50376
1987
1

50376
1987
1

N° d'ordre : 69

THÈSE

présentée à

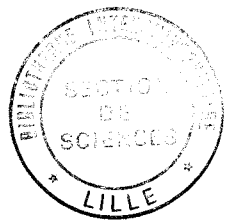
L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE FLANDRES ARTOIS

pour obtenir le titre de

DOCTEUR EN BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VEGETALES

par

Young-Byung YI



TRANSPORT ET ROLE DES GIBBERELLINES LORS DE LA FLORAISON, DE LA FRUCTIFICATION ET DE LA GERMINATION DE LA TOMATE (*LYCOPERSICON ESCULENTUM MILL.*)

Soutenue le 18/02/1987 **devant la Commission d'Examen**

M.	R.	BOURIQUET	Université de Lille	Président
M.	J.L.	BONNEMAIN	Université de Poitiers	Rapporteur
M.	M.	PENOT	Université de Brest	Rapporteur
M.	J.P.	COUILLEROT	Université de Lille	Examinateur

Ce travail a été effectué au laboratoire de Physiologie végétale de l'Université des Sciences et Techniques de LILLE-Flandres-Artois.

Nous tenons tout d'abord à exprimer toute notre gratitude à Monsieur le Professeur BOURIQUET qui préside notre jury. Nous le remercions pour l'accueil et la bienveillace qu'il a manifesté à notre égard.

Notre reconnaissance s'adresse également à Monsieur le Professeur BONNEMAIN de l'Université de Poitiers et à Monsieur le Professeur PENOT de l'Université de Brest qui ont accepté de juger notre travail et de participer à ce jury.

Mes remerciements vont également

à toutes les personnes du laboratoire auxquelles nous renouvelons toute notre amitié, en particulier Monsieur CARON pour sa collaboration efficace, et Madame JOVENIN pour le soin apporté à la dactylographie de ce mémoire,

à Monsieur COUILLEROT, qui a eu un rôle important dans la réalisation de nos travaux ; ses conseils et sa collaboration permanente, son aide pour la rédaction de ce mémoire nous ont été précieux. Aussi nous lui exprimons toute notre reconnaissance.

TABLE DES MATIERES

Page

INTRODUCTION 1

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

I - LES SITES DE SYNTHESE DES GIBBERELLINES 4

A - Les organes végétatifs 5

1. Les jeunes feuilles 5

2. Les racines 6

B - Les organes floraux 6

C - Les fruits 8

D - Les graines en germination 11

II - TRANSPORT ET DISTRIBUTION DES GIBBERELLINES DANS LA PLANTE 12

A - Les gibbérellines endogènes 12

1. Les gibbérellines en provenance de jeunes feuilles 12

2. Les gibbérellines en provenance des racines 13

3. Les gibbérellines en provenance des fleurs et des fruits 14

B - Les gibbérellines exogènes 14

1. Appliquées sur les feuilles 14

a. Les jeunes feuilles 14

b. Feuilles ayant terminé leur développement 17

2. Appliquées sur la tige 17

3. Absorbées par les racines 18

4. Appliquées sur les fleurs ou sur les fruits 20

MATERIEL ET METHODES

I - MATERIEL VEGETAL 22

II - CONDITIONS DE CULTURE 25

III - LES GIBBERELLINES MARQUEES 25

IV - TECHNIQUES D'APPLICATION DES GIBBERELLINES MARQUEES 26

A - Sur plante entière 26

B - Sur des organes floraux cultivés "in vitro" 27

V - RECOLTE DU MATERIEL VEGETAL 27

VI - ANALYSE DU DEPLACEMENT DES TRACEURS 27

A - Mesure de la radioactivité présente dans les tissus 27

B - Autoradiographies 29

C - Nature des molécules marquées transportées 29

Page

VII - ANALYSE DES GIBBERELLINES ENDOGENES : TESTS BIOLOGIQUES 32
A - Extraction des gibbérellines 32
B - Tests biologiques 34
1. Test albumen d'Orge 34
2. Test Laitue 34

RESULTATS
PREMIERE PARTIE : GIBBERELLINES ET PLANTES EN FLORAISON 36
I - TRANSPORT DE GIBBERELLINES 36
A - Transport dans les fleurs isolées 36
1. La GA_1 $|^3H|$ 36
a. Conditions expérimentales 36
b. Résultats 37
2. Les gibbérellines endogènes 40
a. Conditions expérimentales 40
b. Résultats 41
B - Transport dans la plante entière 44
1. Conditions expérimentales 44
2. Résultats 44
a. Transport à partir des fleurs 44
b. Transport à partir des jeunes feuilles 45
C - Distribution des molécules -^{14}C dans les fleurs après l'application de GA_3 $|^{14}C|$ sur les jeunes feuilles du sommet ou sur les racines 46
1. Conditions expérimentales 46
2. Résultats 46

II - EFFETS DE L'APPLICATION DE GA_3 DANS LES FLEURS DE LA PREMIERE INFLORESCENCE 47
A - Conditions expérimentales 47
B - Résultats 48

III - CONSEQUENCES DE LA SUPPRESSION DES FLEURS DE LA PREMIERE INFLORESCENCE 49

IV - REPERCUSSIONS DE LA SUPPRESSION DES FLEURS ET DE L'APPLICATION DE REGULATEURS DE CROISSANCE SUR LE PEDONCULE FLORAL 50
A - Conditions expérimentales 50
B - Résultats 50

DEUXIEME PARTIE : GIBBERELLINES ET PLANTES EN FRUCTIFICATION 52
I - TRANSPORT DE LA GA_1 $|^3H|$ DANS DES PLANTES PRESENTANT UNE HAMPE FRUCTIFERE ET UNE OU PLUSIEURS HAMPES SUS-JACENTES PORTANT DES FLEURS OU DES FRUITS 52
A - Protocole expérimental 52
B - Résultats 54

Page

II - EFFETS DE L'APPLICATION DE GA_3 DANS UN JEUNE FRUIT DE LA PREMIERE HAMPE 57

A - Protocole expérimental 57

B - Résultats 58

III - EXPORTATION DE GIBBERELLINES ENDOGENES PAR LES FRUITS 58

A - Conditions expérimentales 58

B - Résultats 59

IV - LOCALISATION DES GIBBERELLINES DANS LES FRUITS ET LES GRAINES 60

A - Distribution dans les fruits 60

1. La GA_3 $|^{14}C|$ 60

a. Protocole expérimental 60

b. Résultats 61

2. Les gibbérellines endogènes 66

a. Protocole expérimental 66

b. Résultats 66

B - Distribution dans les graines 69

1. La GA_3 $|^{14}C|$ 69

a. Protocole expérimental 69

b. Résultats 70

2. La GA_1 $|^{3}H|$ 71

a. Protocole expérimental 71

b. Résultats 71

3. Les gibbérellines endogènes extractibles 72

a. Protocole expérimental 72

b. Résultats 72

TROISIEME PARTIE : GIBBERELLINES ET GERMINATION 75

I - CROISSANCE DES PLANTULES ISSUES DE GRAINES PROVENANT DE FRUITS AYANT RECU DE LA GA_1 $|^{3}H|$ 75

A - Protocole expérimental 75

B - Résultats 75

II - EFFETS DE L'ELIMINATION DES TEGUMENTS DES GRAINES 78

III - LOCALISATION DE LA RADIOACTIVITE DANS LES PLANTULES 79

IV - NATURE DES MOLECULES RADIOACTIVES CIRCULANT DANS LES PLANTULES 81

QUATRIEME PARTIE : REJET RACINAIRE DE GIBBERELLINES 84

I - PAR LES JEUNES PLANTULES ISSUES DE GRAINES PRELEVEES DANS DES FRUITS AYANT RECU DE LA GA_1 $|^{3}H|$ 84

A - Protocole expérimental 84

B - Résultats 84

Page

II - PAR DES PLANTES AU STADE DIX-ONZE FEUILLES 85

A - Protocole expérimental 85

B - Résultats 85

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

I - TRANSPORT A PARTIR DES ORGANES VEGETATIFS 88

A - CHEZ LA TOMATE AU STADE FLORAISON, LES JEUNES FEUILLES DONNEUSES DE GA_1 $|^3H|$, EXPORTENT DES MOLECULES TRITIEES DANS L'ENSEMBLE DE LA PLANTE. CES MOLECULES SONT EXTREMEMENT MOBILES DANS LA PLANTE ET NE PRESENTENT PAS DE TRANSPORT POLARISE (COUILLEROT et YI, 1986). AINSI, LES JEUNES FEUILLES DE PLANTES AU STADE VEGETATIF (COUILLEROT et BONNEMAIN, 1978 b ; COUILLEROT, 1986), AU STADE FLORAISON (COUILLEROT et YI, 1986), OU AU STADE FRUCTIFICATION (COUILLEROT, 1981) SONT TOUJOURS EXPORTATRICES DU TRACEUR APPLIQUE SOUS FORME DE GA_1 $|^3H|$ 88

II - TRANSPORT A PARTIR DES FLEURS ET DES FRUITS 92

A - LES FLEURS DE TOMATE EXPORTENT DES GIBBERELLINES VERS LES AUTRES PARTIES DE LA PLANTE (COUILLEROT et YI, 1986) 92

B - LES FRUITS SONT EGALEMENT DES ORGANES EXPORTATEURS DE GIBBERELLINES 94

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. 97

III - DISTRIBUTION DES GIBBERELLINES DANS LE FRUIT 100

A - APRES L'INSTILLATION DE GA_3 $|^{14}C|$ DANS LE PEDONCULE DES FRUITS QUI SE DEVELOPPENT SUR DES PLANTES, DES MOLECULES-^{14}C DONT BEAUCOUP SONT DES METABOLITES DE LA GA_3, MIGRENT VERS LE FRUIT 100

B - LES GRAINES RECOLTEES DANS LES FRUITS DE TOMATE PARVENUS A MATURITE RENFERMENT DES TENEURS EN INHIBITEURS ELEVEES, ALORS QUE LES GIBBERELLINES AYANT UNE ACTIVITE BIOLOGIQUE SONT PEU ABONDANTES. TOUTEFOIS DES MOLECULES -^3H ET DES MOLECULES -^{14}C SONT DANS CHAQUE CAS PRESENTES DANS LES GRAINES DES FRUITS QUI ONT RECU DE LA GA_1 $|^3H|$ OU DE LA GA_3 $|^{14}C|$ AVANT LA RECOLTE 101

IV - LES GIBBERELLINES DE LA GRAINE : LEUR ROLE SUR LA GERMINATION ET LE DEVELOPPEMENT DE LA PLANTULE 103

V - LES PLANTES PEUVENT REGULER LEUR CONTENU GIBBERELLINIQUE EN METTANT HORS-CIRCUIT UNE PARTIE DES GIBBERELLINES PRESENTES DANS LE SYSTEME RACINAIRE ET DANS LE FEUILLAGE 105

A - LES RACINES REJETTENT DES GIBBERELLINES DANS LA SOLUTION MINERALE SUR LAQUELLE LES PLANTES SE DEVELOPPENT. (COUILLEROT et YI, 1985). 105

B - LE LIQUIDE DE GUTTATION EMIS PAR LES POINTES FOLIAIRES NE PEUT PERMETTRE QU'EXCEPTIONNELLEMENT UNE ELIMINATION DE GIBBERELLINES PUISQUE LES GOUTTELETTES SE DETACHENT RAREMENT DES POINTES DES FOLIOLES. 106

BIBLIOGRAPHIE 108

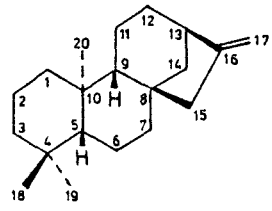
ABREVIATIONS

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 régulateurs naturels de la croissance des végétaux. Elles sont impliquées dans des processus morphogénétiques essentiels comme la germination des graines, l'allongement des entre-noeuds, la croissance des feuilles et la levée de dormance des bourgeons. L'application des gibbérellines permet aussi la floraison de plantes de jours longs placées en conditions non inductives, l'induction de la mise à fleur dès la première année de certaines plantes bisannuelles. Parfois, les traitements peuvent retarder, voire réduire la floraison ; l'expression du sexe des fleurs peut enfin être modifiée chez quelques espèces. Les gibbérellines stimulent la croissance de certains fruits et peuvent induire le développement des fruits parthénocarpiques (GRAEBE et ROPERS, 1978 ; FLAGG et STONE, 1983 ; NAYLOR, 1984).

71 gibbérellines sont actuellement décrites (YAMANE et al., 1985) ; elles ont été 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). Ces composés ont une structure très voisine, dérivée de l'ent-kaurène.



Les gibbérellines A_1, A_3, A_4, A_5, A_7, A_8, A_9, A_{13}, A_{20} sont des gibbérellines fréquemment trouvées chez les végétaux supérieurs. Leur synthèse semble possible dans des organes très divers de la plante, pourvu qu'il s'agisse de lieux de divisions actives (embryons des graines, jeunes feuilles, racines, organes reproducteurs, fruits).

Les gibbérellines migrent dans les plantes, en particulierdans le phloème et dans le xylème,mais leur circulation présente peu ou pas de polarité. Le transport à partir des organes végétatifs (les jeunes feuilles,les feuilles adultes ou les racines) est relativement bien connu (voir COUILLEROT, 1986). On a cependant très peu de données concernant le transport et le devenir des gibbérellines à partir des organes floraux et des fruits ; de plus, le rôle des composés gibbérelliniques exportés par ces organes a peu retenu l'attention des physiologistes. On sait aussi que les graines en germination sont capables de produire des gibbérellines, mais jusqu'alors on s'est peu intéressé à la redistribution éventuelle dans la plantule des gibbérellines accumulées dans les graines avant leur récolte.

Dans notre travail, nous nous sommes intéressé au devenir des gibbérellines chez des plants de Tomate lors de la floraison et lors de la fructification : les organes reproducteurs ont en effet une croissance rapide et sont susceptibles d'être des sites de synthèse de ces substances de croissance. La Tomate contient plusieurs gibbérellines(GA_1, GA_3, GA_4, GA_7, GA_8, GA_9, GA_{20}) : 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 ; LIEBISCH, 1980).

Chez cette espèce, COUILLEROT (1976, 1981, 1986), COUILLEROT et BONNEMAIN (1975, 1978 a et b) ont montré que les racines, les jeunes feuilles et même les jeunes fruits sont des organes à la fois importateurs et exportateurs de la GA_1 et de la GA_3. Aussi, avec la collaboration de COUILLEROT, nous avons analysé le transport et le devenir de la GA_1, et de la GA_3 utilisées après marquage avec du ^{14}C ou du ^{3}H. Les gibbérellines radioactives sont appliquées sur les organes donneurs (fleurs, fruits, jeunes feuilles ou racines) et leur migration est suivie grâce aux techniques d'autoradiographie et de comptages en scintillation liquide ; leur métabolisme est analysé par radiochromatographie. Par ailleurs, certaines répercussions morphogénétiques consécutives à l'application des gibbérellines dans les

organes reproducteurs sont étudiées.

Nous avons analysé la distribution et le métabolisme des gibbérellines marquées qui pénètrent dans les fleurs, dans les fruits et dans les graines. Après avoir recueilli des graines dans des fruits ayant importé de la GA_1 $|^3H|$ ou de la GA_3 $|^{14}C|$, leur germination est comparée à celle de graines de fruits non traités ; enfin l'éventualité d'une redistribution des molécules marquées dans les jeunes plantules est envisagée.

Lorsque les plantes se développent directement sur une solution nutritive, leurs racines rejettent un certain nombre de composés dans le milieu de culture ; aussi nous avons recherché la présence de composés gibbérelliniques dans la solution minérale sur laquelle sont cultivées des plants de Tomate qui développent leur 1ère inflorescence.

Enfin, à titre de comparaison, nous avons tenté de localiser les gibbérellines endogènes dans la plupart des expérimentations ; elles sont mises en évidences et dosées grâce à des tests biologiques.

M I S E A U P O I N T B I B L I O G R A P H I Q U E

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.

