

**Bio-calendrier**  
**L'année dans la vie des plantes et des**  
**animaux**

Wolfgang Engelmann  
Département de Botanique Université de Tübingen, Allemagne

Dédié à Erwin Bünning et Georg Melchers  
Tübingen 2009

Version française :  
(traduction de l'anglais et de l'allemand)  
Pierre DIEUMEGARD  
Lycée Pothier  
F 45044 Orléans  
[pierre.dieumegard@ac-orleans-tours.fr](mailto:pierre.dieumegard@ac-orleans-tours.fr)

Ce livre a été composé en utilisant LyX, un puissant traitement de texte qui utilise le système de mise en page L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X (voir <http://www.lyx.org/>). Les graphiques vectoriels ont été dessinés avec xfig sous Linux. Pour les diagrammes, PyXplot a été utilisé. Les versions anglaise et allemande sont disponible à <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3768> et <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3762>

Remarques sur la traduction en français :

- la ponctuation a été changée : en français, il n'est pas habituel de faire précéder les conjonctions par une virgule, alors que c'est la règle en allemand.
- les noms et adresses des fournisseurs ont été conservés. J'espère pouvoir rajouter une bibliographie en français, ainsi que des adresses en France pour le matériel.
- En plus des notes initiales de bas de page, j'ai rajouté quelques remarques personnelles : elles commencent par NdT (Note du Traducteur).
- Parmi les mots qui m'ont posé problème : Zeitgeber, que j'ai traduit par métronome, et freerun que j'ai traduit par parcour libre.
- Je serais reconnaissant à tout lecteur qui voudra bien me signaler des erreurs ou des compléments intéressants.

le 16 novembre 2008

Pierre Dieumegard

[pierre.dieumegard@ac-orleans-tours.fr](mailto:pierre.dieumegard@ac-orleans-tours.fr)

©2009 par Wolfgang Engelmann. Mes remerciements spécialement à Mareike Förster, Tübingen, qui a produit les images indiquées en utilisant les copies d'originaux. Merci aussi à Dirk Engelmann, le Lyx-User-Group et au Linux-User-Group de Tübingen pour leur aide dans des questions spécifiques.

# Table des matières

<b>Introduction</b>	<b>9</b>
<b>1 Comment les organismes trouvent leur chemin dans le déroulement de l'année</b>	<b>11</b>
<b>2 Le plus petit calendrier</b>	<b>13</b>
2.1 Algues lumineuses . . . . .	13
2.2 Comment les algues lumineuses hibernent . . . . .	18
2.3 Comment fonctionne un calendrier algal . . . . .	18
2.4 Dinoflagellés avec une horloge annuelle . . . . .	21
<b>3 Horloges annuelles dans les semences</b>	<b>25</b>
3.1 Semences de plantes germant à certains moments de l'année . . . . .	25
3.2 Qu'est-ce qu'une semence ? . . . . .	26
3.3 Semences avec une horloge annuelle . . . . .	26
3.4 Exemples de rythmes annuels chez les plantes . . . . .	29
<b>4 Comment rendre Kalanchoe épais et induire la floraison</b>	<b>31</b>
4.1 Des feuilles épaisses en jours courts . . . . .	31
4.2 Induction florale en jours courts . . . . .	32
4.3 Comment la longueur du jour est reconnue dans la feuille . . . . .	34
4.4 Modèles pour l'induction photopériodique . . . . .	34
4.5 L'hormone de floraison florigène et son transport . . . . .	41
4.6 Transport vers l'apex et formation de fleur . . . . .	43
4.7 Exemples pour des plantes de jours longs . . . . .	43
4.8 Biochimie de l'induction florale . . . . .	44
<b>5 Tubercules de Pomme de Terre</b>	<b>47</b>
5.1 Les Pommes de Terre sont des tubercules sur des tiges souterraines . . . . .	47
5.2 Les Pommes de Terre sont formées en jours courts . . . . .	47
5.3 Les bulbes sont formés en jours longs . . . . .	48
<b>6 L'horloge annuelle du Hamster nain de Russie</b>	<b>51</b>
6.1 Les caractères distinctifs des horloges annuelles . . . . .	53
6.2 Où est localisée l'horloge annuelle et comment fonctionne-t-elle ? . . . . .	53
<b>7 Migration des oiseaux</b>	<b>55</b>
7.1 Le bénéfice d'une horloge annuelle . . . . .	55

Table des matières

7.2	Migration, mouvements migratoires et mue . . . . .	57
<b>8</b>	<b>Expériences</b>	<b>63</b>
8.1	Induction de bulbes aériens chez <i>Begonia evansiana</i> . . . . .	63
8.2	Germination des pommes de terre à différents moments de l'année . . . . .	63
8.3	Germination et rythme annuel . . . . .	64
8.4	Expériences avec la plante de jours courts <i>Pharbitis</i> . . . . .	64
8.4.1	Détermination de la période sombre critique . . . . .	65
8.4.2	Est-ce que la période sombre critique dépend de la température? . . . . .	66
<b>9</b>	<b>Livres supplémentaires</b>	<b>67</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>69</b>

# Table des figures

1.1	Comment la longueur du jour change pendant la durée d'une année . . . .	12
2.1	Dinoflagellé <i>Lingulodinium</i> . . . . .	13
2.2	<i>Lingulodinium</i> -bioluminescence . . . . .	14
2.3	Appareil pour enregistrer la bioluminescence de <i>Lingulodinium</i> . . . . .	15
2.6	Rythme de photosynthèse, bioluminescence, et division cellulaire . . . . .	16
2.4	<i>Lingulodinium</i> dans un cycle normal et inversé . . . . .	17
2.5	Brillance et rythmes d'éclairs en une culture de <i>Lingulodinium</i> . . . . .	17
2.7	Formation des cystes en <i>Alexandria tamarensis</i> . . . . .	18
2.8	Formation des cystes chez <i>Lingulodinium</i> . . . . .	19
2.9	Formation des cystes chez <i>Lingulodinium</i> avec mélatonine . . . . .	20
2.10	Rythmes circadiens de la formation de mélatonine chez <i>Lingulodinium</i> . . . . .	20
2.11	Marée rouge . . . . .	22
2.12	<i>Alexandria</i> éclôt à partir des cystes . . . . .	23
3.1	Control photoperiodique chez les graines du bouleau . . . . .	26
3.2	Développement d'une Angiosperme . . . . .	27
3.3	Rythme annuel de germination chez la Digitale jaune . . . . .	28
3.4	Changements annuels dans l'absorption d'eau . . . . .	28
3.5	L'aptitude à germer de semences de <i>Fragaria</i> . . . . .	29
3.6	Coupe transversale d'une tige de Pin . . . . .	30
4.1	<i>Kalanchoe</i> en pleine floraison . . . . .	31
4.2	Feuilles de <i>Kalanchoe</i> en jours longs et jours courts . . . . .	32
4.3	L'induction florale de <i>Kalanchoe</i> . . . . .	32
4.4	Période sombre critique chez <i>Kalanchoe</i> et <i>Lolium</i> . . . . .	33
4.5	Induction et évocation photoperiodique chez fleurs . . . . .	35
4.6	Modèle de Bünning de l'induction photopériodique . . . . .	37
4.7	Modèle de coïncidence externe . . . . .	38
4.8	Modèle de coïncidence interne . . . . .	38
4.9	Simulation d'oscillations avec un modèle de rétroaction . . . . .	40
4.10	Simulation et résultats d'expériences photopériodiques avec <i>Chenopodium</i> . . . . .	41
4.11	Simulation d'oscillations en cycles lumière/obscurité variables . . . . .	42
4.12	Greffer et photoperiodisme . . . . .	42
4.13	Différences de l'apex avant et après induction photopériodiques . . . . .	43
4.14	<i>Arabidopsis</i> à l'état floraison et végétatif . . . . .	44
4.15	Bases de l'induction photopériodique chez <i>Arabidopsis</i> . . . . .	46

Table des figures

5.1	Tubercules de pommes de terre en jours courts . . . . .	48
5.2	Tranches de pomme de terre et d'acide jasmonique . . . . .	49
5.3	Formation de bulbe chez variétés d'Oignon . . . . .	49
6.1	Hamster nain de Russie en fourrure d'été et d'hiver . . . . .	52
6.2	Rythme annuel chez le hamster nain de Russie . . . . .	52
7.1	Canards barnacles en migration . . . . .	56
7.2	Cycle annuel typique de nourrissage et de migration . . . . .	56
7.3	Contrôle la durée et la quantité de l'activité nocturne dans le <i>Sylvia</i> . . . . .	58
7.5	Rythme circannuel d'un pouillot fitis . . . . .	59
7.6	Rythme annuel du poids du corps de <i>Sylvia</i> . . . . .	60
7.4	Cage d'Emlen pour enregistrée l'agitation migratoire . . . . .	60
7.7	Rythme circannuel de gonades et de la mue chez des étourneaux . . . . .	61
8.1	Ipomée <i>Pharbitis nil</i> . . . . .	64
8.2	L'induction de la floraison chez l'Ipomée . . . . .	65
8.3	Determination de la longueur de jours critique . . . . .	66
8.4	Boutons floraux et bourgeons végétatifs de <i>Pharbitis nil</i> . . . . .	66





Tant que durera la terre,  
semilles et moisson,  
froidure et chaleur,  
été et hiver,  
jour et nuit  
ne cesseront plus.

Livre de la Genèse 8, 22



# Introduction

Je suis couché dans un lit du laboratoire du sommeil de l'Université de Bâle, lié par des câbles pour toutes sortes de mesures à la tête, le corps et les membres. Pour une étude de la section de Chronobiologie, il est planifié de découvrir comment le sommeil des vieilles et des jeunes personnes diffère. J'utilise le temps entre différents tests et la prise régulière de repas simples pour écrire ce livre. Depuis de nombreuses années j'étudie les processus rythmiques dans différents organismes. Déjà ma thèse de doctorat concernait un point de ce domaine. En plus de mon travail scientifique dans ce domaine, je présentais chaque trimestre des conférences, séminaires, et cours pour les étudiants. Les profanes, pour qui je parlais, trouvaient beaucoup d'intérêt dans ce domaine et ses questions et problèmes. J'ai commencé par conséquent à écrire des livres sur différentes parties de ce domaine. Ce livre est l'un d'entre eux. Il est écrit pour les gens qui aiment à penser au sujet de la nature et de ses nombreuses énigmes, et qui veulent poser des questions à la nature. Les scientifiques font ça en observant précisément, en mettant leurs questions en mots et en imaginant des expériences qui fouillent les secrets de la nature. À la fin du livre (chapitre 8) je propose des expériences qui d'une part font la démonstration des méthodes utilisées, et d'autre part montrent les nombreuses questions sans réponse qui peuvent être éclaircies par l'observation, la réflexion et l'expérimentation. Le gouvernement, et donc le citoyen, dépensent beaucoup d'argent pour la recherche. Le public a donc le

droit d'avoir des nouvelles des résultats de ces études. Et les scientifiques devraient se sentir obligés de raconter leur travail d'une façon telle que le profane intéressé comprenne comment la recherche est faite et comment elle procède. J'espère que je réussirai dans cette entreprise.

## *Introduction*

# 1 Comment les organismes trouvent leur chemin dans le déroulement de l'année

Beaucoup de gens de l'hémisphère nord et de l'hémisphère sud ont l'habitude des saisons au cours de l'année. Pour savoir si c'est l'été, l'hiver, l'automne ou l'hiver, nous n'avons pas besoin de regarder un calendrier. La nature change si profondément au cours de l'année que dès enfants, nous connaissons l'aspect typique de la saison. Le froid et les arbres nus en hiver, la chaleur et les bois verts en été, les feuilles colorées en automne et les vergers en fleur pendant le printemps (voir figure au début du livre).

C'est plus difficile pour les gens vivant dans les zones tropicales près de l'équateur. Là les saisons diffèrent très peu. Il fait toujours chaud, humide et vert, les arbres portent des fleurs et des fruits tout au long de l'année. Si quelqu'un veut y connaître le temps de l'année, un calendrier est nécessaire. Il divise l'année en douze mois avec 30 ou 31 jours (à l'exception de février, qui est plus court). Dans l'hémisphère nord, l'été commence le 21 juin et dure jusqu'au 21 septembre, l'hiver commence le 21 décembre et dure jusqu'au 21 mars, et le printemps et l'automne prennent place entre les deux. Dans l'hémisphère sud, l'été commence le 21 décembre et dure jusqu'au 21 mars, c'est le temps pendant lequel l'hiver prévaut dans l'hémisphère nord. L'hiver dans l'hémisphère sud commence le 21 juin et dure jusqu'au 21 septembre, le temps de l'été dans l'hémisphère nord.

Dans les latitudes moyennes et hautes, non seulement la température moyenne change pendant l'année, mais aussi la lon-

gueur de la période de lumière quotidienne (*longueur du jour*). En fait, cette dernière est beaucoup plus fiable que la température. La figure 1.1 montre comment la longueur du jour change au cours d'un an en un lieu particulier (ici Tübingen, près de Stuttgart, Allemagne). Si nous voulons connaître le temps de l'année un jour particulier, nous avons besoin seulement la longueur de la période lumineuse, la trouver sur l'axe Y du diagramme et descendre sur l'axe du temps pour trouver le jour<sup>1</sup>.

Beaucoup d'organismes sont capables de reconnaître le temps de l'année. Ils le font soit en utilisant une horloge interne annuelle, soit en mesurant la longueur du jour, qui change au cours de l'année. Comment ceci peut fonctionner sera discuté dans ce chapitre. Beaucoup d'organismes sont capables de mesurer la longueur du jour. Ils possèdent un calendrier annuel. Dans ce livre, il sera montré dans quelques exemples l'étendue de ce calendrier. Dans le chapitre suivant un dinoflagellé est présenté, qui, en plus d'être capable de mesurer la longueur du jour, possède une horloge annuelle. Des horloges annuelles existent aussi chez les plantes (chapitre 3) et les animaux (chapitres 6 et 7). Chez de nombreuses plantes, des longueurs de jour spécifiques sont nécessaires pour induire la floraison. *Kalanchoe blossfeldiana*

---

<sup>1</sup>Cette longueur du jour arrive deux fois par an, par exemple au printemps et aussi en automne. Néanmoins, au printemps, les jours allongent, alors qu'ils deviennent plus courts en automne.

## 1 Comment les organismes trouvent leur chemin dans le déroulement de l'année

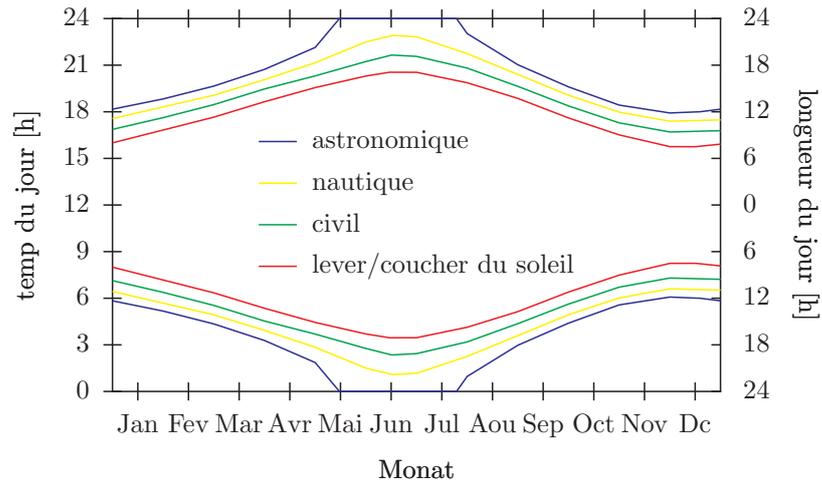


FIG. 1.1: Comment la longueur du jour change pendant la durée d'une année. C'est un exemple pour Tübingen (42° de latitude nord, 35 km au sud de Stuttgart). En hiver, la lueur du jour commence le matin peu après 7 h, et se termine le soir vers 17 h. En été, néanmoins, la clarté du jour civil commence dès 3h du matin et se termine à 21 h du soir. Le jour le plus long est à presque 18 h, le plus court est à 9 h. Les données proviennent de GeoAstro.de

sert d'exemple (chapitre 4). Les tubercules souterrains sont souvent formés en jours courts, les bulbes en conditions de jours longs (chapitre 5).

## 2 Le plus petit calendrier

Le Dinoflagellé *Alexandria tamarensis*<sup>1</sup> vit à la surface des océans<sup>2</sup>. À l'automne, des cystes sont formés, qui tombent sur le fond de la même où ils survivent à l'hiver. Au printemps, les algues éclosent à partir des cystes, et remontent à l'aide de leurs flagelles à la surface de la mer. Là elles croissent et se multiplient.

Les algues utilisent une horloge interne annuelle comme calendrier. Cette horloge indique le temps de l'année durant lequel les algues éclosent à partir des cystes, et retournent à la surface de l'océan.

Les cystes se forment aussi chez une autre espèce *Lingulodinium polyedra*. Pourtant, ici, le temps correct est déterminé par la longueur du jour. Si les jours raccourcissent en automne, les algues tombent au fond et forment des cystes. Une horloge interne quotidienne mesure la longueur de la période lumineuse. Cette horloge contrôle aussi d'autres processus dans les algues, comme la bioluminescence durant la nuit, la division des cellules, et la photosynthèse. La mélatonine et la 5-méthoxytryptamine sont les messagers de la période sombre.

### 2.1 Algues lumineuses

Peut-être vous êtes vous baignés déjà la nuit, dans la mer Méditerranée ou

<sup>1</sup>L'ancien nom est *Gonyaulax tamarensis*

<sup>2</sup>Japon, Europe, Amérique du nord-ouest et autres océans

dans d'autres mers chaudes. À cette occasion, vous avez pu expérimenter comment des milliers de petits points lumineux se fondent en un nuage lumineux lorsqu'on saute dans la mer. La raison de ce feu d'artifice spectaculaire est de petits dinoflagellés comme *Noctiluca* en Méditerranée, *Alexandria tamarensis* dans le golfe du Maine et *Lingulodinium polyedra* (figure 2.1) dans le Pacifique.

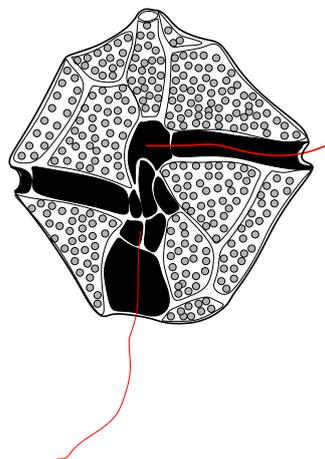


FIG. 2.1: *Lingulodinium polyedra* est un Dinoflagellé avec une cuirasse constituée de plaques de cellulose. Transversalement et longitudinalement deux rainures contiennent un flagelle, qui sert de propulseur et de mouvoir l'algue. Vue inférieure; diamètre 40 $\mu$ m; dessin de l'auteur d'après une illustration de Schussnig (1954) et une électronographie de Hastings (<http://www.mcb.harvard.edu/hastings/images/gony-gif>) Hastings (2006)

Si une culture de *Lingulodinium polyedra*

## 2 Le plus petit calendrier

est gardée dans un bocal avec de l'eau de mer, une faible lueur bleuâtre mystérieuse peut être aperçue pendant la nuit (figure 2.2). Son intensité dépend cependant de l'heure de la nuit. Si la culture est gardée dans le noir aussi pendant la journée, la lueur est absente.

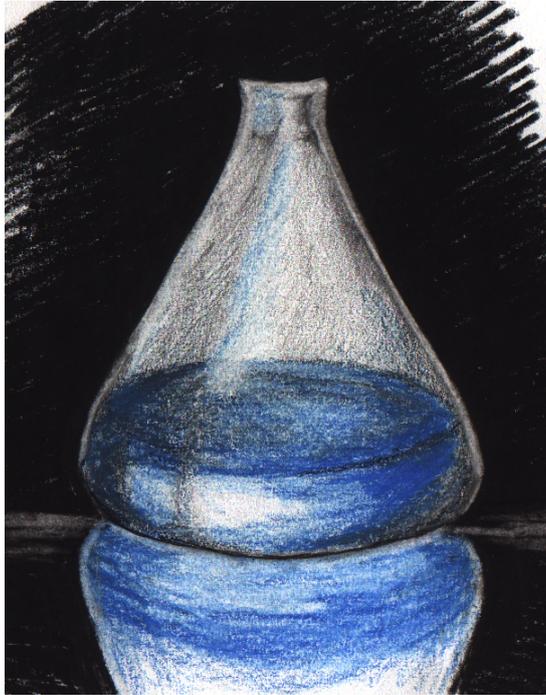


FIG. 2.2: La bioluminescence de l'algue *Lingulodinium polyedra*, dans un bocal, photographiée après avoir secoué la culture. Peinture par l'auteur selon une photographie de Taylor, dans *Hastings (1994) Hastings (1994)*.

La raison de ceci est que nos yeux sont pendant la journée moins sensibles à une lumière faible qu'ils le sont pendant la nuit. Nous voyons pendant le jour avec les cônes, petites cellules sensibles à la lumière, situés dans la rétine, la couche sensible à la lumière de nos yeux (voir <http://webvision.med.utah.edu/>). Il y a trois différents types de cônes, qui sont responsables de

la perception de la lumière bleue, rouge et verte respectivement. Pendant la nuit les bâtonnets sont utilisés pour la lumière faible de la lune et des étoiles. Ils ne peuvent pas détecter les couleurs, mais sont beaucoup plus sensibles.

Comment pouvons nous découvrir si les algues n'émettent pas de lumière pendant la journée ou si nos yeux sont moins sensibles à la lumière ? Nous pourrions, par exemple, adapter nos yeux pendant un long temps d'obscurité. Si nous sommes encore incapables de voir la luminescence des algues, elles n'émettent vraisemblablement pas de lumière pendant la journée. Si vous êtes encore sceptiques, parce que vos yeux pourraient ne pas s'être assez bien adaptés à l'obscurité, vous pourriez utiliser un carton avec un petit trou (fait avec une aiguille) devant un flash. Couvrez le trou avec des feuilles de papier jusqu'à ce que la lumière passant à travers le trou soit aussi faible que la bioluminescence des algues pendant la nuit. Si vous utilisez ce dispositif pendant que vous regardez la culture dans l'obscurité pendant la journée et que vous pouvez voir la faible lumière du flash, vos yeux sont bien adaptés et les algues ne sont pas en train de luire.

Il est encore mieux d'utiliser un appareil sensible pour mesurer la lumière émise. Avec lui vous pouvez directement mesurer la lumière émise par les algues pendant leur phase de jour ou de nuit. De tels appareils sont pourtant coûteux. Un appareil automatique d'enregistrement pour la bioluminescence de *Lingulodinium* est montré en figure 2.3.

