinq jours auparavant, 2 racines secondaires absorbent 100 µl d'eau renfermant 2,79 kBq soit 257 ng (167 790 dpm) de GA_3 |1, 7, 12, 18 - ^{14}C|, (activité spécifique: 63 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$). La pulvérisation d'eau est réalisée dans les conditions décrites dans le tableau 33 (m ± ES ; 0,05 ; n = 10). La radioactivité recueillie représente 7,16 ± 2,49 % du ^{14}C appliqué.

BU LILLE

b. L'eau de lavage des plantes témoins

La pulvérisation de 2 litres d'eau sur 30 plantes au stade 10-11 feuilles (juin 1977) dure 30 minutes. Le feuillage perd en s'égouttant des composés ayant une activité gibbérellinique (figure 48). Celle-ci représente environ $6,2\ 10^{-4}$ mg d'équivalent GA_3 dans les eaux recueillies sous 30 plantes. Avec le test α – amylase de l'Orge, la teneur mesurée est d'environ 3.10^{-3} mg d'équivalent GA_3 (résultats non publiés). La plus forte élongation des hypocotyles de Laitue est notée au Rf où migre la GA_3.

Des composés inhibant l'élongation des hypocotyles de Laitue sont également décelés dans les eaux de lavage des feuilles (Rf 0,1 - 0,2 - 0,4 et 0,9 ; figure 48).

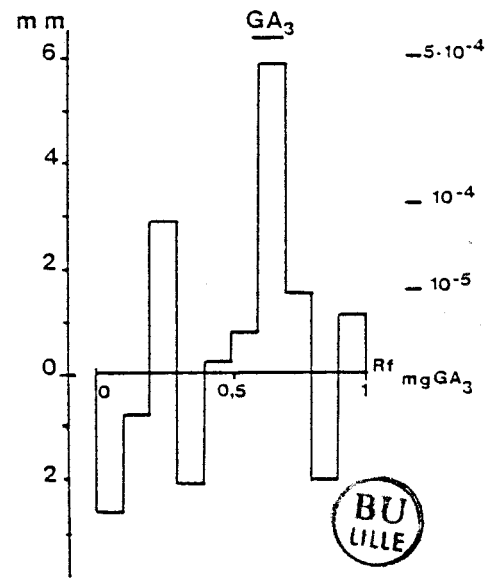


Figure 48 : Activité gibbérellinique dosée dans les eaux recueillies sous le feuillage de 30 plants de Tomate.
Deux litres d'eau distillée pH (5,6) sont pulvérisés pendant 30 minutes sur le feuillage. Les eaux de lavage des feuilles sont évaporées à sec et l'extrait obtenu est traité selon le protocole de la figure 5.
Chromatographie sur gel de silice 60 F_{254} ; Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau (80 - 0,05 - 19,95 ; v/v)
La stimulation ou l'inhibition de l'élongation des hypocotyles de Laitue (cv Grand Rapid) est exprimée en mm (extrait chromatographié - témoin solvant).

Ainsi des composés ayant une activité gibbérellinique et des inhibiteurs de croissance peuvent quitter la plante lors de pluies ou d'arrosages.

II - IMMOBILISATION PARIETALE DES COMPOSES TRITIES APRES LA DISTRIBUTION DE GA_1 |^3H| DANS LA PLANTE.

A - Les composés tritiés non extractibles par le méthanol (80 %) et par l'acétate d'éthyle.

1. Protocole expérimental

Les tissus (6 g de MF) proviennent des 7 premières feuilles de plantes (stade 10-11 feuilles) qui ont reçu 7 jours auparavant, 10 ng (28,7 pmol) de GA_1 |3-4-H (N)|, (activité spécifique: 1 147 GBq $mmol^{-1}$). La GA_1 tritiée a été soigneusement déposée sur des limbes des trois plus jeunes feuilles. L'extraction après broyage des limbes congelés est réalisée par le méthanol (80 %) à 0° C puis l'acétate d'éthyle (cf figure 3).

2. Résultats

Les deux solvants habituellement utilisés pour l'extraction des gibbérellines ne permettent pas de récupérer toutes les gibbérellines ou leurs métabolites tritiés présents dans les tissus foliaires de plantes dont les jeunes feuilles ont reçu 10 ng de GA_1 |^3H| 7 jours auparavant. Ainsi la radioactivité totale extraite par le méthanol (80 %) et par l'acétate d'éthyle ne représente que 23 % de la radioactivité des tissus (tableau 35). Le méthanol (80 %) est un bon solvant qui récupère

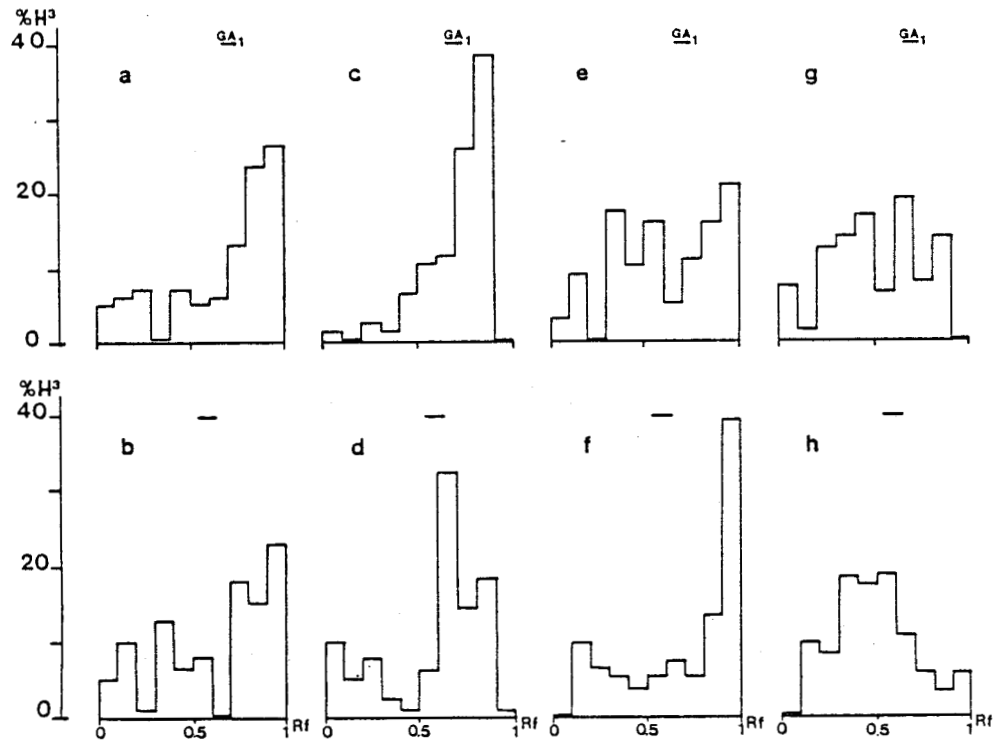
Radioactivité	dpm	%
Extrait "méthanol (80%)"	36 855	16,10
Extrait "acétate d'éthyle"	15 660	6,84
Résidu	176 380	77,05

Tableau 35 : Radioactivité mesurée dans les différentes fractions après extraction de la GA_1 |^3H| et de ses métabolites -^{14}C dans des tissus foliaires de Tomate par le méthanol (80 %) à 0° C, puis par l'acétate d'éthyle (protocole expérimental décrit figure 3 ; moyenne de 3 répétitions).

BU LILLE

environ 70 % des molécules radioactives extractibles dont très peu d'entre elles migrent au Rf de la GA_1 $|^3H|$ (figure 49, a et b), alors que l'acétate d'éthyle renferme plus de 25 % des molécules tritiées migrant au Rf de la GA_1 $|^3H|$ (figure 49, c et d).

Par ailleurs lors de la séparation des pigments, l'éther diéthylique en milieu tampon phosphate pH9 (cf figure 5), n'extrait que 1,89 % de la radioactivité des fractions "méthanol (80 %)" et "acétate d'éthyle" réunies. La plupart des molécules tritiées de la fraction éthérée sont des métabolites de la GA_1 $|^3H|$ (figure 49 e et f),



BU LILLE

Figure 49 : Distribution sur gel de silice 60 F_{254} des molécules tritiées extraites des tissus foliaires par le méthanol (80 %) (a et b) puis par l'acétate d'éthyle (c et d) (cf figure 3)
Les deux extraits sont réunis et les solvants sont évaporés.
Le résidu dissous dans le tampon PO_4 (pH9), est débarrassé des pigments par l'éther diéthylique (e et f). La fraction tampon PO_4 (pH9) est amenée à pH_3 avec de l'acide chlorhydrique puis chromatographiée (g et h), (cf figure 5).

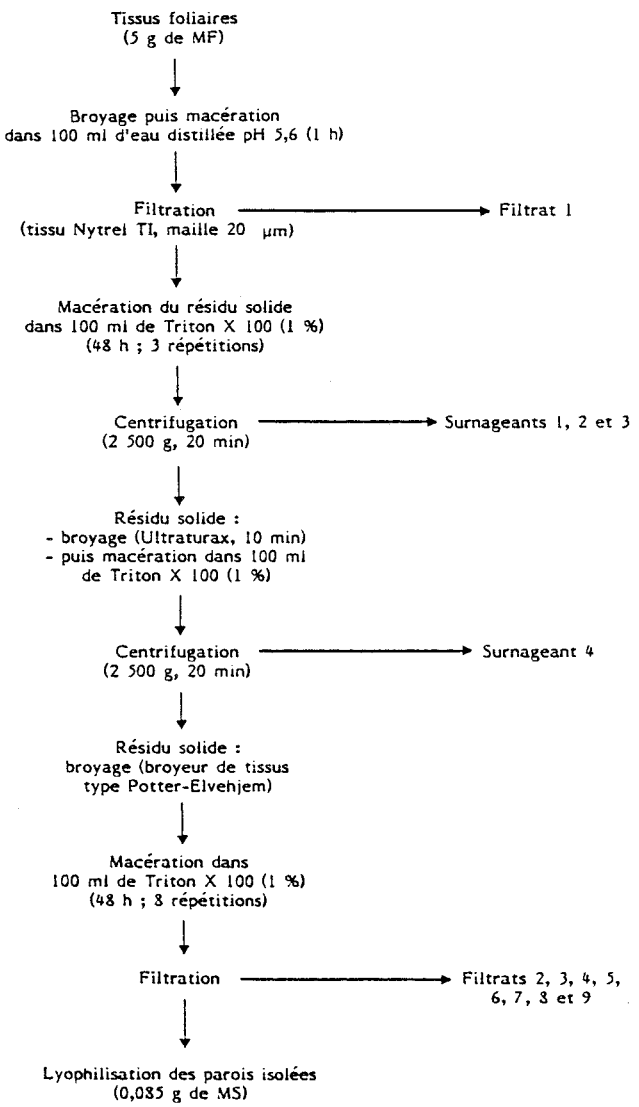
Solvants de migration :
a, c, e et g : isopropanol + ammoniaque + eau (80 - 0,05 - 19,95 ; V/V)
b, d, f.et g : hexane + isopropanol + acide acétique (60 - 40 - 1 ; V/V).

celle-ci étant retenue dans la fraction tampon phosphate pH9 avec de nombreux métabolites comme l'indiquent les chromatogrammes réalisés après l'acidification de cette fraction à pH3 par l'acide chlorhydrique (figure 49 g et h).

B - Composés tritiés liés à la fraction pariétale

1. Protocole expérimental

Après extraction par le méthanol (80 %) à 0° C et par l'acétate d'éthyle une partie des molécules tritiées est retenue par les cellules foliaires (tableau35). Nous les avons recherchées en particulier au niveau des parois.



BU LILLE

Figure 50 : Processus de séparation des parois cellulaires de limbes de feuilles de Tomate.

Le protocole de séparation des parois décrit dans la figure 50 précise que l'extraction ménagée ne fait pas appel aux solvants organiques utilisés habituellement pour solubiliser des gibbérellines, mais au contraire à des lavages importants de la fraction pariétale et à une dénaturation des systèmes membranaires par le Triton X100.

2. Résultats

La pureté de la fraction pariétale est contrôlée par observation microscopique ; elle n'est constituée que de fragments de parois de dimension supérieure au vide de mailles du tissu filtrant (figure 51).

BU LILLE

Figure 51 : Aspect microscopique de la fraction pariétale des tissus foliaires après élimination des différents constituants cellulaires (protocole expérimental décrit figure 50).

La radioactivité retrouvée dans ces parois représente 32,10 % de la radioactivité des limbes (tableau 36). En fait, la fraction pariétale retient davantage de molécules tritiées, des fragments de parois de taille inférieure étant décelés dans les filtrats.

Radioactivité	dpm	%
Fraction pariétale	71 258	32,10
Filtrats + surnageants	150 750	67,90

Tableau 36 : Radioactivité mesurée après séparation des parois des tissus foliaires de Tomate dans la fraction pariétale et dans les filtrats (1 à 9) ajoutés aux surnageants (1 à 4) après centrifugation ; protocole expérimental décrit figure 50 .

Les tissus foliaires proviennent des 7 premières feuilles de plantes au stade 10-11 feuilles dont les 3 plus jeunes ont reçu 7 jours auparavant 10 ng (28,7 pmole) de GA_1 [3 - 4 - H (N)] (activité spécifique: 1 147 GBq $mmol^{-1}$).

Après macération des parois ainsi isolées dans le méthanol (80 %) à 0° C puis dans l'acétate d'éthyle (protocole décrit figure 3), 24,30 % des molécules tritiées présentes dans la fraction pariétale y restent fixées (tableau 37). L'acétate d'éthyle permet de recueillir près de 85 % (45 404 dpm) des composés tritiés extractibles (53 931 dpm).

BU LILLE

Radioactivité	dpm	%
Fraction pariétale	17 315	24,30
Fraction méthanol (80 %)	8 527	11,97
Fraction acétate d'éthyle	45 404	63,72

Tableau 37 : Radioactivité retrouvée dans 30 mg de MS de parois isolées (confer tableau 36) après extraction des composés tritiés par 20 ml de méthanol (80 %) (3 fois 1 heure ; 0° C) puis par 20 ml d'acétate d'éthyle (3 fois 1 heure).

Plus de 90 % des composés radioactifs recueillis dans les solvants sont représentés par des produits du métabolisme de la GA_1 $|^3H|$ comme l'indique l'analyse chromatographique après leur extraction par le méthanol (figure 52 A et B) et par l'acétate d'éthyle (figures 52 C et D).

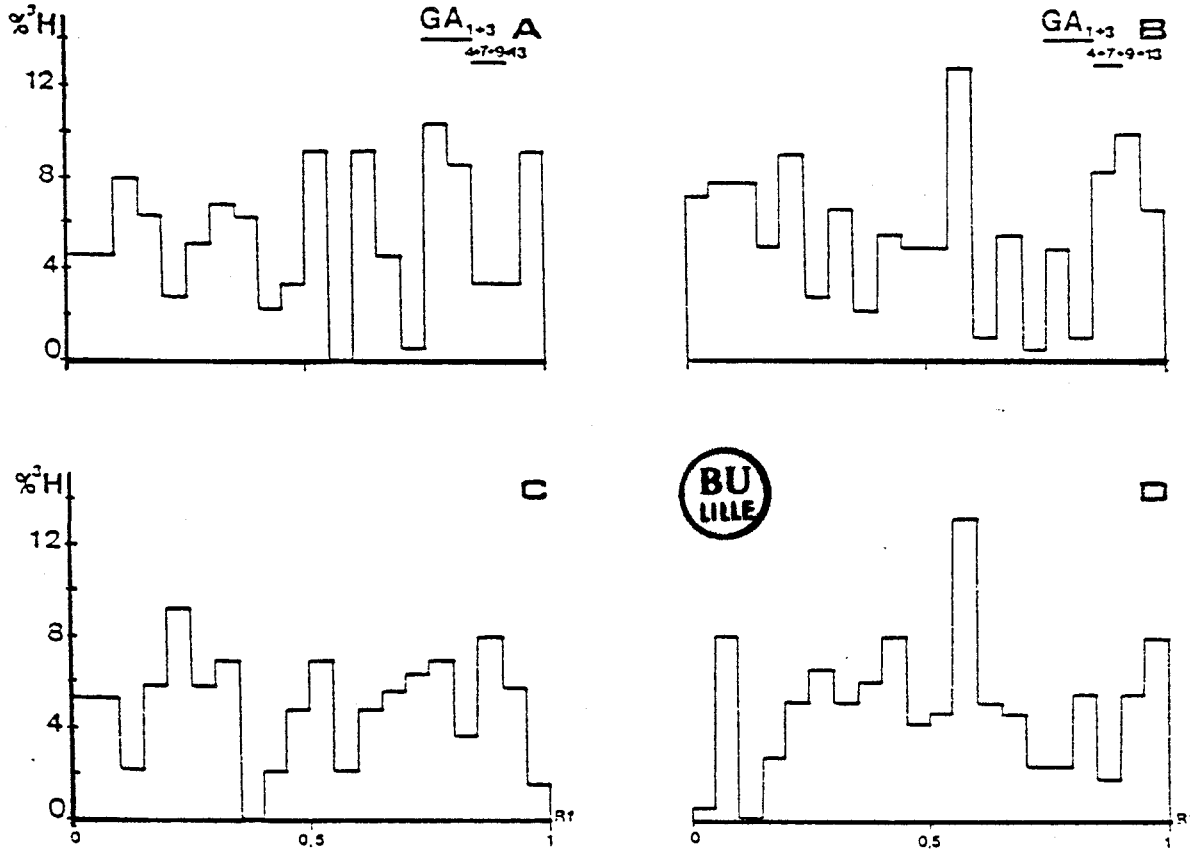


Figure 52 : Distribution sur gel de silice Merck $60F_{254}$ des molécules tritiées extraites des parois isolées (protocole expérimental décrit figure 50) à partir de limbes de Tomate ayant reçu de la GA_1 $|^3H|$ (cf tableau 36).
Les extraits obtenus après macération (protocole décrit tableau 37) des parois dans le méthanol (80 %) (A et B) puis dans l'acétate d'éthyle (C et D) sont chromatographiés dans deux solvants.

A et C : hexane + isopropanol + acide acétique (50 - 40 - 1 ; V/V)

B et D : isopropanol + ammoniaque + eau (80 - 0,05 - 19,95 ; V/V)

Ainsi, 77 % de la radioactivité présente dans les limbes n'est pas extraite par le méthanol (80 %) et par l'acétate d'éthyle. La majeure partie de la GA_1 $|^3H|$ et de ses métabolites $|^3H|$ non extractibles se situe hors du compartiment apoplastique. En effet la fraction pariétale lavée, avec de l'eau et du TRITON X100 (tableau 36) retient 32 % environ (71 580 dpm) de la radioactivité des tissus foliaires (222 008 dpm) ; après passage dans le méthanol (80 %)et l'acétate d'éthyle (tableau 37), 7,80 % (17 315 dpm) des molécules tritiées y restent fixées.

D I S C U S S I O N E T C O N C L U S I O N S

I - TRANSPORT A PARTIR DES ORGANES VEGETATIFS

A - QUEL QUE SOIT LE STADE DE DEVELOPPEMENT DE LA PLANTE, LES JEUNES FEUILLES DE TOMATE EXPORTENT TOUJOURS DES MOLECULES MARQUEES APRES L'APPLICATION DE GA_3 $|^{14}C|$ ET DE GA_1 $|^{3}H|$. CES MOLECULES SONT EXTREMEMENT MOBILES DANS LA PLANTE ET NE PRESENTENT PAS DE TRANSPORT POLARISE. UNE PARTIE AU MOINS DES COMPOSES RADIOACTIFS SEMBLE CIRCULER DANS LA PLANTE SOUS LA FORME DE SUBSTANCES DE TYPE GIBBERELLINIQUE (COUILLEROT et BONNEMAIN, 1975 ; 1978 a et b).

1. Dans les jeunes plantes

a. Dans les jeunes plantes de Tomate avant floraison, les jeunes feuilles qui reçoivent de la GA_3 $|^{14}C|$ ou de la GA_1 $|^{3}H|$ sur le limbe, exportent des molécules radioactives dans la plante. Certains changements dans la morphologie des plantes (feuillage vert pâle et plus développé, allongement des entre-noeuds du sommet) consécutifs à l'application des deux gibbérellines, confirment leur transport hors de la feuille donneuse décelé par autoradiographie et par comptage de la radioactivité. Des gibbérellines sont effectivement exportées puisque nous retrouvons des molécules ayant le Rf de la GA_3 ou de la GA_1 dans le liquide de guttation.

