

Aperçu sur les phénomènes périodiques en biologie végétale¹⁾

Par

LUCIEN BAILLAUD

Institut Botanique de la Faculté des Sciences de Besançon

(Adresse actuelle: Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences, 4, Rue Ledru, Clermont-Ferrand)

Reçu le 10 juillet 1964

Introduction

Un rythme biologique est constitué par la répétition régulière de phénomènes semblables. Chez les plantes, on connaît des rythmes très variés, à la fois par leur déterminisme, par leur période et par les phénomènes biologiques qu'ils affectent. Nous voudrions essayer ici de montrer comment ces rythmes se présentent aux botanistes, comment on peut les mettre en évidence, les étudier, les interpréter et se servir de leur connaissance. Nous avons utilisé diverses mises-au-point, notamment celles de BÜNNING 1956a et b, 1958 et de BAILLAUD 1958.

Quelques mots d'abord sur des phénomènes sans doute faussement rythmés.

Un phénomène périodique se traduit nécessairement par une répétition; la réciproque n'est pas forcément vraie. Par exemple les graines du Haricot ont une croissance dont la vitesse présente deux maximums séparés par un minimum; il n'est pas du tout démontré que les 2 phases d'accélération (et de ralentissement) de la croissance soient dues à la répétition d'un même phénomène. Chez le Pommier les branches horizontales portent des feuilles qui sont insérées le long d'une hélice, au-dessus, au-dessous, à droite ou à gauche de la branche; celles qui sont insérées au-dessus sont plus petites que celles du dessous: il en résulte que si on considère l'ensemble des feuilles d'une branche, de la base à l'apex, c'est-à-dire dans l'ordre de

¹⁾ Résumé d'un rapport présenté le 5 septembre 1962 au colloque „Rythmes biologiques“ du 5^e Congrès international de Médecine néo hippocratique, Montpellier. Le programme de ce colloque comprenait 18 rapports et communications. 16 ont été polycopiés avant le colloque (194 p.). Certains ont été, en outre, imprimés ailleurs: Hippocrates, 34 (16): 629—641, Folia clinica internacional, 13 (1): 18—29 (1963), Biol. méd. 53 (3): 237—263 et 266—330 (1964).

leur formation, leur longueur varie périodiquement: l'existence d'une périodicité n'est qu'un élément secondaire du phénomène.

Nous nous attacherons au cas des phénomènes dans lesquels le caractère périodique tient une place significative.

Les variations périodiques des peuplements végétaux

Dans les marais tourbeux de nos montagnes, la végétation montre, côte à côte, des bosses, recouvertes d'herbes raides et des creux garnis de Sphaignes; dans l'ensemble, en moyenne, les creux sont plus mouillés que les bosses; la végétation des creux se développe en hauteur plus vite que celle des bosses et il vient un moment où le relief s'inverse et où les Sphaignes recouvrent les herbes raides tandis que les herbes raides poussent sur les Sphaignes; c'est ce qu'on appelle la «régénération» de la tourbière. De ce mécanisme en partie hypothétique il résulte qu'en un point donné de la tourbière la végétation varie de manière cyclique au cours du temps; la période de ce cycle se chiffre en dizaines d'années, au moins; elle n'a rien de précis parce qu'elle dépend très largement de facteurs comme la vitesse de croissance des plantes, facteurs qui sont soumis à toutes sortes d'influences externes; mais le caractère cyclique de l'évolution de la végétation tient, lui, à la nature même de cette végétation. Le processus de la «régénération» périodique des tourbières est un cas particulier mais les phénomènes cycliques sont en réalité assez fréquents dans l'évolution de la végétation (voir SCHAEFFER & MOREAU 1958—1959).

Une variante importante a lieu quand le cycle de la végétation est soumis à une périodicité externe comme l'alternance des saisons; cette influence externe entraîne le synchronisme du comportement de la végétation sur toute son étendue. Il en est de même pour les populations de microorganismes en culture; chaque cellule se divise périodiquement; dans une population nombreuse, des mitoses ont lieu à tout moment; cependant des stimulations appropriées permettent de provoquer le synchronisme des mitoses dans la population et ce synchronisme est capable de se maintenir ensuite quelque temps, même après que les stimulations ont cessé.