Il y a cependant une autre méthode pour répondre à notre question. Si les algues n'émettent pas de lumière durant leur phase de jour, même si elles sont gardées dans l'obscurité permanente, on pourrait essayer d'inverser le rythme de biolu-

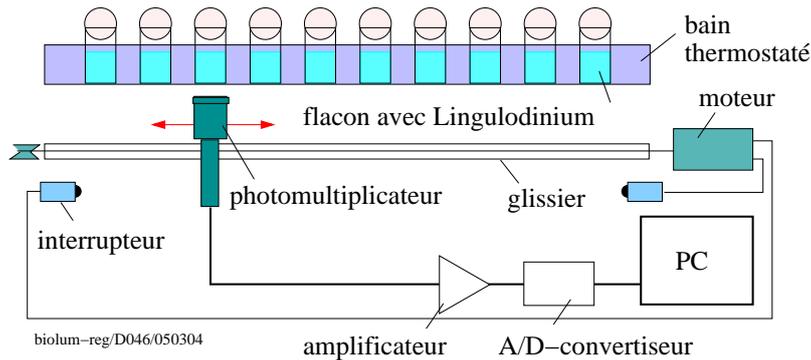


FIG. 2.3: Appareil pour enregistrer la bioluminescence de *Lingulodinium* dans différents bocaux avec un photomultiplicateur. Le capteur est transporté automatiquement avec une glissière d'un flacon à un autre et mesure l'intensité de la bioluminescence. Après avoir atteint la fin, un interrupteur inverse la direction et le photomultiplicateur est envoyé vers le premier flacon. Après une heure, un nouveau cycle de mesures commence. Les données analogiques sont numérisées et stockées dans un ordinateur. Les flacons sont gardés dans un bain d'eau à température constante.

minescence. Dans ce but, nous pourrions illuminer les cultures pendant leur phase nocturne et les garder dans l'obscurité pendant leur phase diurne (figure 2.4). Après quelques jours, le rythme est décalé : la phase nocturne des algues est maintenant pendant notre jour, et leur phase diurne est pendant notre nuit. Nous sommes donc capables d'observer les algues pendant leur phase diurne à notre phase nocturne, pendant que nos yeux sont plus sensibles à la lumière. Nous devrions voir leur lueur, si elles émettent de la lumière pendant leur phase diurne. Mais ce n'est pas le cas. Donc les algues ne luisent pas pendant leur phase diurne, et ce n'est pas dû à nos yeux devenant insensibles.

Apparemment, les algues possèdent un rythme quotidien avec une forte lueur pendant la nuit et sans lueur pendant le jour. De plus, ce rythme existe aussi si le cycle lumière/obscurité est absent et si les algues sont tout le temps à l'obscurité. C'est comme si dans ces petites algues marines

une horloge interne est au travail, et qu'elle est responsable de la lueur périodique (voir Roenneberg and Rehman (1998)).

Cependant, il y a encore plus magique : si nous secouons le bocal avec la culture d'algues dans le noir, une lumière assez brillante consistant en des milliers d'éclairs lumineux est émise. C'est ce que nous voyons si nous sautons dans une mer chaude contenant des dinoflagellés lumineux. Comme la flamboyance cette émission d'éclairs est aussi rythmique : secouer la culture à différents temps pendant la phase diurne ou la phase nocturne montre que les algues émettent la lumière principalement pendant la phase nocturne. Le maximum d'émission de lumière survient cependant à un temps légèrement différent en comparaison du maximum du rythme de la lueur. De plus, la longueur de période des deux rythmes diffère (figure 2.5).

Ces algues possèdent des horloges internes circadiennes qui contrôlent le rythme des éclairs et de la lueur. Ils contrôlent

## 2 Le plus petit calendrier

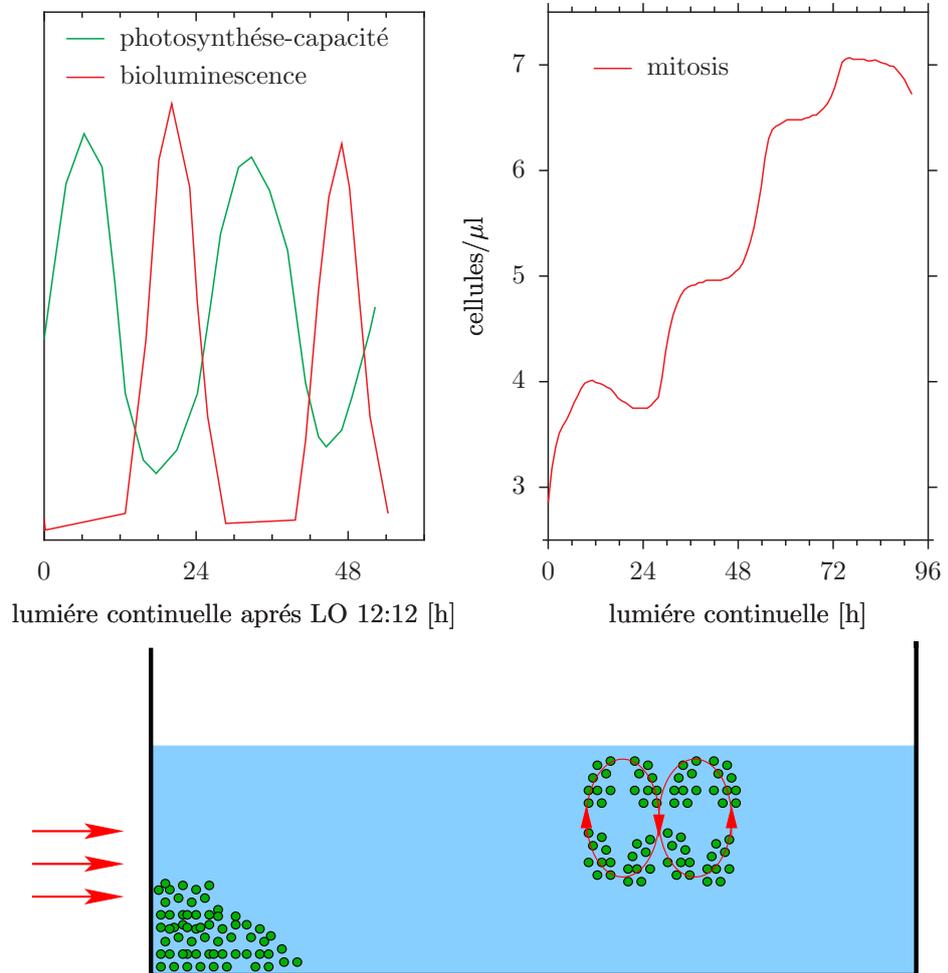


FIG. 2.6: Rythme de photosynthèse (en haut à gauche, courbe verte), bioluminescence (en haut à gauche, courbe rouge), rythme de division cellulaire (en haut à droite, nombre de cellules croissant en paliers journaliers) et accumulation des cellules (en bas, cellules en phase diurne à la surface de l'eau avec des mouvements vers le haut et vers le bas, anneaux rouges et flèches, pendant la nuit au fond et sur le côté, à partir desquelles la lumière est émise )

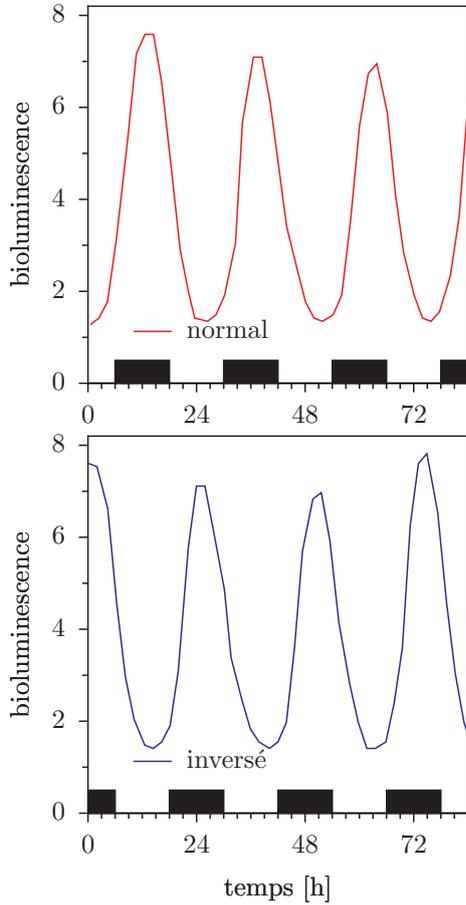


FIG. 2.4: Culture de *Lingulodinium* dans un cycle normal (en haut, bleu) et inversé (en bas, rouge). Ici, la culture de *Lingulodinium* a été illuminée pendant la nuit et gardée à l'obscurité pendant la journée. Après quelques jours, le rythme des algues s'est décalé. Leur nuit est alors pendant notre jour, leur jour pendant notre nuit

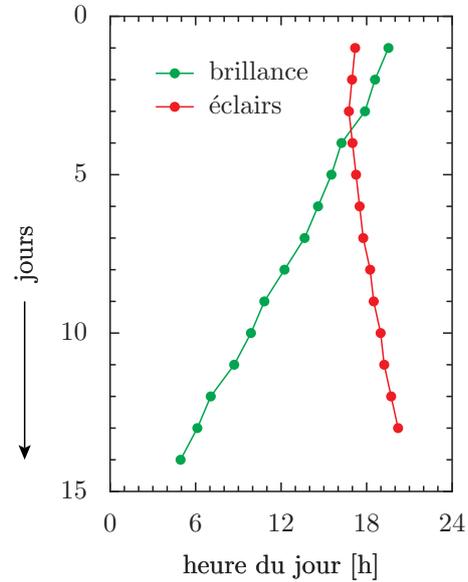


FIG. 2.5: Secouer une culture de *Lingulodinium* à intervalles réguliers pendant quatorze jours et traçage de l'heure du jour du maximum d'émission d'éclairs lumineux (triangles rouges) montre une période de parcours libre légèrement plus longue que 24 heures. En même temps le rythme de brillance d'un autre échantillon de la même culture était automatiquement enregistré et l'heure du maximum de l'intensité lumineuse tracé en triangles verts. Sa période de parcours libre est plus courte que 24 heures. Brillance et rythmes d'éclairs sont ainsi pilotés par deux horloges journalières

## 2 Le plus petit calendrier

en plus d'autres processus de façon circadienne, comme la photosynthèse et la division cellulaire (figure 2.6). De plus les algues se regroupent en nuages pendant la phase nocturne alors qu'elles sont distribuées uniformément dans l'eau pendant la phase diurne. Mais qu'est-ce que cela a à voir avec notre biocalendrier? Nous y reviendrons dans la section 2.3 Auparavant, nous verrons un autre phénomène qui peut être observé chez ces algues.

Mais qu'est-ce que cela a à voir avec notre biocalendrier? Nous y reviendrons dans la section 2.3 Auparavant, nous verrons un autre phénomène qui peut être observé chez ces algues.

### 2.2 Comment les algues lumineuses hibernent

Si les algues *Lingulodinium* sont conservées dans un cycle lumière/obscurité de 10 :14 heures au lieu de 12 :12 heures (une longueur de jour qui arrive en automne, quand la longueur du jour raccourcit), les algues perdent leur flagelle et tombent sur le fond des bacs (figure 2.7). Les cellules éclosent de leur coquille cuirassée et forment un cyste. Ceci est aussi trouvé dans la nature. Les algues tombent au fond de la mer et y hibernent. Au printemps les algues éclosent à partir des cystes, construisent une coquille cuirassée, forment deux flagelles et atteignent la surface de la mer.

Comment les cellules de *Lingulodinium* remarquent-elles que l'automne a commencé et quel est le facteur qui les fait former des cystes ?

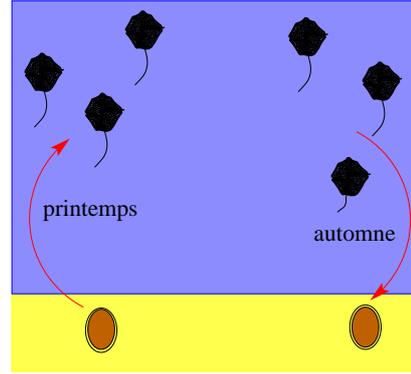


FIG. 2.7: En automne, *Alexandria tamarense* perd ses flagelles, tombe au fond de la mer (jaune) et se couvre d'une cuirasse (brun). Un cyste se forme, dans laquelle les algues hibernent. Au printemps les cellules éclosent à partir du cyste, construisent une cuirasse et deux flagelles

### 2.3 Comment fonctionne un calendrier algal

La formation des cystes de *Lingulodinium polyedra* est contrôlée par la longueur du jour (figure 2.8, Balzer and Hardeland (1991) et Balzer and Hardeland (1992)). En jours longs avec 11 ou plus heures de lumière par jour, les algues résident à la surface de la mer. En jours courts avec 10,5 ou moins heures de lumière toutes les cellules sont à l'état de cyste au fond de la mer. Si la longueur du jour est mesurée par des organismes et est utilisée pour contrôler un certain processus ou comportement, c'est appelé photopériodisme. Selon que l'organisme est soumis à des jours courts ou à des jours longs déclenche la réaction photopériodique. Chez *Lingulodinium* ce sont les jours courts qui induisent la formation des cystes. Les algues vont couler au fond de la mer. Pendant les jours longs, pourtant, les algues sont à la surface de la mer, où elles croissent et se divisent.

### 2.3 Comment fonctionne un calendrier algal

Une caractéristique des réactions photopériodiques est que l'effet des jours courts peut être annulé si de la lumière est appliquée au milieu des périodes sombres. C'est comme si les jours longs agissaient. Ceci a été trouvé aussi chez *Lingulodinium* : les cystes ne sont pas formés si la culture est illuminée pendant deux heures au milieu de la période sombre. Nous nous occupons ainsi d'une vraie réaction photopériodique et non d'une réaction induite par la quantité de lumière.

Pour la réaction photopériodique – c'est à dire la formation des cystes – il est nécessaire que la température soit de 16°C ou moins. Si l'eau de mer est à plus de 16°C, aucun cyste n'est formé, malgré les jours courts.

Les cystes sont, pourtant, formés même en jours longs si de la mélatonine est ajoutée au milieu (figure 2.9). La 5-méthoxytryptamine est même encore plus efficace : si on l'ajoute à l'eau des cystes sont formés sous une lumière continue et à 20°C.

Chez les Vertébrés, la longueur du jour est aussi signalée à l'organisme par la mélatonine (voir chapitre 6). Comme chez les vertébrés, la concentration de mélatonine fluctue aussi chez *Lingulodinium* rythmiquement pendant la journée (figure 2.10). Chez les algues aussi bien que chez les Vertébrés, la production de mélatonine est maximale peu de temps après l'établissement de l'obscurité. La mélatonine sert à l'organisme comme messenger de l'obscurité. Ceci semble être vrai pour l'unicellulaire *Lingulodinium* aussi bien que pour les Mammifères. Peut-être la mélatonine a été retenue comme hormone d'obscurité pendant l'évolution des organismes.

Un certain nombre de questions restent sans réponse. Comment, par exemple, la longueur du jour est-elle mesurée par l'algue ?

Il s'est avéré que chez les Vertébrés (voir chapitre 6) aussi bien que chez *Lingulodi-*

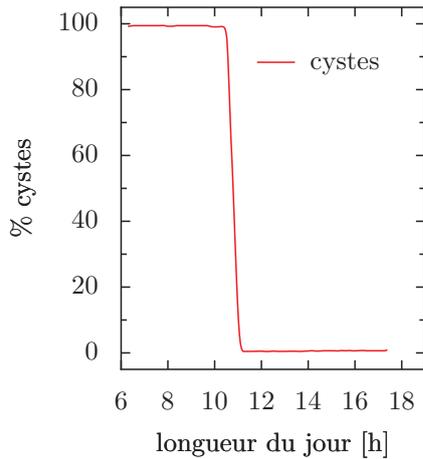


FIG. 2.8: En jours courts le dinoflagellé *Lingulodinium polyedra* forme des cystes (partie gauche du diagramme). Si la période lumineuse est de 11 heures ou plus longue, aucun cyste n'est formé (partie droite du diagramme). Le pourcentage d'algues est montré sur l'axe vertical en fonction de la longueur du jour (axe horizontal). D'après Balzer and Hardeland (1992)

## 2 Le plus petit calendrier

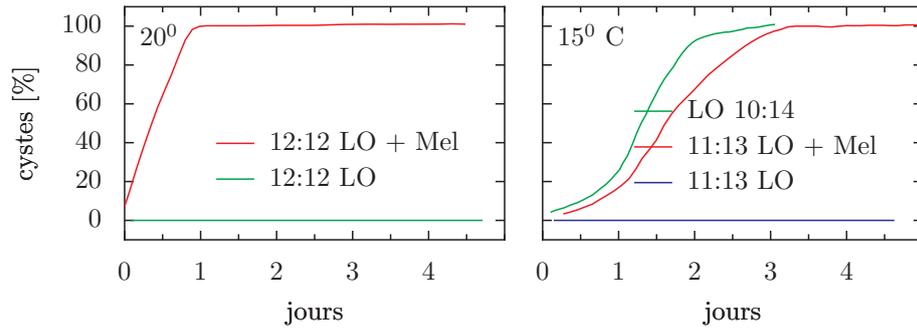


FIG. 2.9: Formation des cystes chez *Lingulodinium* avec la mélatonine. A droite : en jours courts (10 heures de lumière, 14 heures d'obscurité) des cystes sont formés en quelques jours (courbe verte), alors qu'en jours longs (11 heures de lumière, 13 heures d'obscurité) aucun cyste n'est trouvé (courbe bleue). Pourtant, si la mélatonine est ajoutée au milieu en jours longs, (partie droite, courbe rouge), des cystes sont formés les jours suivants. A gauche : la mélatonine permet la formation des cystes même à 20°C (courbe rouge). A cette température, normalement, les cystes ne sont pas formés (courbe verte). D'après [Balzer and Hardeland \(1992\)](#)

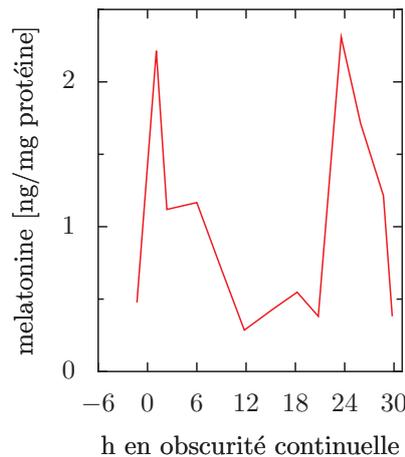


FIG. 2.10: Rythmes circadiens de la formation de mélatonine (ng/mg de protéines) chez *Lingulodinium polyedra* après transfert de la culture d'un rythme lumière/obscurité de 12 :12 heures vers l'obscurité continue (au temps 0 des abscisses). D'après [Balzer et al. \(1993\)](#)

*nium* une horloge quotidienne interne est utilisée. Et dans les deux cas la longueur de la période sombre et non la longueur de la période éclairée est mesurée. Si la nuit est assez longue, la mélatonine est synthétisée et des cystes sont formés. L'horloge circadienne de *Lingulodinium* est déjà connue depuis la section 2.1. Elle contrôle la luminescence, la division et l'agglutination des cellules. Malheureusement, on ne sait pas encore comment chez *Lingulodinium* la longueur de nuit est mesurée par cette horloge. De même, on ne connaît pas quelles étapes mènent finalement à la formation des cystes. Il est seulement connu que la mélatonine et des substances voisines sont capables d'induire la formation des cystes.

Une question finale est : comment les algues reconnaissent-elles la fin de l'hiver ? Ceci sera discuté dans la prochaine section.

## 2.4 Dinoflagellés avec une horloge annuelle

Comment les algues à l'état de cyste détectent-elles que l'hiver est fini et que le temps est venu d'éclore hors du cyste, de former une coquille cuirassée et des flagelles, et d'arriver à la surface de la mer ? Ceci n'a pas encore été étudié chez *Lingulodinium polyedra*. Il y a, néanmoins, une espèce voisine, *Alexandria tamarensis*, qui vit dans le golfe du Maine sur la côte orientale des États-Unis. Comment une horloge annuelle cause l'éclosion à partir du cyste au printemps a été étudié en détail par [Anderson and Keafer \(1987\)](#).

Sous certaines conditions, ces algues apparaissent en grandes quantités et la population est visible même pendant le jour par la fluorescence rouge de la chlorophylle ("marée rouge", figure 2.11). Ces algues produisent une substance toxique. Si les poissons mangent ces algues et sont ensuite consommés par les humains, un empoisonnement peut survenir. Pour éviter ceci, la pêche doit être arrêtée pendant les marées rouges dans les zones concernées. Dans le golfe du Maine de tels épisodes surviennent entre avril et novembre. Pendant ce temps, les cellules sont végétatives et se déplacent.

Comme chez *Lingulodinium polyedra* les algues tombent sur le fond de la mer en automne, défont leur coquille cuirassée et leurs flagelles, et forment des cystes. Elles hibernent dans les cystes pendant 2 à 6 mois. Au printemps, les algues éclosent à partir des cystes, forment une nouvelle coquille cuirassée et arrivent à la surface de la mer.

Comme les algues hibernent à une profondeur de 100 à 200 mètres, elles n'ont aucune information au sujet du temps de l'année. La lumière du jour ne pénètre pas

jusqu'à ces profondeurs et la température de l'eau ne fluctue pas de plus d'un degré. [Anderson and Keafer \(1987\)](#) ont trouvé que l'éclosion à partir des cystes est contrôlée par un rythme annuel : si à des temps différents de l'année des échantillons de sédiments du fond de la mer sont apportés au laboratoire, les algues émergent des cystes selon un rythme annuel (figure 2.12, partie supérieure). Ce rythme est aussi trouvé si un échantillon plus grand collecté en août est gardé au réfrigérateur à 2°C, et que des échantillons individuels sont transférés à 15°C à différents temps de l'année (figure 2.12, partie inférieure). Une éclosion rythmique a été observée pendant plus de deux ans. Nous avons ainsi affaire à un vrai rythme annuel *endogène*.

Les populations d'algues en eau côtière peu profonde ne montrent pas ce rythme annuel endogène. Elles peuvent recevoir des informations annuelles périodiques et n'ont ainsi pas besoin de rythme annuel endogène.

Les rythmes annuels sont connus aussi chez d'autres dinoflagellés.

Dans les facultés de Sciences Naturelles des universités, des travaux pratiques sont proposés dans lesquels les étudiants apprennent comment observer, et comment exécuter et évaluer des expériences. Dans un tel enseignement, nous avons fait aussi des expériences avec le rythme de bioluminescence de *Lingulodinium polyedra*. Parallèlement aux travaux pratiques, un séminaire était proposé. Dans le séminaire, des publications de chercheurs dans des journaux scientifiques étaient lus, qui concernaient les points abordés dans l'enseignement. Pratiquer comment le résumer de façon qu'un profane intéressé puisse le comprendre, nous avons lu aussi l'article déjà mentionné de [Anderson and Keafer \(1987\)](#). Ensuite, chaque étudiant était prié d'écrire



FIG. 2.11: Photographie aérienne d'une "marée rouge" pendant la journée : la densité des dinoflagellés est si grande que la population est visible par sa fluorescence rouge de la chlorophylle. Peint par l'auteur d'après une photographie de Taylor, dans *Hastings (1994)*

un article pour un journal sur le rythme annuel d'*Alexandria tamarensis*. Vous pouvez lire un de ces articles dans la suite. Le titre "Le plus petit calendrier" est aussi de l'auteur.