Les quantités de molécules ^{14}C qui migrent hors de la feuille donneuse augmentent avec la durée du transport : après une période de 3, 12 et 100 heures, elles représentent respectivement 0,02 %, 0,24 % et 2,47 % de la radioactivité appliquée sous forme de GA_3 $|^{14}C|$. Il semble toutefois que le traceur de la GA_3 $|^{14}C|$ soit plus facilement exporté par la 8e jeune feuille (2,5 cm) de plantes au stade 9 feuilles, que celui de la GA_1 $|^{3}H|$. Bien que les quantités de gibbérellines fournies ne soient pas comparables, on peut cependant constater après 120 heures de transport, que l'organe donneur exporte 9,40 % du ^{14}C appliqué (152 ng de GA_3 $|^{14}C|$) et seulement 6,10 % du ^{3}H appliqué (0,02 ng de GA_1 $|^{3}H|$). Ces résultats ne sont pas confirmés chez *Raphanus sativus* où les jeunes feuilles exportent davantage la GA_1 $|^{3}H|$ (CARON, 1985).

Certains travaux ont souligné au contraire une migration extrêmement limitée, voire inexistante, des gibbérellines déposées sur les jeunes feuilles de l'apex de *Helianthus annuus* (GA_1 |^3H| et GA_3 |^{14}C| : HARTUNG et PHILLIPS, 1974), de *Phaseolus coccineus* (GA_1, GA_4, GA_5 et GA_{20} tritiées : NASH et CROZIER, 1975) et de *Pisum sativum* (GA_3 |^{14}C| : Mc COMB, 1964 ; GA_{20} |^3H| : RAILTON, 1979). Ces résultats sont apparemment surprenants, d'autant plus que les faits observés chez la Tomate ne sont pas limités à cette espèce. D'autres auteurs ont en effet noté que les gibbérellines appliquées sur les jeunes feuilles de *Pisum sativum* (GA_3 |^{14}C| : MEYER et al., 1982) et de *Helianthus annuus* (GA_1 |^3H| : KAMIENSKA et REID, 1978) sont distribuées dans l'ensemble de la plante, y compris les racines . Le dépôt de gibbérellines sur les jeunes feuilles provoque ultérieurement une croissance accrue des tiges et des pétioles de *Phaseolus vulgaris* (CHIN et LOCKHART, 1965), de *Pisum sativum* (KURAISHI et HASHIMOTO, 1957 ; MUSGRAVE et al., 1969).

Quelques expériences nous ont encore permis d'observer une exportation de molécules -^{14}C à partir des jeunes feuilles donneuses de GA_3 |^{14}C| de *Vicia faba* (cv Aguadulce) et de *Phaseolus vulgaris* (cv Contender). Enfin au laboratoire, CARON (1985) a clairement montré que les jeunes feuilles de *Raphanus sativus* sont exportatrices de GA_1 |^3H| et de GA_3 |^{14}C| vers les autres organes de la jeune plante qui tubérise.

b. Au sortir de la jeune feuille donneuse de GA_3 |^{14}C|, le mouvement des molécules -^{14}C est initialement descendant. Le déplacement du traceur hors du limbe est d'abord strictement basipète dans le pétiole, puis dans la tige, en direction du système racinaire ; l'apex ne reçoit donc pas de ^{14}C durant les premières heures d'exportation, alors que les racines sont déjà radio-

actives. Une partie du traceur se retrouve ainsi dans le système racinaire ; ultérieurement, une circulation ascendante par le courant de transpiration entraîne des molécules -^{14}C vers les feuilles adultes et les jeunes feuilles sus-jacentes au point d'application. La distribution du tritium à partir de la jeune feuille donneuse de GA_1 |^{3}H| est tout à fait comparable.

La direction du transport du ^{14}C au sortir de la feuille exportatrice est nette. Les résultats obtenus avec des fragments d'organes (tiges ,pétioles ou coléoptiles) sur lesquels des gibbérellines marquées sont appliquées, sont beaucoup plus variables :

- pas de direction préférentielle : KATO (1958), CLOR (1967), BOWEN et WAREING (1969), HERTEL et al. (1969), PHILLIPS et HARTUNG (1974), WILKINS et NASH (1974), RUDICH et al. (1976), DAVENPORT et al. (1979)
- une polarité basipète: GREENBLATT et JACOBS (1966), JACOBS (1970 et 1978), JACOBS et KALDEWEY (1970), JACOBS et PRUETT (1970 et 1972)
- un transport acropète dominant : MOST et SCOTT (1971), PHILLIPS et HARTUNG (1974), DICKENS et VAN STADEN (1980).

Dans notre matériel, les voies de transport de la GA_3 |^{14}C| n'ont pas encore été précisées. Une étude par autoradiographie et microautoradiographie est actuellement réalisée au laboratoire par YI. Toutefois, quelle que soit la méthode d'investigation utilisée, (utilisation d'aphidiens et de radiotraceurs, analyse de l'exsudat phloémien, radio-immunologie, décortications annulaires) les auteurs concluent que le transport basipète des gibbérellines endogènes (HOAD et BOWEN, 1968 ; HALL et BAKER, 1972 ; WEILER et ZIEGLER, 1981) et exogènes (KAMIENSKA et REID, 1978) est principalement localisé dans les tubes criblés du phloème.

c. La vitesse du mouvement descendant des molécules -^{14}C égale ou supérieure à 4 cm h^{-1}, est considérablement plus importante que celle enregistrée dans les fragments d'organes. Elle rend compte de la promptitude et de l'étendue des répercussions morphogénétiques faisant suite à l'application de la GA_3 |^{14}C|.

Dans notre matériel, la vitesse est comparable à celle indiquée par Mc COMB (1964) qui note le temps nécessaire aux tissus en élongation pour réagir à la suite d'une application de GA_3 en un point de la tige de *Pisum sativum*.

Cette vitesse contraste par contre avec celles estimées dans les fragments de tiges de *Pisum sativum* (2 mm h^{-1} : CLOR, 1967), d'hypocotyles de *Cucumis sativus* (2 mm h^{-1} : RUDICH et al., 1976) ou de pétioles de *Coleus blumei* (1,4 à 1,8 mm h^{-1} : JACOBS et PRUETT , 1972).

d. Le mouvement descendant s'accompagne d'un certain nombre d'évènements, rétention de molécules marquées dans les tissus criblés des jeunes entre-noeuds , prise en charge de traceurs par le courant de transpiration.

. Après l'application de GA_3 $|^{14}C|$ et de GA_1 $|^{3}H|$ sur les jeunes feuilles, des molécules radioactives, qui ont d'abord subi un mouvement descendant dans le pétiole puis dans la tige, s'accumulent dans les premiers entre-noeuds en élongation du sommet de la tige. Deux jours après l'application des deux gibbérellines, nous avons également noté que ces jeunes entre-noeuds ont une croissance importante. Une telle accumulation de traceur est encore observée dans les parties en voie d'élongation de longs fragments de tiges de *Phaseolus vulgaris* (PHILLIPS et HARTUNG, 1974) avec la GA_1 $|^{3}H|$ et de *Pisum sativum* (MUSGRAVE et al., 1969, avec les GA_1 $|^{3}H|$ et GA_5 $|^{3}H|$). Cette zone proche de l'apex retient même 90 % des gibbérellines tritiées (GA_1, GA_4, GA_5, GA_{20}) appliquées sur le bourgeon apical de *Phaseolus coccineus* (NASH et CROZIER, 1975). Ces auteurs considèrent aussi que le déplacement limité des molécules - ^{3}H est sans doute influencé par la présence des jeunes entre-noeuds sous-apicaux.

Cette particularité dans la distribution des traceurs à partir des jeunes feuilles de Tomate, mérite de retenir l'attention. En effet, lorsque la GA_3 $|^{14}C|$ est appliquée sur des feuilles moins jeunes ou adultes, le traceur est dispersé dans l'ensemble de la plante, mais les autoradiographies ne mettent

pas en évidence un tel processus de rétention. Cependant il est possible que les gibbérellines endogènes synthétisées par les jeunes feuilles soient retenues en grande partie dans les jeunes entre-noeuds qui constituent ainsi des "tissus cibles" (JONES et PHILLIPS, 1964 et 1966) ; chez *Pisum sativum*, ces derniers sont beaucoup plus riches en gibbérellines endogènes que les entre-noeuds plus âgés (NESCOVIC et SJAUS, 1974). Pour BARLOW et HANDCOK (1962), DOSTAL (1961), CRABBE (1970), ces gibbérellines "accaparées" pour l'allongement des entre-noeuds, privent de gibbérellines les bourgeons axillaires de la tige, contribuant de ce fait à leur faire subir la dominance apicale.

. En plus de ces observations, d'autres particularités du transport des GA_3 $|^{14}C|$ et GA_1 $|^{3}H|$ appliquées sur les jeunes feuilles peuvent être signalées.

-Simultanément à l'accumulation dans les premiers entre-noeuds sous-jacents à l'apex, et dans la tige, les traceurs gagnent rapidement le système racinaire ; les molécules $-^{14}C$ et les molécules $-^{3}H$ ne sont donc pas totalement retenues dans les jeunes entre-noeuds. Une partie des traceurs présents dans la tige se dirige très vite vers les jeunes feuilles et les feuilles adultes. Ces molécules marquées sont sans doute reprises en charge par le courant de transpiration comme c'est le cas après l'application de gibbérellines radioactives sur la tige d'autres espèces (WATANABE et SCULLY, 1957 ; ZWEIG et al., 1961 ; MUSGRAVE et al., 1969 ; ASAKAWA et al., 1974 ; NASH et CROZIER, 1975). BOWEN et WAREING (1969) ont mis en évidence des échanges de GA_3 $|^{14}C|$ entre les tissus de phloème et de xylème de fragments de tiges de *Salix viminalis*. Il n'est donc pas exclu que des molécules marquées exportées dans la tige de Tomate soient transportées latéralement vers le xylème où elles seraient ensuite entraînées par le courant de transpiration. Chez *Phaseolus coccineus*, CROZIER et REID (1971) ont mis en évidence un autre type d'échanges au niveau des racines : les gibbérellines en provenance des jeunes feuilles sont transformées

par les racines en d'autres gibbérellines qui regagnent le feuillage *via* le xylème.

La présence dans le système racinaire de composés gibbérelliniques en provenance du feuillage de Tomate provoque le plus souvent un ralentissement de la croissance des racines et réduit le nombre de racines formées à la base de la tige (JACKSON et CAMPBELL, 1979). Cependant les gibbérellines peuvent stimuler la croissance des racines isolées de Tomate et des racines de quelques espèces (LEOPOLD et NOODEN, 1984).

-Les molécules radioactives s'accumulent en grande partie dans les pointes des lobes des feuilles. Ces composés gibbérelliniques, ou leurs produits du métabolisme, peuvent éventuellement être utilisés par les jeunes feuilles pour terminer leur expansion. La présence de ces substances de type gibbérellinique dans les feuilles est d'ailleurs confirmée par une perte de chlorophylle. En outre, l'importance de la radioactivité au niveau des pointes des lobes des feuilles peut également signifier un mode d'élimination des "produits gibbérelliniques" en excès dans la plante et qui risquent de compromettre l'équilibre de sa croissance et de son métabolisme. Bien que nos observations soient faites sur des plantes ayant en général reçu des quantités de GA_1 $|^3H|$ et surtout de GA_3 $|^{14}C|$ dépassant souvent "les doses physiologiques", le processus d'accumulation des molécules marquées dans les pointes foliaires ne semble pas constituer un artefact puisque les gibbérellines endogènes s'y concentrent aussi. De plus des molécules radioactives, comme les gibbérellines endogènes, sont entraînées par le liquide recueilli lors de guttations.

e. L'analyse du liquide de guttation émis par les pointes foliaires indique qu'une partie au moins de la GA_3 $|^{14}C|$ appliquée sur les jeunes feuilles semble circuler dans la plante sous cette forme, alors que la GA_1 $|^3H|$ paraît fortement métabolisée.

Les gibbérellines radioactives appliquées sur les organes des plantes sont souvent métabolisées, si bien qu'il est difficile de préciser si c'est le composé appliqué ou l'un de ses métabolites qui provoque un effet (STODDART et VENIS, 1980).

•Chez la Tomate, les gouttelettes de guttation émises par les feuilles de plantes dont la 7e feuille a reçu de la GA_3 $|^{14}C|$, renferment des molécules $-^{14}C$. Ce sont les 4e et 5e feuilles sous-jacentes à l'organe exportateur qui fournissent les gouttelettes les plus riches en ^{14}C et la présence de ^{14}C est encore décelable lorsque la plante reçoit seulement 0,37 kBq de GA_3 $|^{14}C|$. La plupart des molécules marquées du liquide de guttation ont exactement ou presque exactement le Rf de la GA_3, selon les solvants utilisés.

La nature des molécules $-^{14}C$ présentes dans les organes importateurs n'a pas été précisée dans notre étude, mais il est probable que ces tissus renferment des métabolites de la GA_3 $|^{14}C|$. Parmi les nombreux métabolites de la GA_3 communément signalés, les plus fréquents sont ceux issus de la glycosylation (BARENDSE, 1975 ; GRAEBE et ROPERS, 1978 ; BEARDER, 1980). Les gibbérellines "conjuguées" à des glucosides (selon la terminologie définie par SEMBDNER et al., 1968) ont perdu leur activité biologique. Ces composés seraient une forme de stockage des gibbérellines sous une forme inactive (SEMBDNER et al., 1980 : STODDART et VENIS, 1980) et joueraient un rôle régulateur du métabolisme de la plante lors de sa croissance.

On a encore suggéré que les gibbérellines-glucosides pourraient être une forme de transport des gibbérellines dans la plante, ces conjugués seraient hydrolysés en gibbérellines libres actives dans les tissus "cibles" (SEMBDNER et al., 1968 ; DATHE et al., 1978). Toutefois, il y a peu de preuves qui étayent cette hypothèse, bien que le retour à des molécules actives ait été parfois observé (PEGG, 1966 ; BARENDSE et al.; 1968 ; SEMBDNER et al., 1970 ; BARENDSE et KLERK, 1975 ; BARENDSE

et GILISEN, 1977 ; STODDART et VENIS, 1980). En plus de la GA_3-glucoside signalée par de nombreux auteurs, la GA_3 peut quelquefois être transformée dans certains végétaux en d'autres gibbérellines, en particulier en GA_1, en GA_8 et en leurs glucosides (voir GRAEBE et ROPERS, 1978 ; SEMBDNER et al., 1980).

. En ce qui concerne la GA_1 $|^3H|$ appliquée sur la 8e feuille, les gouttelettes de guttation récoltées sur les feuilles sous-jacentes sont surtout riches en métabolites tritiés. Il est vraisemblable, comme l'ont montré LIEBISCH et al., (1980) chez cette espèce, qu'une partie de la GA_1 $|^3H|$ appliquée soit métabolisée en GA_8-glucoside et en d'autres métabolites tritiés. Selon SEMBDNER et al. (1980) et CROZIER (1981), la GA_8 n'a plus d'activité biologique. Dans les plantes que nous traitons avec de la GA_1 $|^3H|$ (ou avec de la GA_3 $|^{14}C|$), il semble bien qu'il subsiste des molécules actives puisque nous observons ultérieurement l'allongement des entre-noeuds et l'augmentation des surfaces foliaires. De plus, 6 jours après l'application de GA_1 $|^3H|$, plus de 25 % des molécules tritiées extraites du feuillage par le méthanol (80 %) et par l'acétate d'éthyle migrent encore au Rf de la GA_1 dans les deux solvants habituels (figure 49).

Chez *Raphanus sativus*, le métabolisme de la GA_1 $|^3H|$ qui a été appliquée sur une feuille en voie de développement paraît être moins important : CARON (1985) retrouve au Rf de la GA_1, plus de 60 % des molécules tritiées présentes dans le liquide de guttation.

L'analyse du métabolisme des gibbérellines appliquées sur notre matériel végétal, mérite d'être poursuivie avec les techniques de chromatographie en phase gazeuse et de chromatographie liquide à haute pression.

2. Dans les plantes aux stades floraison et fructification (COUILLEROT, 1981 ; COUILLEROT et YI, 1986).

Les jeunes feuilles du sommet (2,5 cm de longueur) qui reçoivent des gibbérellines radioactives, continuent à être exportatrices de molécules marquées vers l'ensemble des organes végétatifs, mais aussi vers les fleurs et les fruits. L'importance de la dénaturation de la GA_1 $|^3H|$ qui pénètre dans les jeunes fleurs (figure 25) et dans les jeunes fruits (figure 30) paraît moins nette qu'au niveau du feuillage (figure 49).

a. Chez les plantes au stade floraison de la 1e inflorescence, l'application de GA_1 $|^3H|$ est suivie d'un transport descendant du traceur dans la tige en direction du système racinaire. Celui-ci renferme près du tiers de la radioactivité exportée (6,07 % du tritium appliqué) après 6 jours de transport. Comme chez les jeunes plantes, des molécules radioactives sont ultérieurement redistribuées dans les tissus des feuilles et des bourgeons axillaires (en particulier la tige axillaire à l'aisselle de la 6e feuille), mais aussi dans les organes reproducteurs. L'analyse de la distribution de la GA_1 $|^3H|$ ou de ses métabolites dans les plantes de Tomate, est l'une des premières à souligner les échanges entre les organes végétatifs et les organes reproducteurs. Le développement accru des organes floraux de la Tomate après un traitement du feuillage avec des gibbérellines (SAWHNEY et GREYSON, 1973 ; ABDUL et HARRIS, 1978 ; MAPELLI et al., 1979 ; SCHMIDT et SCHMIDT, 1981) peut en partie trouver son explication dans la migration des gibbérellines vers les jeunes organes reproducteurs, la défoliation de la partie apicale des tiges altérant la production de fruits (WOLK et al., 1983). De plus, la présence d'une teneur importante en phytohormones (dont les gibbérellines) dans les fleurs de Tomate, augmente les quantités d'assimilats détournés par celles-ci (KINET et al., 1978 ; LEONARD et al., 1983 ; STARK, 1983).

CARON (1985) confirme nos observations chez *Raphanus sativus* avec la GA_3 $|^{14}C|$: les fleurs de la hampe florale importent des composés $-^{14}C$ en provenance d'une feuille de la rosette.

b. Au stade fructification de la 1e hampe, les jeunes feuilles donneuses de GA_1 $|^3H|$ exportent toujours de faibles quantités de molécules tritiées vers tous les organes de la plante. Ce sont plus particulièrement les feuilles situées en dessous de la hampe fructifère et les racines qui reçoivent le traceur ; toutefois les jeunes feuilles qui se développent au dessus de la hampe, contiennent la plus forte teneur en tritium par unité de poids de MS.

L'importation de molécules tritiées par le jeune fruit de Tomate est remarquable. Nos résultats, comme ceux obtenus par CARON (1985) chez *Raphanus sativus* avec la GA_3 $|^{14}C|$, confirment les rapports qui existent entre les jeunes organes de l'apex et les fruits. Ils sont encore appuyés par le fait que la GA_3 appliquée sur le feuillage de Tomate améliore le taux de nouaison lorsque les conditions d'éclairement sont insuffisantes (KINET et al., 1978 ; LEONARD et KINET, 1982). Ce traitement augmente aussi le poids de fruits récoltés, ceux-ci présentant généralement un nombre de loges plus important (SAWHNEY et DABBS, 1978). Dans certains cas, la GA_3 peut même provoquer une boursouflure indésirable des fruits (ASAHIRA et HOSOKI, 1977).

Ainsi nous montrons qu'aux gibbérellines synthétisées *in situ* dans les organes et les fruits (GRAEBE et ROPERS, 1978 ; PHARIS et KING, 1985), peuvent s'ajouter des gibbérellines ou leurs métabolites en provenance des jeunes feuilles de l'apex caulinaire .

B - L'APTITUDE DES FEUILLES A EXPORTER DES MOLECULES ^{14}C APRES L'APPLICATION DE GA_3 $|^{14}C|$, DIMINUE PROGRESSIVEMENT AVEC LEUR DEVELOPPEMENT. (COUILLEROT ET BONNEMAIN,1978 a).

Si l'exportation est nette lorsque la feuille mesure 2,5 mm de longueur, elle devient faible lorsqu'elle achève sa croissance et elle est à peine décelable lorsqu'elle est "adulte". Les résultats obtenus par comptage de la radioactivité confirment ces observations. La quantité de traceur exporté

décroît par exemple de 45 % environ, lorsque la longueur de la 8e feuille donneuse passe de 1,5 à 6 cm ; compte tenu du développement plus important des plantes, la teneur en molécules $-^{14}C\ g^{-1}$ MS de tissus est diminuée d'environ 75 %.

Comme chez la Tomate, l'exportation de la GA_1 $|^3H|$ et de la GA_3 $|^{14}C|$ par les feuilles de *Raphanus sativus* baisse au fur et à mesure qu'ellesse développent (CARON, 1985).