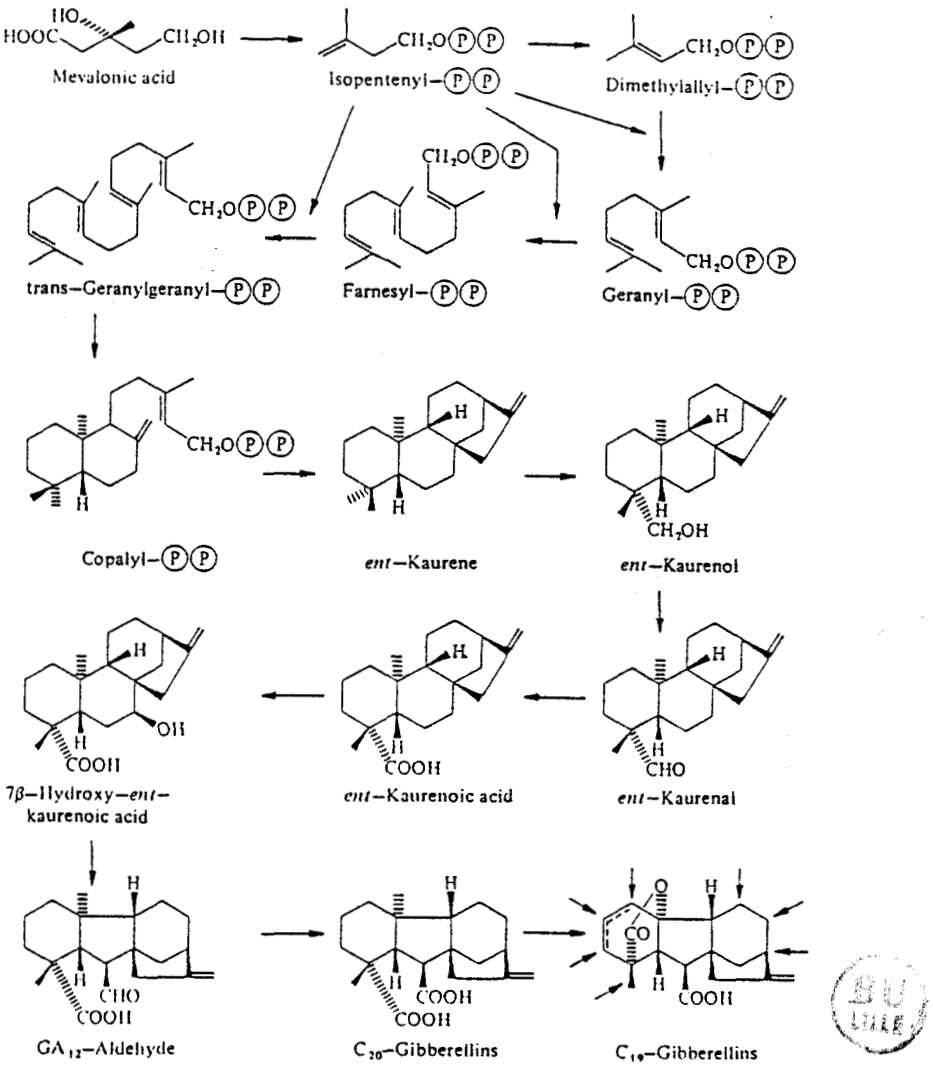


Figure 1 : Biosynthèse des gibbérellines (extrait de SEMBDNER et al., 1980).

A - Les organes végétatifs

Dans une étude exhaustive, COUILLEROT (1986) a fait le point sur l'ensemble des travaux concernant la mise en évidence des sites de production des gibbérellines dans les organes végétatifs. Nous rappellerons simplement les organes actuellement considérés comme organes à l'origine de la biosynthèse.

1. Les jeunes feuilles

Selon JONES ET PHILLIPS (1964, 1966, 1967) la synthèse a lieu dans les très jeunes feuilles de *Helianthus annuus* et non dans l'apex proprement dit. L'ablation des jeunes feuilles, comme celles de *Pisum sativum* (LOCKHART, 1957) réduit l'allongement des jeunes entre-noeuds sous-jacents ; l'élongation de ceux-ci peut être éventuellement restaurée par une application de GA_3. La pointe des coléoptiles de *Zea mays* est également un site de production des gibbérellines (RAILTON et PHILLIPS, 1973).

Chez les Dicotylédones commes chez les Monocotylédones, les chloroplastes et les étioplastes renferment des composés gibbérelliniques. En fait, des travaux récents indiquent que les plastes semblent être un site de biosynthèse. En effet, en utilisant divers extraits enzymatiques de plastes, certains auteurs ont réussi à obtenir la synthèse de ent-kaurène à partir de précurseurs des gibbérellines tels le géranyl-géranylpyrophosphate ou le copalyl-pyrophosphate (SIMCOX et al.,1975 ; EVANS et SMITH, 1976 ; MOORE et COOLBAUGH, 1976 ; RAILTON et al., 1984). STODDART (1968, 1969) obtient même la synthèse de GA_1 et de GA_3 dans les chloroplastes de *Brassica oleracea* et de *Hordeum vulgare* mis en présence de l'acide ent-kaurénoïque. Enfin, les vacuoles sont des sites cellulaires importants du métabolisme des gibbérellines (RAPPAPORT et ADAMS, 1978 ; KEITH et al., 1982).

2. Les racines

De nombreux travaux ont mis indirectement en évidence la possibilité de biosynthèse de composés gibbérelliniques dans les racines ; ceux-ci sont ensuite exportés dans la sève ascendante (voir TORREY, 1976 ; GRAEBE et ROPERS, 1978 ; MOORE, 1979 ; CROZIER, 1981 ; COUILLEROT, 1986). Mais les résultats obtenus par CROZIER et REID (1970, 1971), par BOWEN et al. (1973) et par KRIESEL et MICHNIEWICZ (1974) semblent indiquer que les racines sont aussi un site de conversion de composés gibbérelliniques inactifs (GA_5, GA_{19} et GA_{20}) en provenance du feuillage, en gibbérellines actives (GA_1 par exemple) qui sont à leur tour exportées vers le feuillage.

B - 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 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* (SLADKY, 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.A l'anthèse, les gibbérellines sont surtout localisées dans le pistil, alors que l'ovaire renferme des teneurs importantes de composés inhibiteurs de l'activité gibbérellinique, en particulier l'acide abscissique (DATHE et SEMBDNER,

1981). Dans les fleurs de *Pharbitis nil*, YAMAGUCHI et al. (1982) décèlent aussi des quantités notables de gibbérellines dans le pistil.

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*, 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).

C - 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 croissances 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).
Le suspenseur des graines de *Phaseolus coccineus* recèle des teneurs importantes de gibbérellines (ALPI et al., 1975 ; ALPI et al., 1979). Le suspenseur 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.

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 qu'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* (KAMIYA 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).

Les téguments des graines immatures de *Pisum sativum*, de *Phaseolus coccineus* et de *Sechium edule* renferment également des composés gibbérelliniques représentés essentiellement par des gibbérellines de la fin de la chaîne métabolique (GA_8 et GA_{29} par exemple) et par leurs conjugués (SPONSEL, 1983 ; ALBONE et al., 1984 ; PHARIS et KING, 1985).

Dans les graines de Cucurbitacée (UPPER et WEST, 1967 ; WEST, 1973 ; GRAEBE et al., 1972 ; GRAEBE et al., 1974 a et b ; CECCARELLI 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 MUNLA (1978) laissent penser que l'albumen peut exporter les gibbérellines vers l'embryon.

Lorsque les graines 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 développemnt (EEUWENS 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).

D - Les graines en germination

Les graines en germination sont très riches en gibbérellines et de nombreux auteurs 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 encore être observée dans les 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 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 produits 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

Dans ce paragraphe, nous ne considérerons que le transport des gibbérellines dans les plantes entières, une synthèse des travaux réalisés sur des fragments d'organes ayant été récemment réalisée par COUILLEROT (1986).

A - Les gibbérellines endogènes

1. 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*. 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*.

2. 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 (COUILLEROT, 1986). Une fraction des gibbérellines circule dans la sève brute sous forme conjuguée (SEMBDNER et al., 1968 ; BARENDSE, 1975).

3. 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.

B - Les gibbérellines exogènes

1. Appliquées sur les feuilles

a. 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 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 de l'apex et des jeunes feuilles.

La GA_1 $|^3H|$ 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). 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 $|^3H|$ 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 $|^3H|$.

Lorsque la GA_1 $|^3H|$ 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 $|^3H|$ 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 jeunes feuilles donneuses de GA_3 $|^{14}C|$ exportent des molécules ^{14}C dans les fleurs et les siliques. CHAILAKHYAN et KHLOPENKOVA (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.

Chez la Tomate et plus particulièrement chez le cv. Marmande que nous avons utilisé, les très jeunes feuilles sont des organes exportateurs des GA_1 $|^3H|$ et GA_3 $|^{14}C|$ appliquées (COUILLEROT et BONNEMAIN, 1975, 1978 a et b ; COUILLEROT, 1981, 1986). Ainsi, lorsque les plantes sont au stade 9 feuilles développées, les organes foliaires (2.5 cm de longueur) exportent 6,10 % du ^3H et 9,40 % du ^{14}C appliqués 120 heures auparavant.
Au vu des autoradiographies réalisées par ces auteurs, le déplacement des molécules $-^{14}C$ (4 cm h^{-1} environ) est d'abord strictement basipète dans le pétiole de la feuille donneuse de GA_3 $|^{14}C|$, puis dans la tige. Les molécules radioactives gagnent le système racinaire ; plus tard, une circulation ascendante par le courant de transpiration permet une redistribution du traceur dans les feuilles adultes, mais aussi dans les très jeunes feuilles sus-jacentes au point d'application.
Une rétention nette de molécules $-^{14}C$ est notée dans les jeunes entre-noeuds en élongation ; toutefois, c'est le feuillage situé en dessous de la feuille donneuse qui renferme la plus grande partie du ^{14}C, celui-ci s'accumulant plus particulièrement au niveau des pointes foliaires riches en hydathodes.
Au stade fructification de la 1e hampe, les jeunes feuilles donneuses de GA_1 $|^3H|$ continuent à être exportatrices de molécules tritiées vers tous les organes végétatifs de la plante mais aussi vers les fruits (COUILLEROT, 1981, 1986).

b. 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 $|^{3}H|$ et la GA_3 $|^{14}C|$ au fur et à mesure qu'elles se développent. De la même façon, l'aptitude des feuilles de Tomate à exporter des molécules $-^{14}C$ après l'application de GA_3 $|^{14}C|$ diminue progressivement avec leur développement, les feuilles adultes n'exportant pratiquement plus (COUILLEROT et BONNEMAIN, 1978 a ; COUILLEROT, 1986).

2. 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).

3. 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 $|^{3}H|$: ASAKAWA et al., 1974 ; *Pisum sativum* avec la GA_3 $|^{14}C|$: PROCHAZKA, 1981 ou avec la GA_1 $|^{3}H|$: PROCHAZKA et JACOBS, 1984 ; *Raphanus sativus* avec les GA_1 $|^{3}H|$ et GA_3 $|^{14}C|$: CARON, 1985 ; *Zea mays* avec la GA_1 $|^{3}H|$: 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 $|^{3}H|$: DAVIES et RAPPAPORT, 1975 ; GA_3 $|^{3}H|$: ALTMAN et MOZES, 1977). Une fraction de la GA_1 $|^{3}H|$ 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 $|^{3}H|$ 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 $|^{3}H|$ 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 $|^{3}H|$ et de la GA_3 $|^{14}C|$, 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.

Après l'absorption de GA_3 $|^{14}C|$ ou de GA_1 $|^{3}H|$ par les racines de Tomate, les traceurs sont rapidement distribués à l'ensemble des organes aériens par le courant de transpiration (COUILLEROT, 1976, 1981, 1986 ; COUILLEROT et BONNEMAIN, 1978 a).

Les feuilles adultes sont très radioactives, le traceur étant surtout retrouvé dans la pointe des lobes foliaires. Par contre, les molécules marquées en provenance des racines ne s'accumulent pas dans les jeunes entre-noeuds. Selon COUILLEROT (1986) les racines exportent davantage que les jeunes feuilles ; à titre d'exemple, lorsqu'une même quantité de GA_1 $|^3H|$ est appliquée, deux racines secondaires exportent en 24 heures environ 7 fois plus de molécules tritiées que le limbe d'une jeune feuille (2.5 cm de longueur).
Lorsque les plantes portent des fruits, les racines continuent à ravitailler en molécules radiocatives l'ensemble des organes aériens.

4 - 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 gibérellines 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. Par contre, 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).

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.

Après avoir instillé de la GA_3 $|^{14}C|$ dans la partie basale du pédoncule de très jeunes fruits de *Cerasus avium*, CRISTOFERI et FILITI (1982) observent une migration massive du traceur vers le fruit durant les 4 premiers jours de transport. Aucun mouvement basipète du ^{14}C dans la tige n'est observé, alors que le feuillage sus-jacent au point d'application reçoit une faible fraction de traceur. Après 9 jours de transport, la teneur en molécules $-^{14}C$ diminue spectaculairement dans les jeunes fruits, tandis que la radioactivité augmente dans le feuillage et l'apex de la tige.

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.

Les jeunes fruits de la 1e hampe fructifère de la Tomate exportent également de la GA_1 $|^3H|$ et des produits de son métabolisme vers tous les organes de la plante. Les molécules marquées sont surtout transportées dans le feuillage, en particulier dans les jeunes feuilles en voie de développement situées au-dessus du fruit donneur. Isolés de la plante, les fruits continuent à exporter des molécules tritiées hors du pédoncule ; toutefois les quantités de radioactivité rejetées diminuent au fur et à mesure que le fruit se développe (COUILLEROT, 1981, 1986).

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 de la 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).

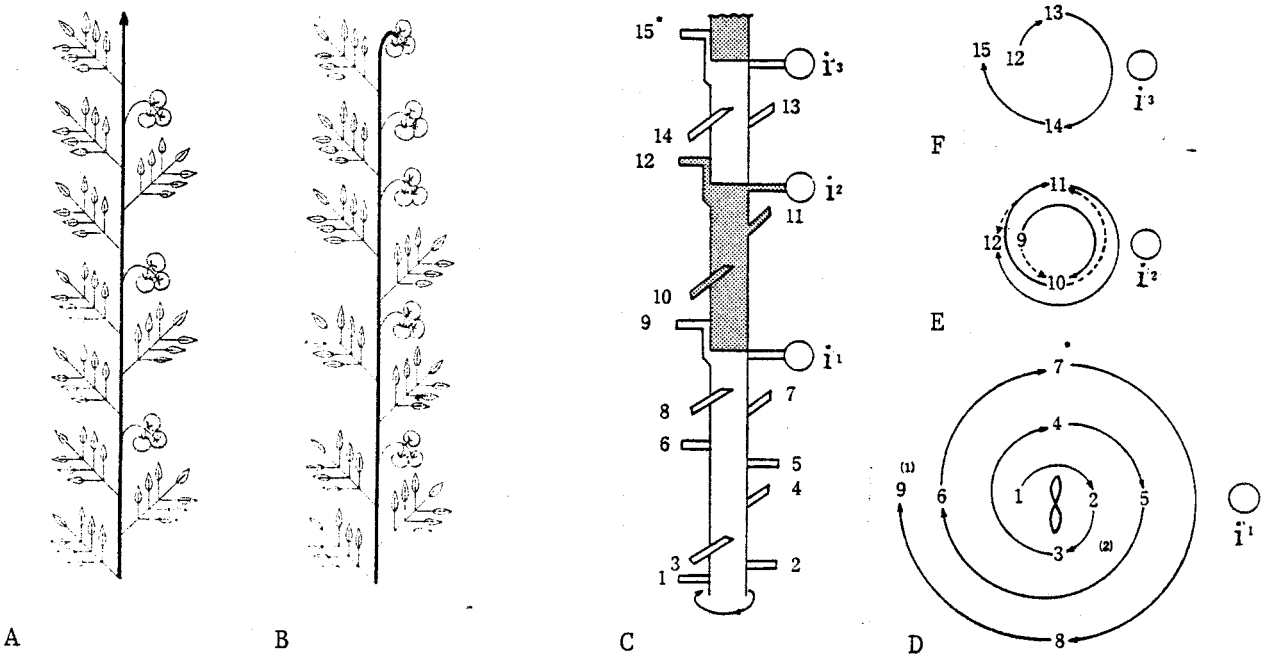


Figure 2 : Caractéristiques de la croissance indéterminée (A) et de la croissance déterminée (B) des tiges de Tomate (d'après RICK, 1978) et disposition des feuilles et des inflorescences sur la tige de plantes à croissance indéterminée (C, D, E, F ; d'après SHISHIDO et HORI, 1977).

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 (ou 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 2e axe sympodial , les feuilles F_{12}, F_{13}, F_{14} et F_{15} présentent une divergence de 90°, 180° et 90°.

ϑ : 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.

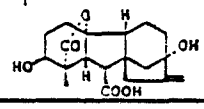
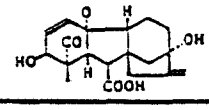
Molécule commercialisée	Activité spécifique		Fournisseur
	GBq mmol^{-1}	MBq mg^{-1}	
Gibbérelline A_1 (P.M. = 348,4)			
GA_1 |3,4 -^{3}H (N)| *a	1 147	3 289	. New England Nuclear, 575 Albany Street Boston, 02118 Massachussets
GA_1 |3,4 -^{3}H (N)| *a 	2 155	6 186	. Commissariat à l'énergie atomique,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

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)\|
·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

BU LILLE

Les gibbérellines sont diluées extemporanément dans de l'eau distillée (10 à 50 µl).

Lors de l'application des gibbérellines sur les feuilles, l'adjonction de Tween 20 (0,5 %) permet d'assurer un meilleur contact du produit avec l'épiderme poilu des folioles.

Le traitement des organes floraux est réalisé en déposant les gibbérellines dans le cône d'étamines des fleurs. L'instillation des gibbérellines dans les fruits est réalisée au niveau de la trace du style ou dans le pédoncule fructifère.