***Le plus petit calendrier. Un unicellulaire découvert avec un rythme annuel intégré.***

*Le dinoflagellé marin Alexandria tamarensis, un unicellulaire avec une carapace de cellulose que les biologistes modernes placent entre les animaux et les plantes, est souvent une vedette : il appartient aux algues empoisonnées participant à la redoutable peste algale annuelle. Une équipe américaine à l'institut océanographique Woods Hole, Massachusetts, remarque que l'état encapsulé de cette espèce au fond de la mer éclot seulement de la fin de l'hiver au début du printemps, au temps convenable pour la peste algale. C'était étonnant, parce que même à une profondeur de 30 m ou plus, les algues connaissaient le temps de l'année. Et ceci en dépit de conditions constantes qui y prévalent. Pour aller au fond des choses,*

## 2.4 Dinoflagellés avec une horloge annuelle

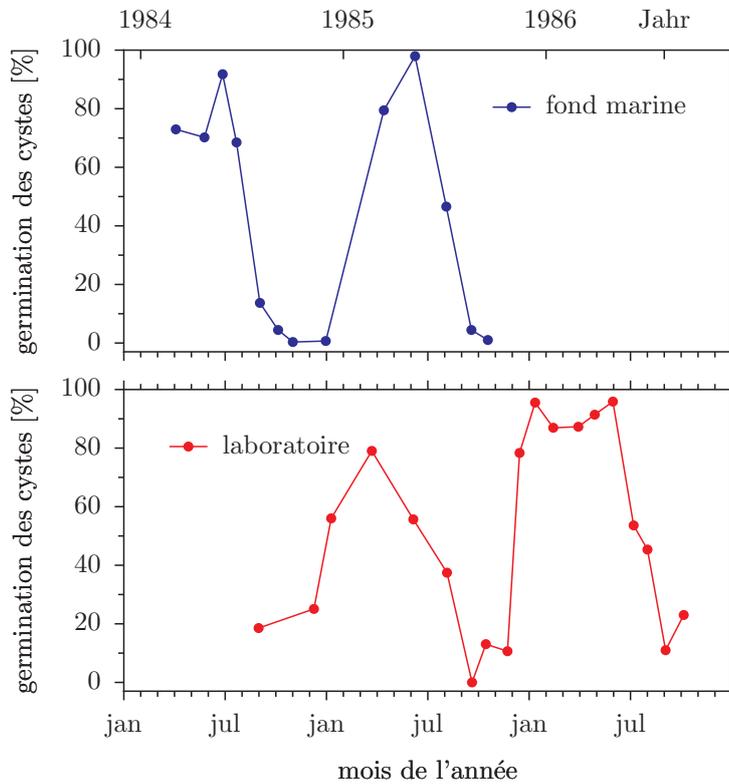


FIG. 2.12: *Alexandria tamarensis*, du golfe du Maine, éclôt à partir des cystes selon un rythme annuel. En haut : chaque point bleu montre sur un échantillon du fond de la mer le pourcentage d'algues écloses avec des valeurs hautes en été et des valeurs basses en hiver, en 1984 et 1985. En bas : un échantillon plus grand du fond de la mer a été gardé au réfrigérateur à 4°C. Des échantillons ont été pris à différents temps en 1985 et 1986, et transférés à 18°C. De nouveau, le pourcentage d'algues écloses est montré en fonction de l'époque de l'année. La courbe rouge montre que de nouveau un rythme annuel est trouvé. D'après [Anderson and Keafer \(1987\)](#)

## 2 Le plus petit calendrier

*un plus grand échantillon de sol a été récolté, gardé pendant deux ans en conditions constantes au laboratoire, et chaque mois un test de germination a été réalisé. Les algues avec seulement un millièème de millimètre, même dans ces conditions, n'ont pas oublié leur calendrier. De façon intéressante, des membres de cette espèce à partir d'eaux peu profondes germaient sans horloge annuelle, en utilisant des indices environnementaux. Alexandria tamarensis a ainsi dû être divisée en deux sous-espèces. L'une d'entre elles contrôle son cycle de vie via une horloge annuelle endogène.*

*Schmitt*

## 3 Horloges annuelles dans les semences

*Les plantes supérieures prolifèrent et se propagent par des semences. De cette façon, elles survivent aux conditions défavorables. Quelques semences germent seulement durant certains moments de l'année. Une horloge interne annuelle en est responsable.*

Dans ce chapitre, nous aurons affaire à un secret de la nature, qui n'a pas encore été tiré au clair, à savoir que les semences des plantes, qui germent seulement à certains moments de l'année. Nous verrons en premier quelques exemples. Ensuite, la signification des semences pour les plantes sera expliquée. Finalement, nous spéculerons sur comment les semences sont capables de germer au bon moment de l'année.

### 3.1 Semences de plantes germant à certains moments de l'année

Dans beaucoup de régions de la Terre, les conditions de vie pour les organismes changent spectaculairement pendant la durée d'une année. Il y a des moments avec des températures favorables permettant aux plantes et aux animaux de se développer et de se propager. Pendant l'hiver, cependant, beaucoup de plantes meurent ou cessent de grandir. Dans d'autres régions, ce n'est pas la basse température, mais l'aridité qui est un problème pour les organismes.

Les plantes supérieures ont développé un grand nombre de stratégies différentes pour

survivre aux saisons défavorables. La plus réussie est de faire des semences. La formation des semences est caractéristique des Gymnospermes et des Angiospermes.

Beaucoup de plantes que nous cultivons au jardin germent dès que de l'eau est disponible et que la température est favorable. Il n'y a aucune importance de semer les graines au printemps, en été ou au début de l'automne. Ce sont, pourtant, souvent des variétés particulières. Les semences des types sauvages germent seulement à des moments particuliers de l'année, et restent au repos durant les autres périodes de l'année.

Le développement des plantes dans les latitudes tempérées et élevées de la Terre doit être synchronisé avec les saisons. Pour beaucoup de plantes annuelles, il serait mortel de germer et de croître en automne. Le premier gel les tuerait. Par conséquent les plantes supérieures ont des semences au bon moment avant que l'hiver commence. Elles germent au printemps suivant ou en été. Le repos et la germination des semences sont adaptés aux saisons. Pour plus d'informations au sujet de la germination des semences, voir [Hegarty \(1978\)](#), [Leubner \(2000\)](#) et [Finch-Savage and Leubner-Metzger \(2006\)](#)

Qu'est-ce qui cause la germination à certaines époques de l'année? Chez un assez grand nombre de plantes les signaux photopériodiques sont nécessaires pour la germination de leurs semences.

Il y a, par exemple, des semences qui germent seulement en jours longs (été),

### 3 Horloges annuelles dans les semences

comme la laitue sauvage *Lactuca sativa* ou le bouleau brun *Betula pubescens* (figure 3.1) et le bouleau argenté *Betula pendula* (Vanhatalo et al. (1996)). Le reste des semences peut aussi être contrôlé par la photopériode comme chez *Desmodium barbatum*. Si des semences de cette espèce mûrissent en jours courts (par exemple une période lumineuse de 8 heures), la plupart germent en comparaison de celles qui mûrissent en jours longs (par exemple une période lumineuse de 18 heures, Siqueira and Valio (1992)). D'autres semences germent seulement en jours courts (printemps ou automne).

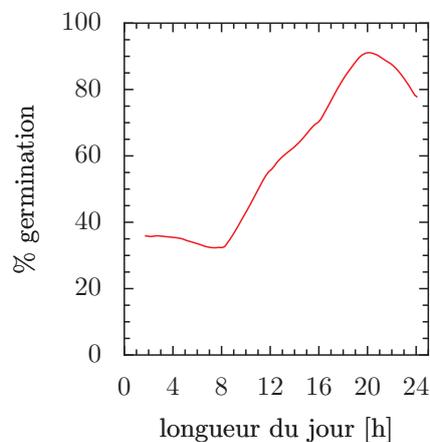


FIG. 3.1: Les graines du bouleau *Betula pubescens* montrent en jours courts (2 à 8 heures de lumière par jour) un faible taux de germination, alors qu'en jours longs (20 : 4 heures dans le cycle lumière/obscurité) 90% germent (à 15°C). D'après Black and Wareing (1955).

Chez d'autres plantes des températures basses pendant plusieurs jours ou même des semaines sont nécessaires pour achever la période de repos des semences. Les scientifiques appellent ceci la vernalisation. Les semences peuvent germer seulement si le froid agit pendant un certain temps en hi-

ver. Si la température du sol devient favorable au printemps, les semences germent et les plantes commencent à croître.

### 3.2 Qu'est-ce qu'une semence ?

Le développement d'une Angiosperme est décrit schématiquement dans la figure 3.2. Après la fécondation, une semence avec un embryon et un albumen se développe à partir de la fleur. L'embryon dans la graine contient déjà toutes les structures importantes de la jeune plante : début de racine, tige et cotylédons. Avant le développement, le métabolisme est réduit et la semence se trouve à l'état de repos. Dans cet état de "dormance", les graines sont protégées de la rigueur de l'hiver et survivent aux basses températures sans dommage (voir Taylorson and Hendricks (1977)).

### 3.3 Semences avec une horloge annuelle

Il y a un certain nombre de plantes dans lesquelles la germination des semences n'est induite ni par la photopériode ni par la vernalisation. À la place, une horloge interne annuelle contrôle la germination. La capacité à germer a été étudiée chez 335 espèces par Bünning et ses collaborateurs dans les années entre 1940 et 1960. Les semences furent gardées à différentes températures (2, 20 et 35°C) soit à l'obscurité, soit en lumière continue. Il a été testé comment elles germaient à différentes périodes de l'année (Bünning (1951)). A partir des plantes testées, 10 ont montré un rythme annuel marqué : elles germaient toujours à une époque caractéristique de l'année, variable selon l'espèce. Des exemples de telles

### 3.3 Semences avec une horloge annuelle

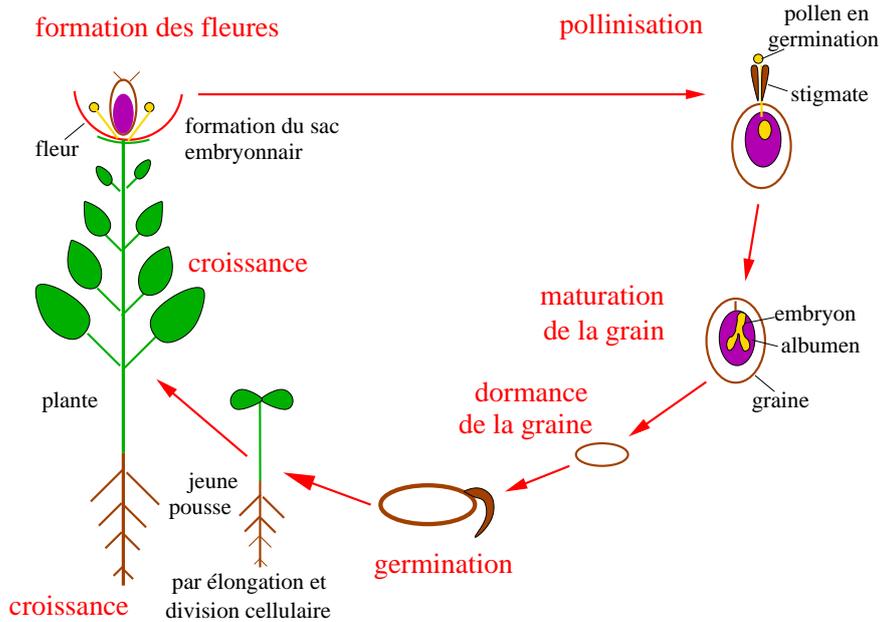


FIG. 3.2: Le développement d'une plante de type Angiosperme. Dans la fleur, un embryon se forme dans l'ovaire. La graine mûrit, tombe, et entre en dormance. A ce stade, elle peut traverser les conditions défavorables comme le gel et la sécheresse. Si les conditions environnementales deviennent de nouveau favorables, la semence germe et la jeune pousse se développe en une nouvelle plante. Cette plante forme des fleurs avec des étamines et des carpelles, dans lesquels l'ovaire est pollinisé, et forme une nouvelle graine

### 3 Horloges annuelles dans les semences

plantes sont le Millepertuis *Hypericum*, la digitale jaune *Digitalis lutea* (figure 3.3), *Potentilla molissima*, *Gratiola officinalis*, *Chrysanthemum corymbosum*, le Gui *Viscum album* et le fraisier sauvage *Fragaria vesca*. La température de stockage n'influence pas le rythme annuel de germination.

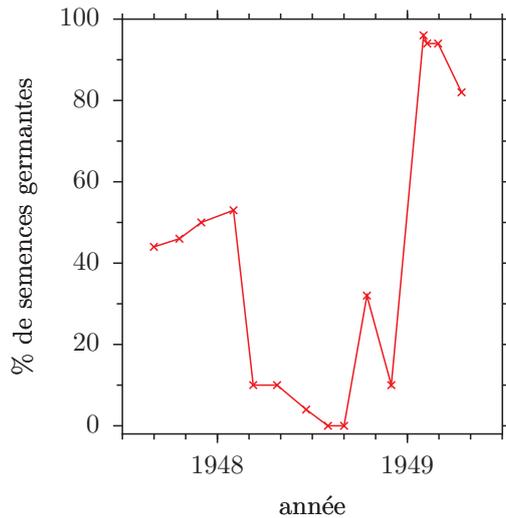


FIG. 3.3: Rythme annuel de germination chez la Digitale jaune *Digitalis lutea*. Les semences sont gardées à 3°C et des échantillons sont transférés environ tous les 45 jours sur du papier filtre mouillé à 23°C en obscurité continue. Le pourcentage de semences germinantes est tracé en fonction de l'époque de l'année. D'après Bünning (1949)

La température de stockage n'influence pas le rythme annuel de germination.

Da die Bedingungen, unter denen der Samen gehalten wurde, immer gleich blieben, muß eine innere Jahresuhr das Keimen induziert haben. Sie muß irgendwie dem Embryo im Samen den Anstoß gegeben haben, den Ruhezustand aufzugeben und sich zu entwickeln.

Ainsi, l'existence d'une horloge interne

annuelle est montrée par les semences sèches. Une semence dormante a un métabolisme très réduit, mais une faible respiration est encore présente. Mesuré par un appareillage convenable, un rythme annuel interne apparaît. En parallèle de ce rythme, un autre rythme annuel existe pour l'eau qui pénètre dans l'enveloppe de la semence et qui cause le gonflement de la semence (figure 3.4).

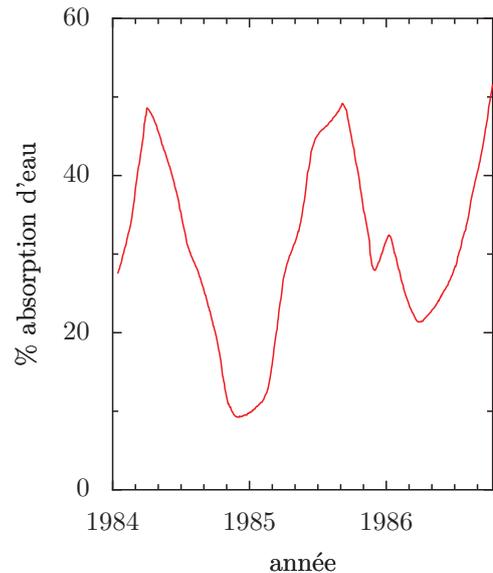


FIG. 3.4: Changements annuels dans l'absorption d'eau (en pourcentage du poids sec) de graines sèches de haricot sec (*Phaseolus vulgaris*) pendant quatre heures à 25°C à l'obscurité de juin 1984 à juillet 1986. D'après Spruyt and De Greef (1987)

La base physiologique de ce rythme annuel est inconnu.

Chez le Fraisier *Fragaria vesca* la plante mère influence l'aptitude à germer. : des semences mûries à différents temps de l'année ont été récoltées et l'aptitude à germer a été mesurée pendant les mois suivants. Pour tous les échantillons, elle était indépendante de l'époque de la récolte, et

### 3.4 Exemples de rythmes annuels chez les plantes

maximum en octobre (figure 3.5). Comment ce rythme annuel de germination des semences est synchronisé n'est pas connu.

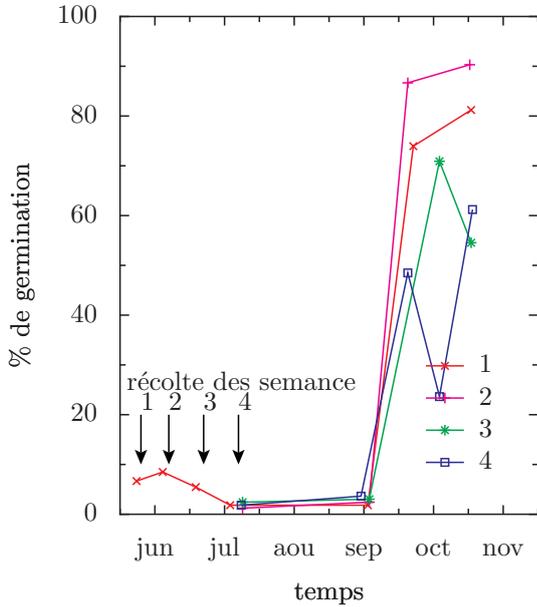


FIG. 3.5: L'aptitude à germer de semences de *Fragaria vesca*, qui ont mûri à différentes époques de l'année, est indépendante de l'époque de la récolte (flèches) dans tous les échantillons (courbes colorées et numérotées) et est maximale en octobre (Bünning (1949))

### 3.4 Exemples de rythmes annuels chez les plantes

Des rythmes annuels ont été trouvés ailleurs que dans la germination de quelques semences. Ils existent aussi dans l'enracinement de boutures de saule, dans la croissance des lentilles d'eau *Lemna* et de l'avoine *Avena*, dans la chute des feuilles en automne, dans la formation du nouveau bois dans les troncs d'arbres montrée par les cernes annuels (voir figure 3.6), dans la

résistance au froid et la dormance des bourgeons ; On ne connaît pas encore comment ces horloges annuelles fonctionnent.

Des exemples d'horloges annuelles existent aussi chez les animaux. Nous le verrons plus tard dans la section consacrée au hamster russe *Phodopus sungorus* section 6 et dans la migration des oiseaux section 6. Dans le chapitre 7, nous verrons que les organismes peuvent utiliser la longueur du jour comme un calendrier externe, qui détermine certaines étapes du développement comme la floraison des plantes.

### 3 Horloges annuelles dans les semences

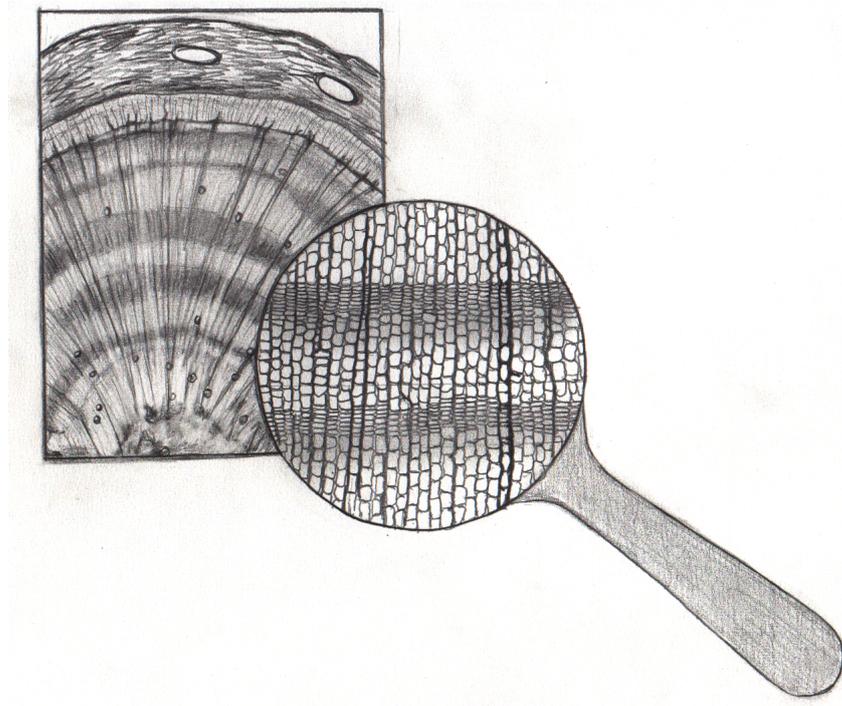


FIG. 3.6: Coupe transversale d'une tige de Pin (rayon environ 25 cm). La périphérie est constituée d'écorce. Le bois (à l'intérieur) montre des cerne de croissance constitués de cellules plus grandes au printemps et en été et plus petites pendant la suite de l'année. Avec une loupe, le bois initial (grandes cellules avec de fines parois) et le bois final (cellules plus petites avec des parois épaisses) peuvent mieux être vues. La bordure nette est la fin d'un cerne annuel et reflète l'absence de croissance en hiver. Par Mareike Föster

## 4 Comment rendre Kalanchoe épais et induire la floraison

*De nombreuses plantes utilisent la longueur du jour comme calendrier extérieur. Une plante de jours courts comme Kalanchoe blossfeldiana fleurit en jours courts, les plantes de jours longs en jours longs. Chez Kalanchoe la forme des feuilles est aussi déterminée photopériodiquement. En jours longs, les feuilles sont grandes et relativement fines, en jours courts, elles sont petites et épaisses.*

*Comment l'induction photopériodique de la floraison agit et comment en liaison la longueur du jour est mesurée est décrit dans une section.*

*Une autre section traite des « yeux » des plantes, par lesquels elles peuvent voir la longueur du jour.*

*Si les plantes sont induites par la photopériode à fleurir, une impulsion de floraison est induite dans les feuilles et un signal est envoyé vers le lieu où les fleurs sont formées.*

*Kalanchoe blossfeldiana* vit dans des lieux arides de l'île de Madagascar à l'est de l'Afrique. Elle appartient aux Crassulacées. Pour se protéger de la dessiccation pendant la saison chaude, ces plantes possèdent des feuilles épaisses et charnues dans lesquelles l'eau peut être stockée. Elles commencent à fleurir à la fin de l'hiver à Madagascar. Jusqu'à 300 fleurs peuvent se trouver sur une plante. Elles sont d'un joli rouge profond. Par conséquent, et parce qu'elles fleurissent en hiver, Kalanchoe est une plante ornementale (figure 4.1).



FIG. 4.1: *Kalanchoe blossfeldiana* en pleine floraison. Les fleurs sont de couleur rouge avec quatre pétales formant un tube, un calice vert et un pédoncule floral. Les feuilles sont charnues

### 4.1 Des feuilles épaisses en jours courts

Comme chez de nombreuses Crassulacées, la succulence des feuilles est contrôlée photopériodiquement. En jours courts, de petites feuilles fragiles et succulentes (charnues) se développent. En jours longs, toutefois, les feuilles sont fines, flexibles et grandes (figure 4.2).

Les feuilles deviennent succulentes en absorbant de l'eau et en accroissant la taille des cellules en direction transversale. À cette fin, une substance est formée en jours courts qui induit la succulence. Cette substance peut être transférée en greffant une

#### 4 Comment rendre *Kalanchoe* épais et induire la floraison

feuille d'une plante cultivée en jours courts sur une plante cultivée en jours longs. Les feuilles de la plante-hôte deviennent succulentes, bien qu'elles soient toujours en conditions de jours longs.

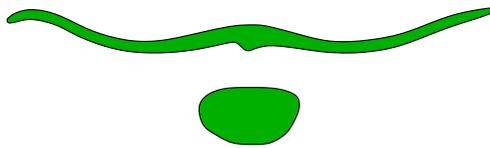


FIG. 4.2: Feuilles de *Kalanchoe blossfeldiana* gardées en jours longs (à gauche) et en jours courts (à droite). En bas : coupe transversale schématique à travers une feuille de jours longs (en haut) et une feuille de jours courts (en bas). D'après *Harder and Witsch (1941)*

### 4.2 Induction florale en jours courts

Les jours courts non seulement épaississent les feuilles de *Kalanchoe blossfeldiana*, mais les plantes sont aussi induites à fleurir. C'est la raison pour laquelle les plantes sont habituellement vendues avant Noël chez les fleuristes et dans les jardineries. Des plantes gardées en jours longs ne fleurissent pas, et les feuilles sont fines et étalées. La figure 4.3 montre le nombre moyen de fleurs en fonction de la longueur de la période lumineuse. Cette figure montre que les plantes de jours courts fleu-

rissent si une période sombre critique est dépassée.