Par contre, chez *Phaseolus vulgaris* et chez *Zea mays* (ZWEIG et al., 1961), chez *Pisum sativum* (Mc COMB, 1964), l'exportation des gibbérellines $|^{14}C|$ est importante à partir des feuilles "adultes" et a lieu, semble t-il, dans le phloème. Ces auteurs observent un transport net de molécules $-^{14}C$ vers les plus jeunes feuilles. Mc COMB estime que le traceur se déplace vers le sommet des plantes de *Pisum sativum* avec une vitesse moyenne de 5 cm h^{-1}. Le système racinaire ne reçoit des molécules $-^{14}C$ (décelables sur les autoradiographies) qu'après 96 h de transport.

L'immobilité relative du traceur observée chez les feuilles matures de Tomate peut trouver son origine à divers niveaux : absorption, compartimentation, métabolisme (glycosylation : SEMBDNER et al., 1980 ; conversion en GA_1 et GA_8 et en leur glucoside: LIEBISCH etal., 1980), pénétration dans les tubes criblés. Enfin les différences observées peuvent sans doute résulter de nombreux facteurs susceptibles d'affecter le transport des gibbérellines exogènes : matériel végétal, stade du développement, conditions expérimentales. ZWEIG et al., (1961) montrent par exemple que le transport des gibbérellines $|^{14}C|$ à partir des feuilles est plus important lorsque l'humidité relative augmente.

C - APRES L'ABSORPTION DE GA_3 $|^{14}C|$ OU DE GA_1 $|^{3}H|$ PAR LES RACINES DE TOMATE, LES TRACEURS SONT RAPIDEMENT DISTRIBUES AUX ORGANES AERIENS PAR LE COURANT DE TRANSPIRATION. (COUILLEROT ET BONNEMAIN, 1978 a ; COUILLEROT, 1981).

1. Dans les jeunes plantes

a. Les gibbérellines absorbées par les racines secondaires intactes sont transportées très rapidement vers les parties aériennes de la plante. Il s'agit donc au départ d'un transport basipète dans la racine, puis acropète dans la tige. Trois heures après l'absorption de la GA_3 $|^{14}C|$, le traceur est distribué dans l'ensemble de la tige et du feuillage, même au niveau des feuilles adultes qui sont très radioactives. Dans les mêmes conditions expérimentales, on ne décèle qu'une très faible partie du ^{14}C appliqué sur les jeunes feuilles seulement 12 heures après l'application. Le traceur est retrouvé dans la pointe des lobes des feuilles, mais les folioles sont quelquefois entièrement radioactives. La GA_1 $|^{3}H|$ est distribuée à partir des racines selon des modalités comparables.

Les quantités de ^{14}C et de ^{3}H exportées (visibles sur les autoradiographies et mesurées par comptages) sont plus importantes que celles exportées par les jeunes feuilles. Pour une applicationde74kBq de GA_1 $|^{3}H|$, deux racines du système racinaire exportent environ 7 fois plus de molécules tritiées que le limbe d'une jeune feuille (2,5 cm). Ces résultats ne sont pas inattendus, puisque de nombreux auteurs ont signalé la présence de gibbérellines endogènes dans la sève en provenance des racines. De plus, les gibbérellines A_1, A_3, A_4 et A_9 absorbées par les racines sont rapidement distribuées dans le feuillage de diverses espèces (ASAKAWA et al., 1974 ; DAVIES et RAPPAPORT, 1975 ; ALTMAN et MOZES, 1977 ; DYMOCK et REID, 1977 : KAMIENSKA et REID, 1978 ; LIEBISCH et al., 1980 ; PHARIS et al., 1981 ; PROCHAZKA, 1981 ; PROCHAZKA et JACOBS, 1984, CARON, 1985).

Au cours de la culture hydroponique, les racines de Tomate sont immergées et libèrent de moins en moins de gibbérellines dans la sève xylémienne (RAILTON et REID, 1973). BUGBEE et WHITE (1984) préconisent un apport de GA_3 dans la solution nutritive afin de maintenir une croissance correcte des plantes, plutôt que des traitements foliaires répétés. Nous montrons en effet que cette solution est plus appropriée puisque les racines ravitaillent l'ensemble des organes aériens, alors que la pulvérisation de GA_3 sur des feuilles qui exportent peu (ou pas), ne permet pas une distribution des composés gibbérelliniques dans les jeunes organes qui se développent plus tard.

b. Contrairement aux applications sur les jeunes feuilles, les traceurs ne semblent pas s'accumuler préférentiellement dans les entre-noeuds de la tige, du moins durant les premières heures.

24 heures après l'application de la GA_1 $|^3H|$, la tige ne renferme que 10,52 % de la radioactivité exportée par les racines (tableau 7) alors qu'elle retient 38,78 % de celle migrant hors de la jeune feuille (tableau 4). Par contre le feuillage reçoit davantage de traceur en provenance des racines (63,57 % contre 46,10 % à partir des jeunes feuilles) et le traceur est peu redistribué dans la plante durant les 24 premières heures de transport (tableau 6). La majeure partie des molécules marquées semble surtout immobilisée dans les pointes des lobes foliaires.

Des constatations analogues sont faites lorsque les gibbérellines marquées (GA_1, GA_3, GA_4, GA_5 et GA_{20}) sont appliquées sur le noeud cotylédonaire de *Phaseolus vulgaris* (ASAKAWA et al., 1974) ou sur l'hypocotyle de *Phaseolus coccineus* (NASH et CROZIER, 1975) : les molécules marquées ne se concentrent pas dans les zones en croissance de la tige, mais plutôt dans les organes adultes tels que les feuilles cotylédonaires. Cependant,

nos observations, comme celles de ces auteurs, indiquent qu'une partie des gibbérellines appliquées se retrouve localisée dans la partie sub-apicale de la tige, puisque déjà après 48 heures de transport, les jeunes entre-noeuds s'allongent plus que ceux des plantes témoins sans gibbérellines.

Selon SEBANEK et HINK (1967) et PROCHAZKA et JACOBS (1984), le transport acropète important des gibbérellines serait dû à l'attraction exercée par l'apex caulinaire riche en substances de croissance telles que l'acide indolylacétique (MATTHYSSE et SCOTT, 1984). Dans nos expériences toutefois, les traceurs ne se dirigent pas préférentiellement vers l'apex, bien que les jeunes organes soient indiscutablement radioactifs.

A la différence des plantes entières, des fragments de tiges de *Pisum sativum* dont la base baigne dans une solution contenant de la GA_1 $|^3H|$ ou de la GA_5 $|^3H|$, accumulent le traceur dans l'extrémité supérieure si celle-ci comporte des tissus en croissance (MUSGRAVE et al., 1969).

c. La rapidité de l'exportation des traceurs par les racines et la vitesse avec laquelle le ^{14}C et le ^3H gagnent les pointes des folioles, nous font penser que les molécules marquées sont entraînées par le courant de transpiration, localisé dans le xylème. Il s'agit là d'un transport acropète non polarisé des gibbérellines, fréquemment observé chez de nombreux végétaux (DAVIES et RAPPAPORT, 1975 ; KAMIENSKA et REID, 1978).

Dans des fragments proches de l'apex de la racine de *Zea mays*, où les effets du courant de transpiration sont donc supprimés, JACOBS et PRUETT (1973) et JACOBS (1978) signalent un transport polarisé et basipète de la GA_3 $|^{14}C|$; ce type de transport est encore observé par PHILLIPS et HARTUNG (1974) dans la racine de *Phaseolus coccineus* avec la GA_1 $|^3H|$, le transport dans ce cas étant restreint aux tissus de la stèle.

Dans les tissus de l'apex des racines de *Zea mays*, au contraire, la GA_3 $|^{14}C|$ ne se déplace pratiquement pas (WEBSTER et WILKINS, 1974) ou alors sans polarité nette (PERNET et PILET, 1978 et 1980).

Il est possible que parallèlement au transport rapide du ^{14}C et du ^{3}H dans la racine de Tomate, s'instaure un autre type de mouvement des molécules marquées dans les tissus de la plante. Une étude par autoradiographie et microautoradiographie de racines ou de segments de racines peut nous renseigner sur une telle hypothèse.

d. Les deux gibbérellines radioactives paraissent davantage métabolisées après absorption racinaire qu'à la suite d'une application foliaire.

Le liquide de guttation renferme plus de molécules $-^{14}C$ et de molécules $-^{3}H$ que celui récolté après un traitement foliaire. Des molécules $-^{14}C$ migrent encore sur des chromatogrammes au Rf de la GA_3, alors que les molécules $-^{3}H$ sont essentiellement représentées par des métabolites de la GA_1 $|^{3}H|$. Chez *Zea mays*, une fraction de la GA_1 $|^{3}H|$ absorbée par voie racinaire, circule dans les plantes sous forme de GA_8, de GA_8-glucoside ou de GA_1 conjuguée (DAVIES et RAPPAPORT, 1975).

L'abondance des métabolites radioactifs peut être due à plusieurs causes :

- la gibbérelline est dénaturée à la surface de la racine, avant son absorption (SEMBDNER et al., 1970). De plus, les bactéries et les champignons de la rhizosphère de la plante peuvent dégrader les gibbérellines (RIVIERE et al., 1966 ; SEMBDNER et al., 1970).

- les gibbérellines sont transformées par la racine elle-même, de la même façon que les racines de *Phaseolus coccineus* convertissent la GA_5 et (ou)la GA_{20} en provenance de l'apex caulinaire en GA_1, qui est ensuite exportée vers la tige (CROZIER et REID, 1971 ; BOWEN et al., 1973).

- une dénaturation *in situ* des GA_3 $|^{14}C|$ et GA_1 $|^{3}H|$ dans les pointes des lobes des feuilles.

2. Dans les plantes portant des fruits

Lorsque la 1e inflorescence porte des fleurs au stade anthèse, les racines donneuses de GA_1 $|^3H|$ exportent toujours des molécules $-^3H$ vers les organes végétatifs de la partie aérienne, mais aussi vers les différentes pièces florales (YI, communication personnelle). Plus tard, le jeune fruit qui se développe reçoit aussi des molécules tritiées qui se déplacent dans la plante à partir des racines absorbant la GA_1 $|^3H|$.

Ce sont cependant les feuilles en voie de développement sus-jacentes à la hampe fructifère qui contiennent le plus de tritium par unité de poids de MS. La GA_3 $|^{14}C|$ instillée dans le tubercule de *Raphanus sativus* est ensuite distribuée dans la plante. La répartition du ^{14}C présente de nombreuses similitudes avec celle observée chez la Tomate : c'est le feuillage encore en développement qui recèle les plus fortes teneurs en traceur, mais lorsque la plante est au stade floraison et fructification, ce sont les boutons floraux et les siliques qui sont particulièrement radioactifs (CARON, 1985). Chez ces deux espèces, les fleurs et les fruits qui se développent détournent vers eux non seulement des composés gibbérelliniques ou leurs métabolites migrant à partir des jeunes feuilles, mais aussi une partie de ceux en provenance des racines ou des tubercules.

D - UNE PARTIE IMPORTANTE DES MOLECULES MARQUEES EN PROVENANCE NON SEULEMENT DES RACINES, MAIS AUSSI DES TRES JEUNES FEUILLES EST RETENUE DANS LES FEUILLES ADULTES ET DANS CELLES EN VOIE DE DEVELOPPEMENT ; CES MOLECULES S'ACCUMULENT DANS LA POINTE DES LOBES FOLIAIRES.

(COUILLEROT et BONNEMAIN, 1978 a et b).

1. La réexportation par voie phloémienne paraît faible, si l'on tient compte de la radioactivité relativement modeste des jeunes organes en voie de croissance du sommet de la plante.

A la suite d'applications de GA_3 $|^{14}C|$ et de GA_1 $|^3H|$ sur les racines ou sur les jeunes feuilles de Tomate, les feuil-

les adultes et celles en voie de développement contiennent des molécules $-^{14}C$ et des molécules $-^{3}H$. La radioactivité se localise dans l'ensemble du limbe puis, plus particulièrement dans les lobes foliaires dont l'extrémité présente des hydathodes. Les molécules sont sans doute piégées à ce niveau, puisque nous avons mis en évidence l'inaptitude des feuilles adultes à exporter la GA_3 $|^{14}C|$ appliquée. De plus, la réexportation phloémienne paraît restreinte, puisque des organes tels que les racines et les jeunes feuilles reçoivent peu de radioactivité, même après des durées de transport relativement longues (100 h). On sait qu'un transport phloémien typique chez cette espèce permet par exemple une rapide accumulation de ^{14}C dans les jeunes organes de la plante, après l'assimilation de $^{14}CO_2$ par les feuilles adultes (HOUNGBOSSA, 1976).

L'immobilité relative de certaines gibbérellines à ce niveau est peut être sous la dépendance :

- du matériel végétal lui-même,
- d'une difficulté des gibbérellines ou de certaines gibbérellines contenues par la feuille adulte, à pénétrer dans les tubes criblés,
- du métabolisme de la GA_1 et de la GA_3 en d'autres gibbérellines telles que la GA_8 (LIEBISCH et al., 1980).
- d'une inactivation des gibbérellines qui s'associent à d'autres molécules telles que les sucres (LIEBISCH et al., 1980; TAKAHASHI et al., 1986).

2. Les feuilles adultes, en piégeant des substances de type gibbérellinique, contribuent vraisemblablement à réguler l'expression de certains phénomènes morphogénétiques.

Les racines de plantes cultivées sur une solution nutritive exportent la GA_3 ou ses dérivés dans le feuillage ; ils s'y accumulent, de la même manière que les gibbérellines endogènes, dans les pointes foliaires. La présence de ces composés dans les feuilles modifie notablement la morphologie et le métabolisme de celles-ci.

ARTECA et DONG (1981), DONG et ARTECA (1982), BUGBEE et WHITE (1984) ont aussi observé que l'apport de GA_3 dans la solution nutritive augmente la surface des limbes . Comme dans le cas des traitements foliaires, (LABORIE, 1963 ; BORA et SELMAN, 1969 ; AUNG et AUSTIN, 1970 ; BRIANT, 1974 ; MENHETT et WAREING, 1975 ; MULLER et SCHUPHAN, 1976 b), nous notons que les folioles perdent de leur rigidité en se développant davantage et jaunissent.

La concentration de composés gibbérelliniques surtout dans les pointes foliaires occasionne des modifications d'ordre morphologique et métabolique hétérogènes dans les limbes. En effet les extrémités des folioles des plantes non traitées qui sont plus riches en matière sèche contiennent davantage d'amidon et de sucres que la partie centrale (tableaux 10 et 12). La présence de composés gibbérelliniques exogènes dans les tissus, modifie l'équilibre glucidique en hydrolysant l'amidon mis en réserve, la dégradation de ce polyholoside étant un peu plus accentuée dans les pointes (tableau 11). Bien que certains auteurs aient noté une augmentation de la photosynthèse après une application de GA_3 sur les feuilles de Tomate, (COULOMBE et PAQUIN, 1959 ; ARTECA et DONG, 1981), nos résultats laissent penser, compte tenu de la diminution des teneurs en pigments photosynthétiques (tableau 11), que les gibbérellines stimulent l'activité amylasique dans les feuilles (ZERONI et HALL, 1980), ce qui permet une remobilisation des produits de photosynthèse accumulés dans les cellules de parenchymes foliaires.

Les glucides quittent essentiellement les feuilles adultes de Tomate sous la forme de saccharose (HOUNGBOSSA, 1976; WALKER et HO, 1977) ; la réduction de l'activité invertasique que nous notons dans les parenchymes et surtout dans les pointes foliaires est inhabituelle dans les tissus végétaux traités avec les gibbérellines (ZERONI et HALL, 1980). Elle favoriserait ici le départ des glucides plutôt sous la forme de saccharose que d'hexoses (tableau 12).

Simultanément, les teneurs en azote total et azote soluble sont plus importantes dans les limbes des plantes traitées. Cette augmentation déjà observée par MULLER et SCHUPHAN (1976 b) trouve son origine dans le fait que les racines des plantes traitées avec la GA_3 absorbent davantage d'azote minéral (BORA et SELMAN, 1969) et que le courant de transpiration, augmenté par l'ouverture des stomates (ERKAN et BANGERTH, 1980), transporte plus de molécules azotées dans les feuilles. De plus, la synthèse protéique y est nettement plus intense (MULLER et SCHUPHAN, 1976 b).

L'apport de GA_3 par voie racinaire modifie la taille des organes photosynthétiques mais aussi leur métabolisme, certains des métabolites formés pouvant être éventuellement redistribués dans la plante.

II - TRANSPORT A PARTIR DES FLEURS ET DES FRUITS

A - LES FLEURS DE TOMATE EXPORTENT DES GIBBERELLINES VERS LES AUTRES PARTIES DE LA PLANTE. (COUILLEROT et YI, 1986).

Le pédoncule des fleurs isolées qui reçoivent de la GA_1 $|^3H|$ dans la couronne d'étamines rejette de la GA_1 $|^3H|$ et de ses métabolites, mais aussi des gibbérellines endogènes dans le milieu sur lequel les fleurs sont cultivées; l'exportation est moindre 8 jours avant l'anthèse qu'à l'anthèse.

De même, une fraction non négligeable (6,07 %) du tritium déposé sous forme de GA_1 $|^3H|$ dans la couronne d'étamines de la 1e fleur à l'anthèse de la 1e inflorescence, est exportée dans tous les organes de la plante entière. L'analyse de la distribution du tritium 6 jours après l'application, témoigne encore d'un transport non polarisé et d'une mobilité importante des molécules tritiées. Celles-ci sont surtout présentes dans les racines, dans les tiges, dans les feuilles adultes ou en voie de développement, mais aussi dans la tige axillaire à l'aisselle de la 6e feuille.

Près de 6 % de la radioactivité migrant hors de l'organe donneur gagne les autres fleurs plus jeunes de l'inflorescence;celles-ci sont alors les organes de la plante les plus riches en molécules tritiées par mg MS, juste avant les très jeunes fleurs de la 2e inflorescence qui attirent 0,59 % du tritium ayant circulé dans la plante. L'importation de GA_1 $|^3H|$ ou de ses métabolites par les organes reproducteurs se poursuit encore lorsque les jeunes fleurs isolées de l'inflorescence se développent sur un milieu gélosé contenant de la GA_1 $|^3H|$.

Lorsque la plante est plus développée, les centres d'appel de gibbérellines se multiplient (feuilles plus nombreuses, fleurs, jeunes fruits) et l'exportation de molécules tritiées par l'une des fleurs de la 2e inflorescence donneuse de GA_1 $|^3H|$ augmente fortement (39,48 % ; tableau 22). La dis-

tribution du traceur profite surtout au feuillage, mais aussi aux autres fleurs de la 2e hampe comme à celles des 3e et 4e hampes. Enfin les jeunes fruits de la 1e hampe attirent vers eux près de 11 % du tritium ayant circulé dans la plante.

Ces résultats sont selon nous, les premiers à mettre clairement en évidence les échanges de composés de type gibbérellinique qui existent entre les organes floraux eux-mêmes, mais aussi entre les organes floraux et les organes végétatifs et les fruits.

Les fleurs ont besoin de gibbérellines pour parvenir à l'anthèse (LEONARD et KINET, 1982), mais des teneurs trop importantes dans l'inflorescence risquent soit de retarder la floraison (AUNG et AUSTIN, 1970), soit d'inhiber le développement des fleurs qui avortent dans certains cas (ABDUL et HARRIS, 1978 ; LEONARD et KINET, 1982). Ces substances peuvent aussi accroître le nombre de pétales , d'étamines et de carpelles, mais les fruits qui se développent sont malformés. Si les modalités de l'exportation des gibbérellines endogènes par les fleurs (figure 27) sont analogues à celles de la GA_1 $|^3H|$ (tableaux 17, 22 et 23) le départ de gibbérellines excédentaires peut permettre d'équilibrer la balance hormonale nécessaire à la mise à fruit. En ravitaillant les organes végétatifs,les organes reproducteurs et les fruits, les fleurs contribuent à enrichir ces organes en composés gibbérelliniques qui s'ajoutent à ceux synthétisés *in situ* ou (et) importés d'autres parties de la plante (jeunes fruits, racines, fruits).

Le rôle du calice des fleurs mérite de retenir l'attention. Il semble en effet jouer un rôle régulateur de l'entrée et de la sortie des gibbérellines endogènes (tableau 16 ; figures 35 et 36) et de la GA_1 $|^3H|$ et de ses métabolites (tableaux 15 et 25) dans la fleur et plus tard dans le fruit. Les sépales contiennent toujours une partie importante du traceur entrant dans

les organes reproducteurs,que la GA_1 $|^3H|$ soit importée à partir du milieu de culture sur lequel les fleurs se développent ou à partir des racines ou des feuilles (YI, communication personnelle). Après l'application de GA_3 $|^{14}C|$ sur une feuille ou dans une silique de *Raphanus sativus*, les pédoncules contiennent toujours plus de radioactivité par unité de poids de MS, que les fleurs ou les siliques elles-mêmes (CARON, 1985).