Les gibbérellines 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 le *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, HAMAMURA (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 organes floraux cultivés "in vitro"

Les gibbérellines radioactives sont déposées dans le cône d'étamines des fleurs. Elles sont aussi ajoutées dans la solution minérale de KNOP sur laquelle ces organes sont cultivées ; 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 (48 à 192 heures) puis congelés dans de la carboglace et conservés à -20° C ; ils sont ultérieurement lyophylisés 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 petits fragments, puis pulvérisés à l'aide d'un broyeur à bille. 10 mg de matière sèche sont placés dans un flacon à scintillation liquide. Le traceur est extrait pendant 24 heures à la température du laboratoire dans 1 ml de Lumasolve qui désagrège les tissus et piège le traceur ; 5 ml de liquide scintillant Lipoluma sont alors ajoutés.

Les mesures de radioactivité sont effectuées aux spectromètres à scintillation liquide LKB Rack Beta ou Beckmann 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).

La radioactivité dans les différentes parties des plantes est exprimée en becquerels (Bq) ou en désintégrations par minute (1 dpm = 60 Bq), mais aussi en pourcentage du traceur exporté hors de l'organe donneur. Afin de comparer la distribution des molécules marquées dans un type d'organe de taille variable, nous avons calculé dans la plupart des cas, l'index de marquage spécifique (Specific Labelling Index = SLI ; voir BEN GAD et al., 1979 et LEONARD et al., 1983). Le SLI représente la radioactivité d'un organe (exprimée en % de la radioactivité transportée dans la plante hors de l'organe donneur) divisée par la matière sèche de cet organe (exprimée en % de la matière sèche de la plante, l'organe donneur excepté). Le SLI élimine le facteur "taille des organes" et permet de mieux apprécier la capacité importatrice des organes de la plante. Si la distribution du traceur dans tous les organes (par unité de M.S.) était uniforme, le SLI serait de 1. Les valeurs de SLI supérieures ou inférieures à 1 indiquent par conséquent un transport préférentiel ou non vers certains organes.

B - Autoradiographies

Elles sont réalisées avec des tranches fines (2 mm d'épaisseur) de fruits ayant reçu la gibbérelline radioactive, ou avec leurs graines ; après récupération de ces dernières, nous éliminons la gangue mucilagineuse qui recouvre les téguments par frottement de chaque graine sur du papier filtre. Les graines sont coupées longitudinalement en 2 parties.

Les tissus sont appliqués sur film Kodirex durant une période variant de 2 mois à 6 mois (à - 20° C) ; après traitement des films (révélateur Kodak LX 24, fixateur Unifix) les autoradiographies obtenues permettent de localiser les traceurs aux différents niveaux du fruit ou des graines.

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 appliqué sur une plaque de gel de silice.

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 toutefois pas de récupérer la totalité des molécules marquées (COUILLEROT, 1986).

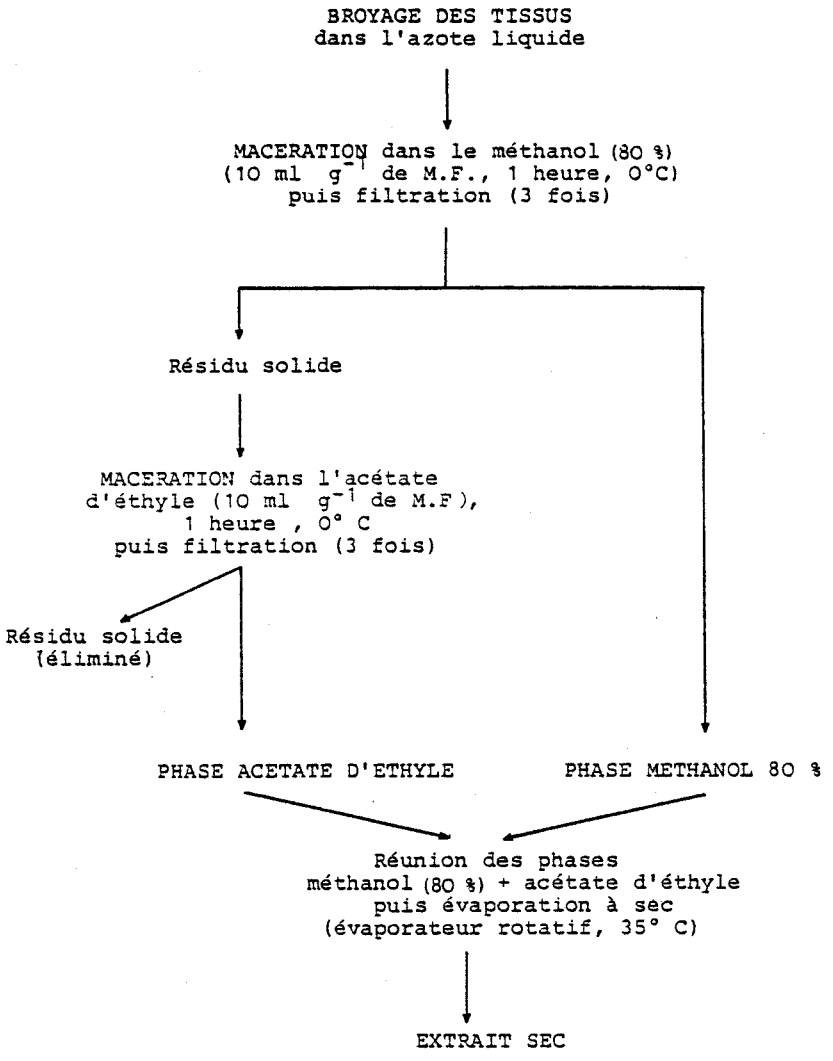


Figure 3 : Extraction des composés gibbérelliniques endogènes et exogènes des tissus de Tomate.

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 une plaque de gel de silice $60F_{254}$ Merck.

Le développement des chromatogrammes est réalisé dans les solvants isopropanol + ammoniaque + eau (80 - 0,05 - 19,95 ; V/V) et hexane + isopropanol + acide acétique (60 - 40 - 1 ; V/V).

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

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°). Le Rf et la fluorescence caractéristique des diverses gibbérellines sont résumés dans la figure 4.

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 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 par COUILLEROT (1986) lors de l'extraction de la gibbérelline A_1 tritiée du feuillage montrent que moins de 2 % du tritium présent dans l'extrait est retrouvé dans la fraction éthérée.

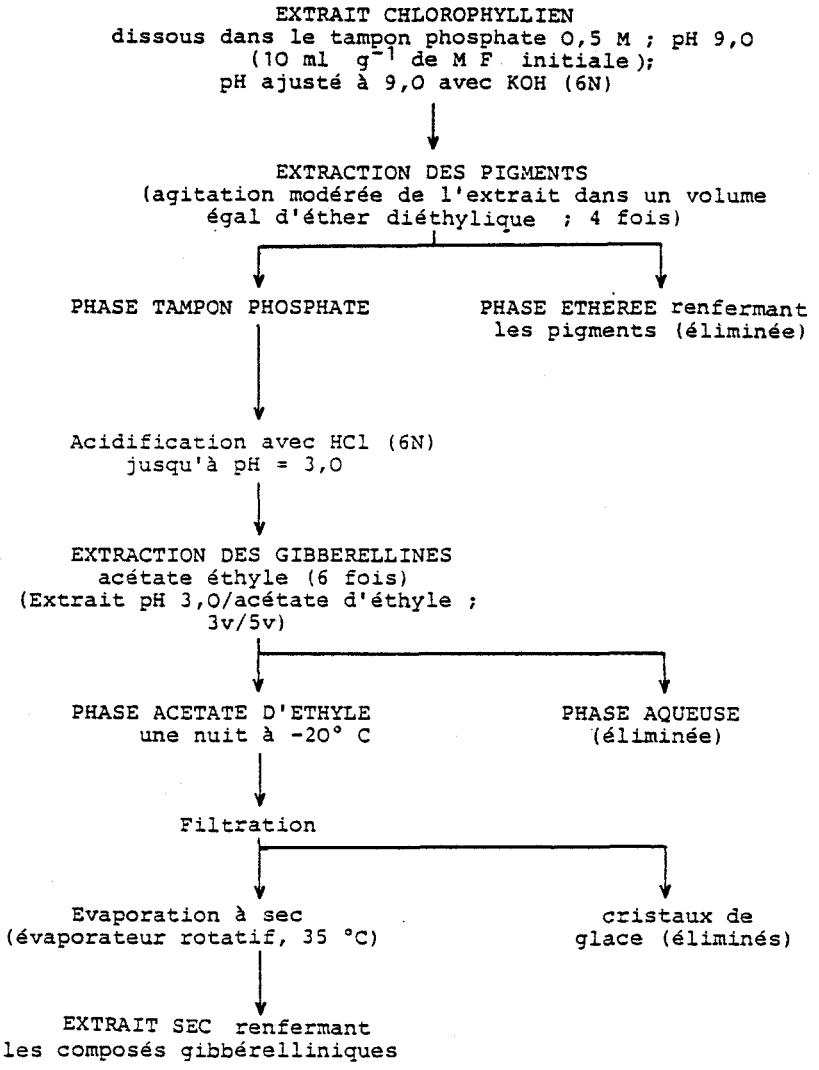


Figure 5:Séparation des composés gibbérelliniques et des pigments dans les extraits "méthanol(80%)" et "acétate d'éthyle".

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 introduites 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 Laitue cultivées en présence de l'extrait et du solvant chromatographiés, est alors mesurée.

RESULTATS

PREMIERE 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 2).

Une fraction importante de ces molécules quittant le pédoncule floral a un Rf correspondant à celui de la GA_1 (figure 6 a, b, e et f). Cultivées sur un milieu gélosé contenant de la GA_1 $|^3H|$, les fleurs importent des molécules marquées (tableau 2), dont plus de 50 % migrent au Rf de la GA_1 (figure 6c, 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 2 : 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 gélosépendant 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 2).

Les différentes pièces florales mais plus particulièrement le calice reçoivent des molécules tritiées en provenance du milieu de culture (tableau 3). La distribution de la

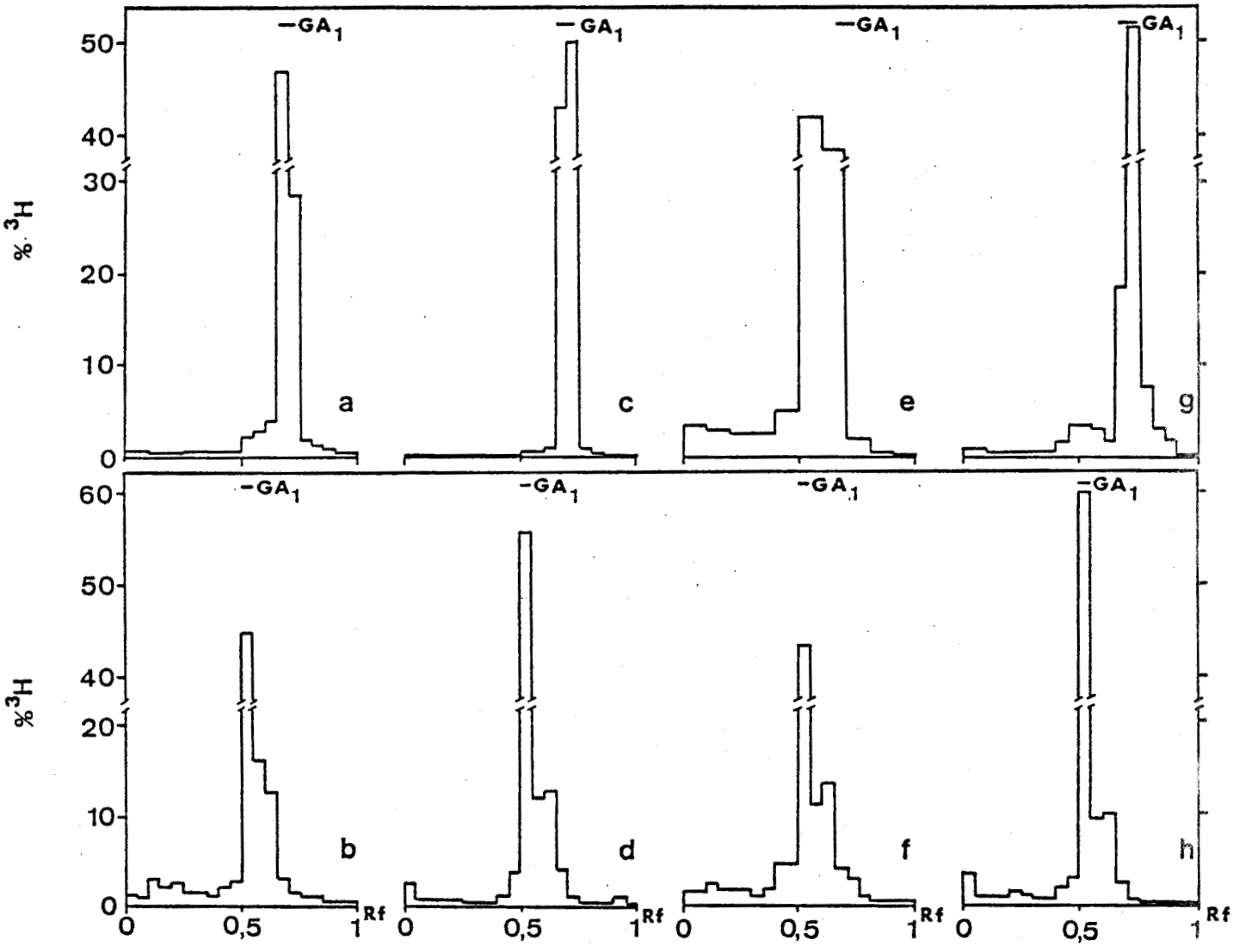


Figure 6 : Distribution sur plaque de gel de silice des molécules tritiées exportées ou importées par les fleurs de Tomate.

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)

BU LILLE

	Stade I (^{3}H importé : 62,5 ± 5,3 Bq)			Stade II (^{3}H importé 298,4 ± 34,5 Bq)		
	% du ^{3}H importé (n = 9)	Bq. mg^{-1} MS	*SLI*	% du ^{3}H importé (n = 32)	Bq. mg^{-1} MS	*SLI*
Calice	54,00 ± 7,49	23,1 ± 3,4	*1,80*	50,58 ± 4,35	41,9 ± 3,6	*1,35*
Corolle	11,22 ± 2,61	8,5 ± 2,2	*0,67*	22,62 ± 1,54	24,3 ± 1,6	*1,07*
Androcée	18,96 ± 3,54	6,8 ± 1,3	*0,52*	15,98 ± 1,45	9,3 ± 0,8	*0,41*
Gynécée	15,81 ± 2,78	12,2 ± 2,8	*0,91*	10,82 ± 1,76	19,5 ± 3,1	*0,86*

Tableau 3 : 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 et YI Y.B. (1986)
SLI : index spécifique de marquage

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 évaporé à sec. 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 4 et figure 7) : 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 7 b) et dans les étamines (figure 7 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 %)	369 (100 %)**

Tableau 4 : 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

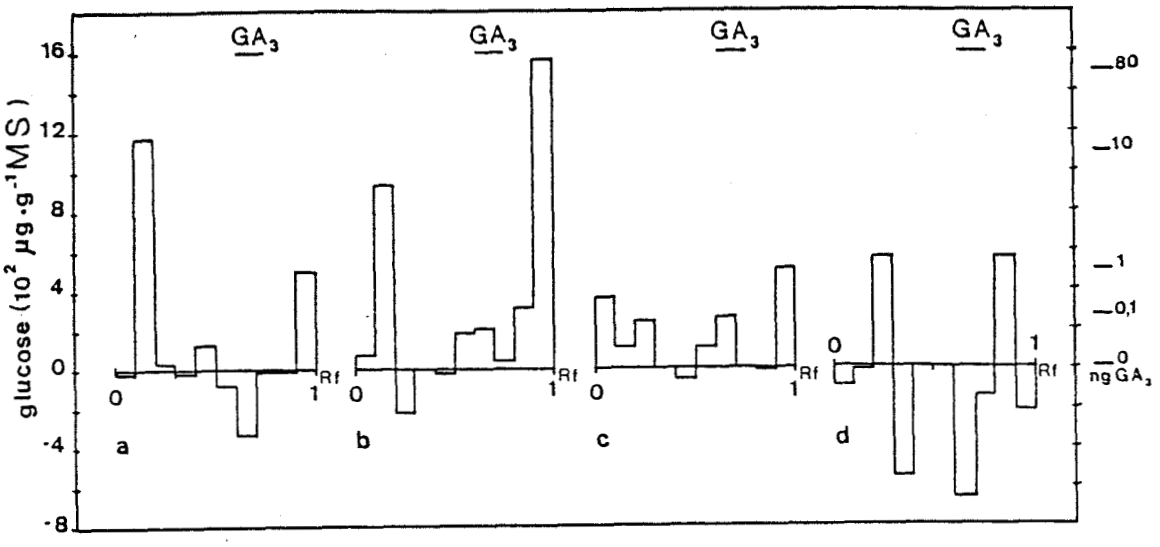


Figure 7 : Activité gibbérellinique dosée par le test "albumen d'Orge" dans le calice (a), dans la corolle (b), dans l'androcée (c) et dans le gynécée (d).
Les conditions expérimentales sont celles décrites dans le tableau 4 .