On voit donc comment un phénomène périodique spontané à l'échelle de l'individu peut se manifester à l'échelle de la population sous l'influence d'un agent externe de synchronisation: l'agent externe fait apparaître à l'échelle de la population un rythme qui existait déjà à l'échelle de l'individu. Cette remarque peut aider à interpréter le comportement des organismes pluricellulaires, par exemple si on veut bien les considérer comme des colonies de cellules.

L'édification de structures périodiques

Chez les plantes, beaucoup plus souvent que chez les animaux, l'organisme est constitué par la répétition d'éléments semblables qui se forment les uns après les autres (voir par exemple BAILLAUD & COURTOT 1955). Les

poils de coton ont une membrane stratifiée: il se forme une couche par jour pendant le développement du poil. Pour les grains d'amidon on a pu montrer que la stratification quotidienne a lieu même si la plante se développe en conditions uniformes (le rythme est donc «endogène»),.

Certains champignons dessinent des cercles concentriques à la surface des pommes; ces cercles correspondent chacun à un jour; la zonation quotidienne est capable de se manifester même sur un milieu nutritif artificiel et en conditions uniformes de développement: le rythme est encore endogène mais, dans la nature, il se synchronise avec l'alternance du jour et de la nuit.

D'autres structures périodiques traduisent des rythmes à période plus longue; il faudrait en particulier énumérer tous les rythmes annuels qui se manifestent dans les cernes du bois, dans la ramification du Gui etc. Là encore les rythmes en cause peuvent être animés de composantes endogènes plus ou moins prédominantes et de composantes exogènes.

Envisageons maintenant les rythmes physiologiques à période brève, inférieure à 24h.

Les plasmodes de Myxomycètes sont des masses de protoplasme non délimitées par des membranes; ils sont étalés sur le substrat; ils sont animés d'une contraction rythmée dont la période est de l'ordre de la minute. Ces contractions paraissent déterminées par un mécanisme physico-chimique semblable à celui des contractions musculaires. Des phénomènes très analogues provoquent les mouvements périodiques des flagelles et aussi les courants cytoplasmiques intracellulaires. Il s'agit évidemment de rythmes purement endogène.

Beaucoup de plantes ont leur tige animée d'un mouvement de rotation assez régulier; ce mouvement est surtout marqué chez les plantes volubiles ²⁾ (comme le Haricot à rames). La période dure par exemple une heure. Ce sont des rythmes endogènes c'est-à-dire capables de se maintenir en l'absence de toute stimulation. Certains mouvements périodiques assez analogues exigent cependant une stimulation initiale pour les déclencher: ainsi une tige à développement horizontal, si on la retourne de 180°, va, dans certains cas, s'animer d'un mouvement oscillatoire.

Un comportement spectaculaire est constitué par les mouvements des feuilles du Sainfoin oscillant, *Desmodium gyrans*. Cette plante a des feuilles à 3 folioles, comme le Trèfle; les 2 folioles latérales sont très petites et présentent un mouvement de balancement rapide (une minute par exemple). Le mécanisme de ce mouvement est encore du domaine des hypothèses; signalons simplement un rapprochement qui a été fait avec les mouvements

²⁾ Des recherches récentes montrent que des protéines contractiles interviennent dans les mouvements non périodiques de la Sensitive. Comme les plantes volubiles sont sensibles, elles aussi, aux secousses, nous sommes conduit à, envisager l'hypothèse d'une intervention de protéines contractiles dans les mouvements périodiques des plantes volubiles.

de la Sensitive, *Mimosa pudica*. On secoue une branche de Sensitive et on voit les feuilles replier leurs folioles, brusquement. Ils s'agit d'une irritation qui obéit aux lois générales de l'irritation du protoplasme animal ou végétal: une loi de seuil et l'existence de stades refractaires absolus et relatifs. En ce qui concerne le *Desmodium*, on a suggéré qu'il s'agit d'une irritation analogue mais que l'agent irritant serait intérieur à la plante.