Les étamines sont connues pour leur richesse en gibbérellines (GRAEBE et ROPERS, 1978 ; PHARIS et KING, 1985) mais contre toute attente, les gibbérellines endogènes ne sont pas particulièrement abondantes dans l'androcée de la Tomate ; par ailleurs, les étamines n'importent que de faibles quantités de molécules tritiées par mg de MS.

B - LES FRUITS SONT EGALEMENT DES ORGANES EXPORTATEURS DE GIBBERELLINES.
(COUILLEROT, 1981).

.Les fruits qui renferment des graines (figure 31) comme les fruits parthénocarpiques (SJUT et BANGERTH, 1984) rejettent des gibbérellines dans le milieu sur lequel ils sont cultivés *in vitro*. Au fur et à mesure qu'il se développe, le fruit isolé de la plante exporte et importe de moins en moins la GA_1 $|^3H|$ et ses dérivés tritiés (figures 29, 30 ; tableau 20). Chez les fruits assez gros (plus de 3 cm de diamètre), l'importation est sensiblement identique à l'exportation, cette dernière étant nettement plus importante chez les très jeunes fruits. HOAD (1973, 1978) et HOAD et al. (1977) mettent aussi en évidence une entrée et une sortie de gibbérellinesendogènes par le phloème des pédoncules de fruits de *Malus domestica*.

.Chez les plantes entières, l'exportation du tritium par un fruit donneur de GA_1 $|^3H|$ situé sur la 1e hampe, augmente

avec l'apparition de jeunes organes végétatifs, de fleurs et de fruits. Elle passe par exemple de 9,41 % chez les plantes n'ayant qu'une seule hampe fructifère, à 21,44 % chez des plantes présentant 3 inflorescences sus-jacentes au fruit donneur, et à 29,88 % lorsque la plante porte des fruits sur la 2e hampe et 3 inflorescences (tableaux 21, 22, 23).

Dans tous les cas, les 7 premières feuilles adultes sous-jacentes à la 1e hampe retiennent environ le tiers des molécules tritiées transportées , que la GA_1 $|^3H|$ soit appliquée sur une fleur (tableau 17), dans un fruit jeune (tableau 22) ou dans un fruit à mi-développement (tableau 23). Le développement des organes foliaires et reproducteurs au-dessus de la hampe donneuse s'accompagne d'une migration acropète des molécules tritiées plus intense ; dans les 3 conditions d'expérimentation, ils reçoivent respectivement 34,55 %, 51,39 % et 58,63 % du tritium circulant dans la plante. La migration acropète se fait au détriment du système racinaire qui reçoit de moins en moins de molécules tritiées (36,38 %, 15,20 % et 7,40 % respectivement). Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par MOTOMURA (1981) avec la GA_1 $|^3H|$ et la GA_3 $|^{14}C|$ appliquées sur les grappes de *Vitis vinifera*.

L'orientation du transport de ces molécules est donc contrôlée par les organes récepteurs. Comme l'a montré BONNEMAIN (1968 et 1975) pour les assimilats, il y a une évolution du modèle de distribution des molécules $-^3H$ transportées chez la Tomate qui fleurit, puis fructifie.

La diminution de la teneur en gibbérellines endogènes des fruits observée quelques jours après la pollinisation chez de nombreuses espèces (voir GOODWIN, 1978 ; PHARIS et KING, 1985) dont la Tomate (QUAST, 1976 ; MAPELLI et al., 1978), peut en partie être expliquée par ce départ vers d'autres organes, comme c'est le cas chez *Vitis vinifera* (HOAD et al., 1977). Chez cette espèce, la suppression des grappes réduit fortement

le contenu gibbérellinique des feuilles voisines.

Si les gibbérellines sont nécessaires à la croissance des très jeunes tomates (PICKEN, 1984), leur présence en quantité importante dans les fruits qui achèvent leur développement, risque de retarder le rougissement tout en provoquant l'amollissement des tissus (DOSTAL et LEOPOLD, 1967 ; BABBITT et al., 1973).

En plus des gibbérellines, ces jeunes fruits peuvent encore exporter d'autres phytohormones telles que l'AIA (BONNEMAIN, 1970), ou l'acide abscissique (SJUT et BANGERTH, 1984). Il s'agit donc là d'un regard nouveau sur le rôle des régulateurs de croissance et en particulier des gibbérellines lors de la fructification, la forte teneur en gibbérellines des jeunes fruits paraissant être jusque là directement en liaison avec leur développement important et rapide.

. Les fruits donneurs de GA_1 $|^3H|$ ravitaillent aussi en molécules radioactives les autres organes reproducteurs de la plante (tableau 22 et 23). Au sortir du pédoncule exportateur, le plus fort pourcentage de tritium, bifurque vers les autres fruits de la hampe. Toutefois les hampes fructifères et florales sus-jacentes au fruit donneur, qui attirent une faible part des molécules tritiées mobiles, sont dans la plupart des cas les organes de la plante ayant la teneur en composés radioactifs la plus élevée. Enfin, les jeunes fruits de la 2e hampe continuent de ravitailler, mais dans une proportion moindre que les fleurs, la 1e hampe dont les fruits sont plus âgés et plus gros. Nos résultats sont en accord avec ceux obtenus chez *Raphanus sativus* : en appliquant de la GA_3 $|^{14}C|$ dans la première silique formée, CARON (1985) retrouve plus de 80 % du ^{14}C exporté dans les siliques sus-jacentes. Nos constatations paraissent également étayer l'hypothèse de DENNIS (1976) qui suggère que l'inhibition de la floraison des bourgeons de *Malus domestica* l'année suivante, serait due à une importation de gibbérellines à partir des jeunes pommes se développant à proximité.

C - LES FLEURS ET LES FRUITS, CENTRES DE SYNTHESE DE GIBBERELLINES ENDOGENES ET CENTRES EXPORTATEURS, PARTICIPENT A LA REGULATION D'UN CERTAIN NOMBRE DE PHENOMENES MORPHOGENETIQUES, NOTAMMENT A LA REGULATION DES SURFACES FOLIAIRES ET A LA LEVEE DE L'INHIBITION DE CERTAINS BOURGEONS AXILLAIRES.

. La présence de fleurs sur la 1e inflorescence modifie la croissance des feuilles proximales qui se développent moins (tableau 19). Ces fleurs sont principalement ravitaillées en assimilats par les 1e, 3e, 6e et 8e feuilles (RUSSEL et MORRIS, 1983). En ayant une action systémique , les fleurs donneuses de GA_3 occasionnent une augmentation de la longueur de la plupart des feuilles encore en croissance (tableau 18, figure 28). Toutefois, selon les données de la littérature, il ne semble pas que l'activité photosynthétique y soit stimulée : le traitement des inflorescences avec de la GA_3 modifie peu la photosynthèse nette de la plante (STARCK, 1983). Par contre, les jeunes fleurs ainsi traitées mobilisent très rapidement une part importante des assimilats élaborés au niveau des limbes, privant de ce fait les jeunes organes du sommet. L'application simultanée de gibbérellines et de cytokinines sur les fleurs est suivie d'une importation d'assimilats encore plus nette (LEONARD et al., 1983 ; HO, 1984).

.La croissance de tous les organes aériens est réduite par l'application de CCC sur le pédoncule floral dépourvu de fleurs (figure 28). Selon NICOTRA et CAPELLINI (1973), le CCC $|^{14}C|$ est peu transporté hors de la zone d'application. A partir du pédoncule floral de la Tomate, il semble pourtant qu'il puisse y avoir transport du CCC qui n'est pas métabolisé (MULLER et SCHUPHAN, 1975). Cette hypothèse permet d'expliquer la moindre taille du feuillage par un manque de gibbérellines, mais il est probable que l'explication soit plus complexe, car le CCC appliqué sur la Tomate ne paraît pas inhiber la synthèse des gibbérellines (VAN BRAGT, 1969 ; MULLER et SCHUPHAN, 1976 a).

. Après la nouaison, le contenu en hormones endogènes évolue : 5 jours après la pollinisation, l'acide abscissique diminue alors que les cytokinines, les auxines et les gibbérellines sont plus abondantes et atteignent bientôt leur teneur maximale (MAPELLI et al., 1978 ; MAPELLI, 1981 ; SJUT et BANGERTH, 1981). Les gibbérellines favorisent les divisions cellulaires à l'origine de la croissance du fruit (HO, 1984) alors que les sucres réducteurs et l'amidon commencent à s'accumuler (MARRE et MURNEEK, 1953 ; HOBSON et DAVIES, 1971). Le jeune fruit qui continue à exporter des gibbérellines ou leurs dérivés dans le feuillage a une influence attractive de plus en plus prépondérante et il détourne à son profit de plus en plus de produits de la photosynthèse (BONNEMAIN, 1968 et 1975 ; HO, 1984). Dans la mesure où, contrairement à ce qui se passe chez de jeunes plantes (DONG et ARTECA, 1982), la photosynthèse ne serait pas accrue, il est permis de penser que les composés gibbérelliniques exportés dans les limbes y évitent l'accumulation des glucides sous forme d'amidon (tableau 12) ; ils favoriseraient le transport des glucides (essentiellement sous forme de saccharose : WALKER et HO, 1977) vers les fruits. Chez les Tomates, qui ne produisent pas de fruits, le feuillage accumule les produits de photosynthèse ce qui entraîne l'épaississement des limbes (TANAKA et al., 1974 ; STARCK et al., 1979 , HO et al., 1983). Nos résultats étayent l'hypothèse de HO (1979) selon laquelle les fruits participent par l'intermédiaire des substances de croissance qu'ils synthétisent, à réguler la quantité d'assimilats disponibles dans les feuilles.

. A mesure que les organes aériens se développent, le système racinaire importe de moins en moins de composés tritiés distribués à partir des fleurs et des fruits donneurs de GA_1 |^3H|. Cette diminution trouve son explication dans le fait que la croissance des racines cesse totalement environ 4 semaines après l'anthèse des 1e fleurs, c'est-à-dire lorsque les fruits atteignent leur taille maximale (HURD et al., 1979).

. Le rameau axillaire situé immédiatement en dessous de la 1e inflorescence reçoit près de 10 % de la radioactivité exportée par la fleur donneuse de GA_1 $|^3H|$. Chez de nombreux cultivars, cette tige axillaire manifeste invariablement une grande vigueur (SILVY, 1973 ; observations personnelles) et son développement paraît être sous la dépendance de la 1e inflorescence. L'ablation des étamines ou la suppression des fleurs augmente la croissance puis la fructification de cette tige ; l'application des gibbérellines A_4 et A_7 (AUNG, 1976) ou A_3 (figure 28) sur le pédoncule floral après l'élimination des fleurs favorise son développement. De plus, les gibbérellines appliquées directement sur les bourgeons latéraux stimulent leur croissance (CATALANO et HILL, 1969). En accord avec ces observations, le transport des gibbérellines vers le rameau axillaire permet en partie d'expliquer la croissance rapide de cette tige, mais selon TUCKER (1977), d'autres régulateurs de croissance endogènes, et tout particulièrement les cytokinines, peuvent avoir un effet de synergie. Par contre, en présence d'auxine, les GA_4 et GA_7 appliquées sur les pédoncules floraux ne stimulent plus la croissance du bourgeon axillaire. Ainsi, en quittant l'inflorescence et en migrant vers la 6e feuille située immédiatement sous celle-ci, les composés gibbérelliniques peuvent lever la dominance exercée par l'apex sur son bourgeon axillaire (KAZEMI et KEFFORD, 1974).

III - DISTRIBUTION DES GIBBERELLINES DANS LE FRUIT

Nous avons montré que la gibbérelline A_1 appliquée sur des organes végétatifs ou sur des organes reproducteurs parvient jusqu'aux fleurs et aux fruits sous la forme de GA_1 et de ses métabolites (figures 29, 30 ; tableaux 20, 21, 22, 23). Ces composés s'ajoutent donc aux gibbérellines vraisemblablement synthétisées par l'ovaire lui-même. Selon SAWNHEY (1984), la taille finale du fruit dépend non seulement de la taille initiale de l'ovaire, mais aussi de son contenu en gibbérellines qui augmente au fur et à mesure que la tomate se développe ; il faut aussi souligner que les teneurs en auxines, en cytokinines et en acide abscissique s'accroissent simultanément (ABDEL-RAHMAN et al., 1975 ; Mc GLASSON et ADATO, 1976 ; ABDEL-RAHMAN, 1977 ; MAPELLI et al., 1978).

.En instillant directement de la GA_3 $|^{14}C|$ dans le pédoncule de fruits qui se développent sur les plantes, nous avons observé une migration vers le fruit de molécules $-^{14}C$, dont beaucoup sont des métabolites de la GA_3 $|^{14}C|$ (tableau 25). Le calice retient dans tous les cas d'importantes quantités de métabolites $-^{14}C$, mais aussi de gibbérellines endogènes et de composés inhibiteurs de l'activité α-amylasique de l'Orge (figures 31, 32). En piégeant des gibbérellines, les sépales contribuent vraisemblablement à réguler le contenu hormonal du fruit. D'ailleurs, la présence du calice et du pédoncule est nécessaire pour obtenir le développement correct de jeunes fruits de Tomate cultivés *in vitro* (VARGA et BRUINSMA, 1983).

La région carpellaire est prolongée par la paroi interne du péricarpe qui ravitaille la zone placentaire et les graines grâce à de nombreux faisceaux criblo-vasculaires : cette partie du fruit contient toujours une radioactivité relative importante, surtout dans les fruits verts dont le placenta et la gelée placentaire renferment des teneurs élevées en molécules $-^{14}C$ et en gibbérellines endogènes, mais aussi en acide abscissique, selon Mc GLASSON et ADATO (1976).

Contre toute attente le mésocarpe et l'endocarpe dont le développement est important et rapide, contiennent peu de molécules -^{14}C et de gibbérellines endogènes. Par contre, les cellules épidermiques et sous-épidermiques du fruit constituent une zone de rétention remarquable, en particulier dans les fruits verts. ABDEL-KADER et al. (1966), DOSTAL et LEOPOLD (1967) et DILLEY (1969) ont signalé que les gibbérellines retardent le rougissement des tomates ; lorsque le fruit est au stade rouge intense nous constatons que les gibbérellines présentes au niveau de l'épicarpe du fruit vert, semblent redistribuées dans les tissus du fruit, notamment dans la zone carpellaire et les graines.

Contrairement à ABDEL-RAHMAN et al. (1975), ABDEL-RAHMAN (1977) et MAPELLI et al. (1978), nous n'observons pas une diminution nette des gibbérellines dans la tomate qui mûrit, mais plutôt une nouvelle distribution.

L'activité gibbérellinique est d'abord faible dans les jeunes graines des fruits verts, puis augmente dans les graines des fruits qui atteignent leur maturité. Cependant bien que nous y décelons moins de 3 % de la radioactivité du fruit, les grainessemblent être un site d'accumulation privilégié de gibbérellines endogènes dans le fruit qui mûrit. Chez de nombreuses autres espèces (voir PHARIS et KING, 1985) les auteurs ont montré que les gibbérellines présentes dans le suspenseur des graines ou ajoutées dans le milieu sur lequel se développent les graines, permettent la croissance des embryons immatures et leur développement jusqu'au stade cotylédonaire.

.Après la récolte, les graines de Tomate présentent une activité gibbérellinique faible et des teneurs en inhibiteurs importantes (figure 39). De telles évolutions ont été constatées dans des graines de différentes espèces (voir NAYLOR, 1984). Nombre d'auteurs ont souligné que les gibbérellines de la graine mature perdent leur activité biologique soit en étant métabolisées, soit en se conjugant aux glucides (voir PHARIS et KING, 1985). Ce sont toujours les téguments des graines récoltées dans les fruits ayant reçu de la GA_3 $|^{14}C|$ ou de la GA_1 $|^{3}H|$ qui présentent la plus forte radioactivité. L'embryon

contient toujours le plus faible pourcentage de la radioactivité des graines, en particulier de celles "traitées" avec la GA_1 $|^3H|$. Les résultats sont en accord avec ceux obtenus par ISAI et BULARD (1978) et par BIANCO et BULARD (1980) qui retrouvent moins de gibbérellines dans les extraits éthanoliques d'embryons dormants que dans ceux des cotylédons de graines de *Pyrus malus*. La variabilité de la répartition de la radioactivité que nous observons dans les graines peut provenir non seulement de la nature de la gibbérelline utilisée (GA_1 ou GA_3), mais aussi du stade du développement du fruit au moment de l'application (stade vert-mûr pour la GA_3 $|^{14}C|$ et stade "tournant" pour la GA_1 $|^3H|$.

Nous montrons néanmoins qu'une faible partie des gibbérellines radioactives pénétrant dans les fruits est bien localisée dans les graines du fruit mûr. Une partie au moins des molécules radioactives présentes dans les graines est représentée par de la GA_3 $|^{14}C|$, puisque des molécules $-^{14}C$ migrent encore sur les chromatogrammes au Rf de la GA_3 $|^{14}C|$ appliquée dans le pédoncule du fruit (figures 33-34).

IV - LES GIBBERELLINES DE LA GRAINE : LEUR ROLE SUR LA GERMINATION ET LE DEVELOPPEMENT DE LA PLANTULE

Les graines récoltées dans les fruits ayant reçu de la GA_1 $|^3H|$ ou de la GA_3 $|^{14}C|$ contiennent des molécules marquées dont une partie est encore sous la forme de la gibbérelline appliquée. Comme chez d'autres espèces, il est probable qu'une fraction des gibbérellines se lie aux glucides de la graine (voir MOORE et ECKLUND, 1975 ; NAYLOR, 1984). La présence de ces composés dans la graine mérite de retenir l'attention, puisqu'elle modifie ultérieurement la croissance de la plantule.

Le taux d'émergence est moindre chez les graines radioactives (GA_1 $|^3H|$ appliquée dans le fruit) que chez des graines non traitées. ORZOLEK (1983) a cependant constaté que la GA_3 améliore le taux de germination des graines de Tomate. Il n'est toutefois pas exclu que le traitement du fruit par la GA_1 $|^3H|$ ne modifie pas quantitativement et (ou) qualitativement les réserves accumulées par la graine.

Le développement de la très jeune racine (tableau 28), comme celui de la partie aérienne des plantules de 17 jours (tableau 29) est réduit. Un apport complémentaire d'éléments minéraux dans la solution nutritive des plantules cultivées *in vitro*, restaure en partie la croissance des plantules ; il semble cependant que la forte concentration minérale du milieu améliore surtout l'état hydrique des plantules qui produisent moins de liquide de guttation et se développent davantage (croissance exprimée par leur matière sèche ; figure 40).

L'élimination des téguments qui renferment des molécules -^3H mais aussi des inhibiteurs (figure 39), n'est pas non plus une solution satisfaisante pour améliorer le développement des plantules issues des "graines GA_1 $|^3H|$" (tableau 30).

Comme l'ont observé BARENDSE et al. (1968) dans les graines de *Pisum sativum* et de *Pharbitis nil* ayant reçu de la GA_1 $|^3H|$, des composés radioactifs présents dans la graine peuvent être remobilisés par la jeune plantule qui est radioactive. Chez la Tomate, le marqueur se concentre surtout dans les jeunes feuilles, le 1e entre-noeud et les racines qui ont une croissance active (tableau 32). De la GA_1 $|^3H|$ circule effectivement dans la plante puisque nous en décelons dans le liquide de guttation et dans les exsudats racinaires (figures 41, 42).

V - LES PLANTES PEUVENT REGULER LEUR CONTENU GIBBERELLINIQUE EN METTANT HORS-CIRCUIT UNE PARTIE DES GIBBERELLINES PRESENTES DANS LE FEUILLAGE ET DANS LE SYSTEME RACINAIRE.

A. Près de 10 % des molécules marquées présentes dans les limbes sont éliminées par une pulvérisation d'eau sur le feuillage de Tomate ayant reçu une application de GA_3 $|^{14}C|$ sur les jeunes feuilles ou sur les racines. Des gibbérellines endogènes, "piégées" au niveau du feuillage, sont également entraînées par les eaux de pluie.