Le taux d' inhibiteurs de l'activité α-amylasique est important dans le gynécée (tableau 4) et au moins trois groupes de substances inhibitrices peuvent être notés (figure 7 d). Des résultats analogues sont obtenus avec le test "hypocotyle de Laitue" (YI, résultats non publiés).

b_2. Des molécules ayant une activité gibbérellinique sont exportées dans le milieu de culture (figure 8). 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.

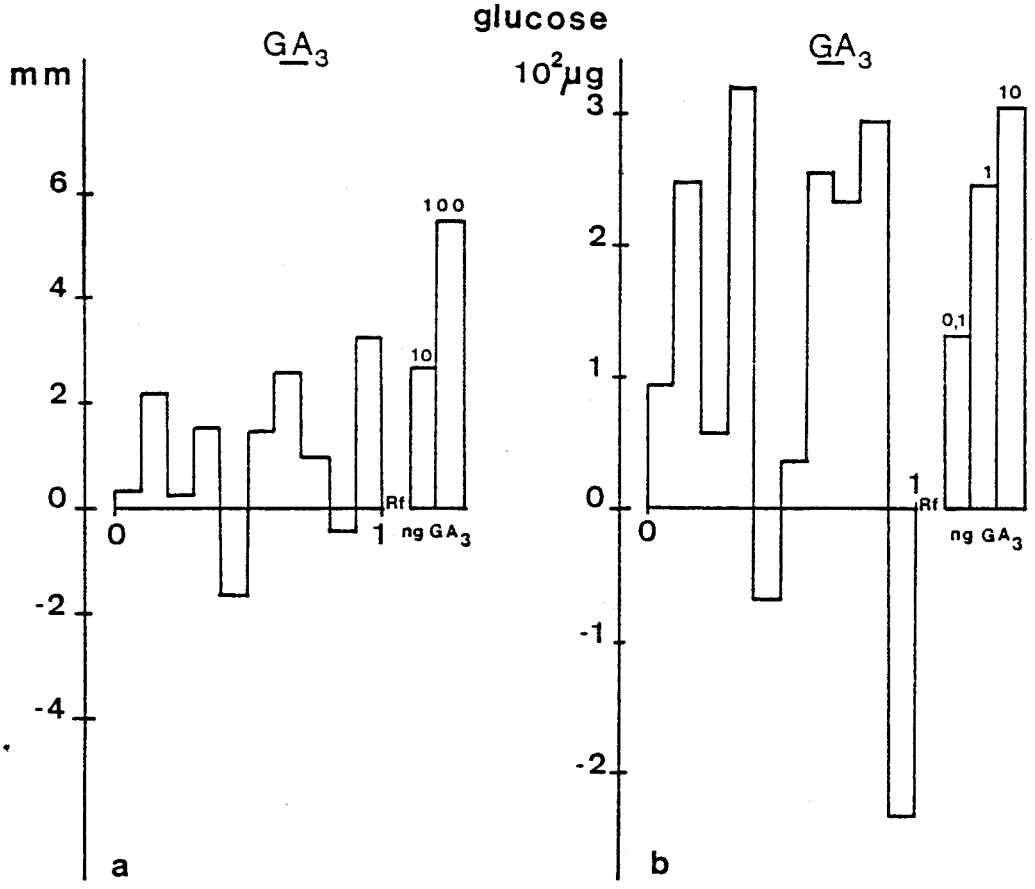


Figure 8 : Activité gibbérellinique dosée dans le milieu où sont cultivées 40 fleurs pendant 48 heures.

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).

BU LILLE

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 |^3H| 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 |^3H| (314 kBq) dans la couronne d'étamines (tableau 5). 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 donneurs	Radioactivité feuille		*SLI*	fleur		*SLI*
Organes receveurs	Bq. mg^{-1} MS	%		Bq. mg^{-1} MS	%	
A	3,03 ± 1,46	1,12	*1,24*	2,25 ± 0,33	0,46	*1,48*
B	2,18 ± 0,66	0,20	*1,11*	5,18 ± 1,05	0,59	*3,27*
C	2,31 ± 0,30	16,43	*1,20*	2,30 ± 0,58	18,34	*1,41*
D	6,01 ± 0,25	3,46	*2,93*	7,86 ± 1,85	5,93	*5,15*
E	3,20 ± 0,28	11,48	*1,75*	1,68 ± 0,41	9,49	*1,19*
F	1,00 ± 0,10	33,99	*0,57*	0,81 ± 0,11	28,77	*0,55*
G	3,01 ± 1,03	33,28	*1,81*	2,26 ± 0,60	36,38	*1,46*

Tableau 5 : *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)
SLI : index spécifique de marquage

b. Transport à partir des jeunes feuilles.

L'application de GA_1 | ^3H | sur une jeune feuille du sommet de plants de Tomate est suivie d'un transport descendant du traceur dans la tige, en direction du système racinaire (tableau 5). 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}).

C - Distribution des molécules -^{14}C dans les fleurs après l'application de GA_3 |^{14}C| sur les jeunes feuilles du sommet ou sur les racines

1. Conditions expérimentales

12, 4 µg de GA_3 |^{14}C| (activité spécifique 518.10^{-3} GBq $mmol^{-1}$) sont appliqués sur une jeune feuille du sommet (2,5 cm) ou absorbés par 2 racines de plantes qui portent des fleurs sur la 1e inflorescence. Après 2 jours de transport, les fleurs sont récoltées ; elles sont alors aux stades 8 jours environ avant anthèse, anthèse et 4 jours après anthèse. Les différentes pièces florales sont immédiatement séparées, congelées puis lyophilisées. Après détermination de la matière sèche, la teneur en molécules -^{14}C est mesurée.

2. Résultats

Quel que soit leur stade de développement, les fleurs sont importatrices de molécules -^{14}C en provenance des jeunes feuilles ou des racines donneuses de GA_3 |^{14}C| de Tomate. Si les fleurs reçoivent davantage de ^{14}C à partir des racines qu'à partir des jeunes feuilles, la distribution du ^{14}C dans les différentes pièces florales varie également en fonction du stade de développement des fleurs importatrices et le calice retient toujours une fraction notable du traceur qui se dirige vers les organes reproducteurs (tableau 6).

Organe donneur	Stade de développement des fleurs	Nombre de fleurs analysées	dpm mg^{-1} MS (% du ^{14}C de la fleur)				
			Fleur entière	Calice	Corolle	Androcée	Gynécée
Jeunes feuilles	I	9	27,2 ± 35,9 (100)	24,4 ± 4,2 (21,4) *0,84	17,7 ± 5,9 (28,6) Δ *0,56		80,8 ± 104,0 (49,9) *2,06
	II	10	16,7 ± 4,7 (100)	22,4 ± 5,8 (26,4) *1,31	17,8 ± 1,7 (20,7) *0,96	11,4 ± 1,2 (29,4) *0,72	22,3 ± 2,6 (23,5) *1,33
	III	10	30,0 ± 18,7 (100)	59,0 ± 59,8 (50,9) *1,94	13,2 ± 3,2 (9,1) *0,48	17,3 ± 9,5 (26,1) *0,78	20,5 ± 6,6 (13,9) *0,55
Racines	I	7	53,6 ± 35,4 (100)	103,1 ± 49,0 (53,4) *1,92	34,8 ± 8,7 (34,7) Δ *0,59		52,7 ± 15,9 (11,9) *0,86
	II	16	147,5 ± 71,9 (100)	184,5 ± 77,9 (50,2) *1,31	77,8 ± 36,0 (15,0) *0,77	71,5 ± 38,8 (29,2) *0,77	55,6 ± 8,7 (5,5) *0,38
	III	11	90,2 ± 44,6 (100)	137,5 ± 58,5 (60,0) *1,85	86,9 ± 30,9 (19,7) *1,16	35,4 ± 7,7 (9,7) *0,39	38,7 ± 4,6 (10,5) *0,40

Tableau 6 : Distribution de la radioactivité dans les différentes parties des fleurs de Tomate, 48 heures après l'application de 18,5 kBq (12.4 µg) de GA_3 |^{14}C| (activité spécifique : 518.10^{-3} GBq $mmol^{-1}$) sur une jeune feuille de l'apex (2,5)cm ou sur 2 racines secondaires.

Au moment de l'application, la tige hampe porte des fleurs qui sont au stade 8 jours avant l'anthèse (I), anthèse (II), et 4 jours après anthèse (III)

(m ± ES ; 0,05).

Δ au stade I, androcée et corolle sont soudés.

* *SLI : index spécifique de marquage*

BU LILLE

Après application de GA_3 $|^{14}C|$ sur les jeunes feuilles, les fleurs reçoivent davantage de composés $-^{14}C$ (par mg MS) 8 jours avant l'anthèse qu'à l'anthèse. L'importation est encore plus nette après l'anthèse. La teneur en molécules $-^{14}C$ est particulièrement élevée dans le gynécée au stade I, mais celle-ci diminue fortement aux stades ultérieurs. Les quantités de ^{14}C par mg MS restent relativement stables dans la corolle et l'androcée qui se développent.

Le calice constitue une zone de rétention nette des molécules $-^{14}C$ importées par l'inflorescence (50 à 60 %) après l'absorption de GA_3 $|^{14}C|$ par les racines. Les fleurs à l'anthèse sont particulièrement importatrices, les diverses pièces florales renferment des teneurs élevées de ^{14}C. Curieusement, la corolle est riche en ^{14}C lorsqu'elle se développe avant l'anthèse et à l'anthèse qu'au stade fermeture de la fleur (stade III). Après l'anthèse, les teneurs en ^{14}C dans le gynécée et l'androcée demeurent encore élevées.

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 7). 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 7 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 7 : 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).

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 7 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.

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

Tableau 8 : 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.

LILLE

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 8 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 8 B).

Dans les conditions décrites, le bourgeon axillaire de la 6e feuille se développe davantage lorsque les fleurs sont supprimées (tableau 8 C).

IV - REPERCUSSIONS 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 9) 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.

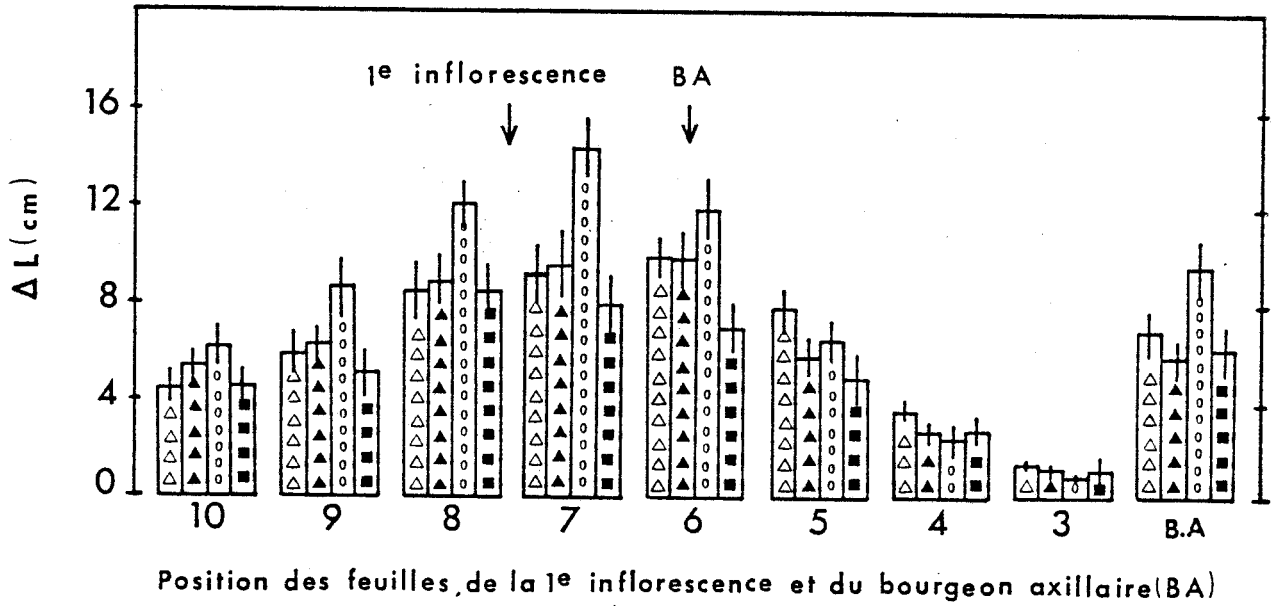


Figure 9 : Croissance des feuilles et du bourgeon axillaire de la 6e feuille (BA) de plants de Tomate, 5 jours après l'ablation des fleurs (△) ou après l'application de gélose (200 µl) (▲), de gélose + GA_3 (1 µg) (0) ou de gélose + CCC (1 µg) (■) sur le pédoncule de la 1e inflorescence privée de ses fleurs. (m ± ES ; 0,05, n =10).

D E U X I E M E P A R T I E

GIBBERELLINES ET PLANTES EN FRUCTIFICATION

Chez la Tomate, les jeunes fruits qui se développent sur la 1e hampe sont à la fois des organes exportateurs de GA_1 $|^3H|$ et importateurs de molécules tritiées appliquées sous la forme de GA_1 $|^3H|$ sur les jeunes feuilles ou les racines (COUILLEROT, 1981). Aussi, nous avons cherché à mettre en évidence des échanges éventuels entre les fruits et les fleurs, puis entre les fruits portés par des hampes différentes.

I - TRANSPORT DE LA GA_1 $|^3H|$ DANS DES PLANTES PRESENTANT UNE HAMPE FRUCTIFERE 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 $|3, 4\text{-}^3H(N)|$, (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.

Organes donneurs / Organes receveurs	(A) Fruit de la 1e hampe			(B) Fruit de la 2e hampe		
	% du ^3H exporté	dpm mg^{-1} MS	*SLI*	% du ^3H exporté	dpm mg^{-1} MS	*SLI*
Jeunes feuilles du sommet	0,25	477 ± 94	*1,47*	0,18	64 ± 26	*0,26*
4e très jeune hampe	0,15	472 ± 82	*1,36*	0,11	576 ± 110	*0,31*
T + F entre 3e et 4e hampe	4,01	534 ± 76	*1,44*	3,27	539 ± 73	*0,95*
3e jeune hampe (fleurs non ouvertes)	0,42	412 ± 71	*1,07*	0,48	571 ± 246	*1,33*
T + F entre 2e et 3e hampe	8,95	279 ± 31	*0,76*	5,32	384 ± 47	*0,83*
Fleurs de la 2e hampe (fleur donneuse exceptée pour les plantes B)	1,74	257 ± 27	*0,70*	← 1,42	521 ± 111	*0,82*
T + F entre 1e et 2e hampe	23,69	362 ± 48	*0,99*	29,24	716 ± 183	*1,34*
Fruits de la 1e hampe (fruit donneur excepté pour les plantes A)	← 9,36	341 ± 33	*0,92*	10,83	380 ± 77	*0,64*
T + F entre 1e hampe et racines	36,19	505 ± 56	*1,20*	37,82	686 ± 121	*1,27*
Racines	15,20	337 ± 105	*0,84*	11,30	405 ± 123	*0,66*

BU LILLE

Tableau 9 : 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

SLI : index spécifique de marquage

B - Résultats

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 9 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.

•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 9 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 9 B). La distribution des molécules marquées présente des analogies avec celle observée précédemment (tableau 9 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.

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 10 A et B).

. Le fruit donneur de la 1e hampe, approximativement à mi-développement (3 cm de diamètre), exporte davantage de radioactivité (254 kBq, soit 29,88 % du tritium appliqué) que le jeune fruit de 1,5 cm de diamètre (21,44 %). L'augmentation de la quantité de molécules -^{3}H se déplaçant dans la plante doit également être mise en relation avec le développement de nouveaux centres d'appel constitués par les jeunes organes végétatifs et fructifères (tableaux 9 A, 10 A).