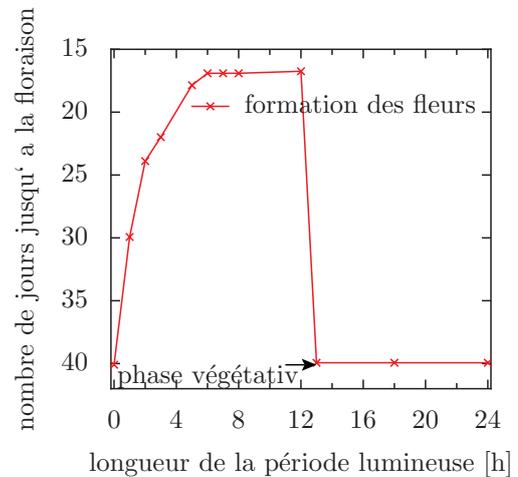


FIG. 4.3: Comment l'induction florale de *Kalanchoe blossfeldiana* dépend de la longueur de la période lumineuse : en jours avec des périodes lumineuses courtes (longues nuits d'hiver) des fleurs sont induites, mais elles restent végétatives en jours avec de longues périodes lumineuses (nuits courtes comme en été). En périodes lumineuses très courtes (jusqu'à 4 heures) qui n'arrivent jamais à Madagascar, quelques fleurs sont trouvées (chute de la partie gauche de la courbe). La période sombre, à laquelle juste la moitié du nombre maximal de fleurs est induite, est appelée période sombre critique. Elle est de 11,5 heures (correspondant à 12,5 heures de lumière ; notez que la période de lumière est tracée sur l'axe X)

Aux latitudes de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique du nord de nombreuses plantes fleurissent en jours longs, c'est à dire l'été. Elles sont ainsi nommées plantes de jours longs. Dans leur cas, la période lumineuse doit *descendre* au dessous d'un période sombre critique de façon à induire la floraison (figure 4.4). Des plantes de jours longs

## 4.2 Induction florale en jours courts

sont par exemple l'ivraie *Lolium perenne* et l'Arabette *Arabidopsis thaliana* (figure 4.14). Il y a pourtant aussi des plants qui fleurissent seulement après avoir été pendant quelque temps en jours courts et ensuite en jours longs (ainsi nommées plantes de jours courts-longs). Chez les plantes de jours longs-courts, c'est une le contraire. Les plantes de jours neutres fleurissent indépendamment de la longueur du jour en jours courts et en jours longs. Mais elles ont aussi besoin d'un certain âge avant d'être capables de fleurir. Au lieu d'utiliser cette voie autonome pour fleurir, de nombreuses plantes réagissent aux facteurs environnementaux comme à la longueur du jour.

Il existe des plantes de jours courts qui sont induites à fleurir par un seul jour court (par exemple *Pharbitis nil*). La même chose est vraie pour des plantes de jours longs (par exemple l'ivraie *Lolium perenne*). Ces plantes sont particulièrement adaptées aux expériences, parce que l'induction florale se produit juste par une seule photopériode effective. Si, en plus, les premiers signes de formation des fleurs sont visibles tôt après l'induction, on peut obtenir des résultats du traitement déjà peu de temps après celui-ci. La plupart des plantes ont besoin, en revanche, de plusieurs jours avec la photopériode correcte pour l'induction florale (elles possèdent un compteur photopériodique). C'est le cas de *Kalanchoe*. Cette plante nécessite au moins sept jours courts « inductifs », de façon à induire au moins quelques fleurs. Avec un nombre croissant de jours courts, davantage de fleurs sont formées.

L'induction florale photopériodique est très importante en agriculture et horticulture (vue d'ensemble : [Salisbury \(1985\)](#)).

Comment la longueur de jour contrôle la formation des fleurs sera traitée dans les prochaines sections. Nous devons nous oc-

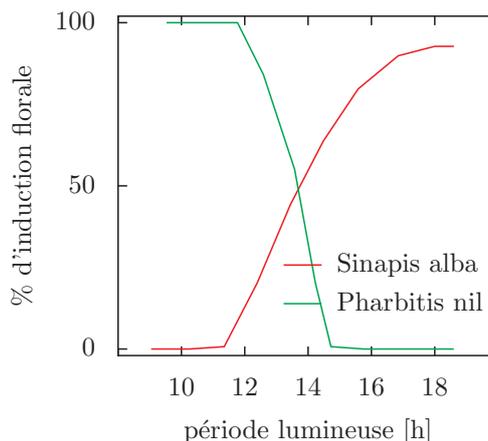


FIG. 4.4: Les plantes de jours courts fleurissent si une période sombre critique est dépassée (courbe verte, *Kalanchoe blossfeldiana*), les plantes de jours longs si la période sombre tombe au dessous d'une période sombre critique (courbe rouge, ivraie *Lolium perenne*). Notez que la période lumineuse a été tracée en axe X

cuper de différents processus plus en détail, de façon à comprendre l'induction florale.

1. Dans la feuille, la lumière photopériodiquement effective est perçue par des photorécepteurs et sa longueur est déterminée par une horloge circadienne.
2. À la bonne longueur de jour, et à un nombre suffisant de cycles inducteurs, une substance inductrice de la floraison est formée dans la feuille.
3. Ce « florigène<sup>5</sup><sup>1</sup> » est transporté vers l'apex
4. Le florigène re-règle l'apex. Il arrête de croître végétativement, et forme finalement des fleurs (induction florale).

<sup>1</sup>Cette expression a été créée par [Chailakhyan \(1936\)](#). Selon d'autres hypothèses, plusieurs hormones sont impliquées, qui agissent ensemble ([Bernier et al. \(1993\)](#)), ou bien un inhibiteur de floraison est inhibé.

5. Dans l'apex re-réglé, les activités de gènes sont changées et conduisent à la formation des fleurs.

### 4.3 Comment la longueur du jour est reconnue dans la feuille

En premier, la plante doit reconnaître la longueur du jour pour induire la floraison. Une plante de jours courts comme *Kalanchoe* a d'une certaine façon à se renseigner si la période sombre critique a été atteinte ou dépassée. Où dans la plante cela arrive-t-il ? Il a été trouvé que ceci n'arrive pas aux sommets des tiges, où plus tard les fleurs seront formées, mais dans les feuilles<sup>2</sup>. Dans les tissus des feuilles existent des dispositifs pour percevoir la longueur du jour, nommées photorécepteurs. De la même façon que les pigments des photorécepteurs de la rétine de nos yeux absorbent la lumière et la convertissent en signaux pour le cerveau, les récepteurs pour la lumière agissant photopériodiquement sont dans les feuilles des plantes. Ces récepteurs sont différents de la chlorophylle, que les plantes utilisent pour fabriquer des sucres et de l'amidon en utilisant l'énergie de la lumière solaire. Le phytochrome est le plus important récepteur de lumière dans l'induction florale (Weller

---

<sup>2</sup>Probablement dans le mésophylle et dans l'épiderme, comme cela a été montré chez *Kalanchoe blossfeldiana* (Schwabe (1968)), chez *Solanum* avec des chimères périclines et dans d'autres plantes dont les feuilles ont été illuminées photopériodiquement soit par la face supérieure soit par l'épiderme supérieur, soit par l'épiderme inférieur (Bünning and Moser (1966), Schwabe (1968), Mayer (1973)). L'épiderme de différentes plantes peut montrer des caractéristiques anatomiques spéciales qui sont capables d'absorber suffisamment de lumière même pendant la pénombre (Haberlandt (1905)).

et al. (1997)). Il est probablement aussi utilisé pour l'induction florale de *Kalanchoe*. Le phytochrome est surtout sensible à la lumière rouge<sup>3</sup>.

Un système de chronométrage et un compteur photopériodique jouent un rôle important (figure 4.5). La mesure du temps est faite par un système circadien (voir section 4.4). Apparemment, chez les plantes de jours longs, une longueur de jour critique (période lumineuse) est mesurée, alors que chez les plantes de jours courts une période sombre critique est mesurée. Si une période sombre critique est dépassée (plantes de jours courts) ou devient plus courte (plantes de jours longs), les cellules de la feuille produisent du florigène.

### 4.4 Modèles pour l'induction photopériodique

courts, mais non en jours longs. Quels sont les processus sous-jacents dans la plante ? Beaucoup de chercheurs travaillent sur cette question.

Si un scientifique a un problème qu'il ne peut pas résoudre, il utilise la même méthode qu'un détective utiliserait pour une enquête : il avance différentes hypothèses au sujet de la façon dont l'événement a pu se produire. Les hypothèses sont des modèles de la réalité. Ces modèles sont testés en les comparant à la réalité. Les spécialistes de sciences de la nature le font en expérimentant. Les modèles doivent être améliorés si les résultats expérimentaux diffèrent de ce qui est attendu.

Il y a de nombreuses décennies, il était

---

<sup>3</sup>Il y a d'autres récepteurs pour les réactions photopériodiques. Chez les Brassicacées comme *Arabidopsis* des récepteurs à la lumière bleue (cryptochromes) en sont responsables (Guo et al. (1998)).

#### 4.4 Modèles pour l'induction photopériodique

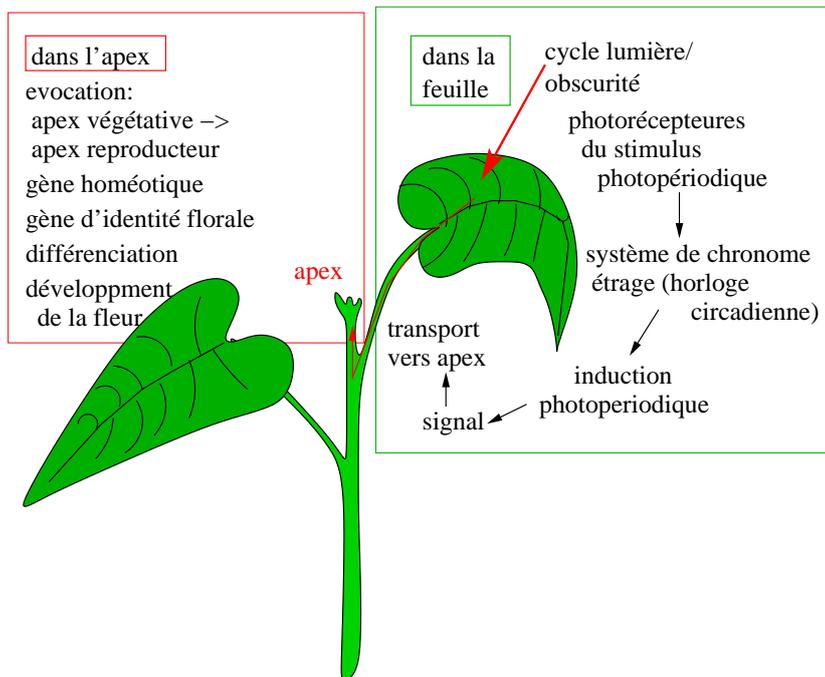


FIG. 4.5: Dans la feuille, le signal photopériodique de l'environnement (cycle lumière/obscurité) est perçu par des photorécepteurs (flèche rouge en haut à droite). La longueur du jour (longueur de la nuit) est détectée dans un système de mesure du temps (horloge circadienne). Avec la bonne longueur (par exemple jours courts pour les plantes de jours courts), une induction photopériodique survient dans la feuille. Un signal est produit et (ligne rouge avec flèche) transporté jusqu'à l'apex. Il fait basculer l'apex de la croissance végétative vers la formation de fleurs ("évocation"). L'apex se différencie en une fleur ou une inflorescence et les fleurs se développent. D'après *Bernier (1971)*

déjà connu que dans les réactions photopériodiques la longueur du jour (ou la longueur de la nuit) est mesurée par une horloge quotidienne interne des organismes. En fait, on s'attendrait à une simple mesure de la longueur du jour de la façon dont le temps d'une course est enregistré avec un chronomètre dans une compétition de course à pied. On pourrait imaginer qu'avec l'établissement de la période sombre une substance est produite qui après une certaine durée de nuit s'accumule en telle quantité que la floraison est induite.

Il s'est révélé pourtant que l'idée de [Bünning \(1936\)](#) est valide pour la plupart des réactions photopériodiques : ainsi la mesure photopériodique du temps est faite avec l'horloge journalière qui se lance périodiquement (toutes les 24 heures, l'horloge est dans les mêmes conditions). Cette hypothèse de Bünning a été testée entretemps fréquemment avec des expériences critiques et a changé partiellement, mais l'idée de base est aujourd'hui acceptée par la majorité des chercheurs.

Comment l'induction florale survient selon cette vision est expliqué dans la figure 4.6. La lumière a deux fonctions : elle synchronise l'horloge circadienne et, selon la disposition des astres de la saison (jours longs ou jours courts) et la situation photopériodique de l'organisme (par exemple plante de jours longs ou plante de jours courts) induit la réaction photopériodique ou non.

Le principe de ce modèle est ainsi qu'une horloge interne interagit de différentes façons avec le rythme externe du cycle lumière/obscurité.

Comment le cycle externe lumière/obscurité est synchronisé avec l'horloge interne dépend de si le début ou la fin de la période lumineuse influence la phase plus ou moins fortement. Dans

l'exemple de la figure 4.6 c'est le début de la période lumineuse qui met la phase en jours longs ou en jours courts. Il est pourtant plus réaliste de supposer que à la fois l'allumage et l'extinction jouent un rôle dans l'établissement de la phase. On y reviendra.

L'hypothèse de Bünning a été modifiée d'une façon que seulement une petite partie de l'oscillation est sensible à la lumière, nommée phase inductible par la lumière  $\Phi_i$ . Le cycle externe lumière/obscurité doit coïncider avec  $\Phi_i$  de la bonne façon (voir [Pittendrigh \(1964\)](#)] et figure 4.7). Ce modèle a été donc nommé modèle de *coïncidence externe*. Il y n'y a pourtant pas de différence fondamentale entre les deux modèles : le cycle externe lumière/obscurité pourrait bien provoquer un rythme interne lumière/obscurité qui interagirait avec la phase critique de l'horloge circadienne.

Ceci nous amène à une autre proposition, le modèle de *coïncidence interne*. J'ai expérimenté avec des plants de *Kalanchoe* en fleur ([Engelmann \(1960\)](#)) qui étaient gardés pendant plusieurs jours en lumière continue. Les fleurs ont arrêté l'ouverture et la fermeture des pétales et étaient en général complètement fermées. Si je transférais ensuite les fleurs pendant quelques jours à l'obscurité, elles recommençaient à bouger de nouveau selon un rythme journalier. J'ai appelé ceci le « *rythme d'extinction* » parce qu'il commence après que la lumière soit éteinte (figure 4.8).

Si les plantes fleurissantes étaient pendant plus de 14 jours à l'obscurité continue<sup>4</sup>, les pétales ont arrêté de bouger et

<sup>4</sup>Ceci est possible chez les Crassulacées : elles possèdent suffisamment de substances de réserve pour survivre à une longue période de jeûne. La lumière verte peut être utilisée comme de l'obscurité physiologique, ce qui facilite l'arrosage et la manipulation des plantes.

#### 4.4 Modèles pour l'induction photopériodique

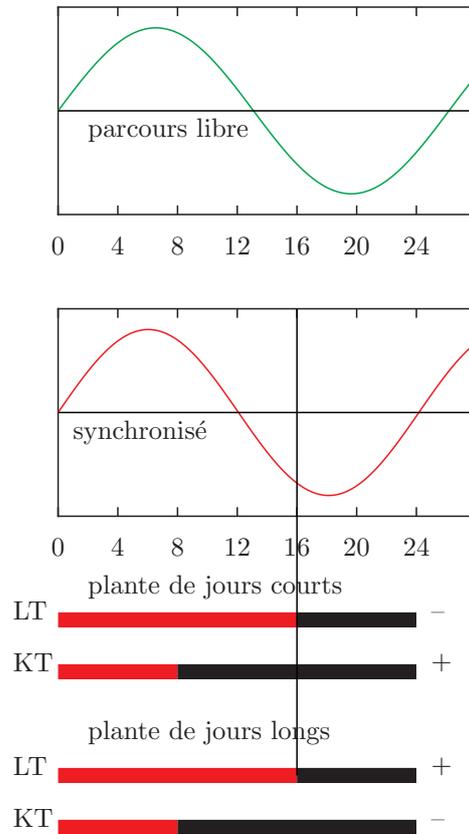


FIG. 4.6: *Modèle de Bünning de l'induction photopériodique de la floraison (ou d'autres processus). La lumière a deux fonctions. En premier, elle synchronise l'horloge circadienne avec le cycle lumière/obscurité. La courbe supérieure montre une oscillation « en parcours libre » de l'horloge circadienne, c'est à dire en conditions constantes sans métronome. Les deux courbes du bas sont synchronisées par des cycles lumière/obscurité (jour long, moyen, court, en bas). avec le jour de 24 heures. Deuxièmement, la lumière influence le système photopériodique différemment, selon que les jours longs ou les jours courts prévalent. En jours longs, la période de lumière longue (zone blanche au dessus de l'axe des X) coïncide non seulement avec la « phase photophile » (« aimant la lumière », partie rouge de la courbe), mais partiellement aussi avec la phase scotophile (« aimant l'obscurité », partie grise de la courbe). Dans ce cas la floraison sera induite chez une plante de jours longs mais inhibée chez une plante de jours courts. En jours courts la phase scotophile n'est pas éclairée et une plante de jours longs ne sera pas induite à fleurir. Les plantes de jours courts, en revanche, seront induites. D'après [Bünning \(1983\)](#)*

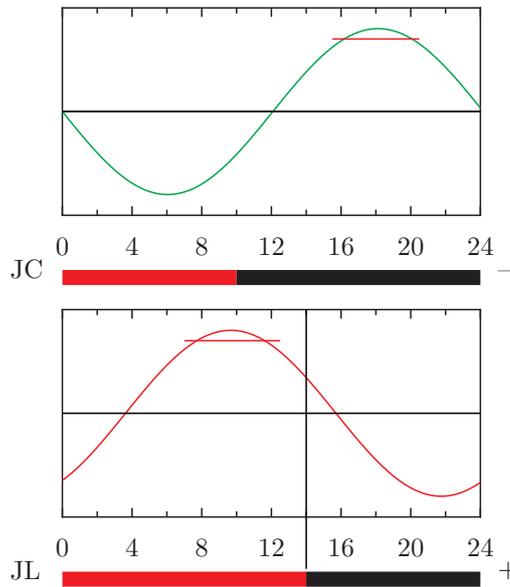


FIG. 4.7: *Modèle de coïncidence externe pour les réactions photopériodiques. La lumière synchronise l'horloge circadienne au cycle lumière/obscurité. La phase de l'oscillation est dans ce cas non fixé à l'établissement de la lumière. Courbe supérieure (rouge) : en jours longs 14 :10. Courbe inférieure (bleu) : en jours courts 3 :21. Une phase sensible à la lumière  $\varphi_i$  de l'oscillateur doit coïncider avec la lumière si une réaction photopériodique doit survenir. D'après Pittendrigh (1964)*

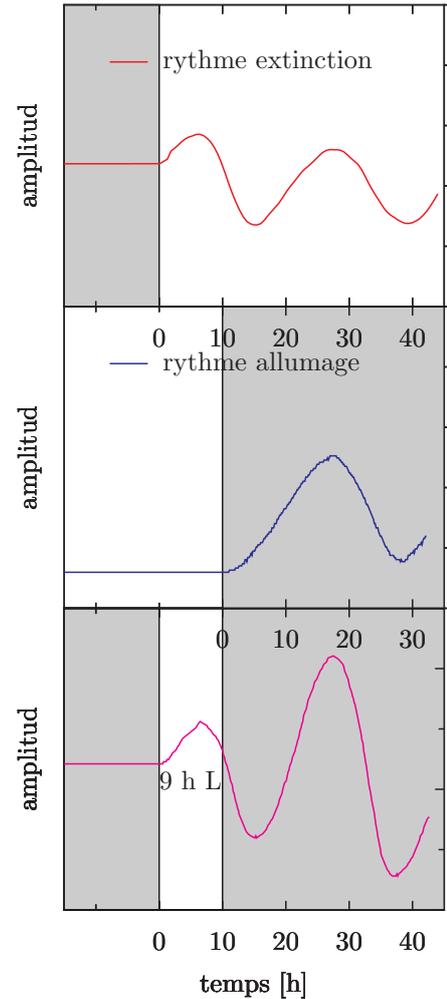


FIG. 4.8: *Modèle de coïncidence interne de l'induction photopériodique de floraison. Le rythme d'allumage (rouge) des fleurs de Kalanchoe (chapitre 4) après transfert de OO (obscurité continue, gris) en LL (éclairage continu, clair). Les fleurs continuent à s'ouvrir à un maximum à 6 et 27 heures après l'allumage. Le rythme d'extinction (bleu, fleurs fermées au maximum) après transfert à partir de LL en OO. Maximum suivant 18 heures après passage en OO. Magenta : fleurs après quelques jours en OO, puis 9 heures à la lumière et de nouveau en OO. Les deux rythmes se superposent, l'amplitude est accrue. Des périodes lumineuses plus longues ou plus courtes amèneraient à des amplitudes plus petites (non montré). Kalanchoe est induite par cette succession 9 :15 heures à fleurir au maximum. La superposition des rythmes d'allumage et d'extinction reflète la force de l'induction photopériodique dans différents cycles LO*

sont ouvert au maximum. Si je transférais les fleurs en lumière continue, un mouvement circadien de pétales démarrerait que j'ai nommé « *rythme d'allumage* ».

La figure montre que le premier maximum du rythme d'allumage survient 5 heures après le transfert à la lumière et que le premier maximum du rythme d'extinction survient 15 heures après le transfert à l'obscurité. Si les fleurs reçoivent une période de 10 heures, les deux rythmes se superposent de telle façon que le premier maximum d'extinction correspond au premier maximum d'allumage. Ceci correspond de façon surprenante à la longueur du jour à laquelle commence l'induction florale photopériodique de *Kalanchoe*. J'ai donc proposé que la superposition d'un « *rythme d'allumage* » et d'un « *rythme d'extinction* » est responsable de la réaction photopériodique (ici l'induction florale). Dans ce modèle, la mesure du temps photopériodique d'un organisme est induite par un rythme interne déclenché par la mise à la lumière et d'un autre rythme interne par la mise à l'obscurité (Engelmann (1966), Engelmann (1967)). Les deux rythmes se superposent l'un à l'autre. Selon la relation de phase entre les deux rythmes l'amplitude de la courbe représentant la somme des deux oscillations croît ou décroît. Les oscillations avec une haute amplitude aboutissent à une réaction photopériodique.

Pour expliquer ce modèle de la coïncidence interne, l'induction florale de *Kalanchoe* sera utilisé dans la suite, et le mouvement des pétales servira d'indicateur pour les deux oscillateurs différents.

Le point le plus important de l'idée de Bünning était qu'une horloge circadienne est utilisée pour les réactions photopériodiques. Un oscillateur interne dans un organisme (1) synchronisé par le cycle extérieur lumière/obscurité. (2) Selon que si la phase

sensible à l'obscurité tombe pendant l'obscurité ou est partiellement illuminée, une chaîne d'événements est induite, qui dirige vers une réaction photopériodique ou non. Il y a pourtant un certain nombre de points qui ne sont pas clairs.

Un de ces points est comment l'oscillateur est synchronisé par le cycle lumière/obscurité. Dans le cas des plantes de jours courts, comme montré sur la figure 4.6, Bünning suppose que la transition de l'obscurité à la lumière règle la phase de l'horloge (la phase photophile, rouge sur la figure, tombe ensemble avec l'allumage du jour long et du jour court). Mais cela ne doit pas être ainsi nécessairement, pas plus que l'extinction ne cale la phase. Il est plutôt plus vraisemblable que la synchronisation est plus compliquée. Nous y reviendrons (voir figure 4.9).

Un second point vague est quelle phase du cycle de l'oscillateur interne interagit de quelle façon avec le cycle lumière/obscurité. Cela a déjà été mentionné dans le modèle de coïncidence externe, mais a encore besoin de plus de réflexions.