La pluie et la rosée entraînent lors de leur passage sur le feuillage des plantes un certain nombre de substances minérales et organiques (TUCKEY et TUCKEY, 1962 ; IVANOFF, 1963 TUCKEY et MORGAN, 1964). GOOD (1974) décèle des composés gibbérelliniques dans le liquide recueilli après une pluie ou une pulvérisation d'eau sur le feuillage de *Betula pendula* et de *Picea sitchensis*. Ces résultats sont intéressants, mais nécessitent une grande rigueur dans la méthodologie ; en effet ces résultats ne sont valables que si le feuillage n'est pas colonisé par des parasites ou des saprophytes végétaux, capables de secréter ces substances régulatrices de croissance (PUGH et BUCKLEY, 1971). Cependant, les travaux de KOZEL et TUCKEY (1968) paraissent corroborer les résultats de GOOD, car une partie de la GA_3 absorbée par un fragment de tige de *Chrysanthemum morifolium* ne comportant qu'une seule feuille, ainsi que des produits du métabolisme de la GA_3 sont retrouvés dans les eaux ayant été en contact avec la feuille.

Grâce aux molécules de GA_3 $|^{14}C|$, nous avons établi la preuve qu'une fraction du traceur appliqué sur les jeunes feuilles ou les racines de Tomate est éliminée par le "lavage" des autres feuilles. La radioactivité retrouvée correspond en majeure partie à des produits du métabolisme de la GA_3. Les substances gibbérelliniques entraînées par le liquide pulvérisé proviennent surtout des lobes des feuilles et plus particulièrement des pointes des lobes où la radioactivité se concentre préférentiellement (figure 46). Les autoradiographies réalisées indiquent nettement une chute de la quantité de la radioactivité contenue par le feuillage, après pulvérisation.

En regard des résultats obtenus avec de la GA_1 $|^3H|$ appliquée sur des jeunes feuilles (tableaux 36 et 37), les gibbérellines sont surtout localisées dans le compartiment symplastique des cellules des limbes. GINZBURG et KENDE (1967) et ASAKAWA et al. (1974) en appliquant respectivement de la GA_1 $|^3H|$ sur *Pisum sativum* et de la GA_3 $|^{14}C|$ sur *Phaseolus vulgaris*, mesurent peu de radioactivité dans le système membranaire des tissus. Bien que notre étude soit partielle, il semble pourtant que chez la Tomate, des gibbérellines (telles la GA_1 $|^3H|$ et leurs dérivés) soient retenues par les membranes. En effet, 7 jours après l'application, ces composés tritiés ne sont pas solubles dans le méthanol(80 %) et dans l'acétate d'éthyle, alors que le Triton X100, détergent non ionique qui dénature les membranes (YOKOTA et al., 1980) améliore l'extraction de molécules radioactives. Ces résultats sont à rapprocher de ceux décrits par certains auteurs qui préconisent l'emploi du Triton X100 pour parfaire l'extraction des gibbérellines (BROWNING et SAUNDERS, 1977 ; YOKOTA et al., 1980 ; BIANCO et al., 1984).

Nous avons également montré que la fraction pariétale retient près du tiers des molécules tritiées des limbes, représentées surtout par des métabolites de la GA_1 $|^3H|$ fournie . Des molécules tritiées qui ne sont plus extractibles par le méthanol et l'acétate d'éthyle, sont fortement liées aux parois ; elles représentent environ 8 % des molécules tritiées des limbes, alors que STODDART (1979 et 1982) en retrouve 2 à 5 % dans les parois d'hypocotyles de *Lactuca sativa* incubés dans de la GA_1 $|^3H|$. La présence de gibbérellines a encore été mise récemment en évidence dans les parois de suspensions cellulaires de *Silena alba* : après un court passage des cellules dans un milieu enrichi avec de la GA_3 $|^{14}C|$ au cours de la culture qui dure 14 jours, nous avons décelé des composés radioactifs liés à des polyholosides d'origine pariétale (MORVAN et COUILLEROT, communication personnelle), ces polyholosides étant également liés à des gibbérellines endogènes (MARIE-ALSABEK, 1985 ; MARIE-ALSABEK et COUILLEROT, communication personnelle). Selon STODDART (1982) ces gibbérellines sont associées à des composés de haut poids moléculaire .

L'ensemble de ces données est en faveur d'une simple dissolution dans l'eau des composés radioactifs et des gibbérellines endogènes présents dans le symplasme des limbes de Tomate. La pulvérisation d'eau sur le feuillage pendant une courte durée, paraît être une méthode mal adaptée pour atteindre les parois et le système membranaire des parenchymes foliaires.

B. Le liquide de guttation ne peut permettre qu'exceptionnellement une élimination de gibbérellines par le feuillage, puisque les gouttelettes se détachent rarement des pointes des folioles.

Lorsque les plantes sont cultivées sous une forte humidité relative, des gouttelettes apparaissent aux extrémités des lobes des feuilles terminés par des hydathodes (PERRIN, 1972). Le liquide que nous avons recueilli et analysé, est riche en sucres et contient plusieurs substances ayant une activité gibbérellinique décelable par les tests biologiques "albumen d'Orge" et "hypocotyle de Laitue ". Un travail de RADLEY (1968) sur le liquide obtenu lors de la guttation des feuilles de plantules de *Triticum sativum* et de *Hordeum vulgare*, indique la présence de deux gibbérellines : la GA_1 et la GA_3. Chez la Tomate, il semble que les gibbérellines éliminées soient plus nombreuses et nos analyses effectuées à différentes époques de l'année révèlent des variations quantitatives et qualitatives; elles sont vraisemblablement liées à des photopériodes ou à des intensités lumineuses différentes qui modifient la biosynthèse ou le métabolisme des gibbérellines. De plus, il nous est difficile de contrôler l'homogénéité des terreaux utilisés pour la culture ; l'absorption minérale par les racines peut donc varier d'une expérimentation à l'autre et modifier la synthèse des gibbérellines (JUREKOVA, 1973). La présence de gibbérellines endogènes a encore été mise en évidence par CARON (1985) dans le liquide de guttation de *Raphanus sativus* : comme chez la Tomate, ces gouttelettes contiennent aussi des molécules radioactives qui ont été transportées dans la plante à partir de jeunes feuilles ou de racines donneuses de GA_3 $|^{14}C|$ ou de GA_1 $|^{3}H|$.

Notre technique d'analyse du contenu gibbérellinique retrouvé au niveau des pointes des lobes des feuilles présente de nombreux avantages :

- le liquide recueilli est limpide et contient peu de pigments ;

- l'analyse chromatographique peut être effectuée directement sans purification ;

- les molécules analysées sont des gibbérellines qui ont circulé dans la plante, soit sous forme libre, soit liées à des molécules telles que des sucres ou des protéines (SEMBDNER et al., 1968 ; GRAEBE et ROPERS, 1978 ; BEARDER, 1980) et qui ont pu s'accumuler ensuite dans les pointes des lobes foliaires.

C. Les racines rejettent des gibbérellines dans la solution minérale sur laquelle les plantes se développent.

Des gibbérellines endogènes sont rejetées par les racines de Tomate (figure 43). La solution nutritive dans laquelle se développent les racines de jeunes plantules d'autres espèces *(Avena sativa, Pisum sativum, Triticum sativum, Raphanus sativus et Zea mays)* s'enrichit aussi en composés gibbérelliniques (COUILLEROT, communication personnelle). Le traitement du feuillage avec 10 ng de GA_1 $|^3H|$ ou avec 300 µg de GA_3 est suivi d'une libération des 2 gibbérellines appliquées, mais aussi de dérivés dont certains ont une activité gibbérellinique (figures 43 et 44). Si l'on se réfère aux résultats obtenus avec la GA_1 $|^3H|$, les quantités de composés gibbérelliniques cédés par les racines au milieu restent faibles, puisqu'elles représentent 0,05 % du tritium déposé sur les feuilles, soit 0,16 % environ des molécules présentes dans les racines.

Il faut enfin remarquer la libération de molécules tritiées par les racines de très jeunes plantules : ces composés sont des molécules qui étaient immobilisées dans les graines de fruits traités avec de la GA_1 $|^3H|$ au cours delamaturation, et qui circulent à nouveau dans la plante (figure 42).

MIGINIAC et al. (1981) ont mis en évidence des auxines dans les exsudats racinaires de Tomate. Jusqu'alors, les gibbérellines ne sont pas mentionnées parmi les régulateurs de croissance présents dans les exsudats racinaires (LESPINAT et BERLIER, 1975 ; HALE et MOORE, 1979 ; HALE et al., 1981). Aussi les gibbérellines mises en évidence dans la rhizosphère de la Tomate peuvent provenir non seulement des exsudats produits par les microorganismes (AZCON et BAREA, 1975), mais aussi d'exsudats racinaires. RAMARAO et ISAAC (1980) ont montré que des applications foliaires de GA_3 sur le feuillage de *Pisum sativum* entraînent la réduction des populations de Bactéries, d'Actinomycètes et de Champignons. Outre l'effet de la substance de croissance rejetée, il est possible, selon SETHUNATHA, (1970), que la réduction de la microflore puisse aussi être attribuée à une forte diminution des glucides rejetés par les racines, du fait de la croissance rapide de la partie aérienne.

B I B L I O G R A P H I E

ABDEL-KADER, A.S., MORRIS, L.L. et MAXIES, E.C., 1966. - Effects of growth-regulating substances on the ripening and shelf-life of tomatoes. HortScience, 1, 90-91.

ABDEL-RAHMAN, M., 1977. - Patterns of hormones, respiration and ripening enzymes during development, maturation and ripening of cherry tomato fruits. Physiol. Plant., 39, 115-118.

ABDEL-RAHMAN, M., THOMAS, T.M., DOSS, G.J. et HOWELL, L., 1975. - Changes in endogenous plant hormones in cherry tomato fruit during development and maturation. Physiol. Plant., 34, 39-43.

ABDUL, K.S. et HARRIS, G.P., 1978. - Control of flower number in the first inflorescence of tomato (Lycopersicon esculentum Mill.) : the role of gibberellins. Ann. Bot., 42, 1361-1367.

ALPI, A., LORENZI, R., CIONINI, P.G., BENNICI, A. et D'AMATO, F.A., 1979. - Identification of gibberellin A_1 in the embryo suspensor of Phaseolus coccineus. Planta, 147, 225-228.

ALPI, A., TOGNONI, F. et D'AMATO, F., 1975. - Growth regulator levels in embryo and suspensor of Phaseolus coccineus at two stages of development. Planta, 127, 153-162.

ALTMAN, A. et MOZES, R., 1977. - Comparative basipetal transport of 6-benzylaminopurine -8-^{14}C, gibberellin A_3-^{3}H, IAA -2-^{14}C, and sucrose -^{14}C in the root of intact Citrus aurantium seedlings. Physiol. Plant., 39, 233-235.

ARTECA, R.N. et DONG, C.N., 1981. - Increased photosynthetic rates following gibberellic acid treatment to the roots of tomato plant. Photosynthesis Research, 2, 243-249.

ASAHIRA, T. et HOSOKI, T., 1977. - In vitro studies of controling tomato puffiness by growth regulators. Scientia Horticulturae, 7, 319-328.

ASAKAWA, Y., TAMARI, K., INOUE, K. et KAJI, J., 1974. - Translocation and intracellular distribution of tritiated gibberellin A_3. Agr. Biol. Chem., 38, 713-717.

ATKIN, R.K., BARTON, G.E. et ROBINSON, D.K., 1973. - Effect of root growing temperature on growth substances in xylem exudate of Zea mays. J. exp. Bot., 24, 475-487.

ATSMON, D., LANG, A. et LIGHT, E.N., 1968. - Contents and recovery of gibberellins in monoecious and gynoecious cucumber plants. Plant. Physiol., 43, 806-810.

ATZORN, R. et WEILER, E.W., 1983. - The role of endogenous gibberellins in the formation of α-amylase by aleurone layers of germinating barley caryopses. Planta, 159, 289-299.

AUNG, L.H., 1976. - Influences of certain plant factors on the growth and fruiting of the lower axillary shoot of Lycopersicon esculentum Mill. Ann. Bot., 40, 723-729.

AUNG, L.H. et AUSTIN, M.E., 1970. - Gibberellin A_3 modification of vegetative growth flowering of dwarf tomatoes. J. Hort. Sci., 45, 393-400.

AZCON, R. et BAREA, J.M., 1975. - Synthesis of auxins, gibberellins and cytokinins by Azotobacter vinelandii and Azotobacter beijerinckii related to effects produced on tomato plants. Plant and Soil, 43, 609-619.

BABBITT, J.K., POWERS, M.J. et PATTERSON, M.E., 1973. - Effects of growth-regulators on cellulase, polygalacturonase, respiration, color, and texture of ripening tomatoes. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 98, 77-81.

BAILISS, K.W., 1968. - Gibberellins and the early disease syndrome of aspermy virus in tomato (Lycopersicon esculentum Mill.). Ann. Bot., 32, 543-551.

BALDEV, B., LANG, A. et AGATEP, A.O., 1965. - Gibberellin production in pea seeds developing in excised pod : effect of growth retardant AMO 1618. Science, 147, 155-157.

BARENDSE, G.W.M., 1975. - Biosynthesis, metabolism, transport and distribution of gibberellins. In : Gibberellins and plant growth. KRISHNAMOORTHY H.N., ed. J. WILEY and sons, New York, 35-64.

BARENDSE, G.W. et De KLERKG, J., 1975. - The metabolism of applied gibberellic acid in Pharbitis nil Choisy : tentative identification of its sole metabolite as gibberellic acid glucoside and some of its properties. Planta, 126, 25-35.

BARENDSE, G.W.M., DIJKSTRA, A. et MOORE, T.C., 1983. - The biosynthesis of the gibberellin precursor ent-kaurene in cell-free extracts and the endogenous gibberellins of Japanese Morning Glory in relation to seed development. J. Plant Growth Regul., 2, 165-175.

BARENDSE, G.W.M. et GILISSEN, H.A.M., 1977. - The diffusion of gibberellins into agar and water during early germination of Pharbitis nil Choisy. Planta, 137, 169-175.

BARENDSE, G.W., KENDE, H. et LANG, A., 1968. - Fate of radioactive gibberellin A_1 in maturing and germinating seeds of peas and japanese morning glory. Plant Physiol., 43, 815-822.

BARENDSE, G.W., PEREIRA, A.S.R., BERKERS, P.A., DRIESSEN, F.M., VAN EYDEN - EMONS, A. et LINSKENS, H.F., 1970. - Growth hormones in pollen, styles and ovaries of Petunia hybrida and of Lilium species. Acta bot. Neerl., 19, 175-186.

BARLOW, H.W. et HANCOCK, C.R., 1962. - The influence of the leaf upon the development of its axillary meristem. Ann. Rep., 1961, E. Malling Res. Sta., 71-76.

BEARDER, J.R., 1980. - Plant hormones and other growth substances : their background, structures and occurence. In : Hormonal regulation of development, I. Encyclopedia of plant physiology, New series, 9, J. Mac MILLAN ed., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 9-112.

BIANCO, J. et BULARD, C., 1980. - Changes in free and bound gibberellin levels in embryos of Pyrus malus cv. Golden delicious during a chilling treatmnet applied to seeds. Z. Pflanzenphysiol., 99, 411-416.

BIANCO, J., LASSECHERE, S. et BULARD, C., 1984. - Gibberellins in dormant embryos of Pyrus malus L. cv Golden delicious. J. Plant Physiol., 116, 185-188.

BONNEMAIN, J.L., 1968. - Transport du ^{14}C assimilé chez les Solanacées. Rev. Gén. Bot., 75, 579-610.

BONNEMAIN, J.L., 1970. - Transport de l'AIA marqué et de ses dérivés à partir des jeunes fruits. C.R. Acad. Sc., Paris, 270, 1326-1329.

BONNEMAIN, J.L., 1975. - Transport et distribution des produits de la photosynthèse. Dans : Photosynthèse et production végétale, C. COSTES, ed., Gauthier - Villars, Paris, 147-170.

BORA, P.C. et SELMAN, I.W., 1969. - Growth and nitrogen accumulation in young tomato plants treated with gibberellic acid. J. exp. Bot., 20, 288-301.

BOWEN, D.H., CROZIER, A., Mc MILLAN, J. et REID, 1973. - Characterisation of gibberellins from light-grown Phaseolus coccineus seedlings by combined C G - M S. Phytochemistry, 12, 2935-2941.

BOWEN, M.R. et WAREING, P.F., 1969. - The interchange of ^{14}C-kinetin and ^{14}C gibberellic acid between the bark and xylem of willow. Planta, 89, 108-125.

BRASSART, C., DUBOIS, J. et BOURIQUET, R., 1982. - Effets de l'acide gibbérellique sur la croissance des cellules de Silene. Bull. Soc. bot. Fr., 129, 259-269.

BRIANT, R.E., 1974. - An analysis of the effects of gibberellic acid on tomato leaf growth. J. exp. Bot., 25, 764-767.

BRIGGS, D.E., 1973. - Hormones and carbohydrate metabolism in germinating cereal grains. In : Biosynthesis and its control in plants. B.V. Milborrow (ed.), Academic Press, New York, 219-277.

BRISTOW, J.M. et SIMMONDS, J.A., 1968. - The effect of CCC on the growth and levels of endogenous gibberellins in Helianthus crown gall tissue. In : Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances. WIGHTMAN, F. et SETTERFIELD, ed., Runge Press, Ottawa, 911-919.

BROWNING, G. et SAUNDERS, P.F., 1977. - Membrane localised gibberellin A_9 and A_4 in wheat chloroplasts. Nature, 265, 375-377.

BRUINSMA, J., 1963. - The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. Photochem., Photobiol., 2, 241-249.

BUGBEE, B. et WHITE, J.W., 1984. - Tomato growth as affected by the root-zone temperature and the addition of gibberellic acid and kinetin to nutrient solutions. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 109, 121-125.

BUTCHER, D.N., 1963. - The presence of gibberellins in excised tomato roots. J. exp. Bot., 14, 272-280.

BUTCHER, D.N. et STREET, H.E., 1960. - The effects of gibberellins on the growth of excised tomato roots. J. exp. Bot., 11, 206-216.

CARON, J.N., 1985. - Croissance et développement du Radis (Raphanus sativus L.) : rôle des gibbérellines et leur transport. Thèse Docteur-Ingénieur, Lille, 118 pages.

CARR, D.J., REID, D.M. et SKENE, K.G.M., 1964. - The supply of gibberellins from the root to the shoot. Planta, 63, 382-392.

CATALANO, M. et HILL, T.A., 1969. - Interaction between gibberellin and kinetin in overcoming apical dominance, natural and induced by IAA, in tomato (Lycopersicon esculentum Mill. Cultivar Potentate. Nature, 222, 985-986.

CECCARELLI, N. et LORENZI, R., 1983. - Gibberellin biosynthesis in endosperm and cotyledons of Sechium edule seeds. Phytochemistry, 22, 2203-2205.

CECCARELLI, N., LORENZI, R. et ALPI, A., 1981 . - Gibberellin biosynthesis in Phaseolus coccineus Suspensor. Zeit. Pflanzen. 102, 37-44.

CHAILAKHYAN, M.K. et KHLOPENKOVA, L.P., 1972. - The transport of gibberellins and substances influencing the formation of flowers in the intact plants. Fiziol. Rastes. (SSSR), 19, 1002-1010.

CHIN, T.Y. et LOCKHART, J.A., 1965. - Translocation of applied gibberellin in bean seedlings. Amer. J. Bot., 52, 828-833.

CIONINI, P., BENNICI, A., ALPI, A. et D'AMATO, F., 1976. - Suspensor, gibberellin and in vitro development of Phaseolus coccineus embryos. Planta, 131, 115-117.

CLAIRE, A., 1976. - Evolution de l'activité gibbérellique des tiges volubiles de l'Ipomea purpurea en fonction du mouvement révolutif. C.R. Acad. Sci., 282, 1277-1280.

CLOR, M.A., 1967. - Translocation of tritium-labelled gibberellic acid in pea stem segments and potato tuber cylinders. Nature, 214, 1263-1264.

COOLBAUGH, R.C. et MOORE, T.C., 1971 a. - Localization of enzymes catalysing kaurene biosynthesis in immature pea seeds. Phytochemistry, 10, 2395-2400.

COOLBAUGH, R.C. et MOORE, T.C., 1971 b. - Metabolism of kaurene in cell-free extract of immature pea seeds. Phytochemistry, 10, 2401-2412.

COOMBE, B., COHEN, D. et PALEG, L., 1967. - The barley endosperm bioassay for gibberellins. I. Parameters of the response system. Plant Physiol., 42, 105-112.

COUILLEROT, J.P., 1976. - Transport du ^{14}C après application du AG_3-^{14}C sur les racines de tomates (Lycopersicon esculentum Mill., cultivar Marmande). Actes du 101ème Congrès National des Sociétés Savantes, Lille, Sciences, fasci I, 215-222.

COUILLEROT, J.P, 1981. - Transport et devenir des molécules marquées après l'application du AG_1-^{3}H sur divers organes de Lycopersicon esculentum Mill. : le rôle des fruits. C.R. Acad. Sc. Paris, 292, 251-254.