La répartition du tritium dans ces plantes plus âgées est sensiblement modifiée (tableau 10 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 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 10 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

Organes donneurs / Organes receveurs	(A) Fruit de la 1e hampe			(B) Fruit de la 2e hampe		
	% du ^3H exporté	dpm mg^{-1} MS	*SLI*	% du ^3H exporté	dpm mg^{-1} MS	*SLI*
Jeunes feuilles du sommet	0,22	478 ± 156	*2,00*	0,01	890 ± 334	*0,14*
5e hampe (jeunes fleurs)	0,11	470 ± 202	*1,83*	0,04	571 ± 328	*0,80*
T + F entre 4e et 5e hampe	2,61	460 ± 304	*2,04*	0,53	392 ± 88	*0,62*
4e hampe (fleurs non ouvertes)	0,31	319 ± 94	*1,07*	0,47	1935 ± 1001	*3,01*
T + F entre 3e et 4e hampe	10,83	501 ± 195	*1,65*	3,91	590 ± 474	*0,87*
Fleurs de la 3e hampe (à l'anthèse)	4,63	413 ± 208	*2,47*	0,34	599 ± 255	*1,03*
T + F entre 2e et 3e hampe	15,17	328 ± 152	*1,00*	14,66	747 ± 351	*0,98*
Fruits de la 2e hampe (fruit donneur excepté pour les plantes B)	5,37	200 ± 55	*0,52*	← 19,22	4676 ± 1294	*4,64*
T + F entre 1e et 2e hampe	19,36	332 ± 85	*1,04*	21,61	653 ± 154	*1,08*
Fruits de la 1e hampe (fruit donneur excepté pour les plantes A)	← *	*		5,82	292 ± 31	*0,35*
T + F entre 1e hampe et racines	33,97	386 ± 99	*1,29*	31,56	1074 ± 241	*1,68*
Racines	7,40	120 ± 52	*0,38*	1,77	67 ± 33	*0,09*

BU LILLE

Tableau 10 : Distribution de la radioactivité dans les 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

SLI : index spécifique de marquage

racinaire retient peu de radioactivité. Les jeunes feuilles et les inflorescences sus-jacentes au fruit donneur présentent toujours des teneurs en molécules tritiées importantes. Toutefois si on considère les SLI que nous avons calculés, les plus jeunes organes du sommet de la plante reçoivent moins de radioactivité qu'à partir des fruits plus développés de la 1e hampe (tableau 10 A). Par contre les jeunes fleurs de la 4e inflorescence sont nettement plus importantes que les fleurs à l'anthèse de la 3e inflorescence. Les autres jeunes fruits de la 2e hampe exportatrice sont exceptionnellement riches en traceur ($4\ 676 \pm 1\ 294$ 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 9, 10) 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 pots 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 11). 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 11 : 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).

III - EXPORTATION DE GIBBERELLINES ENDOGENES PAR LES FRUITS

A - Conditions expérimentales

18 fruits (15 ± 5 mm de diamètre) sont récoltés sur la 1e hampe fructifère. Chaque fruit est cultivé sur 7,5ml de la solution minérale de KNOP pendant 48 heures (24° C, 16 h de lumière, 23 W m^{-2}). Le contact du fruit avec le milieu est limité au pédoncule fructifère.

Les milieux de culture sont alors rassemblés, desséchés, lyophilisés et chromatographiés. Les gibbérellines rejetées dans le milieu de culture sont mises en évidence grâce au "test Laitue".

B - Résultats

Des molécules stimulant ou inhibant l'élongation des hypocotyles de Laitue quittent les fruits cultivés sur la solution minérale de KNOP (figure 10). 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.

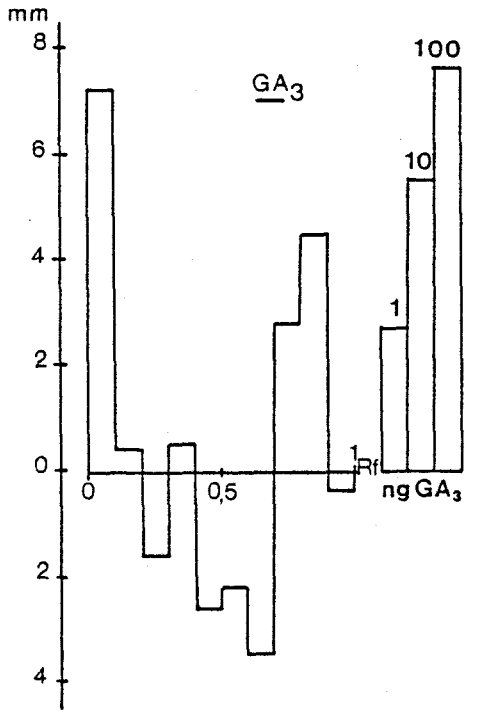


Figure 10 : Activité gibbérellinique dosée par le test "hypocotyle de Laitue" dans le milieu liquide sur lequel 18 jeunes fruits ont été cultivés. Le pédoncule de chaque fruit (15 ± 5 mm de diamètre) reste en contact 2 jours avec 7,5 ml de la solution minérale de KNOP (16 h de lumière, 24° C, 23 W m^{-2}). 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 .

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

A - Distribution dans les fruits

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

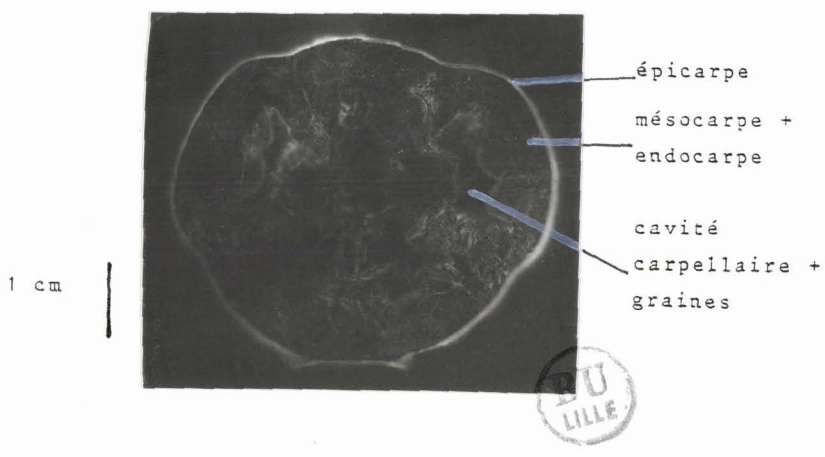
a. Protocole expérimental

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-^{14}C| (activité spécifique: 518.10^{-3} GBq. $mmol^{-1}$) est instillée dans 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 auto-radiographies mettent en évidence une accumulation du ^{14}C dans la zone épidermique du fruit (figure 11). 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.



BU LILLE

Figure 11 : 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).

Les comptages réalisés après 4 jours de migration de la GA_3 |^{14}C| confirment les observations antérieures (tableau 12). Au stade vert-mûr, la rétention est importante au niveau de l'épicarpe (tableau 12 A), mais environ 78,5 % des molécules - ^{14}C sont des métabolites de la GA_3 |^{14}C| (figure 12 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 12 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 12 A) essentiellement sous la forme d'un métabolite de la GA_3 |^{14}C| migrant au Rf 0,85 (figure 12 a). Les graines, peu radioactives, renferment près de 32 % de molécules - ^{14}C migrant au Rf de la GA_3 (tableau 12 A et figure 12 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 12 A, figure 12 d et c).

Lorsque le fruit est parfaitement rouge (tableau 12 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 13 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 13 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 13 b). Le placenta du fruit, riche en métabolites marqués (figure 13 e),

		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
	SLI	*25,78*	*1,69*	*0,10*	*0,56*	*1,01*	*0,13*
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
	SLI	*62,69*	*0,20*	*0,02*	*0,38*	*0,22*	*0,03*

Tableau 12 : Distribution de la radioactivite 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.
SLI : index spécifique de marquage

BU LILLE

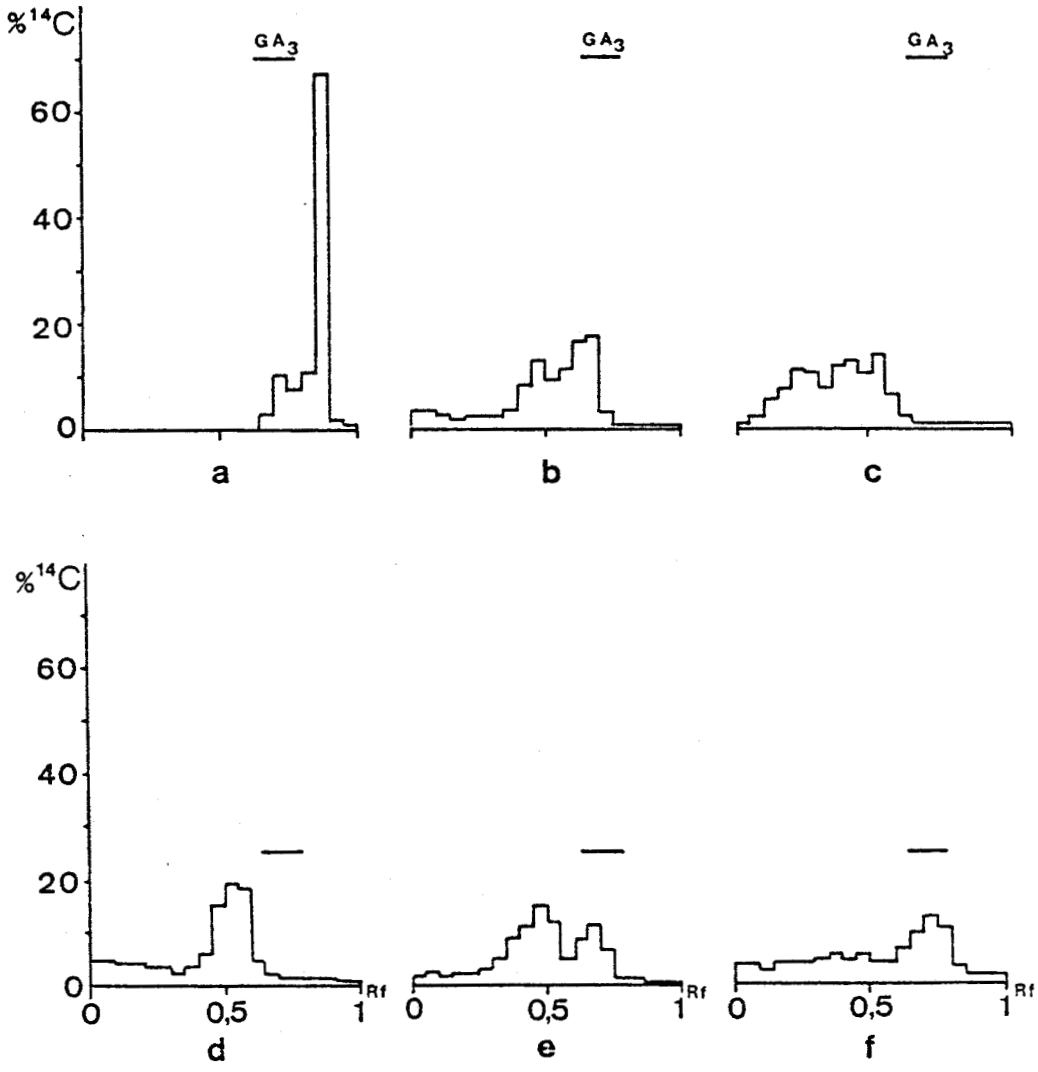


Figure 12 : Distribution sur plaque de gel de silice 60 F_{254} Merck, des molécules - ^{14}C extraites des différentes parties des fruits de Tomate au stade vert-mûr.

Le traitement des fruits est décrit dans le tableau 12 (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.

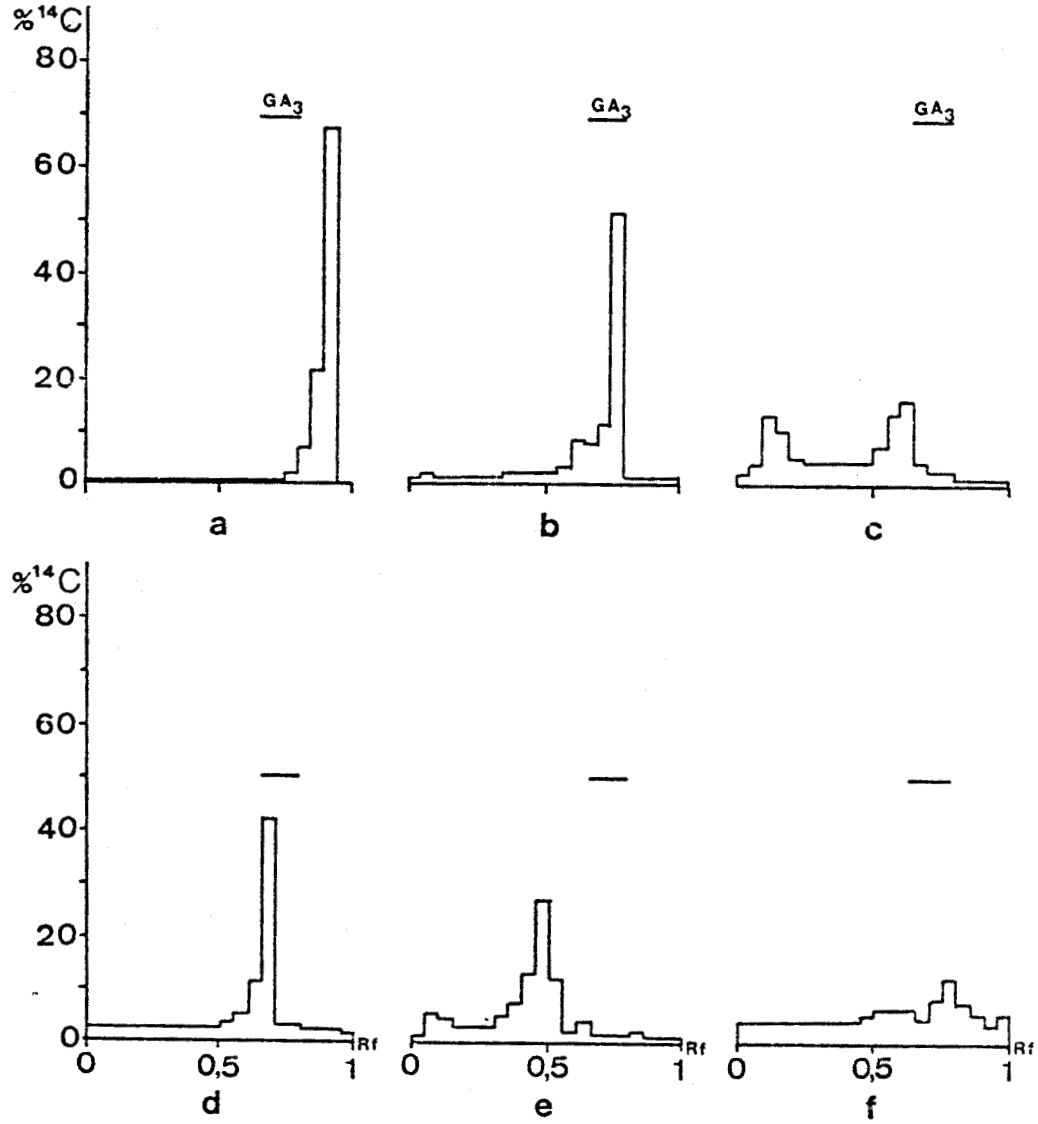


Figure 13 : Distribution sur plaque de gel de silice 60 F_{254} Merck, des molécules - ^{14}C extraites des différentes parties des fruits de Tomate au stade rouge intense.

Le traitement des fruits est décrit dans le tableau 12 (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.

semble céder aux carpelles des molécules marquées (tableau 12 B) dont environ 48 % migrent au Rf de la GA_3 (figure 13 d). Les graines renferment toujours peu de molécules - ^{14}C dont 24 % seulement ont le Rf de la GA_3 (figure 13 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 14 A) ou rouges (figure 15 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 14 B) et surtout les tissus placentaires (figure 14 E) sont très riches en composés gibbérelliniques. Ces derniers sont en faible quantité dans les carpelles (figure 14 D), les graines (figure 14 F) et surtout dans le mésocarpe et l'endocarpe qui

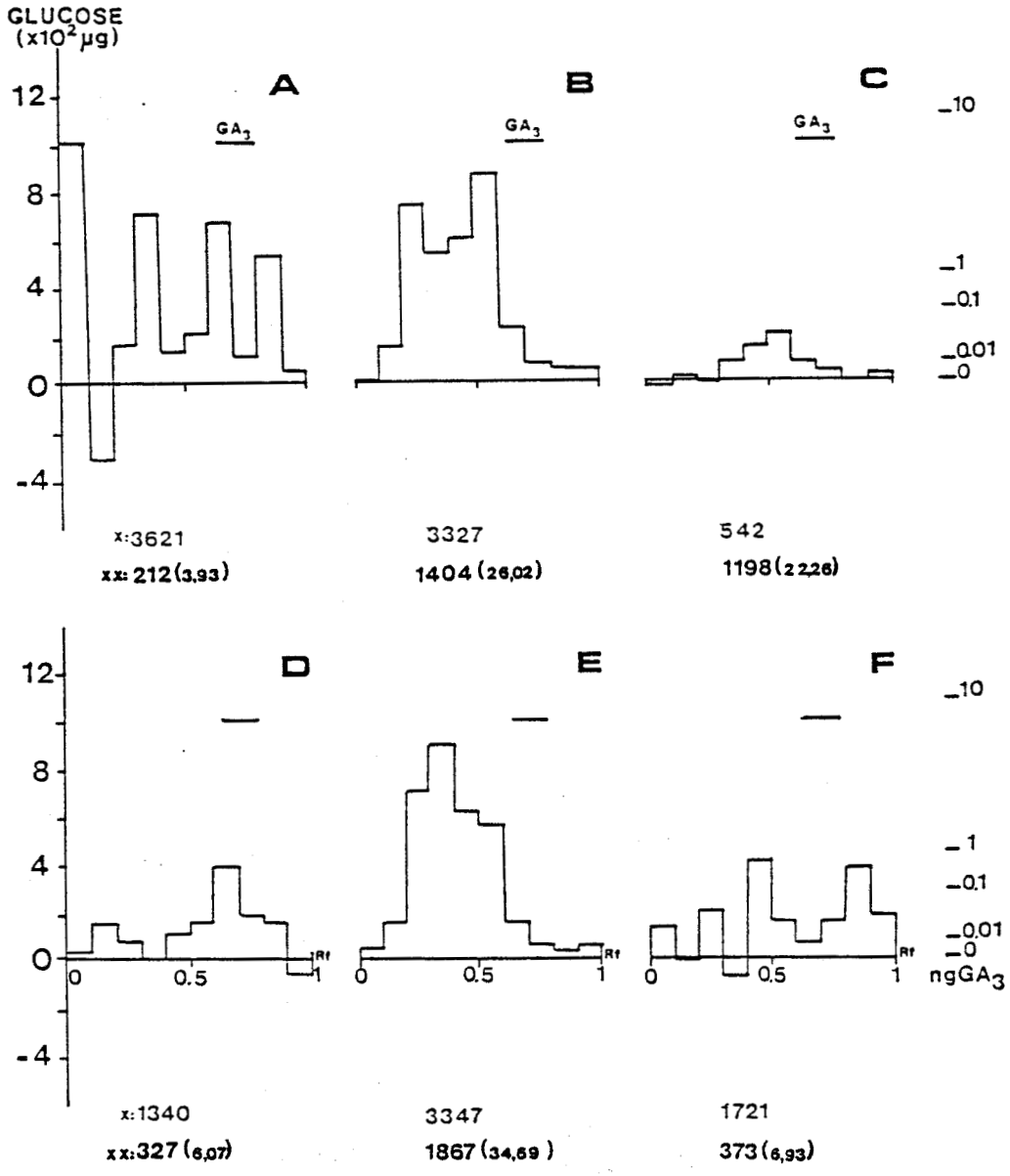


Figure 14 : Activité gibbérellinique dosée grâce au test "Albumen d'Orge" dans les différentes parties de fruits de Tomate récoltés au stade vert-mûr :

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).