Pour répondre à cette question, nous (Bollig et al. (1976)) avons utilisé un modèle de rétroaction qui avait originellement été développé pour décrire des rythmes ultradiens, et étendu ensuite aux rythmes circadiens (Johnsson and Karlsson (1972), Karlsson and Johnsson (1972)). L'oscillateur modèle est piloté par le cycle lumière/obscurité (simulé par un ordinateur analogique, dans lequel différents cycles lumière/obscurité étaient fournis au programme) et les données résultantes tracées en courbes (voir figure 4.9). Un certain nombre d'expériences sur l'induction florale de la Patte d'oie rouge (*Chenopodium rubrum*) ont été faites parallèlement à des simulations utilisant les mêmes combinaisons de cycles lumière/obscurité. Nous

#### 4 Comment rendre *Kalanchoe* épais et induire la floraison

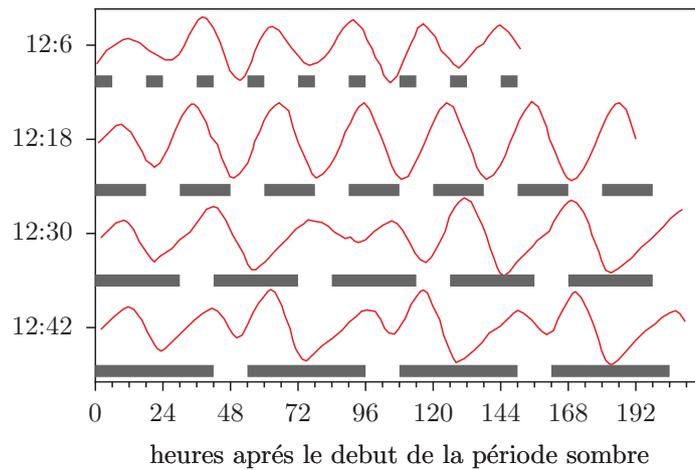


FIG. 4.9: *Simulation d'oscillations avec un modèle de rétroaction. Différents cycles lumière/obscurité ont été utilisés, comme indiqué sur l'axe Y (LO 12 :6, 12 :18, 12 :30, 12 :42 heures). L'oscillateur modèle est piloté par le cycle lumière/obscurité (simulé par un ordinateur analogique, dans lequel les différents cycles lumière/obscurité sont fournis au programme) et les données résultantes tracées sous forme de courbes. La distance  $\psi$  entre l'allumage (changement entre zones grises et blanches) et le minimum suivant s'est avéré être un indicateur de l'induction photopériodique (voir figures 4.11 et 4.10). D'après [Bollig et al. \(1976\)](#)*

avons essayé de trouver à partir de simulations un indicateur de l'induction photopériodique. La distance entre l'allumage et le minimum suivant de l'oscillation (sans s'intéresser au signe) avait été nommé  $\psi$  et la valeur moyenne de tous les  $\psi$  s'est révélée être un bon indicateur de l'induction photopériodique (voir figure 4.10 et figure 4.11).

Au lieu de supposer que la transition de l'obscurité à la lumière (allumage) ou l'extinction détermine la phase de l'horloge, il est beaucoup plus vraisemblable que la synchronisation par le cycle lumière/obscurité est plus compliquée et correspond environ à la situation qui vient d'être décrite. Quelle partie du cycle de l'oscillateur interne interagit avec le cycle lumière/obscurité était déjà indiqué.

#### 4.5 L'hormone de floraison florigène et son transport

Revenons maintenant aux bases biochimiques de l'induction florale. Y a-t-il une hormone universelle de floraison? Ce qui suit plaide en cette faveur :

- Si une plante réagissant photopériodiquement est gardée sous des conditions non inductives et si seulement une ou quelques feuilles sont traitées photopériodiquement, la plante va fleurir (Zeevaart (1984)).
- Si une pousse ou une feuille est induite photopériodiquement et est greffée sur une plante non induite sous des conditions non inductrices, la plante fleurira (figure 4.12).
- Si une feuille induite photopériodiquement est greffée sur une plante qui est photopériodiquement insensible, elle fleurira plus tôt que normalement (Lang and Melchers (1948)).

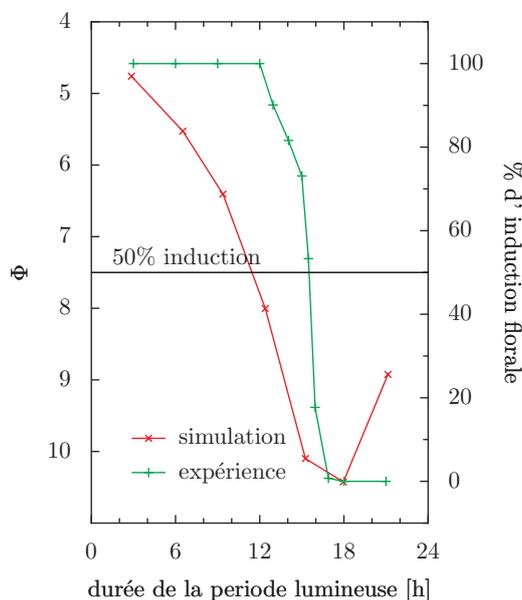


FIG. 4.10: Simulation d'oscillations et résultats d'expériences photopériodiques avec différentes périodes de lumière (axe X) et périodes sombres correspondantes dans des cycles de 24 heures. Des plantes de l'éco-type 374 de *Chenopodium rubrum* ont été cultivées en lumière continue et transférées pour trois cycles de différentes périodes de LO (lumière/obscurité). Le pourcentage de plantes fleurissantes (courbe bleue) est montré avec la valeur  $\psi$  des simulations (courbe rouge). Une forte induction florale jusqu'à 12 heures, pas d'induction au delà de 16 heures. Le tracé temporel des valeurs  $\psi$  (rouge) ressemble aux courbes expérimentales (bleu). Détails dans Bollig et al. (1976)

#### 4 Comment rendre Kalanchoe épais et induire la floraison

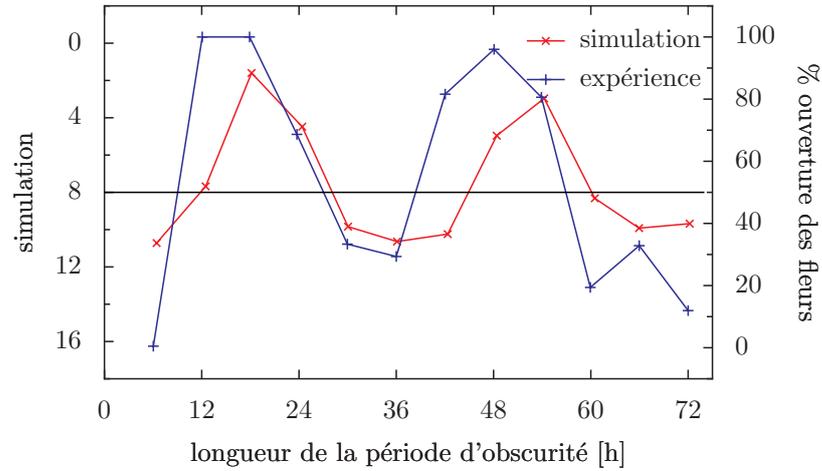


FIG. 4.11: Simulation (courbe rouge) et valeurs expérimentales (courbe verte) d'induction florale chez *Chenopodium rubrum* Ecotype 374 en cycles lumière/obscurité de 6 heures de lumière et de périodes variables d'obscurité (abscisses). L'induction florale (axe Y de droite) et valeurs  $\psi$  (axe Y de gauche) montrent un motif semblable. D'après [Bollig et al. \(1976\)](#)

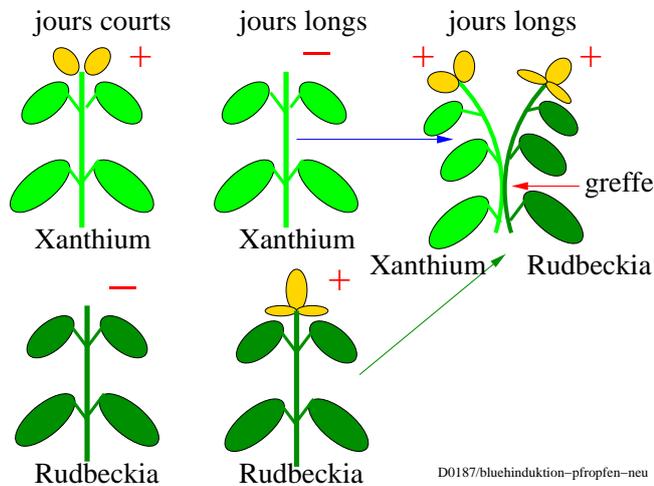


FIG. 4.12: Greffer un greffon induit photopériodiquement en jours courts de la plante de jours courts *Xanthium strumarium* (fleurit d'avril à mai) sur une plante porte-greffe de jours longs non induite *Rudbeckia hirta* (fleurit de juillet à septembre) induit la floraison. D'après [Okuda \(1953\)](#)

#### 4.7 Exemples pour des plantes de jours longs

Cette hormone de floraison était supposée être une substance formant des organes (un inducteur, Sachs (1880)) ou des substances qui activent les gènes de floraison (Zeevaart (1984)). Il était aussi supposé que les signaux contrôlant la floraison pouvaient consister en des substances promotrices et inhibitrices. En utilisant des mutants d'*Arabidopsis*, on a récemment essayé avec succès de mieux comprendre les processus. Des méthodes génétiques modernes (génétique directe et inverse), technologie génomique (Wellmer and Riechmann (2005)) et des techniques de micro-réseaux (Yamada et al. (2003)) ont été utilisées (voir section 4.8).

#### 4.6 Transport vers l'apex et formation de fleur

Dans tous les cas, les substances inductrices de floraisons ont à être transportées vers l'apex. On ne sait pas si ceci est semblable chez les plantes de jours courts et les plantes de jours longs. Une fois que les substances inductrices de floraison sont arrivées dans les tissus de l'apex, il est re-programmé de telle façon que maintenant au lieu de pousses végétatives, des fleurs sont formées. Certains gènes jouent un rôle qui changent le méristème de l'apex de façon correspondante. De plus, des gènes sont activés qui sont responsables du temps de la floraison. En même temps, le métabolisme dans le méristème de l'apex change. Quelques heures après l'arrivée des substances inductrices de floraison, le patron de différenciation de l'apex a déjà changé (les différences morphologiquement visibles sont montrées dans la figure 4.13). L'apex est maintenant déterminé pour se développer en fleurs. Ces processus sont nommés *évocation*.

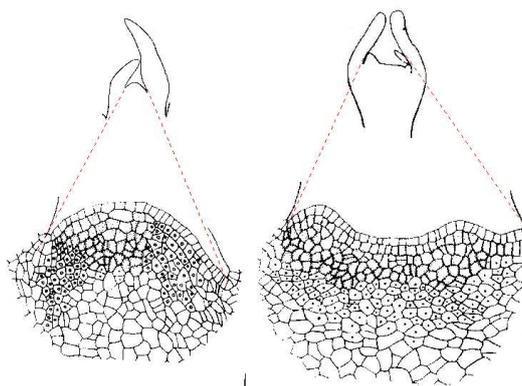


FIG. 4.13: Développement de l'apex de *Pharbitis nil* sous des conditions photopériodiques non inductrices (jours longs, à gauche) et après une induction photopériodique par des jours courts (à droite). Les différences apparaissent sur les images macroscopiques (haut) et microscopique (bas) de l'apex. D'après Imamura and Marushige (1967).

#### 4.7 Exemples pour des plantes de jours longs

Des exemples de plantes de jours longs sont entre autres l'Arabette *Arabidopsis thaliana*, des variétés de printemps de l'Avoine *Avena sativa*, la Moutarde *Sinapis alba* et le Trèfle rouge *Trifolium pratense*. Un seul jour long induit le Mouron *Anagallis arvensis*, la Moutarde *Sinapis alba*, et l'Ivraie *Lolium temulentum* (une herbe) à fleurir. Deux ou trois jours sont nécessaires pour la Jusquiame *Hyosciamus niger*, quatre jours pour l'Arabette *Arabidopsis thaliana* et six jours pour la Silène *Silene armeria*.

Il a été particulièrement étudié l'induction florale photopériodique d'*Arabidopsis thaliana* (figure 4.14). Cette plante a un grand nombre d'avantages, comme un temps de reproduction court de trois se-

#### 4 Comment rendre *Kalanchoe* épais et induire la floraison

maines seulement. De cette façon les semences sont rapidement disponibles. *Arabidopsis thaliana* est petite et peu exigeante. Elle peut ainsi être cultivée facilement au laboratoire. La plante a un petit génome, c'est à dire avec relativement peu de gènes. En étant une plante autopolinisatrice, la plante n'a pas besoin de vent ou d'insectes pour la pollinisation. Les jours longs accélèrent la floraison, les jours courts la retardent, mais ne peuvent pas handicaper la floraison. Différentes variétés existent dont la réaction photopériodique diffère. Les variétés les plus précoces fleurissent déjà onze jours après la germination, les plus tardives 112 jours après. Pour l'induction de la floraison, quatre jours de lumière continue sont suffisants.

De nombreux mutants d'*Arabidopsis thaliana* sont disponibles dans lesquels la réaction photopériodique est changée. Plus de 80 gènes influent sur le temps de la floraison (ils sont nommés *gènes du temps de floraison*). D'autres mutants affectent les photorécepteurs du stimulus photopériodique. En outre, des mutants existent dans lesquels le transfert des signaux est affecté dans le transfert du stimulus entre la stimulation et la perception.

#### 4.8 Biochimie de l'induction florale

Des plantes utilisent les systèmes de contrôle différents de façon à fleurir et faire leurs semences au bon moment de l'année (voir la partie droite de la figure 4.15 et sa légende). Un de ces contrôles est la voie autonome (A.P.). La plante doit traverser d'abord une phase juvénile et atteindre un certain âge de développement avant d'être capable de fleurir. D'autres systèmes de contrôle utilisent des signaux environne-

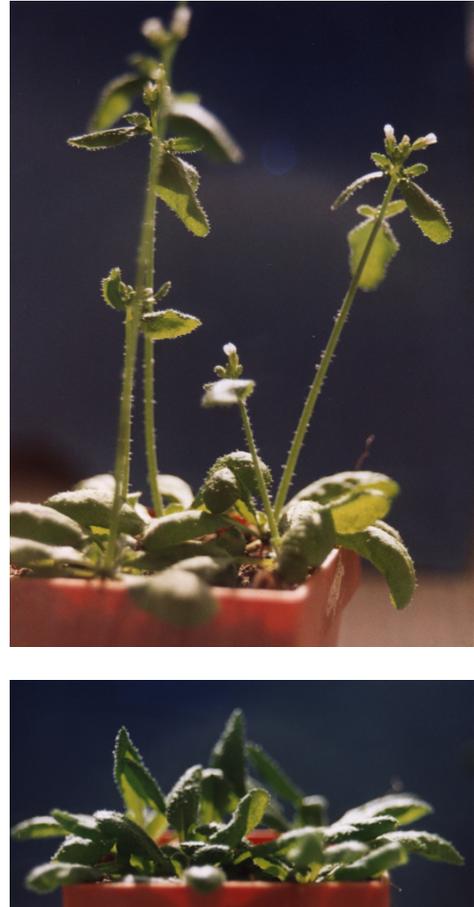


FIG. 4.14: L'Arabette *Arabidopsis thaliana*, plante de jours longs facultatifs; en haut en floraison, en bas à l'état végétatif en jours courts avec des feuilles en rosette

mentaux comme la longueur de jour (P.P.), la température (V. P.) et l'humidité du sol. Si les bonnes conditions sont signalées, la floraison est induite. Quelle voie est dominante dépend des espèces et varie beaucoup (Aukerman and Amasino (1996)).

La figure 4.15 montre un schéma d'induction photopériodique de la plante de jours longs *Arabidopsis thaliana*. Après la perception de la lumière par des photorécepteurs des feuilles, une horloge circadienne qui y est située mesure la longueur du jour. Si la période lumineuse est assez longue, la floraison est induite. De ce fait, la protéine CO (CONSTANS) joue un rôle central : elle sert de médiateur entre l'environnement, l'horloge circadienne et l'induction florale (Hayama et al. (2003)). Comme CO dans les plantes de jours longs comme *Arabidopsis thaliana* est stable seulement à la lumière et dégradée par des protéosomes à l'obscurité, elle s'accumule seulement en jours longs, mais non en jours courts. Elle induit la synthèse de FT par le gène *ft* (Valverde et al. (2004)). L'ARNm de FT est transporté à partir des feuilles vers l'apex<sup>5</sup> et s'y combine alors avec les FD déjà existantes. Sans FT, la FD est inactive. Le complexe FT-FD déclenche la formation florale dans le méristème de l'apex (*évocation*, Abe et al. (2005), Wigge et al. (2005)). Pendant ce processus des gènes d'identité de méristème floral comme *ap1*, *ap2*, *cal* et *lfy* sont activés et la formation de la fleur commence, comme décrit par le modèle ABC(DE) (Parcy (2005)).

L'interaction de CO et FT semble être largement répandue parmi les plantes (Griffiths et al. (2003), Izawa et al. (2003)). Les réactions photopériodiques utilisent les mêmes voies génétiques dans la plante de

jours longs *Arabidopsis thaliana* et dans le riz *Oryza sativa*. Pourtant, les fonctions sont différentes (Hayama and Coupland (2003)) : chez les plantes de jours courts CO inhibe FT et de cette façon aussi l'induction florale. Des périodes longues d'obscurité pourraient ainsi promouvoir l'expression de FT, parce que l'activité de CO est basse. Comment le commutateur fonctionne au niveau biochimique qui s'occupe de ce que les plantes de jours longs fleurissent en jours longs et les plantes de jours courts en jours courts n'est pas encore connu (Cremer and Coupland (2003)).

<sup>5</sup>peut-être aussi FT, comme c'est une petite protéine (Huang et al. (2005))

#### 4 Comment rendre *Kalanchoe* épais et induire la floraison

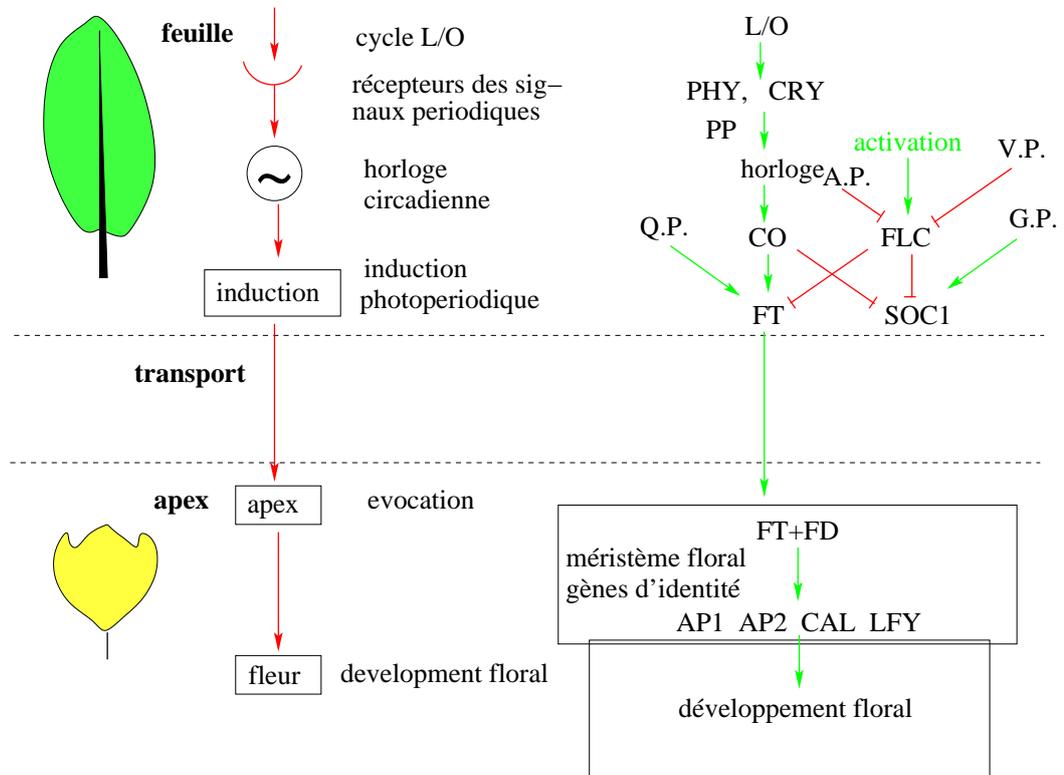


FIG. 4.15: Bases de l'induction photopériodique chez *Arabidopsis*. A gauche : le type de cycle lumière/obscurité (jours courts ou jours longs) est reconnu par les photorécepteurs et la longueur de jour déterminée par le système d'horloge circadienne. A la bonne longueur de jour, l'induction photopériodique survient. Un signal est transporté jusqu'à la pointe de la plante (apex), il induit la floraison. A droite, bases biochimiques de l'induction florale (flèches vertes : promotion, traits rouges : inhibition). Dans le processus photopériodique (PP) la lumière est absorbée par les phytochromes et cryptochromes, la longueur du jour est mesurée par une horloge circadienne et transformée en signal FT via la protéine CONSTANS. FT se combine dans l'apex avec FD. De cette façon les gènes d'identité méristématiques floraux sont induits, ce qui amène à la floraison. Il y a en plus une voie autonome (AP), une voie de vernalisation, une voie de l'acide gibbérellique, et une voie QP, chacune d'entre elles amenant aussi à la floraison

## 5 Tubercules de Pomme de Terre

*Les tubercules de Pomme de Terre sont formés sur des pousses souterraines par épaissement des extrémités et par l'accumulation d'amidon dans les cellules. Les tubercules traversent les conditions défavorables et poussent ensuite pour former de nouvelles plantes. Les tubercules sont produits à l'automne et induits par les jours plus courts. La longueur du jour est perçue par les feuilles. Elles forment des signaux promoteurs et inhibiteurs qui atteignent les pousses souterraines où ils induisent les tubercules.*

*Les oignons sont induits par les jours longs, c'est à dire en été.*

Les Pommes de Terre sont en importance, après le Riz, le Blé et le Seigle le quatrième aliment de base de l'humanité. Elles sont originaires d'Amérique du Sud, et y sont cultivées par les Indiens.

### 5.1 Les Pommes de Terre sont des tubercules sur des tiges souterraines

Peut-être est-ce nouveau pour vous (et pour beaucoup d'autres personnes) que les tubercules de Pomme de Terre ne sont pas des gonflements de racines, mais sont formés sur des tiges souterraines. Ces tiges grandissant dans le sol sont nommées des stolons. Les tubercules de Pomme de Terre sont formés par gonflement des stolons à leurs extrémités (figure 5.1). Les cellules grandissent perpendiculairement à l'axe longitudinal et incorporent de l'amidon.

Que les tubercules de Pomme de Terre apparaissent effectivement sur des tiges – normalement croissant en surface – peut être reconnu à des feuilles de toute petite taille. Elles entourent les « yeux » du tubercule de Pomme de Terre, mais tombent cependant précocement. Les cicatrices des feuilles sont encore visibles. Dans les cicatrices des feuilles les bourgeons sont visibles. Ils se développent plus tard en pousses latérales après que le fermier a couvert les tubercules dans la terre.