COUILLEROT, J.P. et BONNEMAIN, J.L., 1975. - Transport et devenir des molécules marquées après l'application d'acide gibbérellique-^{14}C sur les jeunes feuilles de tomate. C.R. Acad. Sc. Paris, 280, 1453-1456.

COUILLEROT, J.P. et BONNEMAIN, J.L., 1978a. - Transport et devenir des gibbérellines chez Lycopersicon esculentum Mill. : le rôle du feuillage. C.R. Acad. Sc. Paris, 286, 269-271.

COUILLEROT, J.P. et BONNEMAIN, J.L., 1978 b. - Transport and fate of gibberellins in Lycopersicon esculentum. Inaugural Meeting at Edinburgh, Federation of European Societies of Plant Physiology , 144-145.

COUILLEROT, J.P. et YI, Y.B., 1985. - Exsudation racinaire de gibbérellines lors de la culture hydroponique de Lycopersicon esculentum Mill. C. R. Acad. Sc., Paris, 301, 99-102.

COUILLEROT, J.P. et YI, Y.B., 1986. - Distribution de la gibbérelline A_1 tritiée lors de la floraison de Lycopersicon esculentum. Physiol. Vég., 24, 37-43.

COULOMBE, L.J. et PAQUIN, R. 1959. - Effets de l'acide gibbérellique sur le métabolisme des plantes. Can. J. Bot., 37, 897-901.

CRABBE, J., 1970. - Influences foliaires sur la croissance de la pousse annuelle du pommier. III. Effets de la suppression de jeunes feuilles sur la levée d'inhibition et le développement des bourgeons axillaires. Bull. Rech. agron. Gembloux. N.S.V, 1-2, 133-151.

CROZIER, A., 1981. - Aspects of the metabolism and physiology of gibberellins. In : Advances in botanical research, IX, H.W. WOOLHOUSE ed., Academic Press, London, 33-149.

CROZIER, A. et REID, D.M., 1970. - Gibberellin metabolism in the roots of Phaseolus coccineus seedlings. In : Plant Growth Substances (CARR D.J. éd .) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 414-419.

CROZIER, A. et REID, D.M., 1971. - Do roots synthesize gibberellins ? Can. J. Bot., 49, 967-975.

CROZIER, A. et TURNBULL, C., 1984. - Gibberellins : biochemistry and action in extension growth. What's New Plant Physiol., 15, 9-12.

DALE, J.E., 1969. - Gibberellins and early growth in seedling of Phaseolus vulgaris. Planta, 89, 155-164.

DALE, J.E. et FELIPPE, G.M., 1968. - The gibberellin content and early seedling growth of plants of Phaseolus vulgaris treated with the growth retardant C.C.C.. Planta, 80, 288-298.

DANGAR, T.K. et BASU, P.S., 1984. - Studies on root nodules of leguminous trees : I Seasonal variation of plant hormones and IAA metabolism with reference to nitrogen fixation in Pterocarpus mursupium Roxb., Biochem. Physiol. Pflanzen, 179, 359-368.

DATHE, W. et SEMBDNER, G., 1978. - Distribution of gibberellins and abscisic acid in different fruit parts of rye (Secale cereale L.). LXVII, Gibberellins. Biochem. Physiol. Pflanzen, 173, 440-447.

DATHE, W. et SEMBDNER, G., 1980. - Endogenous plant hormones of the broad bean, Vicia faba L. II. Gibberellins and plant growth inhibitors in floral organs during their development. Biochem. Physiol. Pflanzen., 175, 599-610.

DATHE, W., SEMBDNER, G., KEFELI, V.I. et VLASOV, P.V., 1978. - Gibberellins, abscisic acid, and related inhibitors in branches and bleeding sap of birch (Betula pubescens Ehrh.). Biochem. Physiol. Pflanzen, 173, 238-248.

DATHE, W., SEMBDNER, G. YAMAGUCHI, I. et TAKAHASHI, N., 1982.- Gibberellins and growth inhibitors in spring bleeding sap, roots and branches of Juglans regia L. Plant and Cell Physiol., 23, 115-123.

DAVENPORT, T.L., JORDAN, W.R. et MORGAN, P.W., 1979. - Movement of kinetin and gibberellic acid in leaf petioles during water stress induced abscission in Cotton. Plant Physiol., 63, 152-155.

DAVIES, P.J., EMSHWILLER, E., GIANFAGNA, T.J., PROEBSTING, W.M., NOMA, M. et PHARIS, R.P., 1982. - The endogenous gibberellins of vegetative and reproductive tissue of G_2 peas. Planta, 154, 266-272.

DAVIES, J.K., JENSEN, E., JUNTTILLA, O., RIVIER, L. et CROZIER, A., 1985. - Identification of exogenous gibberellins from Salix pentandra. Plant Physiol., 78, 473-476.

DAVIES, L.J. et RAPPAPORT, L., 1975. - Metabolism of tritiated gibberellins in d-5 dwarf maize. I. In excised tissues and intact dwarf and normal plants. Plant Physiol., 55, 620-625.

DEKKER, R.F.H. et RICHARDS, G.N., 1971. - Determination of starch in plant materiel. J. Sci. Fd Agric., 22, 441-444.

DENNIS, F.G.Jr, 1976. - Gibberellin-like substances in apple seeds and fruit flesh. J. amer. soc. Hort. Sci., 101, 629-633.

DICKENS, C.W.S. et VAN STADEN, J., 1980. - The opening of bean hypocotyl hook. Effect and distribution of applied gibberellic acid and auxin. Z. Pflanzenphysiol., 99, 63-68.

DILLEY, D.R., 1969. - Hormonal control of fruit ripening. HortScience, 4, 11-14.

DIXON, A.F.G., 1975. - Aphids and translocation. In : Transport in plants I, Phloem transport ; Encyclopedia of Plant Physiology, New series, I ; ZIMMERMANN, M.H. et MILBURN, J.A., ed., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 153-170.

DOMIR, S.C. et CREEK, R.O., 1976. - Investigation of gibberellin-like substances in light and dark-grown seedlings of Lycopersicon esculentum Mill. Sci. Biol. J., 2, 235-243.

DONG, C.N. et ARTECA, R.N., 1982. - Changes in photosynthetic rates and growth following root treatments of tomato plants with phytohormones. Photosynthesis Research, 3, 45-52.

DOSTAL, R., 1961. - Gibberellinsäure und Knospenbildung by Syringa vulgaris. Naturwissenschaften, 48, 139-140.

DOSTAL, H.C. et LEOPOLD, A.C., 1967. - Gibberellin delays ripening of tomatoes. Science, 158, 1579-1580.

DULLAART, J. et DUBA, L.I., 1970. - Presence of gibberellin-like substances and their possible role in auxin bio-production in root-nodules and roots of Lupinus luteus L. Acta Bot. Neerl., 19, 877-883.

DUNBERG, A., 1974. - Occurence of gibberellin-like substances in Norway spruce (Picea abies L. ,Karst) and their possible relation to growth and flowering. Stud. For. Suec., 111, 1-62.

DYMOCK, I.J. et REID, D.M., 1977. - Analysis of uptake, transport and distribution of GA_9 by roots of sunflower seedlings. Plant Physiol., Suppl.59,73.

ECKERT, H., PODLESAK, W. et SCHILLING, G.,1978. - Wirkung wachstumsretardieren der Verbindungen auf Gibberellin-Gehalte und - Transport sowie auf das Sprosswachstum von Triticum und Secale. Biochem. Physiol. Pflanzen, 172, 553-565.

EEUWENS, G.J. et SCHWABE, W.W., 1975. - Seed and pod wall development in Pisum sativum L. in relation to extracted and applied hormones. J. exp. Bot., 26, 1-14.

EINERT, A.E., STABY, G.L. et DE HERTOGH, A.A., 1972. - Gibberellin-like activity from organs of Tulipa gesneriana. Can. J. Bot. 50, 909-914.

EL-ENTABLY H.M. et LARSEN, P., 1974. - Distribution of gibberellins and abscissic acid in geotropically stimulated Vicia faba roots. Physiol. Plant., 32, 322-329.

ERKAN, Z. et BANGERTH, F., 1980. - Untersuchungen über den Einfluß von Phytohormonen und Wachstumregulatoren auf den Wasserverbrauch, das Stomataverhalten und die Photosynthese von Paprika- und Tomatenpflanzen. Angew. Botanik, 54, 207-220.

EVANS, A. et SMITH, H., 1976. - Localisation of phytochrome in etioplasts and its regulation in vitro of gibberellin levels. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S., 73, 138-142.

FLAGG, R.O. et STONE, H.J., 1983. - Plant growth regulators. Carolina biological supply company, Burlington, NC/GLADSTONE, OR, 1-19.

FRANKLAND, B. et WAREING, P.F., 1960. - Effect of gibberellic acid on hypocotyl growth of lettuce seedlings. Nature, 185, 255-256.

FRYDMAN, V.M. et WAREING, P.F., 1973. - Phase change in Hedera helix L. II. The possible role of roots as a source of shoot gibberellin-like substances. J. exp. Bot., 24, 1139-1148.

GASKIN, P., GILMOUR, S.J., LENTON, J.R., Mac MILLAN, J. et SPONSEL, V.M., 1984. - Endogenous gibberellins and kauranoids identified from developing and germinating barley grain. J. Plant Growth Regul., 2, 229-242.

GIL, G.F., MARTIN, G.C. et GRIGGS, W.H., 1973. - Fruit-set and development in the pear : diffusible growth substances from seeded and seedless fruit. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 98, 51-54.

GINZBURG, C. et KENDE, H., 1968. - Studies on the intracellular localisation of radioactive gibberellin. Biochemistry of Physiology of Plant growth substances. WIGHTMAN F. et SETTERFIELD G., ed., Runge Press. OTTAWA, 333-340.

GOOD, J.E.G., 1974. - Naturally occuring growth regulators in leaf washings of Picea sitechensis (Boug.) Carr and Betula pendula Roth.. Planta , 116, 45-54

GOODWIN, P.B., 1968. - Inhibitor of receptacle growth in nonpollinated stawberry fruit. Nature, 218, 389-390.

GOODWIN, P.B., 1978, - Phytohormones and fruit growth. In : Phytohormones and related compounds., Vol. II., LETHAM , D.S., GOODWIN, P.B. et HIGGINS, T.J.V., ed., Elsevier/North Holland Biomedical Press, Amsterdam, Oxford, New York, 175-214.

GOTO, N. et ESASHI, Y., 1973. - Diffusible and extractable gibberellins in bean cotyledons in relation to dwarfism. Physiol. Plant., 28, 480-489.

GOTO, N. et ESASHI, Y., 1975. - Gibberellins in the embryonic axes of tall and dwarf beans and their changes with initial growth. Plant and Cell Physiol., 16, 759-766.

GRAEBE, J.E., 1984. - Die Gibberellin biosynthese in Zellfreien Systemen aus unreifen Kürbis- und Erbsensamen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 97, 67-74.

GRAEBE, J.E., BOWEN, D.H. et Mac MILLAN, J., 1972. - The conversion of mevalonic acid into gibberellin A_{12}- aldehyde in a cell-free system from Cucurbita pepo. Planta, 102, 261-271.

GRAEBE, J.E., HEDDEN, P., GASKIN, P. et Mac MILLAN, J., 1974 a. - The biosynthesis of a C_{19}-gibberellin from mevalonic acid in a cell-free system from higher plant. Planta, 120, 307-309.

GRAEBE, J.E., HEDDEN, P., GASKIN, P. et Mac MILLAN, J., 1974 b. - Biosynthesis of gibberellins A_{12}, A_{15}, A_{24}, A_{36} et A_{37} by a cell-free system from Curburbita maxima. Phytochemistry, 13, 1433-1440.

GRAEBE, J.E. et ROPERS, H.J., 1978. - Gibberellins. In : Phytohormones and Related compounds., Vol. I., LETHAM, D.S., GOODWIN P.B. et HIGGINS, ed., Elsevier/North Holland Biomedical Press, Amsterdam, Oxford, New York, 101-107.

GRAUSLUND, J., 1972. - Gibberellins in diffusates from shoots of apple trees. Physiol. Plant., 27, 65-70.

GREENBLATT, G.A. et JACOBS, W.P., 1966. - Polar transport of gibberellic acid (GA_3) through isolated internode section of Coleus. Plant Physiol., 41, Suppl., 33.

GREYSON, R.I. et RAMAN, K., 1975. - Differential sensitivity of "double" and "single" flowers of Nigella damascena (Ranunculaceae) to emasculation and to GA_3. Am. J. Bot., 62, 531-536.

HALE, M.G. et MOORE, L.D., 1979. - Factors affecting root exudation, II, 1970-1978. In : Advances in agronomy, Academic Press, New York, 31, 93-124.

HALE, M.G, MOORE, L.D. et GRIFFIN, G.J., 1981. - Factors affecting root exudation and significance for the rhizosphere ecosystem. In : Biological and chemical interaction in the rhizosphere, Proceedings of a symposium, Stockolm, 43-71.

HALL, S.M. et BAKER, D.A., 1972. - The chemical composition of Ricinus phloem exudate. Planta, 106, 131-140.

HAMAMURA, K., 1981. - Different effects of plant growth regulators applied in the morning and in the evening. Japan. Jour. Crop Sci., 50, 8-12.

HARTUNG, W. et PHILLIPS, I.D.J., 1974. - Basipetally polarised transport of $|^{3}H|$ gibberellin A_1 and $|^{14}C|$ gibberellin A_3, and acropetal polarity of $|^{14}C|$ indole-3-acetic acid transport, in stelar tissues of Phaseolus coccineus roots. Planta, 118, 311-322.

HAYWARD, H.E., 1938. - The structure of economic plants. Mc MILLAN Co, New York, 550 pages.

HEDDEN, P., PHYNNEY, B.O., HEUPEL, R., FUJII, D., COHEN, H. et al., 1982. - Hormones of young tassels of Zea mays. Phytochemistry 21, 391-393.

HENSON, I.E. et WHEELER, C.T., 1977. - Hormones in plants bearing nitrogen-fixing root nodules : gibberellin-like substances in Alnus glutinosa (L.) Gaertn.. New Phytol., 78, 373-381.

HERTEL, R., EVANS, M.L., LEOPOLD, A.C. et SELL, H.M., 1969. - The specificity of the auxin transport-system. Planta, 85, 238-249.

HEUPEL, R., PHINNEY, B.O., SPRAY, C.R., GASKIN, P., Mac MILLAN, J. et al., 1985. - Native gibberellins and the metabolism of ^{14}C gibberellin A_{53} and of $|17\text{-}^{13}C,\ 17\text{-}^{3}H_2|$ gibberellin A_{20} in tassels of Zea mays. Phytochemistry, 24, 47-53.

HILL, T.A. et SELMAN, I.W., 1966. - Studies on two gibberellin-like substances in young shoot of Tomato (Lycopersicon esculentum Mill.). J. exp. Bot., 17, 535-545.

HO, L.C., 1979. - Regulation of assimilate translocation between leaves and fruits in the Tomato. Ann. Bot., 43, 437-448.

HO, L.C., 1984. - Partitioning of assimilates in fruiting Tomato plants. Plant Growth Reg., 2, 277-285.

HO, L.C., SHAW, A.F., HAMMOND, J.B.W. et BURTON, K.S., 1983. - Source sink relationships and carbon metabolism in Tomato leaves. 1. ^{14}C assimilate compartmentation. Ann. Bot., 52, 365-372.

HOAD, G.V., 1973. - Hormones in the phloem of higher plants. In : Transactions of the 3rd Symposium on Accumulation and Translocation of Nutrients and Regulators in Plant Organisms, Warszawa, 3, 17-30.

HOAD, G.V. 1978. - The role of seed derived hormones in the control of flowering in apple. Acta Horticulturae, 80, 93-103.

HOAD, G.V. et BOWEN, M.R., 1968. - Evidence for gibberellin-like substances in phloem exudate of higher plants. Planta, 82, 22-32.

HOAD, G.V., LOVEY, B.R. et SKENE, K.G.M., 1977. - The effect of fruit-removal on cytokinins and gibberellin- like substances in grape leaves. Planta, 136, 25-30.

HOAGLAND, D.R. et SNYDER, W.C., 1933. - Nutrition of strawberry plant under controlled conditions. Proc. Am. Soc. Hortic. Sci., 30, 288-296.

HOBSON, G.E. et DAVIES, J.N., 1971. - The Tomato. In : The biochemistry of fruits and their products, 2 ; HULME, A.C., ed., Academic Press London, New York, 437-481.

HOLM, G., 1954. - Chlorophyll mutations in Barley. Acta Agric. Scand., 4, 457-471.

HOUNGBOSSA, S.M.F., 1976. - Importation et exportation du ^{14}C assimilé par les jeunes feuilles de Tomate (Lycopersicon esculentum Mill cultivar Marmande). Thèse 3e cycle, Lille, 55 pages.

HUMPHREY, D.M. et BALLANTYNE, D.J., 1974. - Diurnal and annual fluctuations of gibberellins in the leaves of Coffea arabica L. Turrialba, 24, 360-366.

HURD, R.G., GAY, A.P. et MOUNTIFIELD, A.C., 1979. - The effect of partial flower removal on the relation between root, shoot and fruit growth in the indeterminate tomato. Ann. Appl. Biol., 93, 77-89

INGRAM, T.J., 1980. - Gibberellins and reproductive development in peas. PhD thesis. Univ. East Anglia, 132 pages.

ISAIA, A. et BULARD, C., 1978. - Relative levels of some bound and free gibberellins in dormant and after-ripening embryos of Pyrus malus cv. Golden delicious. Z. Pflanzenphysiol., 90, 409-414.

ITO, H. MOTOMURA, Y., KONNO, Y. et HATAYAMA, T., 1969. - Exogenous gibberellin as responsible for the seedless berry development of grapes. I. Physiological studies on the development of seedless Delaware grapes. Tohoku J. agr. Res., 20, 1-18.

IVANOFF, S.S. 1963. - Guttation injuries of plants. Bot. Rev., 29, 203-229.

JACKSON, M.B. et CAMPBELL, D.J., 1979. - Effects of benzyladenine and gibberellic acid on the responses of tomato plants to an anaerobic root environment and to ethylene. New Phytol., 82, 331-340.

JACOBS, W.P., 1970. - The movement of plant hormones. Auxins, gibberellins, and cytokinins. In : Plant growth substances (D.J. CARR, ed.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 701-709.

JACOBS, W.P., 1978. - Regulation of development by the differential polarity or various hormones as well as by effects of one hormone on the polarity of another. In : Regulation of developmental processes in plants, H.R. SCHUTTE et D. GROSS, ed., VEB. G. FISCHER, Verlag Jena, 361-380.

JACOBS, W.P. et KALDEWEY, H., 1970. - Polar movement of gibberellic acid through young Coleus petioles. Plant Physiol., 45, 539-541.

JACOBS, W.P. et PRUETT, P., 1970. - Polar movement of gibberellic acid-3. Plant Physiol., 46, Suppl., 19.

JACOBS, W.P. et PRUETT, P., 1972. - The polar movement of gibberellin through Coleus petioles, 45-55. In: H. KALDEWEY et Y. VARDAR (ed.). Hormonal regulation in plant growth and development. Verlag Chemic., Weinheim, W. Germany.

JACOBS, W.P. et PRUETT, P., 1973. - The tissue course of polar movement of gibberellin through Zea roots. Amer. J. Bot., 60, 896-900.

JEFFCOAT, B. et COCKSHULL, K.E., 1972. - Changes in the levels of endogenous growth regulators during development of the flowers of Chrysanthemum morifolium. J. exp. Bot., 23, 722-732.

JEFFCOAT, B., SCOTT, M.A. et HARRIS, G.P., 1969. - Studies on the Glasshouse Carnation : The Detection of Gibberellin-like substances in the flower and an Effect of Gibberellic Acid on Petal Growth. Ann. Bot., 33, 515-521.

JONES, O.P. et LACEY, H.J., 1968. - Gibberellin-like substances in the transpiration stream of apple and pear trees. J. exp. Bot., 19, 526-531.

JONES, R.L. et LANG, A., 1968. - Extractable and diffusible gibberellins from light- and dark-grown pea seedlings. Plant Physiol., 43., 629-634.

JONES, R.L. et PHILLIPS, I.D.J., 1964. - Agar-diffusion technique for estimating gibberellin production by plant organs. Nature, 204, 497-499.

JONES R.L. et PHILLIPS, I.D.J., 1966. - Organs of gibberellin synthesis in light-grown sunflower plants. Plant Physiol., 41, 1381-1386.

JONES, R.L. et PHILLIPS, I.D.J., 1967, - Effects of CCC on the gibberellin content of excised sunflower organs. Planta, 72, 53-59.