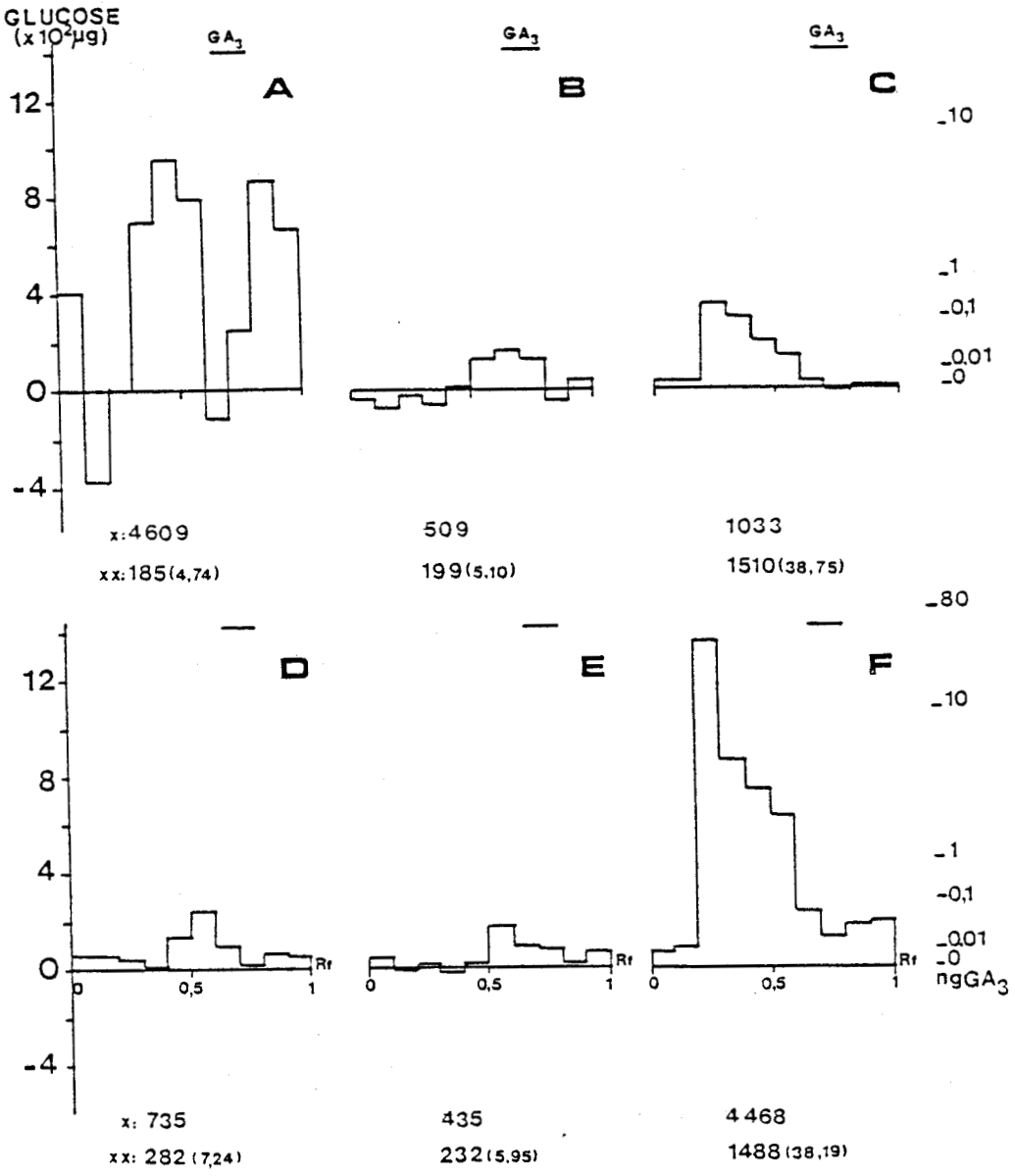


Figure 15 : Activité gibbérellinique dosée grâce au test "Albumen d'Orge" dans les différentes parties de fruits de Tomate récoltés au stade rouge intense :

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 22,26 % de l'activité gibbérellinique du fruit (figure 14 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 15 C). Les graines, en accumulant 38,19 % des composés gibbérelliniques du fruit (figure 15 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 12). L'épicarpe (figure 15 B), les carpelles (figure 15 D) et la zone placentaire (figure 15 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 16). 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).

Figure 16 : 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 11).
Autoradiographie sur film Kodirex (exposition: 2 mois à -20° C).

Le comptage de la radioactivité confirme les résultats obtenus avec la technique d'autoradiographies : les téguments renferment plus de la moitié du ^{14}C présent dans la graine (tableau 13).

	cpm graine $^{-1}$	cpm mg $^{-1}$ MS	% du ^{14}C de la graine	*SLI*
Embryon	220	313	20,23	*0,89*
Albumen	235	123	21,66	*0,35*
Téguments	631	1261	58,09	*3,60*

Tableau 13 : Distribution de la radioactivité dans les graines de Tomate.
Les 10 graines disséquées pour les comptages, proviennent de fruits de stade vert-mûr dont le pédoncule a reçu 48 heures auparavant 55,5 kBq (37,2 µg) de GA_3 |^{14}C| (activité spécifique : 518 10^{-3} GBq $mmol^{-1}$).
SLI : index spécifique de marquage

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 14). 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	*SLI*
Embryon	39	37	5,11	*0,14*
Albumen	157	130	20,31	*0,50*
Téguments	574	820	74,57	*3,17*

Tableau 14 : 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) les fruits ont reçu 370 kBq (59,8 ng) de GA_1 $|^3H|$, (activité spécifique : 2 155 GBq $mmol^{-1}$).
SLI : index spécifique de marquage.

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 17).

Figure 17 : Distribution de la radioactivité dans les graines de Tomate récoltées dans des fruits ayant reçu de la GA_1 $|^3H|$ (cf légende du tableau 14)
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 18 A, B et C). Les pics d'activité dans les différentes parties de la graine ont des Rfs variables; la présence de molécules stimulatrices de l'α-amylase migrant

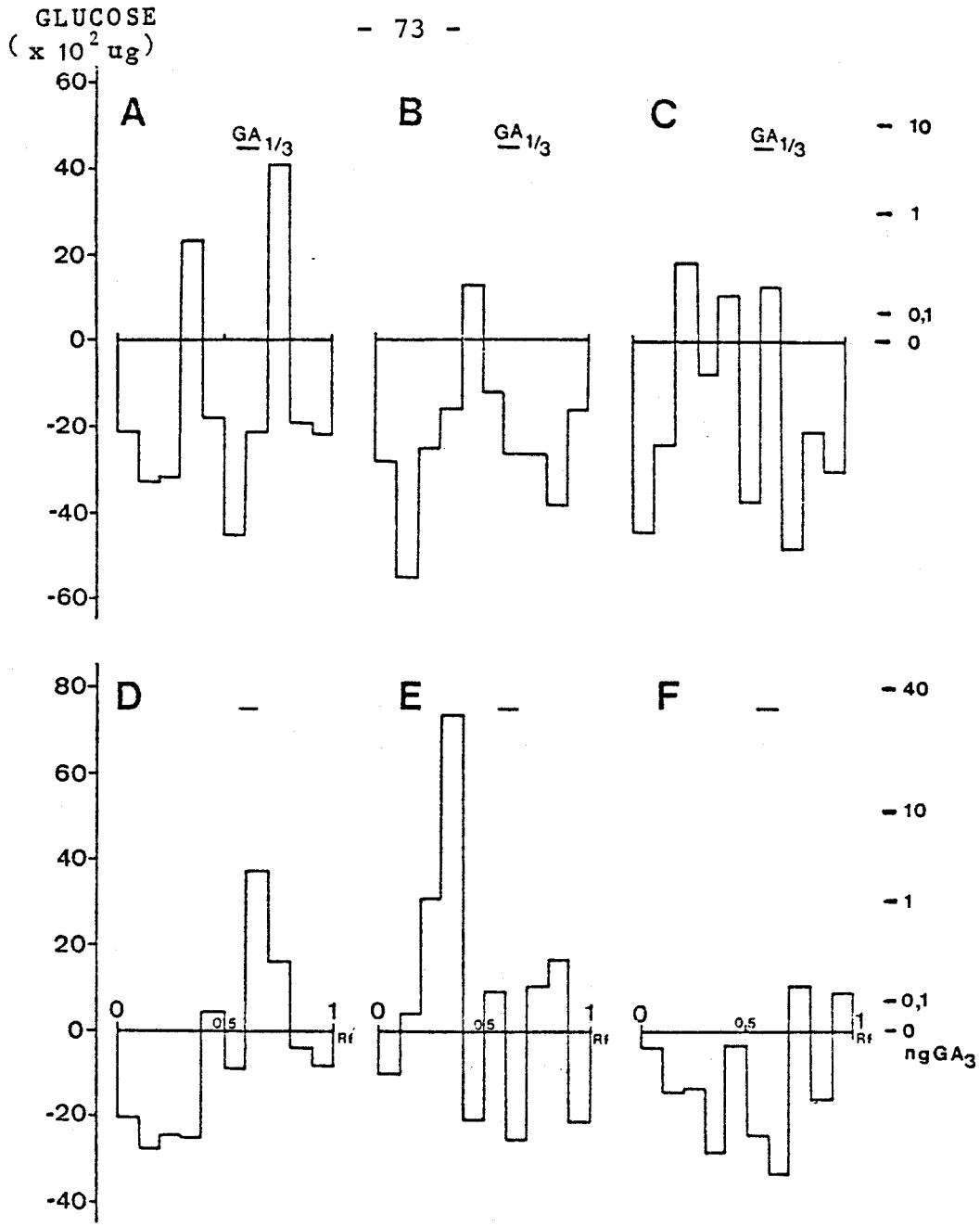


Figure 18 : Activité gibbérellinique dosée grâce au test "Albumen d'Orge" dans les différentes parties de graines de Tomate.

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 14)
  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 18 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 18, D, E et F). Elle est particulièrement importante dans l'albumen (figure 18 E) alors que les téguments en renferment moins que les téguments des graines témoins (figure 18 F et C). Seul l'embryon renferme une teneur suffisamment importante en molécules migrant au Rf du $GA_{1/3}$ pour stimuler l'activité α-amylasique de l'Orge (figure 18 D). L'inhibition de l'enzyme est moindre dans chaque partie de ces graines (figure 18, D, E et F). L'ensemble des résultats obtenus semble indiquer que les molécules tritiées abondantes dans les téguments, (tableau 14) ne sont plus des composés gibbérelliniques activateurs de l'α-amylase.

TROISIEME 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 (12 ou 59,8 ng) de GA_1 |^{3}H| (activité spécifique: 2 155 GBq $mmol^{-1}$), respectivement dans le pédoncule et au niveau de la trace du style des fruits 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 15). 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

Tableau 15 : 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 14).

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 16 A).

Sur un milieu plus riche en éléments minéraux (HOAGLAND et SNYDER x 3) ; tableau 16 B) le nombre et la longueur des racines sont augmentés chez les plantules issues de graines "tritiées 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 $\|^3H\|$"
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)

Tableau 16 : 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 $\|^3H\|$ (cf. tableau 14).
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)

BU LILLE

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). 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.

			Longueur en cm			
	Eléments minéraux	Nombre de plantules	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 17 : Croissance des plantules de Tomate provenant de graines de fruits ayant reçu 370 kBq (59,8 ng) de GA_1 |^{3}H| (cf tableau 14).

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 17). 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 17).

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 |^{3}H| (tableau 18).

		Radioactivité : dpm mg^{-1} MS (% du ^{3}H de la plantule)				
	Eléments minéraux *Δn plantules*	Jeunes feuilles vraies	1e entrenoeud	Feuilles cotylédonaires	Hypocotyle	Racines
A	(x 1) *Δ 15*	36 (6,86 %) ** 1,16*	26 (1,63 %) ** 0,33*	25 (41,71 %) ** 0,31*	31 (23,94 %) ** 1,02*	45 (25,83 %) ** 1,46*
	(x 3) *Δ 22*	44 (12,14 %) ** 1,29*	22 (1,32 %) ** 0,63*	29 (41,04 %) ** 0,35*	24 (15,83 %) ** 0,72*	53 (29,64 %) ** 1,58*
B	(x 1) *Δ 13*	82 (14,65 %) ** 1,40*	13 (0,93 %) ** 0,22*	76 (59,97 %) ** 1,30*	29 (10,35 %) ** 0,49*	43 (14,08 %) ** 0,75*
	(x 3) *Δ 16*	53 (14,58 %) ** 1,63*	10 (1,09 %) ** 0,30*	24 (33,71 %) ** 0,75*	28 (21,27 %) ** 0,85*	53 (29,33 %) ** 1,64*

Tableau 18 : Distribution de la radioactivité dans les plantules issues de graines provenant de fruits ayant reçu 370 kBq (59,8 ng) de GA_1 |^{3}H| (cf tableau 14).

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

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

Les graines sont mises à germer 5 jours à l'obscurité (23 ± 1° C). Les plantes 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 17) ; (16 heures de lumière, 23 W m^{-2} ; 23 ± 1° C).

**SLI : index spécifique de marquage*

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 deuxième partie, § IV, .A) : les plantules issues de graines "traitées GA_1 |^3H|" dépourvues ou non de téguments présentent en effet des teneurs similaires en traceur (170 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 17) n'est pas occasionnée par une rétention accrue de molécules tritiées par mg de matière sèche (tableau 18). 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 19). Chez des plantules de 22 jours

	% de radioactivité	cpm mg^{-1} MS	*SLI*
2 jeunes feuilles vraies	23,16	73	*0,97*
1e entrenoeud	5,77	70	*0,93*
Feuilles cotylédonaires	22,88	65	*0,87*
Hypocotyle	11,35	63	*0,83*
Racines	36,81	91	*1,21*

Tableau 19 : 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).
SLI : index spécifique de marquage

cultivées sur la solution minérale (x 1) par exemple, une fraction du tritium mesuré au 13e jour (tableau 18) 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 19).

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.