### 5.2 Les Pommes de Terre sont formées en jours courts

La tubérisation des Pommes de Terre est influencée par un certain nombre de facteurs comme la température de l'environnement, le contenu en azote du sol, l'âge physiologique de la plante et par dessus tout par la longueur du jour. Dans les variétés originelles d'Amérique du Sud, les tubercules sont induits par les jours courts. Des jours longs inhibent la formation des tubercules (Ewing and Struik (1998)). Même les espèces cultivées sud-américaines et des variétés comme *Solanum demissum* et *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* développent des tubercules seulement en jours courts. La longueur de la période sombre est décisive, puisque avec une impulsion lumineuse interrompant la nuit, les tubercules ne sont pas formés. Le rouge est la lumière la plus efficace. Le phytochrome est utilisé par la plante comme photorécepteur. La plupart des variétés cultivées européennes et

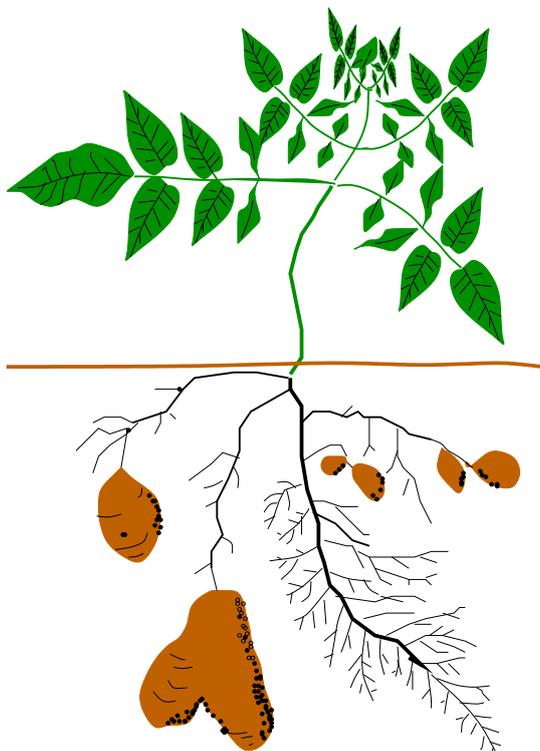


FIG. 5.1: *En jours courts les plantes de pommes de terre forment des tubercules sur des stolons souterrains qui gonflent perpendiculairement à l'axe longitudinal. La ligne horizontale indique la surface du sol. Système racinaire au dessous des stolons*

nord-américaines montrent seulement une faible réaction photopériodique, ou développent des tubercules aussi en jours longs (Pommes de Terre précoces!).

De la même façon que dans l'induction florale, la lumière efficace photopériodiquement pour la tubérisation est perçue par les feuilles. Et ici aussi, la longueur de la période sombre est mesurée par une horloge circadienne. Si la période sombre est plus longue qu'une valeur critique, un signal est formé<sup>1</sup> et transporté vers les pousses souterraines (stolons). Ce signal consiste probablement en une substance qui s'accumule en conditions inductives et une substance inhibitrice qui diminue en conditions inductives. Les gibbérellines pourraient servir de substances inhibitrices (Tizio (1971)). L'acide jasmonique et l'acide tuberonique sont peut-être des substances promotrices (Koda et al. (1988), figure 5.2).

### 5.3 Les bulbes sont formés en jours longs

Les bulbes d'Oignon sont formés, contrairement aux tubercules de Pomme de Terre, dans la plupart des cas sous des conditions de jours longs. L'Oignon commun *Allium cepa* et l'ail *Allium proliferum* sont des exemples (figure 5.3). L'oignon jaune Zittau a besoin de jours longs à au moins 14 heures de lumière. Dans les latitudes méridionales des variétés

<sup>1</sup>Ce signal peut être démontré par greffe : des feuilles de Pommes de Terre traitées en jours courts induisent la tubérisation chez des plantes gardées en jours longs si elles sont greffées avec succès. Des feuilles de Tabac traitées en jours courts sont capables d'induire la tubérisation chez des Pommes de Terre en jours longs après greffage. Le Tabac et la Pomme de Terre appartiennent à la même famille (Chailakhyan et al. (1981), Martin et al. (1982)).

### 5.3 Les bulbes sont formés en jours longs

sont communes comme l'Oignon doux d'Espagne, qui forme des bulbes aussi avec des longueurs de jours plus courts (12-13 heures). Sa durée de jour critique est ainsi plus courte. De façon à former des bulbes, *Allium ascalonicum* a besoin de 7 à 28 jours longs (Esashi (1961)).

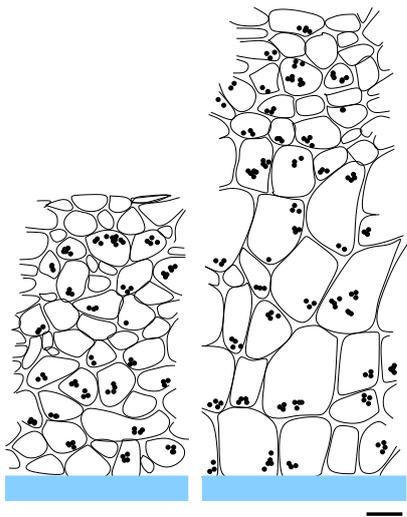


FIG. 5.2: Si des tranches de pomme de terre sont placées sur de l'agar (bleu) contenant  $10^{-4}$  M d'acide jasmonique (partie droite de la figure), les cellules augmentent de taille. Le témoin sans jasmonate est à gauche. Echelle 100  $\mu$ m. D'après une photographie de Takahashi et al. (1994)

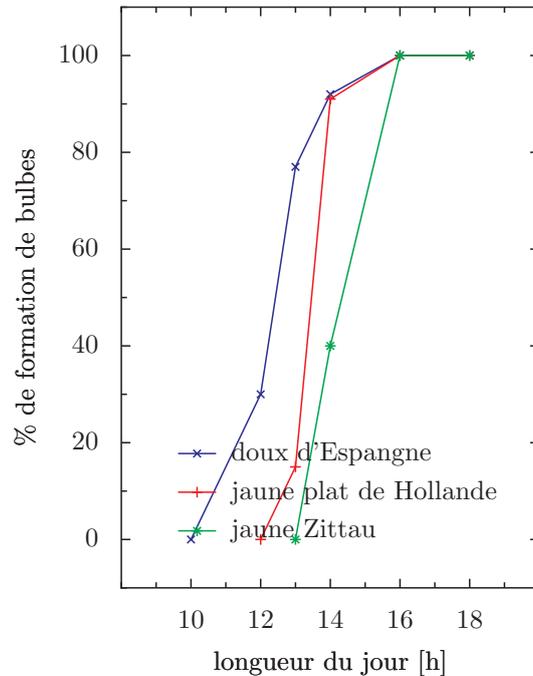


FIG. 5.3: Dépendance de la formation de bulbe (pourcentage) selon la longueur de jour (heures) chez trois différentes variétés d'Oignon *Allium cepa*. D'après de Magruder and Allard (1937)

5 *Tubercules de Pomme de Terre*

## 6 L'horloge annuelle du Hamster nain de Russie

*Le Hamster nain de Russie possède une horloge annuelle. Elle contrôle le poids de l'animal, la couleur de la fourrure, la taille des gonades mâles, le temps de reproduction et le comportement au cours de l'année.*

*Comme l'horloge interne annuelle n'est pas assez précise, elle doit être réglée continuellement. À cette fin, la longueur du jour est utilisée, qui change au cours de l'année de façon caractéristique et peut être utilisée comme un calendrier précis.*

*Pour vérifier que cette horloge annuelle fonctionne vraiment, des expériences ont été réalisées dans des chambres climatisées, dans lesquelles la température est gardée constante et la longueur du jour ne varie pas.*

*Où l'horloge annuelle est située dans le cerveau des Mammifères n'est pas encore connu.*

*Une horloge annuelle a des avantages pour les animaux.*

Le Hamster nain de Russie (*Phodopus sungorus*, figure 6.1) vit dans des terriers souterrains dans la steppe de Dzoungarie dans le Nord-ouest de la Chine. Il se nourrit de graines, de parties vertes de végétaux et d'insectes. Dans ces régions, l'environnement change fortement au cours de l'année. C'est spécialement vrai pour la température. Elle peut monter jusqu'à 45°C pendant l'été, et chuter en hiver à -64°C. Les animaux sont donc adaptés à ces conditions extrêmes pour leur métabolisme, leur constitution physique et leur

comportement.

Souvenez-vous : nous sommes arrivés à connaître dans les chapitres précédents des organismes qui reconnaissent le temps de l'année photopériodiquement en mesurant la longueur du jour avec une horloge quotidienne. Mais nous nous occupons de cas dans lesquels une horloge interne annuelle permettait de connaître le temps de l'année. Cette horloge annuelle est dans la plupart des cas réglée photopériodiquement, parce qu'elle n'est pas assez précise pour permettre à un organisme de se débrouiller sans synchronisation avec l'environnement.

C'est aussi la situation chez le Hamster nain de Russie. Ces animaux se reproduisent seulement à des saisons où les nouveau-nés ont la meilleure chance de survivre. Ceci est contrôlé dans ces animaux non seulement photopériodiquement, mais repose aussi sur un rythme annuel (voir les changements annuels du poids de la gonade dans la figure 6.2 et d'autres rythmes annuels dans cette figure, Hoffmann (1978)). De la même façon, la reproduction d'autres rongeurs comme le Hamster syrien est non seulement influencé par la longueur du jour, mais en plus par une horloge annuelle. Pourtant, dans le Hamster nain de Russie, l'influence de l'horloge annuelle est beaucoup plus prononcée. En dépit de cette domination, l'horloge interne annuelle par elle-même ne serait pas suffisante pour restreindre les changements nécessaires dans le corps à une période étroite. Le rythme de l'horloge annuelle dévie dans sa période lé-

6 L'horloge annuelle du Hamster nain de Russie



FIG. 6.1: *Hamster nain de Russie (Phogopus sungorus) en fourrure sombre d'été (à gauche) et en fourrure blanche d'hiver (à droite). Peint par l'auteur*

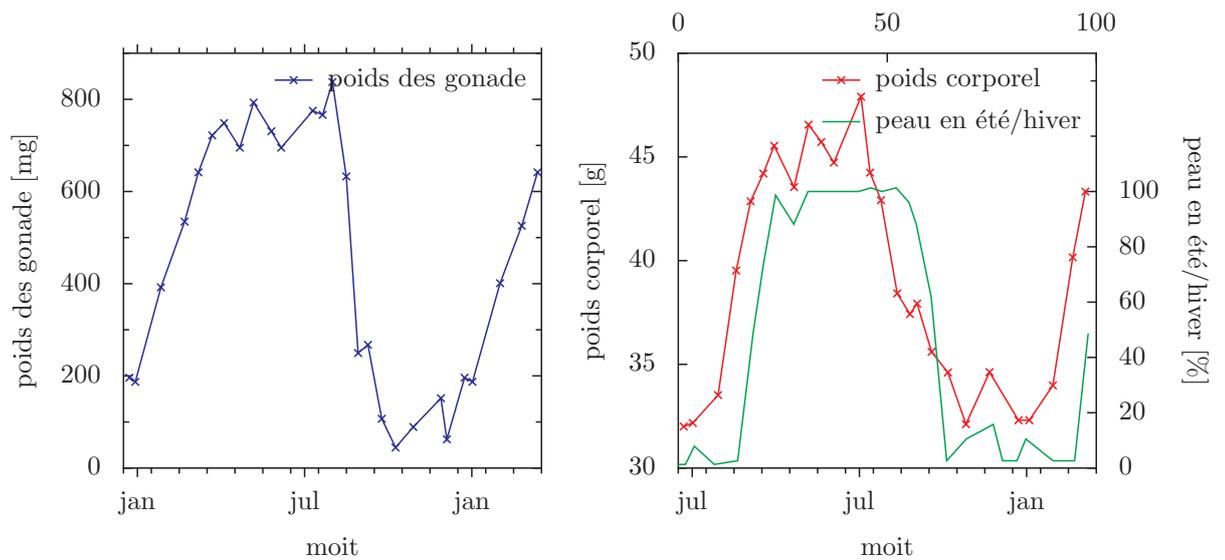


FIG. 6.2: *Rythme annuel chez le hamster nain de Russie (Phodopus sungorus). A la fin de l'été et en automne le poids corporel diminue (à droite, rouge) et les gonades régressent (à gauche, bleu). Après que les animaux ont été quelque temps en jours courts, la régression s'arrête : les gonades se développent de nouveau et le poids du corps augmente (recrudescence). Pourcentage des animaux en peau d'été à droite, vertes). D'après Hoffmann (1973)*

gèrement de la longueur d'une année. Ainsi l'horloge annuelle doit être en plus synchronisée par la longueur du jour (photopériode) avec le rythme annuel de l'environnement. De cette façon, par exemple, tous les mâles du Hamster nain de Russie produisent des spermatozoïdes en même temps, et les femelles auront leur oestrus peu de temps après. Ceci assure la sécurité pour la reproduction des animaux..

Pendant la synchronisation par la longueur du jour, l'hormone de la glande pinéale (épiphyse), la mélatonine, joue un grand rôle, comme aussi chez les autres Vertébrés. Elle est produite seulement durant la nuit et nécessite une certaine longueur de période sombre pour être faite. Elle indique aux animaux si la nuit est longue ou courte. De cette façon les animaux peuvent reconnaître la saison.

Des rythmes annuels sont aussi connus chez d'autres Mammifères comme les écureuils terrestres (hibernation dans l'écureuil terrestre doré *Spermophilus lateralis*), les écureuils (poids corporel de *Tamias striatus*), les chauves-souris et les moutons.

### 6.1 Les caractères distinctifs des horloges annuelles

Quand sommes nous autorisés à parler d'horloge annuelle ? Cela pourrait bien être quand certains changements dans l'environnement au cours d'une année sont perçus par les animaux. Dans ce cas, ils n'ont pas besoin d'une horloge annuelle. Si nous nous occupons en effet d'une horloge annuelle interne, nous devons montrer qu'elle fonctionne aussi en conditions constantes. Nous devons nous assurer que les animaux ne sont pas exposés à un cycle naturel lumière/obscurité qui change au cours de l'année. Au contraire les animaux

doivent être gardés tout le temps sous les mêmes conditions journalières consistant en 12 heures de lumière et 12 heures d'obscurité. De même la température de l'environnement doit être constante. En outre, le processus qui est contrôlé par l'horloge annuelle doit être observé non seulement sur une année, mais au moins sur deux ans, si possible plus longtemps. Dans le cas d'une vraie horloge annuelle il sera vu que le rythme annuel observé ne dure pas exactement 12 mois, mais est quelque peu plus court ou un peu plus long. Un authentique rythme annuel devrait de plus être robuste et sa période devrait en grande partie être indépendante de la température dans laquelle vivent les animaux (par exemple dans une expérience 15°, dans une autre expérience 25°C).

Comme le rythme de l'horloge interne annuelle n'est pas exactement 12 mois, mais un peu plus long ou un peu plus court, un « métronome » annuel doit synchroniser l'horloge à exactement 12 mois. Dans la nature, la longueur du jour est utilisée comme une règle, comme il a été mentionné plus haut. Les récepteurs à la lumière pour le métronome photopériodique de l'horloge annuelle sont inconnus. Mais d'autres métronomes sont capables de synchroniser l'horloge annuelle comme par exemple les changements de température, le manque de nourriture, les pluies de mousson, les interactions sociales.

### 6.2 Où est localisée l'horloge annuelle et comment fonctionne-t-elle ?

Dans un Mammifère, où est située l'horloge annuelle ? Selon [Stetson \(1971\)](#) et [Kuenzel \(1972\)](#) l'hypothalamus dans le cerveau semble être impliqué. Les signaux de

cette horloge passent par l'axe neuroendocrinien œil, hypothalamus et gonades. Les détails ne sont pas encore connus. Il est par exemple complètement ignoré comment la mesure du temps fonctionne. De plus il n'a pas été encore étudié quels neuromédiateurs sont impliqués dans l'horloge annuelle ou sont utilisés pour passer des informations à partir de l'horloge vers les organes-cibles. Si les hormones jouent un rôle dans les rythmes annuels pourrait être étudié en en éliminant ou en en ajoutant.

Les gonades des Mammifères ne semblent pas être nécessaires pour la fonction de l'horloge annuelle, par ce que des animaux castrés possèdent encore un rythme annuel. Bien que l'horloge annuelle détermine via le système hypothalamo-hypophysaire quand la sécrétion de gonadotrophines commence et se termine. Le rythme annuel fonctionne cependant indépendamment de la sécrétion d'hormones sexuelles. De même, l'épiphyse influence fortement le rythme annuel, comme le montre l'ablation de l'organe. L'épiphyse est ainsi nécessaire pour l'effet photopériodique.

Les rythmes annuels ont une base génétique. Ainsi, les petits de l'écureuil terrestre doré (*Citellus lateralis*) possèdent un rythme annuel même s'ils sont nés dans des conditions constantes.

Les rythmes annuels sont largement répandus parmi les organismes. Nous les trouvons non seulement parmi les Mammifères, mais aussi parmi les Vertébrés, Invertébrés, et dans les plantes et unicellulaires (voir chapitre 2).

Si un métronome annuel de l'environnement manque comme au fond de la mer (voir chapitre 3), une horloge annuelle est certainement un avantage. Une horloge annuelle rappelle à un oiseau migrateur, même sous les tropiques, qu'il est temps maintenant de voler vers de plus hautes

latitudes. Par ailleurs des organismes avec une horloge annuelle peuvent se protéger contre des influences peu fiables de l'environnement comme la température et l'humidité. Il y en aura plus dans le prochain chapitre.

## 7 Migration des oiseaux

*Les rythmes annuels ont été étudiés spécialement chez les oiseaux comme la migration vers les quartiers d'hiver et vers les quartiers d'été, et le comportement lié à la reproduction. Des exemples sont la croissance des gonades et la préparation à la migration, la mue des plumes, les changements dans le poids du corps et la préférence alimentaire à différents temps de l'année.*

Chaque année environ 600 millions d'oiseaux migrent vers leurs territoires de nourrissage ou les quartiers d'hiver (voir figure 7.1). La migration peut prendre de nombreux mois (jusqu'à neuf), alors que le nourrissage peut être bref (un mois). Ainsi un calendrier précis est nécessaire. Ce calendrier est un programme temporel endogène. Il est fixé génétiquement.

Les migrants à courte distance sont plus flexibles. Ainsi le temps de départ et d'arrivée varie dans une large mesure. Ils migrent pendant neuf mois et se nourrissent pendant un mois.

La précision de fonctionnement de ces rythmes annuels peut être vue dans les ainsi nommés « oiseaux calendriers ». Ils arrivent dans nos latitudes pendant juste quelques jours spécifiques de l'année à partir de leurs quartiers d'hiver. Les Chevalier arlequin *Tringa erythropus* par exemple arrivent dans la région d'Helsinki entre le premier et le huit mai ( $4.5 \pm 2,06$  jours), l'Hirondelle des falaises *Pterochelidon albifrons* arrive à San Juan Capistrano en Californie vers le 19 mars (figure 7.2).

### 7.1 Le bénéfice d'une horloge annuelle

Les rythmes annuels sont un avantage pour les oiseaux tropicaux et les migrateurs près de l'équateur. Les différences dans la longueur du jour sont dans ces régions trop petites pour être utiles pour le marquage photopériodique du temps de la migration. Les animaux vivent pratiquement dans des conditions constantes. Ils doivent pourtant commencer à certaines époques de l'année des processus ou des comportements différents. Par exemple les oiseaux migrateurs qui hibernent dans des régions tropicales doivent commencer la migration vers les quartiers de nourrissage au bon moment. Sans une horloge annuelle ils seraient le jouet des conditions environnementales et une irrégularité temporelle pourrait avoir des conséquences désastreuses.

La synchronisation avec l'environnement consiste en une interaction entre l'horloge interne annuelle et le métronome de l'environnement comme des signaux photopériodiques. Il y a pourtant aussi des réglages fins supplémentaires. De manière générale l'adaptation à l'environnement devient d'un côté assez flexible, mais de l'autre côté aussi assez fiable.

Un calendrier annuel interne permet aux animaux de se préparer pour les changements de l'environnement par l'intérieur. De cette façon ils ne sont pas pris par surprise. Ceci est peut-être la raison pour laquelle la plupart de rythmes endogènes annuels sont plus courts que 12 mois. L'hor-

## 7 Migration des oiseaux



FIG. 7.1: Canards barnacles (*Branta leucopsis*) en migration du Groenland via l'Islande vers l'Ecosse. Peint par l'auteur d'après une photographie dans Perrin and Mongibeaux (2002)

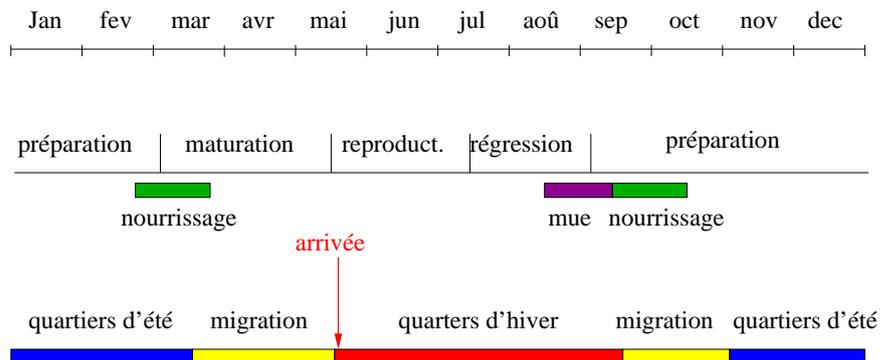


FIG. 7.2: Cycle annuel typique de nourrissage et de migration des oiseaux de latitudes tempérées. Tout en haut : époque de l'année (mois). Au milieu : séquence des événements chez un Oiseau avec préparation du corps pour la migration vers les quartiers d'été (alimentation abondante pour les réserves, maturation des gonades, reproduction, régression des gonades et préparation en automne à la migration vers le sud (mue et nourriture). La partie du bas montre le temps passé dans les quartiers d'hiver et quartiers d'été ainsi que le temps de migration. Chez les oiseaux-calendriers, le temps d'arrivée est réduit à quelques jours d'un certain mois. D'après Beck (1963)

loge interne annuelle « sonne » déjà avant que les événements surviennent et les animaux peuvent s'y préparer à temps. De cette façon par exemple la reproduction et l'hibernation peuvent survenir à la bonne époque de l'année, les sexes peuvent être synchronisés au début de la période de reproduction et des programmes temporels spécifiques peuvent agir comme des chaînes d'actions.

L'horloge annuelle contrôle aussi la durée et la vigueur des événements. Cela signifie que les quantités de graisse déposée pour les différentes phases de l'hibernation sont préprogrammées. Dans différentes espèces de fauvettes (montrées ici à la figure 7.3 : fauvette des jardins *Sylvia borin*, fauvette à tête noire *cantillans*, fauvette commune *communis*, à tête noire *atricapillata*, mélanocéphale *melanocephala* et sarde *sarda*) la durée, montant et modèle des mouvements migratoires sont préprogrammés. En utilisant la navigation vectorielle même des oiseaux migrateurs expérimentés trouvent automatiquement leur destination.

## 7.2 Migration, mouvements migratoires et mue

L'instinct de migration dans la recherche de nourriture est présent chez de nombreux animaux. Ils partent au loin en hiver à partir des montagnes vers les vallées, ou en saison chaude à partir de la steppe vers des régions plus humides. Il est même question que les dinosaures migraient (voir [Engelmann and Hellrung \(2003\)](#)).