JUREKOVA, Z., 1973. - Influence of mineral nutrients on endogenous gibberellins accumulation in plants. Transaction of the 3rd symposium on accumulation and translocation of nutrients and regulators in plant organisms. Warszawa, 405-411.

JUSTE, C., 1975. - Substances physiologiquement actives exsorbées par les semences et les racines de certains végétaux. Soc. Bot. Fr., Coll. Rhizosphère , 31-39.

KAMIENSKA, A. et REID, D.M., 1978. - The effect of stem girdling on levels of GA-like substances in sunflower plants. Bot. Gaz. 139, 18-26.

KAMIYA, Y. et GRAEBE, J.E., 1983. - The biosynthesis of all major pea gibberellins in a cell -free system from Pisum sativum. Phytochemistry, 22, 681-689.

KAMIYA, Y., TAKAHASHI, M., TAKAHASHI, N. et GRAEBE, J.E., 1984. - Conversion of gibberellin A_{20} to gibberellins A_1 and A_5 in a cell-free system from Phaseolus vulgaris. Planta, 162, 154-158.

KATO, J., 1958. - Nonpolar transport of gibberellins through pea stem and a method for its determination. Science, 28, 1008-1009.

KATSUMI, M., FOARD, D.E. et PHINNEY, B.O., 1983. - Evidence for the translocation of gibberellin A_3 and gibberellin-like substances in grafts between normal, $dwarf_1$ and $dwarf_5$ seedlings of Zea mays L.. Plant and Cell Physiol., 24, 379-388.

KAUFMAN, P., GHOSHEN, N., NAKOSTEEN, L., PHARIS, R.P., DURLEY, R. et al., 1976. - Analysis of native gibberellins in the internodes, nodes, leaves and inflorescence of developping Avena plants. Plant. Physiol., 58, 131-134.

KAZEMI, S. et KEFFORD, N.P., 1974. - Apical correlative effects in leaf epinasty of Tomato. Plant Physiol., 54, 512-519.

KEITH, B., KNUTH, M., CLARK, C., MATLIN, S.A. et RAPPAPORT, R., 1982. Regulation of uptake and compartimentation of gibberllin A_1 in cowpea (Vigna sinensis) leaf vacuole. In : Plant growth substances, P.F. WAREING ed., The proceedings of the 11 th international Conference of Plant Growth Substances, Aberystwyth, UK, Academic Press INC, London, 439-441.

KHAN, A.A., 1982. - Gibberellins and seed development. In : The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination. A.A. KHAN ed., New York, Elvevier, Biomed. Press, 111-135.

KINET, J.M., HURDEBISE, D., PARMENTIER, A. et STAINIER, R., 1978. - Promotion of inflorescence development by growth substances treatments to Tomato Plants grown in insufficient light conditions. J. Amer.Soc. Hort. Sci., 103 , 724-729.

KONING, R.E., 1984. - The role of plant hormones in the growth of the corolla of Gaillardia grandiflora (Asteracee) ray flowers. Amer.J. Bot., 71, 1-8.

KOSHIOKA, M., HARADA , J., TAKENO, K., NOMA, M., SASSA, T. et al., 1983. - Reversed-phase C_{18} high performance liquid chromatography of acidic and conjugated gibberellins. J. Chromatogr., 256, 101-115.

KOZEL, P.C. et TUKEY, H.B. Jr., 1968. - Loss of gibberellin by leaching from stems and foliage of Chrysanthemum morifolium "Princess Anne". Amer. J. Bot., 55, 1184-1189.

KRIESEL, K. et MICHNIEWCZ, M., 1974. - The mutual influence of roots and shoots on gibberellin production. Bull. Acad. Polon. Sci., Serv. Biol., 22, 507-512.

KUHNLE, J.A., MOORE, P.H., HADDON, W.F. et FITCH, M.M., 1983. - Identification of gibberellins from sugar cane plants. J. Plant Growth Regul., 2, 59-71.

KURAISHI, S. et HASHIMOTO, T., 1957. - Promotion of leaf growth and acceleration of stem elongation by gibberellin. Bot. Mag. (Tokyo), 70, 86-92.

KURAISHI, S. et MUIR, R.M., 1964. - The mecanism of gibberellin action in the dwarf pea. Plant and Cell Physiol., 5, 259-271.

LABORIE, M.E., 1963. - Contribution à l'étude des actions de la gibbérelline et du chlorure de chlorocholine sur le métabolisme des pigments foliaires. Ann. Physiol. Végétale, 5, 89-113.

LACHAUD, S., 1984. - Modalités et contrôle hormonal de la réactivation cambiale et de la xylogenèse chez deux Dicotylédones arborescentes (Hêtre et Chêne). Thèse, Poitiers, 239 pages.

LEONARD, M. et KINET, J.M., 1982. - Endogenous cytokinin and gibberellin levels in relation to inflorescence development in Tomato. Ann. Bot., 50, 127-130.

LEONARD, M., KINET, J.M., BODSON, M. et BERNIER, G., 1983. - Enhanced inflorescence development in Tomato by growth substance treatments in relation to ^{14}C - assimilate distribution. Physiol. Plant., 57, 85-89.

LEOPOLDS, A.C. et NOODEN, L.D., 1984. - Hormonal regulatory system in plants. In ; The functions of hormones from the level of the cell to the whole plant. Hormonal regulation of development, II. Encyclopedia of plant physiology, New series, 10, SCOTT, T.K., ed., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 4-22.

LESPINAT, P.A. et BERLIER, Y., 1975. - Les facteurs externes agissant sur l'excrétion racinaire. Soc. Bot. Fr., Coll. Rhizosphère, 21-30.

LIEBISCH, H.W., SCHMIDT, E. et SCHUTTE, H.R., 1980. - Verteilung radioaktiv markierter freier und konjugierter Gibberelline in abgeschnittenen Gerstenblättern. Biochem. Physiol. Pflanzen. 175, 148-153.

LINDSTROM, R.A. et WITTWER, S.H., 1957. - Gibberellins and higher plants. IX. Flowering in geranium (Pelargonium hortorum). MICH. Agr. Expt. Sta. Bul., 40, 225-231.

LOCKHART, J.A., 1957. - Studies on the organ of production of the natural gibberellin factor in higher plants. Plant Physiol., 32, 204-206.

LOCKARD, R.G., GRUNWALD, C. et NIRAZ, S.M., 1970. - Gibberellin activity in tall and dwarf tomatoes. Plant Physiol., 45, suppl. 18.

LOISEAU, J.E., 1969. - La phyllotaxie. Monographie de botanique et de biologie végétale n°4, MASSON et Cie ed., 223 pages.

LORD, E.M. et MAYERS, A.M., 1982. - EFfects of gibberellic acid on floral development in vivo and in vitro of the cleistogamous species Lamium amplexicaule L.. Ann. Bot., 50, 301-307.

LUCKWILL, L.C. et WHYTE, P., 1968. - Hormones in the xylem sap of apple trees. Soc. Chem. Ind. Monogr., 31, 87-101.

Mac COMB, A.J., 1964. - The stability and movement of gibberellic acid in pea seedlings. Ann. Bot., 28, 669-687.

Mc GLASSON, W.B. et ADATO, I., 1976. - Changes in the concentrations of abscisic acid in fruits of normal and Nr, *rin* and *nor* mutant tomatoes during growth, maturation and senescence. Aust. J. Plant Physiol., 3, 809-817.

Mac RAE, J.C., 1971. - Quantitative measurement of starch in very small amounts of leaf tissue. Planta, 96, 101-108.

MAPELLI, S., 1981. - Changes in cytokinin in the fruits of parthenocarpic and normal tomatoes. Pl. Sci. Lett., 22, 227-233.

MAPELLI, S., FROVA, G., TORTI, G. et SORESSI, G.P., 1978. - Relationship between set, development and activities of growth regulators in tomato fruits. Plant and Cell Physiol., 19, 1281-1288.

MAPELLI, S., TORTI, G., BADINO, M. et SORESSI, G.P., 1979. - Effects of GA_3 on flowering and fruit-set in a mutant of tomato. Hortscience, 14, 736-737.

MARIE-ALSABEK, F., 1985. - Contribution à l'étude des propriétés biologiques des polysaccharides pectiques acides excrétés par les suspensions cellulaires. Thèse Docteur Ingénieur, Lille, 125 pages

MARRE, E. et MURNEEK, A.E., 1953. - Carbohydrate metabolism in the tomato fruits as affected by pollination, fertilization and application of growth regulators. Plant Physiol., 28, 255-266.

MATTHYSSE, A.G. et SCOTT, T.K., 1984. - The functions of hormones at the whole plant level of organization. In : The functions of hormones from the level of the cell to whole plant, II : Encyclopedia of plant physiology, New series, 10, T.K. SCOTT ed., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 219-243.

MELIN, D., 1975. - Substances de croissance, métabolisme glucidique et port des tiges chez Periploca graeca L.. Planta, 125, 91-103.

MENHENETT , R. et WAREING, P.F., 1975. - Possible involvement of growth substances in the response of tomato plants (Lycopersicon esculentum Mill.) to different soil temperature. J. Hort. Sci., 50, 381-397.

MEYER, A., LIEBISCH, H.W. et SEMBDNER, G., 1982. - Biologische Aktivität C-7 - abgewandelter GA_3 - Analoga ; Verteilung und Stoffwechsel von GA_3 und GA_3-7- aldehyd in Zwergerbsen. Biochem. Physiol. Pflanzen., 177, 75-85.

MICHNIEWICZ, M. et KRIESEL, K., 1972. - Dynamics of gibberellin-like substances in the development of buds, newly formed shoots and adventitious roots of willow cuttings (Salix viminalis L.). Acta Soc. Bot. Pol., 41, 301-310.

MIGINIAC, E., MALDINEY, R. et SCHWEBEL-DUGUE, N., 1981. - Existence of a fast component of IAA transport in Scrofularia arguta and in Lycopersicon esculentum Mill. Plant Science Letters, 20, 355-364.

MOORE, T.C., 1979. - Biochemistry and physiology of plant hormones. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

MOORE T.C. et COOLBAUGH, R.C., 1976. - Conversion of geranyl-geranyl pyrophosphate to ent-kaurene in extracts of sonicated chloroplasts. Phytochemistry, 15, 1241-1247.

MOORE, T.C. et ECKLUND, P.R., 1975. - Role of gibberellins in the development of fruits and seeds. In : Gibberellins and plant growth ; KRISHNAMOORTHY, H.N., ed., Wiley Eastern Limited, New Delhi, 145-182.

MOST, B.H. et SCOTT, T.K., 1971. - Transport of growth regulators in sugar cane. Plant Physiol., 47., Suppl. 41.

MOTOMURA, Y., 1981. - Exogenous gibberellin as responsible for the seedless berry development of grapes. VII Change in the activity of GA applied to the inflorescence. Tohoku J. Agr. Res. 32, 87-99.

MOUNLA, M.A.K., 1978. - Gibberellin-like substances in parts of the developing barley grain. Physiol. Plant, 44, 268-272.

MULLER, H. et SCHUPHAN, W., 1975. - Ein Beitrag zum Einsatz des Wachstumsregulators Chlorcholinchlorid (CCC) im Gemüsebau. 2.Mitt. Biochemische Untersuchungen zum Metabolismus des CCC bei-Kohlrabi (Brassica oleracea var. gongylodes) Blumenkohl (Brassica oleracea var. botrytis) und Tomaten (Lycopersicon esculentum). Qual. Plant. 29, 171-186.

MULLER, H. et SCHUPHAN, W., 1976 a. - Biochemische Untersuchungen zum Wirkungsmechanismus des Wachstumsregulators Chlorcholinchlorid (CCC) bei der Tomatenpflanze (Lycopersicon esculentum).1.Mitt. Die Wirkung von CCC auf den Mevalonsäure - Stoffwechsel unter besonderer Berücksichtigung der Gibberellin - und Sterin-Biosynthese. Qual. Plant., 25, 263-282.

MULLER, H. et SCHUPHAN, W., 1976 b. - Biochemische Untersuchungen zum Wirkungsmechanismus des Wachstumsregulators Chlorcholinchlorid (CCC) bei der Tomatenpflanze (Lycopersicon esculentum).3.Mitt. : Der Einfluss des CCC auf den Cholin - Stoffwechsel und den Gehalt an Chlorophyll und Protein. Qual. Plant., 25, 297-309.

MURAKAMI, Y., 1968. - Gibberellin-like substances in roots of Oryza sativa, Pharbitis nil and Ipomaea batatas and the site of their synthesis in the plant. Bot. Mag., 81, 334-343.

MURAKAMI, Y., 1973. - The role of gibberellins in the growth of floral organs of Pharbitis nil.Plant and Cell Physiol, 14, 91-102.

MURAKAMI, Y., 1975. - The role of gibberellins in the growth of floral organs of Mirabilis jalapa.Plant and CellPhysiol., 16, 337-345.

MURAKAMI, Y., 1983. - Endogenous gibberellins in the panicle of rice plants determined by the rice seedlings bioassay. JARQ., 17, 149-153.

MURAKAMI, Y., 1985 a. - Gibberellins in immature seeds of the Graminae - Chemotaxonomic considerations. JARQ, 18, 241-251.

MURAKAMI, Y., 1985 b. - Distribution of bound gibberellin in higher plants and its hydrolysis by enzyme from different sources. Bull. Nat. Inst. Agr. Sci., Serie D, 36, 69-123.

MURPHY, G.J.P. et BRIGGS, D.E., 1973. - Gibberellin estimation and biosynthesis in germinating Hordeum distichon. Phytochemistry, 12, 1299-1308.

MUSGRAVE, A., KAYS, S.E. et KENDE, M., 1969. - In vivo binding of radioactive gibberellins in dwarf pea shoots. Planta, 89, 165-177.

NASH, L.J. et CROZIER, A., 1975. - Translocation and metabolism of ^{3}H-gibberellins by light-grown Phaseolus coccineus seedling. Planta, 127, 221-231.

NAYLOR, A.W., 1984. - Fonctions of hormones at the organ level of organisation. In : The functions of hormones from the level of the cell to the whole plant. Hormonal regulation of development, II, Encyclopedia of plant physiology, New series, 10, SCOTT, T.K., ed., Springer-Verlag Berlin, Heidelberg,New York, Tokyo, 172-218.

NELSON, N., 1944. - A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. J. Biol. Chem., 153, 375-380.

NESKOVIC, M. et SJAUS, T., 1974. - The role of endogenous gibberellin-like substances and inhibitors in the growth of pea internodes. Biol. Plant., 16, 57-66.

NICKELL, L.G., 1982. - Plant growth regulators ; agricultural uses. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 149 pages.

NICOTRA, A. et CAPELLINI, P., 1973. - Translocation of "CCC" -^{14}C in pear tree. In : Transactions of the 3 rd Symposium on accumulation and translocation of nutrients and regulators in plant organisms, Warszawa, 343-346.

NITSCH, J.P., 1971. - Perennation through seeds and other structures fruit development. In : Physiology of development : Plants and their reproduction. Plant physiology ; a treatise, VI A. STEWARD, F.C., ed., Academic Press, New York, 413-501.

NITSCH, J.P., PRATT, C. et SHAULIS, N.J., 1960. - Natural growth substances in Concord and Concord seedless grapes in relation to berry development. Amer. J. Bot., 47, 556-576.

NOMA, M., HUBER, J., ERNST, D. et PHARIS, R.P., 1982. - Quantitation of gibberellins and the metabolism of |^{3}H| gibberellin A$_{1}$ during somatic embryogenesis in carrot and anise cell cultures. Planta, 155, 369-376.

ORZOLEK, M.D., 1983. - The effect of growth promoting substances and gels on the emergence and dry weight of tomato and pepper. J. of Seed Tech., 8, 41-46.

PEEL, A.J., 1975. - Investigations with aphid stylets into the physiology of the sieve tube. In : Transport in plants I, Phloem transport ; Encyclopedia of Plant Physiology, New series I, ; ZIMMERMANN, M.H. et MILBURN, J.A., ed., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 171-195.

PEGG, G.F., 1966. - Changes in level of naturally occuring gibberellin-like substances during germination of seed of Lycopersicon esculentum Mill.. J. exp. Bot., 17, 214-230.

PEREZ, A.T. et LACHMAN, W.H., 1971. - Gas-liquid chromatography of endogenous gibberellins in tomato, Lycopersicon esculentum, Phytochemistry, 10, 2799-2802.

PERNET, J.J. et PILET, P.E., 1978. - GA_1 transport in growing maiz root segment. Inaugural meeting F.E.S.P.P. (Edinburgh), Abstrac 203 A.

PERNET, J.J. et PILET, P.E., 1981. - ^3H-GA_1 transport in growing maize root. Z. Pflanzenphysiol., 101, 25-35.

PERRIN, A., 1972. - Contribution à l'étude de l'organisation et du fonctionnement des hydathodes : recherches anatomiques, ultrastructurales et physiologiques. Thèse, Lyon, 301 pages.

PHARIS, R.P. et KING, R.W., 1985. - Gibberellins and reproductive development in seed plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 36, 517-568.

PHARIS, R.P., LEGGE , R.L., NOMA, M., KAUFMAN, P.B., GHOSHEH, N.S. et al., 1981. - Changes in endogenous gibberellins and the metabolism of $|^3H|$-GA_4 after geostimulation in shoots of the oat plants (Avena sativa). Plant Physiol., 67, 892-897.

PHILLIPS, I.D.J., 1964. - Root-shoots hormone relations. I. Importance of an aerated root system in the regulation of growth hormone levels in the shoot of Helianthus annuus. Ann. Bot., 28, 17-35.

PHILLIPS, I.D.J., 1971. - Maintenance of gibberellin biosynthesis in excised sunflower apical buds by exogenous sucrose or mevalonate. Planta, 101, 277-282.

PHILLIPS, I.D.J., 1972 a. - Endogenous gibberellin transport and biosynthesis in relation to geotropic induction of excised sunflower shoot-tips. Planta, 105, 234-244.

PHILLIPS, I.D.J., 1972 b. - Diffusible gibberellins and phototropism in Helianthus annuus. Planta, 106, 363-367.

PHILLIPS, I.D.J. et HARTUNG, W., 1974. - Basipetal and acropetal transport of $|3,4-^3H|$ gibberellin A_1 in short and long segments of Phaseolus coccineus second internode. Planta, 116, 109-121.

PHILLIPS, I.D.J. et HARTUNG, W., 1976. - Longitudinal and lateral transport of $|3,4-^3H|$ gibberellin A_1 and 3-indolyl (acetic acid-2-^{14}C) in upright and geotropically responding green internode segments from Helianthus annuus. New Phytol., 76, 1-9.

PHILLIPS, I.D.J. et JONES, R.L., 1964. - Gibberellin-like activity in bleeding-sap of root systems of Helianthus annuus detected by a new dwarf pea epicotyl assay and other methods. Planta, 63, 269-278.

PICKEN, A.J.F., 1984. - A review of pollination and fruit set in tomato (Lycopersicon esculentum Mill.). J. Hort. Sci., 59, 1-13.

PLACK, A., 1957. - Sexual dimorphism in Labiatae. Nature, 180, 1218-1219.

PLACK, A., 1958. - Effect of gibberellic acid on corolla size. Nature, 182, 610.

PONTOVICH, V.E. et SEDOVA, L.V., 1976. - Gibberellin-like substances in placenta and seeds ofdeveloping fruit of opium poppy (Papaver Somniferum L.). Fiziol. Rast, 23, 747-752.

PROCHAZKA, S., 1981. - Translocation of growth regulators from roots in relation to the stem apical dominance in pea (Pisum sativum L.) seedlings. In : Structure and fonction of plant roots. R. BROUWER et al., eds.; M. NIJHOFF et W. JUNG, Publishers, The Hague, Boston, London , 407-409.

PROCHAZKA, S. et JACOBS, W.P., 1984. - Transport of benzyladenine and gibberellin A_1 from roots in relation to the dominance between the axillary buds of pea (Pisum sativum L.) cotyledons. Plant Physiol., 76, 224-227.

PUGH, G.J. and BUCKLEY, N.J., 1971. - Auxin production by phylloplane fungi. Nature, 231, 332.

QUAST, P., 1976. - Gibberellin bestimmung in Verbindung mit Kohlenhydratgehalten und Trockensubstanz verteilung bei Solanaceae. Angew. Botanick, 50, 311-313.

QUAST, P., 1977. - Verteilung von Trockensubstanz, Kohlenhydraten und Gibberellin bei Tomaten -, Kartoffel - und Auberginenpflanzen ohne und mit Früchten bzw. Knollen. Gartenbauwissenschaft, 42, 97-105.

RADLEY, M., 1961. - Gibberellin-like substances in plants. Nature, 191, 684-685.