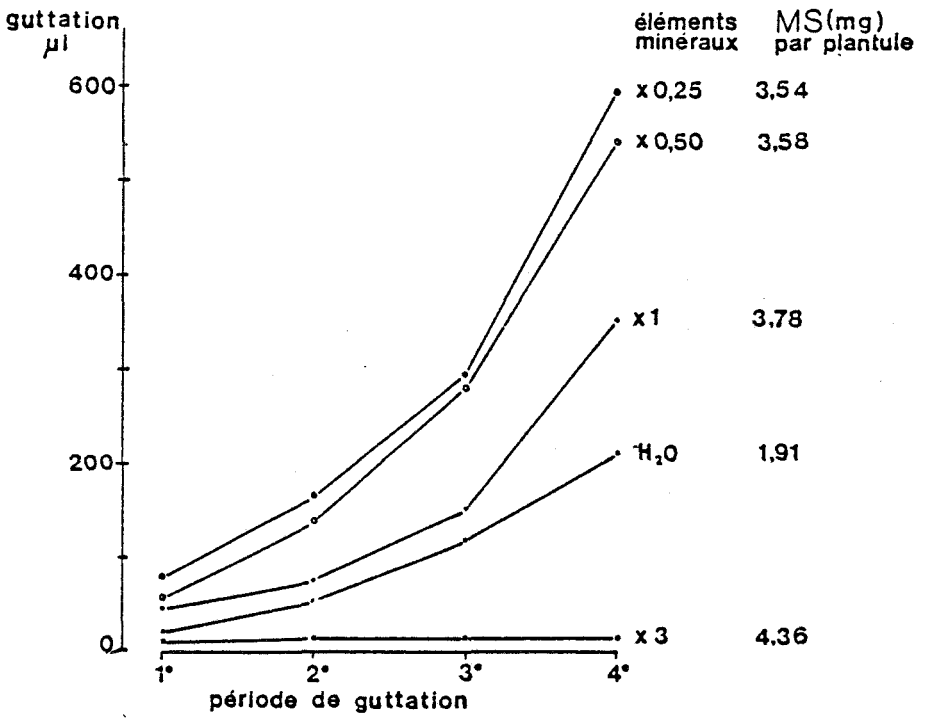


Figure 19 : Détermination du volume de liquide émis au cours de 4 périodes de guttation par les pointes foliaires de 24 plantules.
Les graines mises à germer 5 jours à l'obscurité (23 ± 1° C) sont cultivées sur de l'eau distillée ou la solution nutritive de HOAGLAND et SNYDER dont la concentration en 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 19). 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.

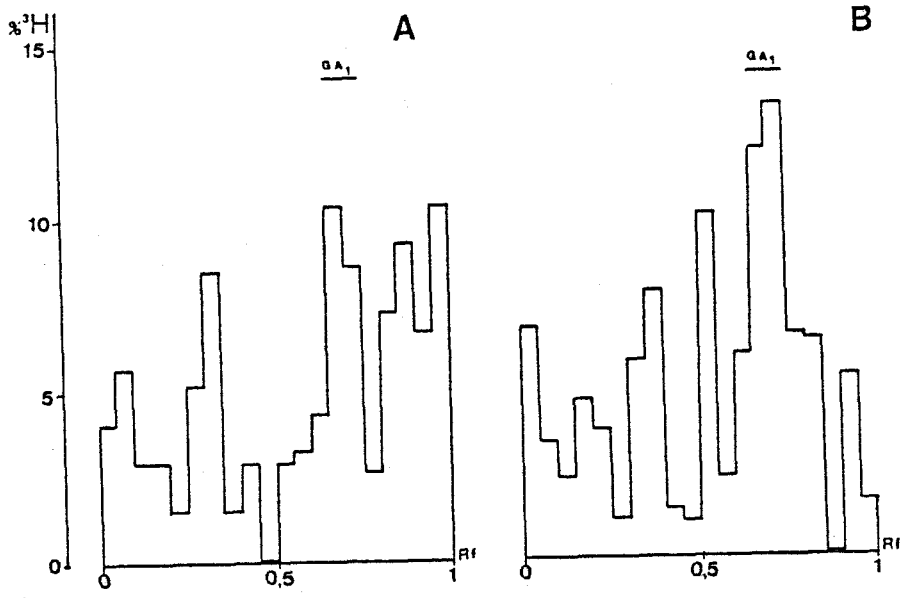


Figure 20 : Distribution sur plaque de gel de silice (60 Merck F_{254}) des molécules tritiées présentes dans le liquide de guttation. Les gouttelettes émises par les pointes des feuilles cotylédonaires et des 1e et 2e jeunes feuilles de 15 plantules sont récoltées chaque matin vers 9 heures pendant 3 périodes de guttation. Les plantules proviennent de graines de fruits ayant reçu 370 kBq (59,8 ng) de GA_1 $|^3H|$ (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 20). De nombreux métabolites y sont décelés, mais dans le liquide émis par les plantules issues respectivement de graines intactes et décortiquées, environ 19 % (figure 20 A) et 25 % (figure 20 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.

QUATRIEME PARTIE

REJET RACINAIRE DE GIBBERELLINES

I - PAR LES JEUNES PLANTULES ISSUES DE GRAINES PRELEVEES DANS DES FRUITS AYANT RECU DE LA GA_1 $|^3H|$.

A - Protocole expérimental

Les 34 plantules utilisées sont cultivées dans les conditions expérimentales décrites dans la troisième partie (paragraphe I, A et légende du tableau 19).

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 21). La radioactivité décelée dans le milieu nutritif représente 0,46 % du tritium mesuré dans les plantules.

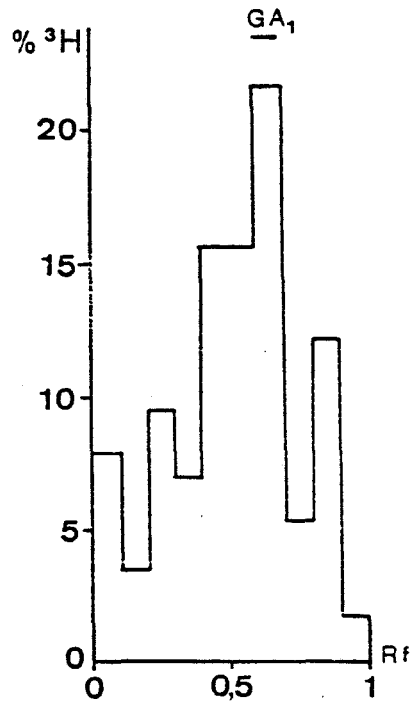


Figure 21 : Distribution sur plaque de gel de silice (60 F_{254}) des molécules tritiées retrouvées dans la solution minérale de HOAGLAND et SNYDER.
34 jeunes plantules provenant de graines récoltées dans des fruits ayant reçu 74 kBq (12 ng) de GA_1 $|^3H|$ (activité spécifique: 2 155 GBq $mmol^{-1}$) 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).

II - PAR DES PLANTES AU STADE DIX-ONZE 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 Rfs 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 cm^3 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

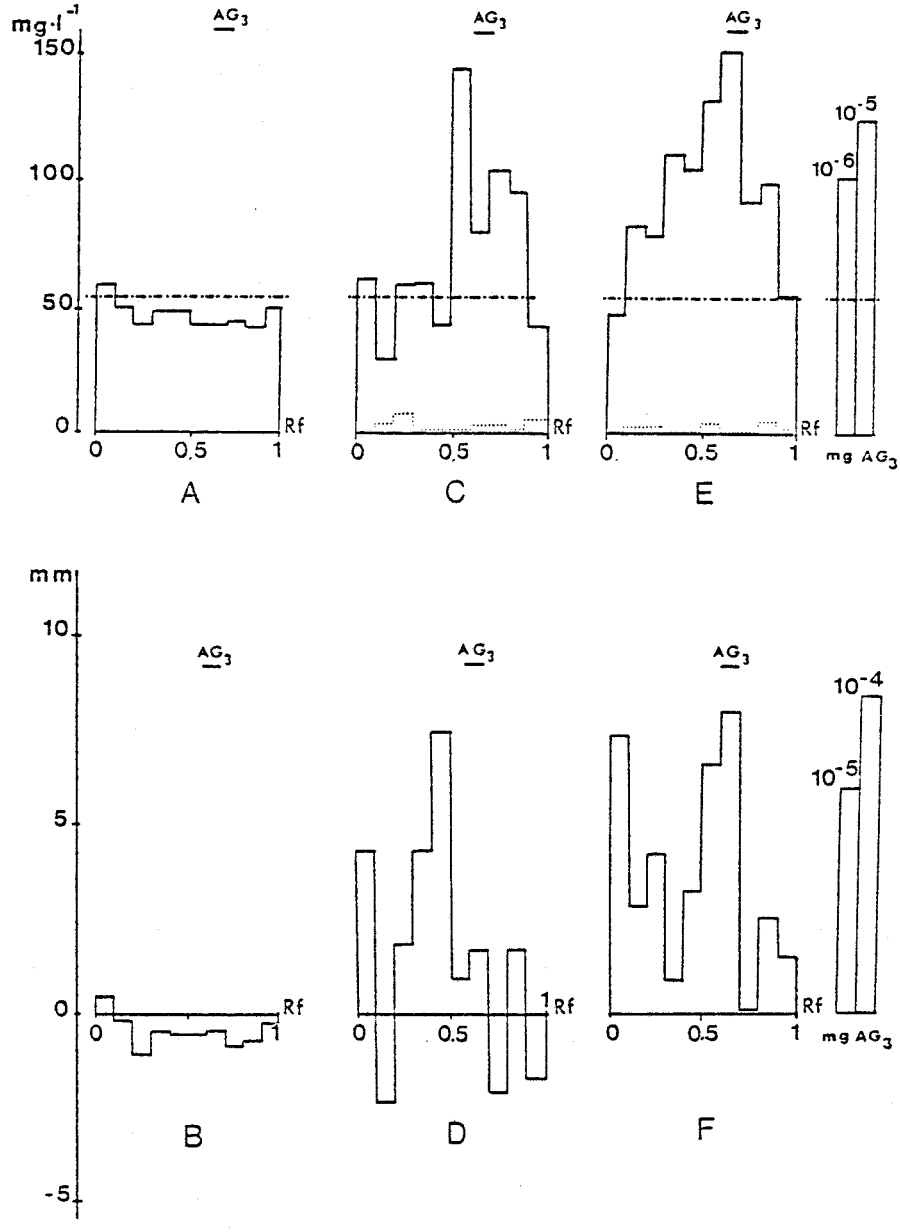


Figure 22 : Activité gibbérellinique dosée par les tests "albumen d'Orge" (A, C et E) et "Laitue" (B, D et F) dans la solution nutritive avant mise en culture des plants de Tomate (A et B) et après 7 jours de culture (C, D, E, F).

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).

BU LILLE

(figures 22 A et 22 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 22 C) et l'élongation des hypocotyles de Laitue (figure 22 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 (figure 22 E et 22 F). 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 23).

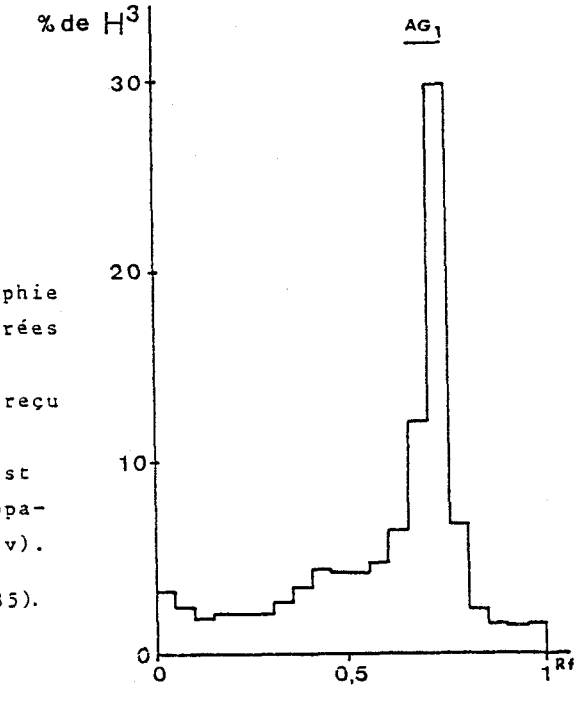


Figure 23 : Mesure de la radioactivité après chromatographie sur gel de silice 60 F_{254} des molécules libérées pendant 7 jours dans la solution nutritive par les racines de 6 plants de Tomate ayant reçu 10 ng de GA_1 $|^3H|$ sur 3 jeunes feuilles. La radioactivité totale avant chromatographie est de 10 049 dpm (Solvant de migration : isopropanol + ammoniaque + eau; 80 - 0,05 - 19,95:v/v).

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

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 - CHEZ LA TOMATE AU STADE FLORAISON, LES JEUNES FEUILLES DONNEUSES DE GA_1 $|^3H|$, EXPORTENT DES MOLECULES TRITIEES DANS L'ENSEMBLE DE LA PLANTE. CES MOLECULES SONT EXTREMEMENT MOBILES DANS LA PLANTE ET NE PRESENTENT PAS DE TRANSPORT POLARISE (COUILLEROT ET YI, 1986). AINSI, LES JEUNES FEUILLES DE PLANTES AU STADE VEGETATIF (COUILLEROT ET BONNEMAIN, 1978 b ; COUILLEROT, 1986), AU STADE FLORAISON (COUILLEROT ET YI, 1986), OU AU STADE FRUCTIFICATION (COUILLEROT, 1981) SONT TOUJOURS EXPORTATRICES DU TRACEUR APPLIQUE SOUS FORME DE GA_1 $|^3H|$.

1. Lorsque les plantes présentent des fleurs au stade anthèse sur la 1e inflorescence, l'application de GA_1 $|^3H|$ sur les jeunes feuilles du sommet (3 ± 0.5 cm de longueur) est suivie d'un transport descendant dans la tige en direction du système racinaire (tableau 5). Celui-ci renferme près du tiers de la radioactivité exportée (6.71 % du tritium appliqué) après 6 jours de transport. Comme chez les jeunes plantes (COUILLEROT, 1986), des molécules radioactives sont ultérieurement redistribuées dans les tissus des feuilles et dans les bourgeons axillaires (en particulier la tige axillaire à l'aiselle de la 6e feuille), mais aussi dans les organes reproducteurs.

La distribution de molécules tritiées dans l'ensemble de la plante confirme les observations déjà réalisées par COUILLEROT (1981, 1986) et par COUILLEROT et BONNEMAIN (1975, 1978 a et b) après l'application de GA_1 $|^3H|$ et de GA_3 $|^{14}C|$ sur les jeunes feuilles de plantes au stade végétatif ou lors de la fructification. L'ensemble des résultats obtenus chez le cultivar Marmande sont en accord avec ceux obtenus décrits chez d'autres espèces. En effet, les gibbérellines appliquées sur les jeunes feuilles de

Pisum sativum (GA_3 |^{14}C| MEYER et al., 1982) et de *Helianthus annuus* (GA_1 |^{3}H| : KAMIENSKA et REID, 1978) sont distribuées dans l'ensemble de la plante, y compris les racines. Quelques expériences complémentaires ont encore permis à COUILLEROT (communication personnelle)de noter que les jeunes feuilles donneuses de GA_3 |^{14}C| de *Vicia faba* (cv. Aguadulce) et de *Phaseolus vulgaris* (cv. Contender) exportent des molécules -^{14}C dans tous les organes. Enfin, au laboratoire, CARON (1985) a clairement montré que les jeunes feuilles de *Raphanus sativus* sont exportatrices de GA_1 |^{3}H| et de GA_3 |^{14}C| vers les autres organes de la jeune plante qui tubérise.

Il faut cependant noter que certains résultats concernant le transport des gibbérellines à partir des jeunes feuilles paraissent surprenants. Ainsi des auteurs ont souligné une migration extrêmement limitée, voire inexistante, des gibbérellines déposées par exemple sur les jeunes feuilles de l'apex de *Helianthus annuus* (GA_1 |^{3}H| 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} |^{3}H| : RAILTON, 1979).

2. La plupart des auteurs qui ont tenté de préciser avec diverses méthodes d'investigation (utilisation d'aphidien, analyse d'exsudat phloémien, radio-immunologie, décortications annulaires) 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. Une partie au moins de la GA_1 |^{3}H| appliquée sur les jeunes feuilles circule au moins sous cette forme. En effet, COUILLEROT (1986) retrouve cette molécule non seulement dans les gouttelettes de guttation émises par les feuilles lorsque les plantes sont placées dans des conditions d'humidité relative élevée,

mais aussi dans les limbes sous-jacents à la feuille donneuse. Après 6 jours de transport, plus de 25 % des molécules tritiées extraites par le méthanol |80 %| et par l'acétate d'éthyle migrent encore au Rf de la GA_1. Cependant de nombreux dérivés radioactifs de la GA_1 $|^3H|$ ont été décelés. 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.

3. Quelques heures après le dépôt de la GA_1 $|^3H|$ sur les jeunes feuilles, une partie du traceur se retrouve dans le système racinaire. Ultérieurement, une circulation rapide par le courant de transpiration entraîne les molécules tritiées vers le feuillage (COUILLEROT, 1986), éventuellement après avoir été métabolisée. En effet, CROZIER et REID (1971) et BOWEN et al. (1973) ont montré 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. Par ailleurs, il ne faut pas négliger la possibilité d'un transport latéral entre le phloème et le xylème au niveau de la tige. De tels échanges ont déjà été décrits par BOWEN et WAREING (1969) chez *Salix viminalis* avec de laGA_3 $|^{14}C|$.
Comme c'est le cas après l'absorption de GA_1 $|^3H|$ ou de GA_3 $|^{14}C|$ par les racines (COUILLEROT, 1976, 1986 ; COUILLEROT et BONNEMAIN, 1978 a), la prise en charge par le xylème des molécules tritiées entraînées par le courant de transpiration, permet ultérieurement une distribution du traceur dans tous les organes aériens mais plus particulièrement dans le feuillage, la radioactivité s'accumulant surtout dans les pointes des lobes foliaires. Il semble que la redistribution du traceur puisse également avoir lieu en l'absence du courant de transpiration : les GA_1 et GA_5 tritiées appliquées sur la base d'épicotyles isolés de *Pisum sativum* cultivés à l'obscurité, migrent vers les zones de croissance de l'apex -"tissus cibles"- où elles s'accumulent (MUSGRAVE et al., 1969).