Les rythmes à période de 24 heures constituent un domaine beaucoup mieux exploré que les rythmes à périodes quelconques. En effet, d'une part ces rythmes sont très manifestes et d'autre part ils contribuent fortement à l'adaptation des plantes au milieu extérieur.

Il est d'abord facile de constater dans la nature l'existence de ces rythmes: beaucoup de fleurs s'ouvrent et se ferment tous les jours à heure fixe (c'est le phénomène sur lequel repose le principe de l'horloge de Flore de LINNÉ); l'activité mitotique montre des oscillations quotidiennes etc. Si on cultive la plante au laboratoire sous des conditions artificielles constantes, il arrive quelquefois que des rythmes quotidiens apparaissent spontanément. Mais plus souvent il faut les déclencher par au moins un stimulus; par exemple si on fait passer la plante d'un éclairage d'une certaine intensité à un éclairage d'une autre intensité on peut déclencher des rythmes à période d'environ 24 heures. On est donc conduit à admettre que l'aptitude à manifester des rythmes de 24 heures est congénitale mais que ces rythmes peuvent avoir besoin d'être déclenchés par des facteurs externes; une fois déclenchés ils sont capables de se maintenir quelque temps sans stimulation: c'est ce qu'on exprime en disant qu'ils sont endogènes. Dans la nature, le soleil se lève tous les jours, ce qui déclenche ces rythmes endogènes.

En réalité si la plante est soustraite aux rythmes naturels du milieu, les rythmes qui se manifestent n'ont pas toujours une période rigoureusement égale à 24 heures; pour le haricot les feuilles ont des mouvements de «veille» et de «sommeil» dont la période est par exemple de 25 heures; on dit que la périodicité endogène est circadienne. Dans la nature les jours et les nuits alternent ... toutes les 24 heures et la périodicité endogène circadienne est comme remise à l'heure tous les jours.

On peut se demander si la périodicité diurne endogène joue un rôle important dans la vie des plantes. Ce problème peut être envisagé de diverses manières. Je me contenterai de deux sortes de faits.

D'abord l'adaptation à la durée de la période des jours et des nuits; cette période est de 24 heures. On soumet des plantes à des alternances artificielles de lumière et d'obscurité comportant chaque fois 8 heures de lumière et une phase obscure de 10h, 16h, 22h, 28h etc. suivant les lots, et puis on étudie le développement des diverses plantes: les plantes qui fleurissent le mieux sont celles qui sont soumises à des cycles de lumière et d'obscurité de 8 et 16h, 8 et 40h et 8 et 66h, c'est-à-dire celles pour qui le nyctémère dure un nombre entier de fois 24 heures.