Chez les Oiseaux les migrations sont beaucoup plus prononcées. Souvent la migration aviaire commence déjà quand beaucoup de nourriture est encore disponible, comme par exemple chez le Lorient doré et le Martinet. Ils deviennent agités avant

la migration. Quelques oiseaux migrants couvrent de longues distances entre leurs quartiers d'hiver et d'été. La Sterne arctique *Sterna macrura* migre deux fois par an sur une distance d'environ 10 000 km. L'hirondelle *Hirundo rustica* migre à l'automne vers l'Afrique du sud et revient au printemps. Même de petits oiseaux comme le Colibri à gorge rubis *Archilochus colubris* couvre de longues distances. Cet oiseau traverse le Golfe du Mexique. Il pèse normalement seulement 2g et ajoute 2g supplémentaire à son poids avant la migration. Pendant leur vol, de nombreux oiseaux utilisent le soleil, ou, s'ils migrent pendant la nuit, les étoiles pour la navigation.

Des observations chez le Pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*, [Gwinner \(1968\)](#)) ont donné les premiers indices que la migration des oiseaux est contrôlée par une horloge annuelle. Cet oiseau chanteur réside pendant une longue période dans les régions équatoriales. En mars, il commence à migrer vers les latitudes plus nordiques, vers la fin juillet et août il retourne à ses quartiers d'hiver équatoriaux. Comme beaucoup d'autres petits oiseaux migrateurs il migre pendant la nuit, même si c'est normalement un oiseau actif le jour. S'il est gardé en cage, il développe une agitation migratoire au voisinage de ces époques de l'année. Cette activité peut être mesurée par des cages d'Emlen (figure 7.4).

Les oiseaux se préparent eux-mêmes pour la migration : les plumes sont changées (mue). De la graisse supplémentaire est déposée dans le corps. En conséquence, le poids du corps augmente considérablement. Il a d'abord été supposé que ces événements étaient déclenchés par la longueur du jour. Les différences dans la longueur du jour sont pourtant très petites dans les régions équatoriales. Par conséquent, il n'était pas étonnant qu'il s'avère

## 7 Migration des oiseaux

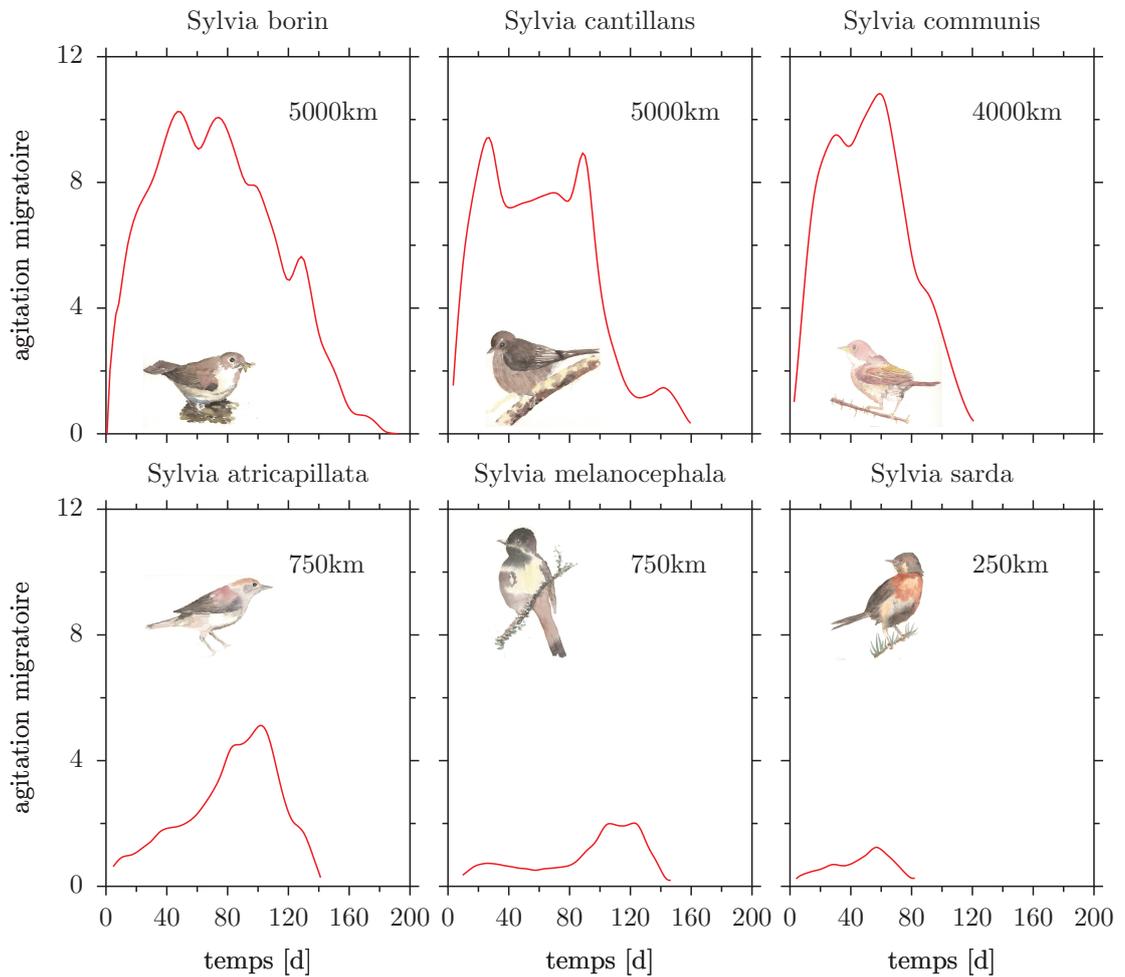


FIG. 7.3: Une horloge annuelle contrôle la durée et la quantité (amplitude) de l'activité nocturne. Dans le cas des fauvettes (images du bas), la fauvette des jardins (*Sylvia borin*), la fauvette passerinette (*S. cantillans*), la fauvette grisette (*S. communis*), la fauvette à tête noire (*S. atricapillata*), la fauvette mélanocéphale (*S. melanocephala*), et la fauvette sarde (*S. sarda*), la durée, la quantité et le motif de l'agitation migratoire sont préprogrammés. Les activités nocturnes (courbes en partie supérieure, nombre d'intervalles nocturnes de 0,5 h avec activité) sont plus hauts et plus longs chez les migrants à longue distance. D'après [Berthold \(1973\)](#) (courbes). Images peintes par l'auteur d'après des photographies dans [Delin and Svensson \(1989\)](#)

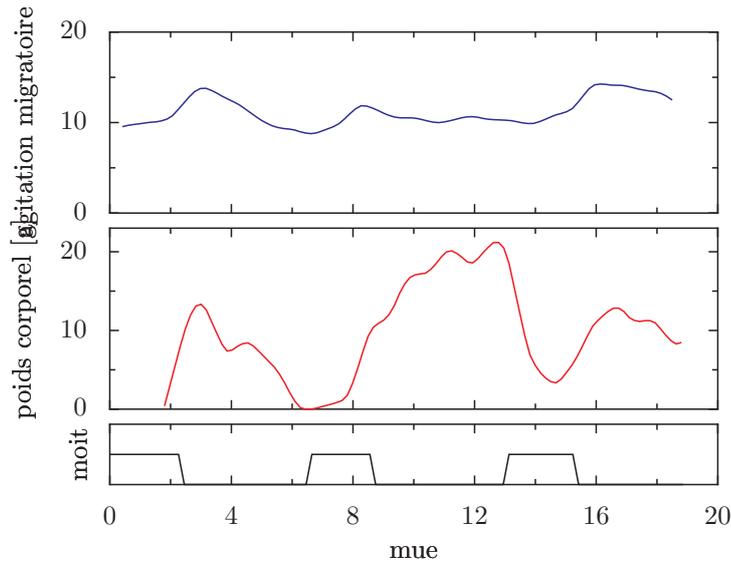


FIG. 7.5: Rythme circannuel de poids du corps (courbe bleue), activité nocturne (courbe rouge) et mue (barres noires) d'un pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*), qui était gardé pendant 18 mois à température constante et dans un cycle lumière/obscurité de 12 :12 heures. Nombres d'intervalles nocturnes de 10 minutes avec activité tracés en fonction de l'époque de l'année (mois). D'après Gwinner (1967)

que des changements dans la physiologie et le comportement surviennent aussi si les oiseaux étaient gardés longtemps au laboratoire sous des longueurs de jour constantes (12 :12 heures de cycle lumière/obscurité). Après 28 mois d'enregistrement de l'activité nocturne la courbe montrée à la figure 7.5 a été obtenue. Un rythme circannuel de 10 mois (Gwinner (1967)) peut être reconnu. Ainsi, même sans métronome extérieur, un programme annuel endogène dans l'oiseau est exécuté qui pilote les préparations pour la migration et la migration elle-même. Comme la « période de parcours libre » diffère clairement de la longueur de l'année (10 au lieu de 12 mois), nous avons affaire à un rythme endogène.

Des études similaires ont été réalisées chez d'autres fauvettes. La figure 7.6 montre comment le rythme des gonades des fauvettes des jardins (*Sylvia borin*)

change durant 33 mois à une température constante de 20°C et dans un cycle lumière/obscurité de 12 :12 heures en comparaison d'un groupe gardé en conditions naturelles (Berthold et al. (1972)). Des fauvettes à tête noire (*Sylvia atricapilla*) ont été même gardées pendant plus de 8 ans dans un cycle lumière/obscurité de 10 :14 heures (Berthold (1978)). Elles ont aussi montré un rythme annuel endogène pour la mue. La longueur de période était de 10 mois ; ainsi en huit années, neuf années endogènes s'étaient écoulées.

Des rythmes annuels de taille des gonades ont été étudiés intensivement chez les Étourneaux (*Sturnus vulgaris*) (Gwinner (1981)). La figure 7.7 montre les résultats d'une expérience dans laquelle les oiseaux étaient gardés pendant 43 mois dans un cycle lumière/obscurité de 12 :12 heures. Les courbes représentent le rythme annuel

## 7 Migration des oiseaux

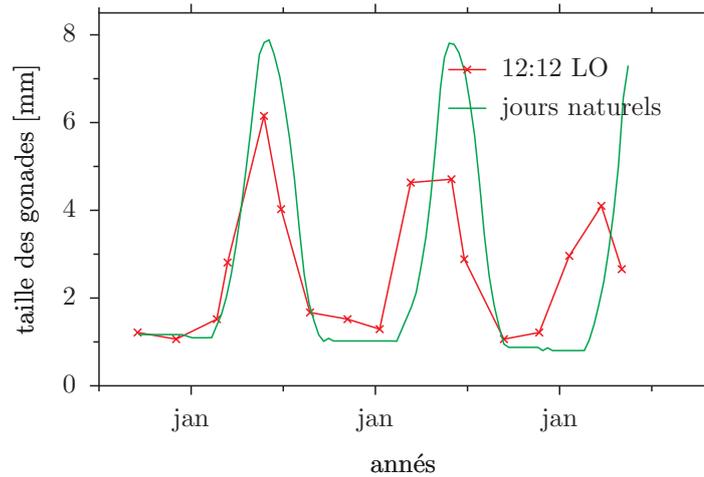
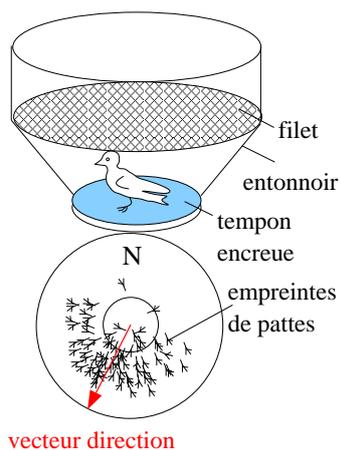


FIG. 7.6: Rythme annuel du poids du corps, de l'agitation migratoire (barres fines) et mue (barres épaisses) de fauvette des jardins (*Sylvia borin*) pendant 33 mois à température constante de 20°C. Un groupe (courbe verte) était gardé en jours naturels, un autre groupe (courbe rouge) en cycles lumière/obscurité 12 :12 heures. Chaque mois de janvier est identifié. D'après [Berthold et al. \(1972\)](#)



de taille des gonades et de mue.

FIG. 7.4: Dans une cage d'Emlen, l'agitation migratoire peut être enregistrée. Un tampon encreur (bleu) au centre colore les pieds de l'oiseau. Selon l'agitation migratoire, l'oiseau essaie de voler en direction de son vol migratoire. Il saute sur le papier dans l'entonnoir en le colorant de l'encre du tampon encreur. Par l'auteur, d'après [Emlen and Emlen \(1966\)](#)

## 7.2 Migration, mouvements migratoires et mue

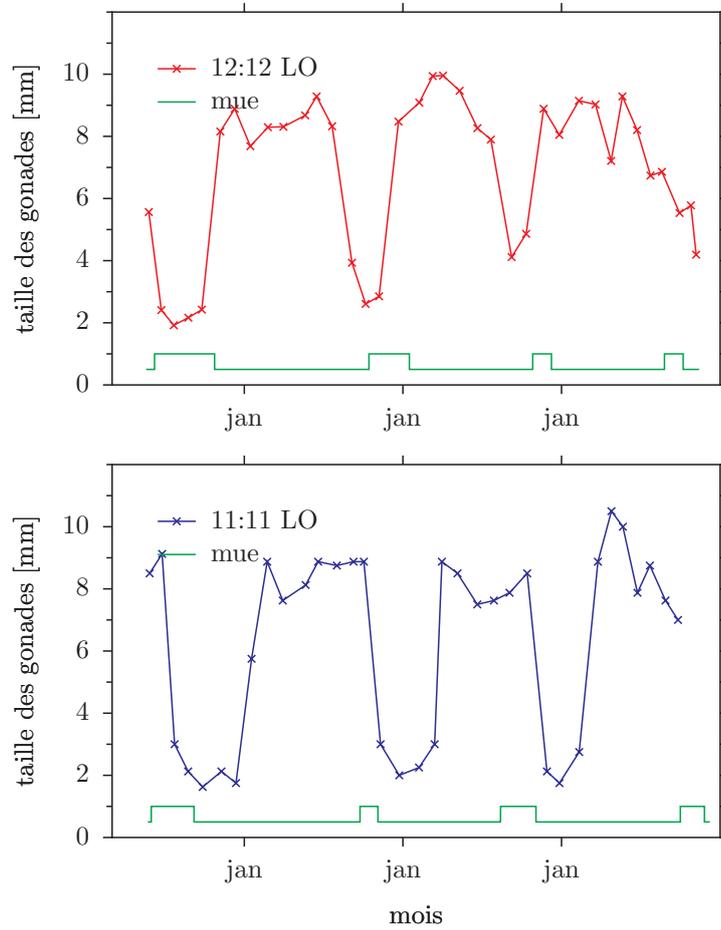


FIG. 7.7: Rythme circannuel de taille des gonades (courbe) et de la mue (barres) chez des étourneaux (*Sturnus vulgaris*). Les oiseaux individuels furent gardés pendant 43 mois dans un cycle lumière/obscurité de 12 :12 heures (courbe supérieure, rouge) ou dans un cycle lumière obscurité de 11 :11 heures (courbe inférieure, noir). D'après *Gwinner (1981)*

## 7 *Migration des oiseaux*

## 8 Expériences

*Certaines expériences sont décrites ici, qui peuvent être réalisées sans beaucoup d'efforts : formation de bulbes aériens en jours courts chez le bégonia, si la germination des tubercules de Pomme de terre intervient selon un rythme annuel, le rythme annuel de germination de plusieurs plantes, l'induction florale photopériodique de l'Ipomée (volubilis) et si c'est dépendant de la température.*

### 8.1 Induction de bulbes aériens chez *Begonia evansiana*

*Begonia evansiana*<sup>1</sup> appartient aux Bégoniacées, tropicales et . Cette famille consiste en cinq genres et 820 espèces, des plantes herbacées principalement dans des habitats humides. Elles sont aussi trouvées dans les bois, mais aussi dans les endroits plus secs et plus frais. On les trouve fréquemment dans les jardins botaniques.

Le genre *Begonia* consiste en à peu près 800 espèces. *Begonia rex* (le bégonia habituel des fleuristes) et de nombreuses lignées cultivées comme le bégonia bulbeux avec ses grandes fleurs et sa floraison luxuriante y appartient. Des bulbes stockent de l'eau et aident à traverser les périodes défavorables. Un type représentatif est *Begonia evansiana*. Essayez d'en obtenir un plant ou un bulbe chez un fleuriste ou un jardin botanique (dites au jardinier ce que vous voulez faire avec lui)<sup>2</sup>.

<sup>1</sup>synonyme de *Begonia grandis*. Il fleurit de juillet à août

<sup>2</sup>Cultiver des plantes à partir de graines prend

Chez *Begonia evansiana*, un ou deux jours courts sont déjà suffisants pour induire la formation de bulbes aériens. La meilleure saison pour cette expérimentation est l'été, parce qu'en jours longs les tubercules ne sont pas produits. Si vous mettez les plantes pendant deux nuits dans une pièce sombre, et vous assurez qu'elles reçoivent 16 heures d'obscurité par jour (jours courts), des bulbes aériens vont se développer.

Si vous avez plusieurs plantes disponibles, vous pouvez faire varier la longueur de la période sombre. À quelle longueur de nuit les tubercules sont ils encore produits ? Essayez des périodes sombres de 16, 14, 12, 10 et 8 heures.

Qu'arrive-t-il si vous éclairez la plante au milieu d'une longue période d'obscurité pendant une heure ?

### 8.2 Germination des pommes de terre à différents moments de l'année

Si les pommes de terres ont été stockées à la cave pendant l'hiver, vous pouvez en mettre chaque mois une certaine quantité dans des pots à fleur avec de la terre humide et observer si elles germent e combien de

---

longtemps, jusqu'à un an. Les bulbes aériens se forment dans l'axe des feuilles et peuvent être plantés après avoir été gardés dans un lieu frais, mais sans gel, au printemps. Utilisez un sol aéré, neutre à légèrement acide (pH 6-7), et maintenez les plantes humides. Une ombre modérée est favorable à la culture.

temps cela prend. N'oubliez pas de marquer les pots avec la date de plantation. Mettez les pots dans une assiette avec de l'eau pour garder le sol humide.

Y a-t-il des dates de l'année auxquelles les pommes de terre germent plus vite ?

### 8.3 Germination et rythme annuel

Dans le chapitre 3, il a été mentionné que les semences des plantes suivantes germent selon un rythme annuel : le Millepertuis *Hypericum perforatum*, la Digitale jaune *Digitalis lutea* (figure 3.3), la Potentille *Potentilla molissima*, l'Herbe-aupauvre-homme *Gratiola officinalis*, *Chrysanthemum corymbosum*, le Gui *Viscum album* et le Fraisier sauvage *Fragaria vesca*. Collectez les semences d'une ou plusieurs de ces plantes et gardez les dans des récipients bien fermés contenant un sac de silicagel (qui garde sec le récipient)<sup>3</sup>. Prenez un échantillon de semences toutes les deux semaines et semez les dans la terre de pots à fleurs. Comme vous l'avez fait pour les pommes de terre, vous pouvez mettre une assiette avec de l'eau sous le pot pour garder la terre mouillée.

Y a-t-il des époques de l'année auxquelles les semences germent plus vite ?

<sup>3</sup>les baies du gui ne doivent pas être séchées. Gardez les au frigo dans un récipient dans un filet au dessus de l'eau. De plus, les baies doivent être éclairées avec de petits tubes fluorescents (ou des diodes lumineuses blanches) parce qu'elles ne germent plus si elles sont gardées plus de trois jours à l'obscurité. Le câble pour la source lumineuse peut être passé à travers le joint de la porte du réfrigérateur. Le transformateur doit être gardé hors du réfrigérateur à cause de la chaleur qu'il produit

### 8.4 Expériences avec la plante de jours courts *Pharbitis*

La couverture de ce CD contient des semences de l'Ipomée *Pharbitis nil*<sup>4</sup>. La variété « violett » peut être induite à fleurir par une seule photopériode de jours courts (figure 8.1). Les plantes peuvent être



FIG. 8.1: *Ipomée Pharbitis nil*. A gauche, plante végétative gardée en jours longs, à droite plante en fleurs gardée en jours courts.

induites déjà au stade où les cotylédons viennent juste de se déplier et où aucune autre feuille n'a encore été produite. Ces indications précoces de l'induction florale peuvent être vues sous la loupe binoculaire déjà quelque jours après l'induction photopériodique. Ceci permet de réaliser des expériences dans un temps court. Plus de détails pour la culture dans [Engelmann and Klemke \(1983\)](#). Les semences sont trempées

<sup>4</sup>Les semences peuvent être achetées chez Maruthane Trading company à Tokyo (Japon). Elles peuvent être gardées quelques années au réfrigérateur

## 8.4 Expériences avec la plante de jours courts *Pharbitis*

pendant une nuit dans de l'eau du robinet et plantées à 15mm de profondeur dans des pots avec de la terre de jardin. Elles germent sous des tubes fluorescents blancs.

### 8.4.1 Détermination de la période sombre critique

Chez les jeunes plants de *Pharbitis nil* de race « violet », un seul jour court avec 16 h de période sombre induit la floraison. Des périodes sombres plus courtes sont aussi inductrices, jusqu'à la période sombre critique de 9-10 h. vous pouvez le tester par une expérience :

Si les cotylédons sont complètement dépliés, les plantes sont photopériodiquement induites par une seule période sombre. Mettez les plantes par groupes de 5 dans une pièce sombre (sauf cinq plantes qui restent comme témoins à la lumière). Après 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 et 20 heures, mettez les différents groupes de nouveau sous des tubes fluorescents blancs<sup>5</sup> (voir figure 8.3).

Déjà une semaine après le traitement par la période sombre vous pouvez vérifier à la loupe binoculaire ou avec une forte loupe les bourgeons. Les bourgeons floraux sont caractérisés par deux longues bractées et un gros apex, alors que les bourgeons végétatifs ont de petites bractées de taille inégale et un apex pointu (figure 8.4).

Déterminez le nombre moyen de fleurs par plante pour chaque groupe. Tracez les résultats en fonction de la longueur de la période sombre. La période sombre critique correspond à 50% de l'induction maximale critique (voir figure 8.2).

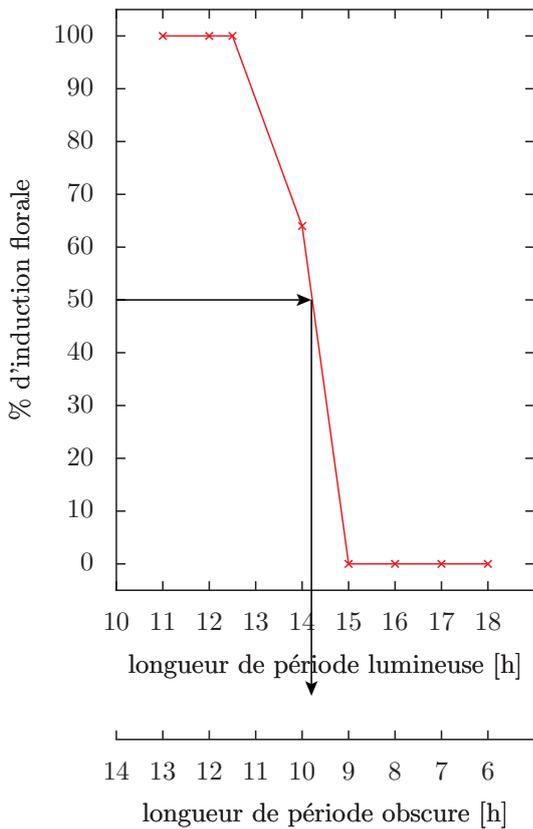


FIG. 8.2: Effet de la variation des périodes lumineuse sur l'induction de la floraison chez l'*Ipomée Pharbitis nil*. D'après *Takimoto and Hamner (1964)*

<sup>5</sup>Aucune lumière ne doit atteindre les autres groupes à l'obscurité. Vous pouvez utiliser un filtre vert devant la lumière éclairante comme lumière de sécurité.