RADLEY, M., 1967. - Site of production of gibberellin-like substances in germinating barley embryos. Planta, 75, 164-171.

RADLEY, M., 1968. - Production of gibberellin-like substances in barley seed and seedlings. Soc. Chem. Ind. Monograph., 31, 53-69.

RAILTON, I.D., 1979. - The influence of the root system on the metabolism of 2,3 $|^3H|$-gibberellin A_{20} by shoots of Phaseolus coccineus L. var. Prizewinner. Z. Pflanzenphysiol., 91, 283-290.

RAILTON, I.D., FELLOWS, B. et WEST, C.A., 1984. - Ent-kaurene synthesis in chloroplasts from higher plants. Phytochemistry, 23, 1261-1267.

RAILTON, I.D. et PHILLIPS, I.D.J., 1973. - Gibberellins and geotropism in Zea mays coleoptiles. Planta, 109, 121-126.

RAILTON, I.D. et REID, D.M., 1973. - Effects of benzyladenine on the growth of waterlogged tomato plants. Planta, 111, 261-266.

RAMARAO, P. et ISAAC, I., 1980. - Effect of foliar application of antibiotics and gibberellic acid on the rhizosphere microflora of Pea, infected with Verticillium dahliae. Folia. Microbiol., 25, 337-340.

RAPPAPORT, L., 1979. - Applications of gibberellins in agriculture. In : Proceeding of the 10 th. International Conference on Plant Growth Substances, Madisson ; Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 377-391.

RAPPAPORT, L. et ADAMS, D., 1978. - Gibberellins : synthesis, compartmentation and physiological process. Phil. Trans. R. Soc. Lond., 284, 521-539.

REID, D.M. et BURROWS, W.J., 1968. - Cytokinin and gibberellin-like activity in the spring sap of trees. Experientia, 24, 189-190.

REID, D.M. et CARR, D.J., 1967. - Effects of dwarfing compound, CCC, on the production and export of gibberellin-like substances by root systems. Planta, 73, 1-11.

REID, D.M. et CROZIER, A., 1969. - The effects of flooding on the export of gibberellins from the root to the shoot. Planta, 89, 376-379.

REID, D.M. et CROZIER, A., 1971. - EFfects of waterlogging on the gibberellin content and growth of tomato plants. J. exp. Bot., 22, 39-48.

REID, D.M., CROZIER, A. et HARVEY, B.M., 1969. - The effects of flooding in the export of gibberellin from the root to the shoot. Planta, 89, 376-379.

RICK, C.M., 1978. - La tomate. Pour la Science, 12, 76-86.

RIVIERE, J., LABOUREUR, P. et SECHET, M. 1966. - Dégradation microbienne de l'acide indole 3-acétique et de la gibbérelline A_3 dans le sol. Ann. Physiol. vég., 8, 209-221.

ROOD, S.B., PHARIS, R.P. et MAJOR, D.J., 1980. - Changes of endogenous gibberellin-like substances with sex reversal of the apical inflorescence of corn. Plant. Physiol., 66, 793-796.

RUDICH, J., SELL, H.M. et BAKER, L.R., 1976. - Transport and metabolism of ^{3}H-gibberellin A_1 in dioecious cucumber seedlings. Plant Physiol., 57, 734-737.

RUSSELL, C.R. et MORRIS, D.A., 1983. - Patterns of assimilate distribution and source-sink relationships in the young reproductive tomato plant (Lycopersicon esculentum Mill.) Ann. Bot., 52, 357-363.

RYUGO, K., SANSAVINI,S. et CRISTOFERY, G., 1973. - Effects of SADH on the levels of diffusible and extractable gibberellins in the apices of sweet cherry. Acta Horticulturae, 34, 59-64

SAWHNEY, V.K., 1974. - Morphogenesis of stamenless -2 mutant in tomato. III. Relative levels of gibberellins in the normal and mutant plants. Ann. Bot., 25, 1004-1009.

SAWHNEY, V.K., 1983. - The role of temperature and its relationship with gibberellic acid in the development of floral organs of tomato (Lycopersicon esculentum). Can. J., Bot., 61, 1258-1265.

SAWHNEY, V.K., 1984. - Gibberellins and fruit formation in tomato : a review. Sci. Hortic., 22, 1-8.

SAWHNEY, V.K. et DABBS, D.H., 1978. - Gibberellic acid induced multilocular fruits in tomato and the role of locule number and seed number in fruit size. Can. J. Bot., 56, 2831-2835.

SAWHNEY, V.K. et GREYSON, R.I., 1973. - Morphogenesis in the stamenless -2 mutant in tomato.II. Modifications of sex organs in the mutant and normal flowers by plant hormones. Can. J. Bot., 51, 2473-2479.

SCHMIDT, H. et SCHMIDT, V., 1981. - Untersuchungen an Pollensterilen, stamenless-öhnilichen Mutanten von Lycopersicon esculentum Mill. II. Normalisierung von ms-15 und ms-33 mit Gibberellinsäure (GA_3). Biol. Zbl., 100, 691-696.

SEBANEK, J. et HINK, J., 1967. - Die bedeutung der Attraktion von Gibberellin durch Indolylessigsäure bei der apikalen Dominanz. Planta, 76, 124-128.

SEMBDNER, G., GROSS, D., LIEBISCH, H.W. et SCHNEIDER, G., 1980. - Biosynthesis and metabolism of plant hormones. In : Hormonal regulation of development I. Molecular aspects of plant hormones. Encyclopedia of plant physiology, 9, J. Mc MILLAN ed. Springer-Verlag,Berlin, Heidelberg, New York, 281-444.

SEMBDNER, G., WEILAND, J., AURICH, O. et SCHREIBER. K., 1968. - Isolation,structure and metabolism of a gibberellin glucoside. Soc. Chem. Ind. Monograph., 31, 70-86.

SEMBDNER, G., WEILAND, J., SCHNEIDER, G., SCHREIBER, K. et FOCKE, I., 1970. - Recent advances in the metabolism of gibberellins. In : Plant Growth Substances (CARR D.J. ed ,). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 143-150.

SETHUNATHAN, N., 1970. - Foliar sprays of growth regulators and rhizosphere effect in Cajanus cajan Mill,sp. II. Quantitative changes in the rhizosphere and certain metabolic changes in the plant. Plant and Soil , 33, 71-80.

SHININGER, T.L., 1972. - Gibberellin substitution for the requirement of the cotyledons in stem elogation in Pisum sativum seedlings. Plant Physiol., 49, 341-344.

SHISHIDO, Y. et HORI, Y., 1977. - Studies on translocation and distribution of photosynthetic assimilates in Tomato plants. II. Distribution patternas affected by phyllotaxis. Tohoku J. Agr. Res., 28, 82-95.

SILVY, A., 1973. - Etude des modes de ramification sympodiale chez Lycopersicon esculentum et L. pimpinillifolium. Can. J. Bot., 52, 2207-2218.

SIMCOX, P.D., DENNIS, D.T. et WEST, C.A., 1975. - Kaurene synthetase from plastids of developing plant tissues. Biochem. Biophys. Res. Comm., 66, 166-172.

SIMONET, G. et ORIA, M., 1977. - Les mesures de radioactivité à l'aide des compteurs à scintillation liquide. Eyrolles ed., 1-220.

SITTON, D., RICHMOND, A. et VAADIA, Y., 1967. - On the synthesis of gibberellins in roots. Phytochemistry, 6, 1101-1105.

SJUT, V. et BANGERTH, F., 1981. - Effect of pollination or treatment with growth regulators on levels of extractables hormones in tomato ovaries and young fruits. Physiol. Plant., 53, 76-78.

SJUT, V. et BANGERTH, F., 1984. - Induced partenocarpy - a way of manipulating levels of endogenous hormones in tomato fruits (Lycopersicon esculentum Mill.).2. Diffusible hormones.Plant Growth Reg., 2, 49-56.

SLADKY, Z., 1972. - The role of endogenous growth regulators in the differenciation processes of walnut (Juglans regia L.). Biol. Plantarum, Tchécosl., 14, 273-278.

SOMOGYI, M., 1945. - Determination of blood sugar. J. Biol. Chem., 160, 69-73.

SPONSEL, V.M., 1983. - The localisation metabolism and biological activity of gibberellins in maturing and germinating seeds of Pisum sativum cv. Progress No 9. Planta, 159, 454-468.

SPONSEL, V.M., GASKIN, P. et MAC MILLAN, J., 1979. - The identification of gibberellins in immature seeds of Vicia faba, and some chemotaxonomic considerations. Planta., 146, 101-105.

SREJOVIC, V. et NESKOVIC, M., 1973. - The presence of gibberellin-like susbtances in germinating embryos of different plant species. Arh. biol. nauka (Beograd), 25, 107-117.

STARCK, Z., 1983. - Photosynthesis and endogenous regulation of the source-sink relation in tomato plants. Photosynthetica, 17, 1-11.

STARCK, Z., KOZINSKA, M. et SZANIAWSKI, R., 1979. - Photosynthesis in tomato plants with modified source-sink relationship. - In : Photosynthesis and Plant Development, MARCELLE, R., CLIJSTERS, H., VAN POUCKE, M. ed.. Dr W. JUNK bv Publ.,The Hague, Boston, London, 233-241.

STODDART, J.L., 1965. - Changes in gibberellin content during seed ripening in grasses. Ann. Bot., 29, 741-749.

STODDART, J.L., 1968. - The association of gibberellin-like activity with the chloroplast fraction of leaf homogenates. Planta, 81, 106-112.

STODDART, J.L., 1969. - Incorporation of kaurenoic acid into gibberellins by chloroplast preparations of Brassica oleracea. Phytochemistry, 8, 831-837.

STODDART, J.L., 1979. - Interaction of $|^3H|$ gibberellin A_1 with a sub-cellular fraction from Lettuce (Lactuca sativa L.) hypocotyls. Planta, 146, 353-361.

STODDART, J.L., 1982. - Gibberellin perception and its primary consequences : the current status. In : Plant Growth susbtances, 1982. P.F. WAREING, ed., The proceedings of the 11 th international conference of plant growth substances, Aberystwyth, U.K., Academic Press, INC, London, 131-140.

STODDART, J.L., 1984. - Growth and gibberellin A_1 metabolism in normal and gibberellin insensitive (Rht 3) wheat (Triticum aestivum L.) seedlings. Planta, 161, 432-438.

STODDART, J.L. et LANG, A., 1968. - The effect of day lenght on gibberellin synthesis in leaves of red clover (Trifolium pratense L.), In : Biochemistry and physiology of plant growth substances, WHIGHTMAN et SETTERFIELD ed., 1371-1383.

STODDART, J.L. et VENIS, M.A., 1980. - Molecular and subcellular aspects of hormone action. In : Hormonal regulation of development I. Encyclopedia of plant physiology, New series, 9. J. Mac MILLAN ed., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 445-510.

SWEET, G.B., ZAERR, J.B. et LAVENDER, D.P., 1974. - The effect of some manipulations on the level of gibberellins in seedling Douglas fir. In ; BIELESKI, R.L., FERGUSON, A.R., CRESSWELL, M.M. eds.. Mechanism of regulation of plant growth. Roy. Soc. N.Z. Wellington, 709-713.

TAKAHASHI, N., YAMAGUCHI, I. et YAMANE, H. - 1986. - Gibberellins. In : Chemistry of Plant Hormones, TAKAHASHI, N., ed. , CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, 57-151.

TANAKA, A., FUJITA, K. et SHIOYA, M., 1974. - Nutrio-physiological studies on the tomato plant. II. Translocation of photosynthetates. Soil Sci. Plant Nutr., 20, 163-171.

THOMPSON, P.A., 1961. - Evidence for factor which prevents the development of parthenocarpic fruits in the strawberry. J. exp. Bot., 12, 199-206.

TORREY, J.G., 1976. - Root hormones and plant growth. Ann. Rev. Plant Physiol., 27, 435-459.

TREWAVAS, A.J., 1982. - Growth substance sensitivity : the limiting factor in plant development. Physiol. Plant. 55, 60-72.

TUCKER, D.J., 1977. - Apical dominance in the "Rogue" Tomato. Ann. Bot., 41, 181-190.

TUCKEY, H.B. Jr. et MORGAN, J.V., 1964. - The occurence of leaching from above-ground plant parts and the nature of the material leached. Proc. XVI Intern. Hort. Cong., 4, 146-153.

TUCKEY, H.B.Jr. et TUCKEY, H.B., 1962. - The loss of organic and inorganic materials by leaching from leaves and other above-ground plant parts. In : Radioisotopes in soil-plant nutrition studies. Int. Atomic Energy Agency, Vienna, 289-302.

UPPER, C.D. et WEST, C.A., 1967. - Biosynthesis of gibberellins. II Enzymic cyclization of geranylgeranyl pyrophosphate to kaurene. J. Biol. Chem., 242, 3285-3292.

VAN BRAGT, J., 1969. - The effect of CCC on growth and gibbrellin content of tomato plants. Neth. J. Agric. Sci., 17, 183-188.

VARGA, A. et BRUINSMA, J., 1983. - Fruit growth experiment in vitro : unknown factor in regulation of tomato fruit growth. Acta Horticulturae,139, 113-115.

VARNER, J.E. et HO, D.T.H., 1976. - The role of hormones in the integration of seedling growth . In : The molecular biology of hormone action, 34 th Symposium of the Society for development of Biology, 1976, Academic Press, New York, San Francisco, London , 173-194.

VESCHAMBRE, D. et ZUANG, H., 1979. - La nouaison chez la Tomate et sa régulation. P.H.M.. - Revue Horticole, 202, 13-21.

VLITLOS, A.J. et MEUDT, W., 1957. - The effect of light and of shoot apex on the action of gibberellic acid. Contrib. Boyce Thompson Inst., 19, 55-62.

WALKER, A.J. et HO, L.C., 1977. - Carbon translocation in the Tomato : carbon import and fruit growth. Ann. Bot., 41, 813-823.

WATANABE, R. et SCULLY, N.J., 1957. - Progress report : the gibberellins. IV. The translocation of ^{14}C-gibberellic acid and/or its metabolic fragments in the pinto bean. U.S.A. Energy Comm., Agronne National Lab., (ANL), 5732, 195-197.

WEAVER, R.J. et MC CUNE, S.B., 1959. - Response of certain varieties of Vitis vinifera to gibberellin. Hilgardia 28 , 297-350.

WEAVER, R.J. et POOL, R.M., 1965. - Relation of seediness and ringing to gibberellin-like activity in berries of Vitis vinifera. Plant Physiol., 40, 770-776.

WEBSTER, J.H. et WILKINS, M.B., 1974. - Lateral movement of radioactivity from ^{14}C-gibberellic acid (GA_3) in roots and coleoptiles of Zea mays L. seedlings during geotropic stimulation. Planta, 121, 303-308.

WEILER, E.W. et ZIEGLER, H., 1981. - Determination of phytohormones in phloem exudate from tree species by radioimmunoassay. Planta, 152, 168-170.

WEST, C.A., 1973. - Biosynthesis of gibberellins. In : Biosynthesis and its control in plants. B.V. MILBORROW ed., Academic Press, London, 143-169.

WHEELER, A.W., 1972. - Changes in growth-substances contents during growth of wheat grains. Ann. Appl. Biol., 72, 327-334.

WILKINS, M.B. et NASH, L., 1974. - Movement of radioactivity from ^{3}H-GA_3 in geotropically stimulated coleoptiles of Zea mays. Planta, 115, 245-251.

WITTWER, S.H., 1978. - Phytohormones and chemical regulators in agriculture. In : Phytohormones and related compounds- a comprehensive treatise, vol II., D.S. LETHAM, P.B. GOODWIN et T.J.V. HIGGINS, ed., Elsevier/North Holland Biomedical Press, Amsterdam, Oxford, New York, 599-615.

WOLK, J.O., KRETCHMAN, D.W. et ORTEGA, D.G.Jr., 1983. - Response of Tomato to defoliation. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 108, 536-540.

YAMAGUCHI, I., FUJISAWA, S. et TAKAHASHI, N., 1982. - Qualitative and semi quantitative analysis of gibberellins. Phytochemistry, 21, 2049-2055.

YAMANE, H., YAMAGUCHI, I., KOBAYASHI, M., TAKAHASHI, M., SATO, Y., TAKAHASHI, N., et al., 1985. - Identification of ten gibberellins from sporophytes of tree fern, Cyathea australis. Plant Physiol., 78, 899-903.

YEUNG, E.C. et SUSSEX, I.M., 1979. - Embryogeny of Phaseolus coccineus : the suspensor and the growth of the embryoproper in vitro. Z. Pflanzenphysiol., 91, 423-433.

YEVTUSHENKO, G.A., 1961. - Localisation of the gibberellin reaction in plants. Fiziologia Rastenij, 8, 303-308.

YOKOTA, T., MUROFUSHI, N. et TAKAHASHI, N.,1980. - Extraction, purification and identification. In : Hormonal regulation of development, I. Encyclopedia of plant physiology, New series, 9, J. Mc MILLAN ed., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 113-201.

ZEEVAART, J.A.D., 1984. - Environmental control of plant development and its relation to hormones. In : Plant Research 83. Ann. Rep. MSU.DOE Plant Res. Lab ., East Lansing : Mich. State Univ., 155-169.

ZERONI,M. et HALL,M.A.,1980.-Molecular effects of hormones treatment on tissue.In:Hormonal regulation of development,I.Encyclopedia of plant physiology,New series,9,J.Mac MILLAN ed.,Springer Verlag, Berlin,Heidelberg,New York,511-586.

ZIESLIN, N., MADORI, G. et HALEVY, A.H., 1979. - Involvement of hormonal balance in the control of the " bullhead" malformation in Baccara rose flowers. J. Exp. Bot., 30, 15-25.

ZWEIG, G., YAMAGUCHI, S. et MASON,G.W., 1961. - Translocation of ^{14}C-gibberellin in red-kidney bean, normal corn, and dwarf corn. Advan. Chem. Ser., 28, 122-134.

RESUME

Les gibbérellines A_1 et A_3 marquées (GA_1 $|^3H|$ et GA_3 $|^{14}C|$) sont appliquées sur les jeunes feuilles, les racines, les fleurs et les fruits de *Lycopersicon esculentum* Mill. A partir de ces organes connus comme sites de synthèse de gibbérellines endogènes, les deux gibbérellines radioactives et leurs dérivés sont rapidement distribués dans l'ensemble de la plante.

Contrairement à ce qui a déjà été décrit chez d'autres espèces, les feuilles qui achèvent leur développement n'exportent pratiquement plus les gibbérellines, alors que les jeunes feuilles sont exportatrices de molécules radioactives dont une partie est retenue par les jeunes entre-noeuds sous-jacents en voie d'élongation. Distribués dans la tige et le système racinaire, ces composés sont pris en charge par le courant de transpiration comme les GA_1 $|^3H|$ et GA_3 $|^{14}C|$ absorbées par les racines ; ils gagnent le feuillage et s'accumulent en particulier dans les pointes foliaires de la même manière que les gibbérellines endogènes. La présence de ces gibbérellines exogènes dans les limbes favorise leur développement et transforme notablement leur métabolisme.

Dans les plantes au stade reproducteur, il est clairement montré qu'il existe des échanges de gibbérellines et de leurs dérivés entre les organes végétatifs (jeunes feuilles, racines) et les organes reproducteurs, mais aussi entre les organes reproducteurs eux-mêmes. Les fleurs et les fruits, en important et en exportant des gibbérellines exogènes et endogènes, participent à la régulation du développement des feuilles proximales et des bourgeons axillaires.

Les fleurs et les fruits sont habituellement considérés comme des organes à l'origine de la synthèse des gibbérellines qu'ils renferment. En fait, chez la Tomate, ces organes reçoivent aussi des gibbérellines d'autres sites de synthèse.

Une fraction des gibbérellines marquées qui pénètrent dans le fruit est retrouvée dans les graines. Lors de la germination, ces molécules circulent de nouveau dans la jeune plantule et modifient son développement.

Il est généralement admis que la plante régule son contenu en gibbérellines bioactives en formant des composés inactifs (autres gibbérellines et gibbérellines associées à des glucosides). Chez la Tomate, une fraction des gibbérellines exogènes ou de leurs dérivés, s'associe en plus aux parois cellulaires. Enfin, la plante peut mettre hors-circuit une partie des gibbérellines exogènes et endogènes par exsudation racinaire, par élimination dans les eaux qui ruissellent sur le feuillage et exceptionnellement par guttation.

MOTS CLES

- gibbérellines endogènes et exogènes
- transport
- feuilles
- racines
- fleurs
- fruits
- graines
- germination
- effets morphogénétiques
- métabolisme
- exsudation racinaire
- guttation
- élimination
- Tomate *(Lycopersicon esculentum)*

BU LILLE