D'autre part le problème du photopériodisme. Le photopériodisme est le phénomène par lequel le développement de la plante se règle, au cours des saisons, d'après la longueur du jour et de la nuit. Voici une expérience typique; des plantes sont soumises à un cycle régulier de lumière et d'obscurité comprenant, tous les 3 jours, dix heures de lumière continue et 61 heures d'obscurité interrompue par une heure d'éclairement d'appoint. Les plantes sont réparties en lots qui diffèrent par le moment où est donnée la lumière d'appoint. Appelons 0 heure le début de chaque grande phase lumineuse; chaque plante est éclairée de 0 à 10h alors qu'elle est à l'obscurité de 10 à 72 heures et ceci se répète régulièrement: si la lumière d'appoint qui coupe chaque phase obscure est donnée à un moment, toujours le même d'une fois à l'autre, de l'intervalle de 10 à 24 heures, la floraison est inhibée (cet intervalle est scotophile); si elle est donnée dans l'intervalle 24h à 34h, la floraison est favorisée (phase photophile); la floraison est de nouveau inhibée par la lumière agissant dans la 2ème partie du 2ème jour (intervalle 34h—48h, scotophile); le 3ème jour du cycle présente les mêmes variations de sensibilité à la lumière. Cette expérience montre que sous les conditions uniformes de milieu représentées par la phase obscure 10h—72h la plante présente des variations de sensibilité à la lumière qui sont rythmées suivant une période de 24 heures. Nous avons affaire à une plante qui, dans la nature, fleurit ou ne fleurit pas suivant la longueur du jour, qui est donc capable de régler son comportement d'après la mesure de la durée de l'éclairement quotidien, c'est-à-dire qui possède une «horloge biologique»; cette expérience montre que l'horloge biologique en cause a un mécanisme à rythme endogène circadien. Dans certains cas, comme le souligne BÜNNING, il y a un parallélisme étroit entre le rythme endogène circadien de sensibilité photopériodique et celui du mouvement des feuilles: il est permis de supposer que l'horloge biologique est la même dans tous les cas. La notion d'horloge biologique concerne l'adaptation de l'organisme au rythme nyctéméral; la périodicité endogène circadienne serait le mécanisme de cette horloge. Nous avons proposé de rapprocher l'«horloge biologique» des auteurs actuels de «l'horloge de Flore» de LINNÉ.

Le mécanisme de la périodicité endogène circadienne

Devant des faits analogues à ceux que nous venons de passer en revue les zoologistes parlent quelquefois de réflexes conditionnés ou de mémoire du temps. Les botanistes, surtout sous l'influence de BÜNNING, sont portés à admettre que l'horloge interne existe dans l'organisme préalablement à toute stimulation et que c'est une propriété fondamentale de la matière vivante: son origine peut être recherchée dans une interprétation darwinienne ou lamarkienne. Les mécanismes fondamentaux font l'objet d'études nombreuses mais les résultats sont encore disparates. Il est en tous cas probable que cette «horloge interne» (ou ces horloges internes) sont constituées par un ensemble périodique de processus dont la période d'environ

24 heures est congénitale et non pas acquise par l'individu sous l'influence des facteurs externes.

Ce qui précède donne un aperçu trop rapide de l'extrême variété des rythmes qui affectent la vie des plantes. Ces rythmes ont d'abord pu être considérés comme des aspects secondaires des phénomènes qu'ils affectent. Cependant leur étude montre qu'ils constituent en eux-même des phénomènes physiologiques importants. Si on les étudie pour eux-même on s'aperçoit qu'ils ont beaucoup de points communs avec ceux de la biologie animale.

Résumé

Brève présentation des problèmes que posent les périodicités en biologie végétale. Cet aperçu conduit à proposer des rapprochements entre des phénomènes apparemment très éloignés les uns des autres. Cas de l'édification de structures périodiques, des cycles de population (régénération des tourbières) etc.

Bibliographie sommaire

- BAILLAUD L. 1958. Rythmes endogènes et rythmes exogènes, notamment chez les végétaux. — *Année biol.* 34: 299—329.
- & COURTOT Y. 1955. Corrélations et polarités dans la morphologie d'un Cyprés. — *Ann. scient. Univ. Besançon Bot.* 6: 83—93.
- BÜNNING E. 1956a. Endogenous rhythms in plants. — *Annual Rev. Plants Physiol.* 7: 71—90.
- 1956b. Endogene Aktivitätsrhythmen. pp. 878—907 du T. II du *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. — Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- 1958. *Die Physiologische Uhr*. — Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- SCHAEFFER R. & MOREAU R. 1958—1959. L'alternance des essences. — *Soc. forest. Franche-Comté, Bull. trim.* 29: 3—12, 76—84 (1958); 277—288, 455—457 (1959).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1964

Band/Volume: [11 1 2](#)

Autor(en)/Author(s): Baillaud Lucien

Artikel/Article: [Aperçu sur les phénomènes périodique en biologie végétale. 50-55](#)