La présence de composés gibbérelliniques dans le feuillage modifie peu le mouvement des stomates et la transpiration de la Tomate (MICHNIEWICZ, 1961 et 1963 ; ERKAN et BANGERTH, 1980), ou d'autres espèces (*Pelargonium zonale* : PENOT et al., 1981 ; *Secale cereale* : NOWAKOWSKI, 1978). Cependant, la GA_3 absorbée par les feuilles de *Hordeum vulgare* active la transpiration (LIVNE et VAADIA, 1965). Chez la Tomate par contre, l'application d'autres régulateurs de croissance (AIA, ABA, éthéphon*) réduisent nettement l'ouverture des stomates et la consommation d'eau par la plante (ERKAN et BANGERTH, 1980).

4. L'analyse de la distribution de la GA_1 $|^3H|$ et GA_3 $|^{14}C|$ 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. Quel que soit leur stade de développement, les organes floraux attirent à eux des molécules tritiées en provenance des jeunes feuilles (tableau 5). Les fleurs à l'anthèse constituent même les organes les plus riches en traceur par mg MS. 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.

* éthéphon : acide 2-chloroéthyl phosphonique

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).

1. 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 (tableau 2), mais aussi des gibbérellines endogènes (figure 8) 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 (tableau 5). 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 $|^3H|$ (tableau 2).

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 (39,84 % ; tableau 9). La distribution 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.

2. 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 ultérieurement sont malformés. Si les modalités de l'exportation des gibbérellines endogènes par les fleurs (figure 8) sont analogues à celles de la GA_1 $|^3H|$ (tableaux 5, 9 et 10), 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 feuilles, racines, fruits).

Au niveau de la fleur elle-même, le rôle du calice mérite de retenir l'attention. Il semble en effet jouer un rôle régulateur de l'entrée et de la sortie des gibbérellines endogènes (tableau 4 ; figure 14 et 15) et de la GA_1 $|^3H|$ et de ses métabolites (tableaux 3 et 12) dans la fleur et plus tard dans le fruit. Les sépales contiennent toujours une partie importante du traceur pénétrant dans les fleurs lorsque celles-ci se développent sur un milieu de culture renferment de la GA_1 $|^3H|$, mais aussi lorsque les fleurs importent des molécules $-^{14}C$ en provenance des jeunes feuilles et surtout des racines donneuses de GA_3 $|^{14}C|$ (tableau 6). Sur les autoradiographies des calices de fleurs et

de fruits, le traceur s'accumule à la pointe des sépales (COUILLEROT, résultat non publié) ; une telle distribution, analogue à celle observée dans les pointes foliaires, laisse penser qu'une partie au moins des molécules marquées est entraînée par le courant de transpiration vers le calice riche en stomates. Après l'application de GA_3 $|^{14}C|$ sur une feuille ou dans une silique de *Raphanus sativus*, CARON (1985) note lui aussi que les pédoncules contiennent toujours plus de radioactivité par unité de poids de MS, que les fleurs ou les siliques elles-mêmes.

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, au vu des SLI, les étamines n'importent que de faibles quantités de molécules $-^3H$ (tableau 3) et de molécules $-^{14}C$ (tableau 6).

Lors de l'anthèse, l'activité gibbérellinique est surtout importante dans les corolles qui se déploient rapidement ; nous y avons décelé plusieurs types de gibbérelline dont la GA_3 (tableau 4 et figure 7). A ce même stade, la corolle des fleurs cultivées sur un milieu gélosé renfermant de la GA_1 $|^3H|$ contient davantage de molécules tritiées qu'au stade pré-anthèse (tableau 3). Ces constatations sont à rapprocher de celles de LORD et MAYERS (1982) et de KONING (1984) qui notent que la présence de GA_3 est nécessaire au développement des corolles des fleurs de *Gaillardia grandiflora* et de *Lamium amplexicaule*. Par contre, lorsque de la GA_3 $|^{14}C|$ est appliquée sur les jeunes feuilles ou sur les racines (tableau 6), la rétention de molécules $-^{14}C$ semble moins nette dans la corolle des fleurs à l'anthèse, alors que le gynécée en contient une quantité appréciable, en particulier lorsque la GA_3 $|^{14}C|$ est fournie aux jeunes feuilles. Selon SAWHNEY et GREYSON (1973), l'apport de gibbérellines exogènes favorise le développement de l'ovaire de Tomate.

B - LES FRUITS SONT EGALEMENT DES ORGANES EXPORTATEURS DE GIBBERELLINES

1. Les fruits qui renferment des graines (COUILLEROT, 1986) 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 et cultivé sur un milieu nutritif gélosé exporte et importe de moins en moins la GA_1 $|^3H|$ et ses dérivés tritiés. 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,(COUILLEROT, 1981, 1986). Chez le fruit de *Malus domestica* HOAD (1973, 1978) et HOAD et al. (1977) mettent aussi en évidence une entrée et une sortie de gibbérellines endogènes par le phloème des pédoncules.

2. 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 (COUILLEROT, 1981), 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 9,10).

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 5), dans un fruit jeune (tableau 9) ou dans un fruit à mi-développement (tableau 10). 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 19,43 %, 39,25 % 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 -^{3}H transportées chez la Tomate qui fleurit, puis fructifie.

La teneur en gibbérellines endogènes des fruits de nombreuses espèces diminue généralement quelques jours après la pollinisation (voir GOODWIN, 1978 ; PHARIS et KING, 1985). Il en est de même chez la Tomate (QUAST, 1976 et MAPELLI et al., 1978) et cette diminution qui survient 6 à 8 jours après la pollinisation (MAPELLI et al., 1978) peut en partie être expliquée par le départ des gibbérellines 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.

3. Les fruits donneurs de GA_1 |^{3}H| ravitaillent aussi en molécules radioactives les autres organes reproducteurs de la plante (tableau 9 et 10). Au sortir du pédoncule exportateur, une partie du 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.

1. La présence de fleurs sur la 1e inflorescence modifie la croissance des feuilles proximales qui se développent moins (tableau 8). Ces fleurs sont principalement ravitaillées en assimilats par les 1e, 3e, 6e et 8e feuilles (RUSSELL 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 7, figure 9). 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).

2. La croissance de tous les organes aériens est réduite par l'application de CCC sur le pédoncule floral dépourvu de fleurs (figure 9). 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).

3. 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 (COUILLEROT, 1986); 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 provoque 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.

4. 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).

BU LILLE

5. 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 9) 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 (tableaux 9, 10). Ces composés s'ajoutent donc aux gibbérellines vraisemblablement synthétisées par l'ovaire lui-même. Selon SAWHNEY (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).

A - APRES L'INSTILLATION DE GA_3 $|^{14}C|$ DANS LE PEDONCULE DES FRUITS QUI SE DEVELOPPENT SUR DES PLANTES, DES MOLECULES $-^{14}C$ DONT BEAUCOUP SONT DES METABOLITES DE LA GA_3, MIGRENT VERS LE FRUIT.

Le calice retient dans tous les cas d'importantes quantités de métabolites $-^{14}C$ (tableau 12), mais aussi de gibbérellines endogènes et de composés inhibiteurs de l'activité α-amylasique de l'Orge (figues 14,15). 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 er 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 (où les stomates sont rares, voire absents) 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 graines semblent 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.

B - LES GRAINES RECOLTEES DANS LES FRUITS DE TOMATE PARVENUS A MATURITE RENFERMENT DES TENEURS EN INHIBITEURS ELEVEES, ALORS QUE LES GIBBERELLINES AYANT UNE ACTIVITE BIOLOGIQUE SONT PEU ABONDANTES. TOUTEFOIS DES MOLECULES-^{3}H ET DES MOLECULES -^{14}C SONT DANS CHAQUE CAS PRESENTES DANS LES GRAINES DES FRUITS QUI ONT RECU DE LA GA_1 |^{3}H| OU DE LA GA_3 |^{14}C| AVANT LA RECOLTE.

Après la récolte, les graines de Tomate présentent une activité gibbérellinique faible et des teneurs en inhibiteurs

importantes (figure 18). De telles évolutions ont été constatées dans les 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 de la GA_1 $|^{3}H|$. 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 $|^{3}H|$.

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 12, 13).

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 15), comme celui de la partie aérienne des plantules de 17 jours (tableau 16) 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 19).

L'élimination des téguments qui renferment des molécules -^3H mais aussi des inhibiteurs (figure 18), n'est pas non plus une solution satisfaisante pour améliorer le développement des plantules issues des "graines GA_1 $|^3H|$" (tableau 17).

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 19). 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 20, 21).

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

A - LES RACINES REJETTENT DES GIBBERELLINES DANS LA SOLUTION MINERALE SUR LAQUELLE LES PLANTES SE DEVELOPPENT. (COUILLEROT ET YI, 1985).

Des gibbérellines endogènes sont rejetées par les racines de Tomate (figure 22). La solution nutritive dans laquelles 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 gibbérellinigues (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 22 et 23). 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 de la maturation, et qui circulent à nouveau dans la plante (figure 21).

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 les applica-

tions 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 - LE LIQUIDE DE GUTTATION EMIS PAR LES POINTES FOLIAIRES NE PEUT PERMETTRE QU'EXCEPTIONNELLEMENT UNE ELIMINATION DE GIBBERELLINES PUISQUE LES GOUTTELETTES SE DETACHENT 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). C'est le cas en particulier, chez les jeunes plantules qui se développent directement sur la solution minérale de HOAGLAND et SNYDER et dans des tubes de culture fermés. Nous avons pu constater que le volume de liquide de guttation émis est d'autant plus important que la concentration des éléments minéraux dans la solution nutritive est faible (figure 19).

Comme l'a constaté COUILLEROT (1986) chez des plantes plus développées (stade 7 feuilles ou plus), les gouttelettes de guttation ne tombent qu'exceptionnellement des feuilles. Ce liquide est limpide et nous permet de réaliser sans purification préalable une analyse des gibbérellines qui ont circulé dans la plante soit sous forme libre, soit éventuellement liées à des molécules telles que les sucres ou des protéines (SEMBDNER et al., 1968 ; GRAEBE et ROPERS, 1978 ; BEARDER, 1980). Ces composés ont pu s'accumuler ensuite dans les pointes foliaires (COUILLEROT et BONNEMAIN, 1975, 1978 ; COUILLEROT, 1986). Dans le cadre de notre expérimentation nous montrons que de la GA_1 $|^3H|$ fournie aux fruits à la génération précédente est remobilisée au moment de la germination des graines ; une fraction des molécules ayant circulé dans les plantules migrent encore sur les chromatogrammes au Rf de la GA_1 (figure 20).

Au vu des résultats obtenus chez des plantes plus développées par COUILLEROT et BONNEMAIN (1975) et COUILLEROT (1986), il est probable que des gibbérellines endogènes sont également présentes dans les gouttelettes. La présence de gibbérellines a encore été signalée dans le liquide de guttation émis par les feuilles de jeunes plantules de *Raphanus sativus* (CARON, 1985), de *Triticum sativum* et de *Hordeum vulgare* (RADLEY, 1968).

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.

ALBONE, K.S., GASKIN, P., Mac MILLAN , J. et SPONSEL, V.M., 1984. - Identification and localization of gibberellins in maturing seeds of the cucurbit Sechium edule and a comparaison between this cucurbit and the legume, Phaseolus coccineus. Planta, 162, 560-565.

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.

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.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., 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.

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.

BEN-GAD, D.Y., ALTMAN, A. et MONSELISE, S.P., 1979. - Interrelationships of vegetative growth and assimilate distribution of Citrus limettioides seedlings in response to root-applied GA_3 and SADH. Can. J. Bot., 57, 484-490.

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.

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.

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.

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.

BUTCHER, D.N., 1963. - The presence of gibberellins in excised tomato roots. J. exp. Bot., 14, 272-280.

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.

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., 1986. - Croissance et développement de la Tomate (Lycopersicon esculentum Mill.) : transport et rôle des gibbérellines. Thèse, Lille, 180 pages.

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.

CRISTOFERI, G. et FILITI, N., 1982. - Translocation and accumulation of labelled gibberellic acid into fruitlets of sweet cherry. In : XXI st International Horticultural Congress, Hamburg, vol. I, Abstract n° 1290e.

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.

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. et SEMBDNER, G., 1981. - Endogenous plant hormones of the broad bean, Vicia faba L. III. Distribution of abscisic acid and gibberellins in the pistil at anthesis. Biochem. Physiol. Pflanzen., 176, 590-594.

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.

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.

DENNIS, F.G.Jr, 1976. - Gibberellin-like substances in apple seeds and fruit flesh. J. amer. soc. Hort. Sci., 101, 629-633.

DILLEY, D.R., 1969. - Hormonal control of fruit ripening. Hort-Science, 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, H.C. et LEOPOLD, A.C., 1967. - Gibberellin delays ripening of tomatoes. Science, 158, 1579-1580.

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.

ERKAN , Z. et BANGERTH, F., 1980. - Untersuchungen über den Einfluß von phytohormonen und Wachstumsregulatoren auf den Wasserverbrauch, das stomataverhalten und die photosynthese von Paprika-und Tomatenpflanzen. Angew. Botanik, 54, 207-220.

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.

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.

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.

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.

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.

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 $|17-^{13}C, 17-^{3}H_2|$ 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.

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.

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 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.

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.

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.

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 MUIR, R.M., 1964. - The mecanism of gibberellin action in the dwarf pea. Plant and Cell Physiol., 5, 259-271.

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.

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., 1980. - Vergleichende Untersuchungen über den Stoffwechsel von GA_1, GA_3 und GA_9 in Zellsuspensionskulturen von Lycopersicon esculentum und in verschiedenen intakten Pflanzen. Biochem. Physiol. Pflanzen., 175, 795-805.

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.

LIVNE, A. et VAADIA, Y., 1965. - Stimulation of transpiration rate in barley leaves by kinetin and gibberellic acid. Physiol. Plant., 18,658-664.

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.

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.

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.

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., 1961. - Effect of auxin and gibberellin on transpiration rate in tomato. Acta Soc. Bot. Pol., 30, 133-148.

MICHNIEWICZ, M. ,1963. - Antigibberellin-like regulators of plant growth. Post. Nauk, 5, 57-64.

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.

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 Chlorcholinchlori (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.

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 Cell Physiol., 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.

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.

NOWAKOWSKI, W., 1978. - Action de l'acide gibbérellique (GA_3) sur la photosynthèse, la respiration et la transpiration des limbes de seigle (Secale cereale L.). Biologia Plantarum, 20, 142-145.

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.

PENOT, M., BERAUD, J. et PODER, D., 1981. - Relationship between hormone-directed transport and transpiration in isolated leaves of Pelargonium zonale (L.) Aiton. Physiol. Vég., 19, 391-399.

PEREZ, A.T. et LACHMAN, W.H., 1971. - Gas-liquid chromatography of endogenous gibberellins in tomato, Lycopersicon esculentum, Phytochemistry, 10, 2799-2802.

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 |^{3}H|-GA_4 after geostimulation in shoots of the oat plants (Avena sativa). Plant Physiol., 67, 892-897.

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. 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 of developing 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.

QUAST, P., 1976. - Gibberellin bestimmung in Verbindung mit Kohlenhydratgehalten und Trockensubstanz verteilung bei Solanaceae. Angew. Botanick, 50, 311-313.

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.

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., 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.

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.

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.

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., 1984. - Gibberellins and fruit formation in tomato : a review. Sci. Hortic., 22, 1-8.

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.

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.

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.

SKENE, K.G.M., 1967. - Gibberellin-like substances in root exudate of Vitis vinifera. Planta, 74, 250-262.

SLADKY, Z., 1972. - The role of endogenous growth regulators in the differenciation processes of walnut (Juglans regia L.). Biol. Plantarum, Tchécosl., 14, 273-278.

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., 1984. - Growth and gibberellin A_1 metabolism in normal and gibberellin insensitive (Rht 3) wheat (Triticum aestivum L.) seedlings. Planta, 161, 432-438.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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 fleurs, les fruits, les jeunes feuilles et les racines 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.

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 aussi 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. 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. A la germination suivante, ces molécules sont remobilisées dès la germination des graines ; elles 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 endogènes et exogènes sont mises hors-circuit par les eaux qui ruissellent sur le feuillage et exceptionnellement par la guttation (COUILLEROT, 1986). Nous montrons que des composés gibbérelliniques sont aussi rejetés par le système racinaire dans la solution nutritive sur laquelle se développent les plantes.

MOTS CLES :

- gibbérellines endogènes et exogènes
- transport
- effets morphogénétiques
- fleurs
- fruits
- feuilles
- racines
- graines
- germination
- exsudation racinaire
- guttation
- Tomate (*Lycopersicon esculentum*)