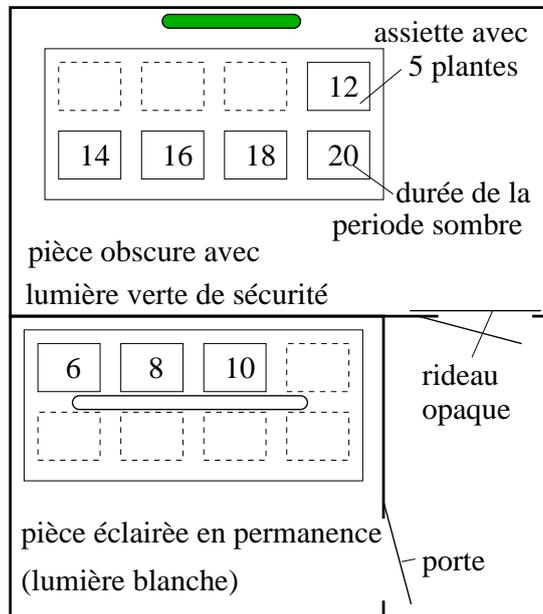


FIG. 8.3: Dans deux caves, la longueur de jours critique peut être déterminée. En premier les ipomées sont cultivées en huit groupes de cinq plantes chacun en lumière continue produite par un tube fluorescent. Quand les cotylédons sont dépliés, tous les huit groupes sont transférés dans la pièce obscure. Un tube fluorescent vert sert de lumière de sécurité. Après 6 heures, l'un des groupes est retourné vers la pièce à lumière continue. Après huit heures, le second, après 10 heures, le troisième... Après 20 heures, tous les groupes sont de nouveau en lumière continue. Une semaine après, vous pouvez vérifier à la loupe binoculaire quelles plantes fleurissent (voir figure 8.4)

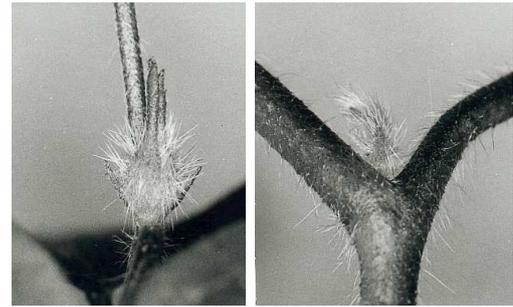


FIG. 8.4: Boutons floraux et bourgeons végétatifs de *Pharbitis nil* : à gauche bouton floral, à droite bourgeon végétatif

#### 8.4.2 Est-ce que la période sombre critique dépend de la température ?

Vous pouvez faire les expériences aussi à une autre température (par exemple en hiver, dans la cave à 15°C). Ceci vous permet de vérifier si la période sombre critique de l'induction florale est influencée par la température. Des rythmes circadiens sont, comme vous pouvez vous rappeler, compensés en température dans leur longueur de période.

Des expériences de photopériodisme chez *Pharbitis nil* sont décrites dans un livre (Engelmann (1999)).

## 9 Livres supplémentaires

J'ai écrit ou suis en train d'écrire quelques livres supplémentaires. Ils concernent aussi les sujets des événements rythmiques dans les organismes, mon domaine spécial en tant que scientifique (*Engelmann (2007)*, *Engelmann (2004d)*, *Engelmann (2009a)*, *Engelmann (2009c)*, *Engelmann (2009b)*, *Engelmann (2009c)*, *Engelmann (2009d)*, *Engelmann (2008)*, *Engelmann (2004a)*, *Engelmann (2004c)*, *Engelmann (2004b)*). Notez qu'ils ne sont pas encore traduits en anglais sauf *Engelmann (2004e)*. Si vous êtes intéressés par en obtenir quelques uns (sans frais), contactez moi : engelmann@uni-tuebingen.de.

*9 Livres supplémentaires*

# Bibliographie

- Abe, M., Kobayashi, Y., Yamamoto, S., Daimon, Y., Yamaguchi, A., Ikeda, Y., Ichinoki, H., Notaguchi, M., Goto, K., and Araki, T. (2005). FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science*, 309 :1052–1056. [45](#)
- Anderson, D. and Keafer, B. (1987). An endogenous annual clock in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax polyedra*. *Nature*, 325 :616–617. [21](#), [23](#)
- Aukerman, M. and Amasino, R. (1996). Molecular genetic analysis of flowering time in *Arabidopsis*. *Sem. Cell. Devel. Biol.*, 7 :427–433. [45](#)
- Balzer, I. and Hardeland, R. (1991). Photoperiodism and effects of indoleamines in a unicellular alga, *Gonyaulax polyedra*. *Science*, 253 :795–797. [18](#)
- Balzer, I. and Hardeland, R. (1992). Effects of indoleamines and short photoperiods on the encystment of *Gonyaulax polyedra*. *Chronobiol. Int.*, 9 :260–265. [18](#), [19](#), [20](#)
- Balzer, I., Pöggeler, B., and Hardeland, R. (1993). Circadian rhythms of indoleamines in a dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* : Persistence of melatonin rhythm in constant darkness and relationship to 5-methoxytryptamine. In Touitou, Y., Arendt, F., and Pévet, P., editors, *Melatonin and the pineal gland. From basic science to clinical application*, pages 183–186. Elsevier, Amsterdam. [20](#)
- Beck, S. D. (1963). *Animal photoperiodism*. Holt, Rinehart and Winston, N.Y. [56](#)
- Bernier, G. (1971). Structural and metabolic changes in the shoot apex in transition to flowering. *Can. J. Bot.*, 49 :803–819. [35](#)
- Bernier, G., Havelange, A., Houssa, C., Petitjean, A., and Lejeune, P. (1993). Physiological signals that induce flowering. *Plant Cell*, 5 :1147–1155. [33](#)
- Berthold, P. (1973). Relationship between migratory restlessness and migration distance in six *Sylvia* species. *Ibis*, 155 :594–599. [58](#)
- Berthold, P. (1978). Concept of endogenous control of migration in warblers. In Schmidt-Koenig, K. and Keeton, W. T., editors, *Animal Migration, Navigation, and Homing*, pages 275–282. Springer, Berlin Heidelberg. [59](#)
- Berthold, P., Gwinner, E., and Klein, H. (1972). Circannuale Periodik bei Grasmücken. I. Periodik des Körpergewichts, der Mauser und der Nachtunruhe bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. *J. Ornithol.*, 113 :170–190. [59](#), [60](#)
- Black, M. and Wareing, P. F. (1955). Growth studies in woody species. VII. Photoperiodic control of germination in *Betula pubescence* Ehsh. *Physiol. Plant.*, 8 :300–316. [26](#)
- Bollig, I., Chandrashekar, M., Engelmann, W., and Johnsson, A. (1976).

## Bibliographie

- Photoperiodism in *Chenopodium rubrum*. An explicit version of the Bünning hypothesis. *Internat. J. Chronobiology*, 4 :83–96. [39](#), [40](#), [41](#), [42](#)
- Bünning, E. (1936). Die endogene Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 54 :590–607. [36](#)
- Bünning, E. (1949). Zur Physiologie der endogenen Jahresrhythmik in Pflanzen, speziell in Samen. *Z. Naturf.*, 4b :167–176. [28](#), [29](#)
- Bünning, E. (1951). Erbliche Jahresrhythmen bei Pflanzen. *Umschau*, 51 :268–270. [26](#)
- Bünning, E. (1983). *The physiological clock*, volume 1 of *Heidelberg Science Library*. Springer New York, 2 edition. [37](#)
- Bünning, E. and Moser, I. (1966). Unterschiedliche photoperiodische Empfindlichkeit der beiden Blattseiten von *Kalanchoe blossfeldiana*. *Planta*, 69 :296–298. [34](#)
- Chailakhyan, M. K. (1936). On the hormonal theory of plant development. *C. R. Dokl. Acad. Sci. URSS*, 3 :442. [33](#)
- Chailakhyan, M. K., Yanina, L. I., Devedzhyan, A. G., and Lotova, G. N. (1981). Photoperiodism and tuber formation in grafting of tobacco onto potato. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 257 :1276–1280. [48](#)
- Cremer, F. and Coupland, G. (2003). Distinct photoperiodic responses are conferred by the same genetic pathway in *Arabidopsis* and in rice. *Trends Plant Sci*, 8 :405–407. [45](#)
- Delin, H. and Svensson, L. (1989). *Der Kosmos-Vogelatlas*. Frankh Stuttgart. [58](#)
- Emlen, S. T. and Emlen, J. T. (1966). A technique for recording migratory orientation of captive birds. *Auk*, 83 :361–367. [60](#)
- Engelmann, W. (1960). Endogene Rhythmik und photoperiodische Blühinduktion bei *Kalanchoe*. *Planta*, 55 :496–511. [36](#)
- Engelmann, W. (1966). Effect of light and dark pulses on the emergence rhythm of *Drosophila pseudoobscura*. *Experientia* 22, 606–608. [39](#)
- Engelmann, W. (1967). Tagesrhythmisches Schlüpfen von *Drosophila pseudoobscura* und tagesrhythmische Blütenblattbewegung von *Kalanchoe blossfeldiana* als Überlagerung von An- und Aus-Rhythmen. *Nachrichten der Akad. Wiss. Göttingen II Mathem.-Physikal. Klasse*, 10(10) :141. [39](#)
- Engelmann, W. (1999). *Rhythmen bei Organismen*. <http://www.uni-tuebingen.de/plantphys/bioclox>. [66](#)
- Engelmann, W. (2004a). How plants grow and move. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3776>. [67](#)
- Engelmann, W. (2004b). How to stop a biological clock : Point of singularity. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3xxx>. [67](#)
- Engelmann, W. (2004c). Rhythms in structures of organisms. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3794>. [67](#)
- Engelmann, W. (2004d). Rythmes dans les organismes - observer, expérimenter, enregistrer et analyser. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3794>. [67](#)

- tuebingen.de/volltexte/2009/3792.  
67
- Engelmann, W. (2004e). *Wie man eine biologische Uhr stoppen kann : Singularitätspunkt*. Internet. 67
- Engelmann, W. (2007). Rhythms of life - an introduction using selected topics and examples. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3798>. 67
- Engelmann, W. (2008). Flower clocks, time memory and time forgetting. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3801>. 67
- Engelmann, W. (2009a). Bio-calendrier - l'année dans la vie des plantes et des animaux. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3763>. 67
- Engelmann, W. (2009b). Clocks which run according to the moon - influence of the moon on the earth and its life. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3767>. 67
- Engelmann, W. (2009c). Flying clocks - the clocks of drosophila. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3796>. 67
- Engelmann, W. (2009d). Our internal clocks - biological timing in humans and other mammals. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3774>. 67
- Engelmann, W. and Hellrung, W. (2003). Rhythmen in Strukturen von Pflanzen. <http://www.uni-tuebingen.de/plantphys/bioclox>. 57
- Engelmann, W. and Klemke, W. (1983). *Biorhythmen. Biologische Arbeitsbücher*, volume 34. Quelle und Meyer Heidelberg. 64
- Esashi, Y. (1961). Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in *Begonia evansiana* Andr. VI. Photoperiodic conditions for tuberization and sprouting in the cutting plants. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, 27 :101–112. 49
- Ewing, E. E. and Struik, P. C. (1998). Tuber formation in potato : Induction, initiation and growth. *Hort. Rev.*, 14 :89–197. 47
- Finch-Savage, W. E. and Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171 :501–523. 25
- Griffiths, S., Dunford, R. P., Coupland, G., and Laurie, D. A. (2003). The evolution of CONSTANS-like gene families in barley, rice, and *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 131 :1855–1867. 45
- Guo, H., Yang, H., Mockler, T., and Lin, C. (1998). Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors. *Science*, 279 :1360–1363. 34
- Gwinner, E. (1967). Circannuale Periodik der Mauser und der Zugunruhe bei einem Vogel. *Naturwiss.*, 54 :447. 59
- Gwinner, E. (1968). Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. Untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und am Waldlaubsänger (*P. sibilatrix*). *J. Ornithol.*, 109 :70–95. 57
- Gwinner, E. (1981). Circannual rhythms : Their dependence on the circadian system. In Follett, B. K. and Follett, D. E.,

## Bibliographie

- editors, *Biological clocks in seasonal reproductive cycles*, pages 153–169. Wright, Bristol. 59, 61
- Haberlandt, G. (1905). *Die Lichtsinnesorgane der Blätter*. Engelmann Leipzig. 34
- Harder, R. and Witsch, H. v. (1941). Über den Einfluss der Tageslänge. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 89 :341–411. 32
- Hastings, J. W. (1994). Biological clocks. *Mitteilungen der Alexander von Humboldt-Stiftung*, 63 :17–23. 14, 22
- Hastings, J. W. (2006). Homepage. <http://www.mcb.harvard.edu/hastings/Images/gony.gif>. 13
- Hayama, R. and Coupland, G. (2003). Shedding light on the circadian clock and the photoperiodic control of flowering. *Current Opinion in Plant Biology*, 6 :13–19. 45
- Hayama, R., Yokoi, S., Tamaki, S., Yano, M., and Shimamoto, K. (2003). Adaptation of photoperiodic control pathways produces short-day flowering in rice. *Nature*, 422 :719–722. 45
- Hegarty, T. W. (1978). The physiology of seed hydration and dehydration, and the relation between water stress and the control of germination : a review. *Plant, Cell and environment*, 1 :101–119. 25
- Hoffmann, K. (1973). Zur Jahresperiodik beim Dsungarischen Zwerghamster *Phodopus sungorus* Pallas. *Oecologia*, 12 :89–118. 52
- Hoffmann, K. (1978). The influence of photoperiod and melatonin on testis size. *J. comp. Physiol.*, 85 :267–. 51
- Huang, T., Böhlenius, H., Eriksson, S., Parcy, F., and Nilsson, O. (2005). The mRNA of the *Arabidopsis* gene FT moves from leaf to shoot apex and induces flowering. *Science*, 309 :1694–1096. 45
- Imamura, S. and Marushige, Y. (1967). The morphology and development of floral primordia. In Imamura, S. I., editor, *Physiology of flowering in Pharbitis nil.*, pages 7–13. Jap. Soc. Plant Physiol. Tokyo. 43
- Izawa, T., Takahashi, Y., and Yano, M. (2003). Comparative biology comes into bloom : genomic and genetic comparison of flowering pathways in rice and *Arabidopsis*. *Curr Opin Plant Biol*, 6 :113–120. 45
- Johnsson, A. and Karlsson, H. G. (1972). A feedback model for biological rhythms. I. Mathematical description and basic properties of the model. *Journal of theoretical Biology*, 36 :153–174. 39
- Karlsson, H. G. and Johnsson, A. (1972). A feedback model for biological rhythms. II. Comparisons with experimental results, especially on the petal rhythm of *Kalanchoe*. *J. Theor. Biol.*, 36 :175–194. 39
- Koda, Y., Omer, E. A., Yoshihara, T., Shibata, H., Sakamura, S., and Okazawa, Y. (1988). Isolation of a specific potato tuber-inducing substance from potato leaves. *Plant Cell Physiol.*, 29 :1047–1051. 48
- Kuenzel, W. J. (1972). Dual hypothalamic feeding system in a migratory bird, *Zonotrichia albicollis*. *Am. J. Physiology*, 223 :1138–1142. 53

- Lang, A. and Melchers, G. (1948). Auslösung der Blütenbildung bei Langtagpflanzen unter Kurztagbedingungen durch Aufpfropfung von Kurztagpflanzen. *Z. Naturf.*, 3b :108–111. **41**
- Leubner, G. (2000). Seed germination. <http://www.seedbiology.de/germination.asp>. **25**
- Magruder, R. and Allard, H. A. (1937). Bulb formation in onions and length of day. *J. agr. Res.*, 54 :715–752. **49**
- Martin, C., Vernay, R., and Paynot, N. (1982). Physiologie végétale. Photoperiodisme, tuberization, floraison et phenolamides. *C. R. Hebd. Seance Acad. Sci.*, 295 :565–568. **48**
- Mayer, W. (1973). Weitere Hinweise für die Bedeutung der Epidermis als Ort der Lichtperzeption bei circadianen Laubblattbewegungen. *Z. Naturf.*, 28c :776. **34**
- Okuda, M. (1953). Flower formation of *Xanthium canadense* under long-day conditions induced by grafting with long day plants. *Bot. Mag. Tokyo*, 66 :247–255. **42**
- Parcy, F. (2005). Flowering : a time for integration. *Int J Dev Biol*, 49 :585–593. **45**
- Perrin, J. and Mongibeaux, J.-F. (2002). *Le Peuple migrateur*. Seuil. **56**
- Pittendrigh, C. S. (1964). The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks. *American Naturalist*, 98 :261–294. **36, 38**
- Roenneberg, T. and Rehman, J. (1998). Survival in a temporal world - the circadian program of the marine unicell *Gonyaulax*. In Chaddick, M. X., Baumberg, S., Hodgson, D. A., and Phillips-Jones, M. K., editors, *Microbial Responses to Light and Time*, pages 237–250. University Press Cambridge. **15**
- Sachs, J. (1880). Stoff und Form der Pflanzenorgane. *Arb. Botan. Institut Würzburg*, 3 :452–488. **43**
- Salisbury, F. B. (1985). Photoperiodism. *Horticulture Reviews (Am Soc Hortic Sci)*, 4 :66–105. **33**
- Schussnig, B. (1954). *Grundriss der Protophytologie*. VEB Gustav Fischer, Jena. **13**
- Schwabe, W. W. (1968). Studies on the role of the leaf epiderm in photoperiodic perception in *Kalanchoe blossfeldiana*. *J Exp Bot*, 19 :108–113. **34**
- Siqueira, L. O. M. and Valio, I. F. M. (1992). Germinação de sementes de *Desmodium barbatum* (L.) benth. *Revista Brasileira de Botanica*, 15 :135–138. **26**
- Spruyt, E. and De Greef, J. A. (1987). Endogenous rhythmicity in water uptake by seeds. *Ann. Bot.*, 60 :171–176. **28**
- Stetson, M. H. (1971). Neuroendocrine control of photoperiodically induced fat deposition in white-crowned sparrow. *J. experiment. Zoology*, 176 :409–413. **53**
- Takahashi, K., Fujino, K., Kikuta, Y., and Koda, Y. (1994). Expansion of potato cells in response to jasmonic acid. *Plant Science*, 100 :3–8. **49**
- Takimoto, A. and Hamner, K. C. (1964). Effect of temperature and preconditioning on photoperiodic response of *Pharbitis nil*. *Plant Physiology*, 39 :1024–1030. **65**

## Bibliographie

- Taylorson, R. B. and Hendricks, S. B. (1977). Dormancy in seeds. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 28 :331–154. 26
- Tizio, R. (1971). Action et role probable de certaines gibberellines (A1,A3, A4, A5, A9, et A13) sur la croissance des stolones et la tuberalization de la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Res.*, 14 :193–204. 48
- Valverde, F., Mouradov, A., Soppe, W., Ravenscroft, D., Samach, A., and Coupland, G. (2004). Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering. *Science*, 303 :1003–1006. 45
- Vanhatalo, V., Leinonen, K., Rita, H., and Nygren, M. (1996). Effect of prechilling on the dormancy of *Betula pendula* seeds. *Canadian Journal of Forest Research*, 26 :1203–1208. 26
- Weller, J., Reid, J., Taylor, S., and Murfet, I. (1997). The genetic control of flowering in pea. *Trends Plant Sci*, 2 :412–418. 34
- Wellmer, F. and Riechmann, J. L. (2005). Gene network analysis in plant development by genomic technologies. *Int J Dev Biol*, 49 :745–759. 43
- Wigge, P. A., Kim, M. C., Jaeger, K. E., Busch, W., Schmid, M., Lohmann, J. U., and Weigel, D. (2005). Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science*, 309 :1056–1059. 45
- Yamada, K., Lim, J., Dale, J. M., Chen, H., Shinn, P., Palm, C. J., Southwick, A. M., Wu, H. C., Kim, C., and Nguyen, M. e. a. (2003). Empirical analysis of transcriptional activity in the *Arabidopsis* genom. *Science*, 302 :842–846. 43
- Zeevaart, J. (1984). Photoperiodic induction, the floral stimulus, and flower-promoting substances. In Vince-Prue, D., Thomas, B., and Cockshull, K. E., editors, *Light and the flowering process*, pages 137–142. Academic Press, Orlando, FLA. 41, 43

# Index

- Étourneaux, 59  
écureuil terrestre doré, 54  
écureuils, 53  
évocation, 43
- acide jasmonique, 48  
acide tuberonique, 48  
*Alexandria tamarense*, 13  
*Allium ascalonicum*, 49  
*Allium cepa*, 48  
*Allium proliferum*, 48  
*Anagallis*, 43  
apex, 43  
*Arabidopsis*, 33, 43, 44  
article pour un journal, 21  
*Avena*, 29, 43
- Betula pendula*, 26  
*Betula pubescens*, 25  
bioluminescence, 14  
bulbes, 48
- calendrier annuel interne, 55  
cernes annuels, 29  
chauves-souris, 53  
*Chenopodium*, 39  
*Chrysanthemum*, 26, 64  
Colibri à gorge rubis, 57  
CONSTANS, 45  
Crassulaceen, 31  
cyste, 18
- Desmosium barbatum*, 26  
*Digitalis*, 26, 64  
dinoflagellés, 13  
division cellulaire, 18  
fauvettes, 57, 59
- FD, 45  
floraison, 33, 65  
florigen, 33  
*Fragaria*, 26, 28, 64
- germination des semences, 25, 26  
gibbérellines, 48  
gonades, 54  
*Gratiola*, 26, 64  
greffée, 41
- Hamster  
    nain de Russie, 51  
    syrien, 51  
hibernation, 57  
Hirondelle des falaises, 55  
horloge annuelle, 11, 21, 26, 53  
horloge quotidienne interne, 20  
hormone universelle de floraison, 41  
*Hyoscyamus*, 43  
*Hypericum*, 26, 64  
hypothèse, 34  
    de Bünning, 36  
hypothalamus, 53
- induction florale, 36  
    photopériodique, 33
- Kalanchoe*, 31, 34
- Lactuca sativa*, 25  
*Lemna*, 29  
*Lingulodinium polyedra*, 13  
*Lolium*, 33, 43  
longueur du jour, 11  
Loriot doré, 57
- mélatonine, 19, 53

## Index

- Martinet, 57  
mesure du temps, 34  
migrants de longues distances, 57  
migration, 57  
modèle, 34  
    ABC, 45  
    de coïncidence externe, 36  
    de coïncidence interne, 36  
moutons, 53  
mue, 57, 59  
mutants, 44
- oiseaux  
    calendriers, 55  
    migrent, 55  
    tropicaux, 55
- période sombre critique, 34  
*Pharbitis nil*, 33, 64  
*Phodopus sungorus*, 51  
photomultiplicateur, 15  
photopériodique, 33  
photopériodisme, 18  
photorécepteurs, 34  
photosynthèse, 18  
phytochrome, 34, 47  
plantes de jours  
    courts, 32  
    longs, 33  
    neutres, 33  
plantes de jours courts, 34  
pommes de terres, 63  
*Potentilla*, 26, 64  
Pouillot fitis, 57  
protéosomes, 45
- rétroaction, 39  
repos, 25  
rythme annuel, 51, 54
- saison, 11  
semence, 26  
semences  
    formation des, 25  
    sèches, 28
- Silene*, 43  
*Spermophilus*, 53  
Sterne arctique, 57  
succulentes, 31  
synchronisation, 39, 55  
systèmes de contrôle, 44
- Trifolium*, 43  
tubérisation, 47  
tubercules de Pomme de Terre, 47
- vernalisation, 26  
*Viscum*, 26, 64