

**THE BRITISH LIBRARY DOCUMENT SUPPLY CENTRE**

Photocopy Declaration to be retained by the registered BLDSC Customer, to be obtained by the Librarian of the user library when a declaration or similar undertaking has not otherwise been obtained.

To the Librarian of the

Library

(name of user Library or Library Stamp)

1. I hereby request you to supply me with a copy of item specified on Request Number \_\_\_\_\_ which I require for the purpose of research or private study.
2. I have not previously been supplied with a copy of the same material by you or any other librarian.
3. I will not use the copy except for research or private study and will not supply a copy of it to any other person.
4. To the best of my knowledge, no other person with whom I work or study has made or intends to make it, about the same time as this request, a request for substantially the same material for substantially the same purpose.
5. I understand that if this declaration is false in a material particular the copy supplied to me by you will be an infringing copy and that I shall be liable for infringement of copyright as if I had made the copy myself.

Signature \_\_\_\_\_

Name \_\_\_\_\_

Date \_\_\_\_\_

Address \_\_\_\_\_

(BLOCK LETTERS)

N.B. the signature must be the personal signature of the person making the request.

*Potato Research 29 (1986) 381-389*

## Action des radiations de lumière rouge sur la survie et la tubérisation de germes de pomme de terre cultivés 'in vitro': influence de leur âge physiologique

A. BLANCI, J. C. MERY\* et J. BOISARD\*

\* Laboratoire d'Histophysiologie Végétale, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75 005 Paris, France

\* Laboratoire de Physiologie Végétale, Université de Haute-Normandie, 76 130 Mont Saint-Aignan, France

Accepté pour publication: 4 février 1986

Summary, Zusammenfassung p. 387

Mots-clés additionnels: *Solanum tuberosum* L., germes, tubercules, tubérisation 'in vitro', survie, degré d'incubation, phytochrome

### Résumé

De brèves irradiations de lumière rouge appliquées à des germes étioilés, isolés de tubercules de pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.), ont montré des effets variables sur la vitesse de la tubérisation selon la nature des radiations et le moment de leur application après le prélèvement. La survie des germes et la rapidité de tubérisation 'in vitro' seraient des phénomènes liés, et placés sous le contrôle probable du phytochrome qui serait présent sous la forme Pfr\* dans les germes. Des traitements lumineux périodiques à basse température sur des tubercules ayant eu un temps suffisant d'incubation permettent un enrichissement de la teneur totale en phytochrome des germes qui en seront issus. Dans tous les cas (germes et tubercules-mères), la sensibilité aux radiations rouges augmente en même temps que le degré d'incubation.

### Introduction

Au cours de l'incubation, hors plantation, le tubercule de pomme de terre peut produire des germes, des stolons, des tubercules. Cette évolution se fait aux dépens des réserves, la vitesse de production étant régie par la température de conservation des tubercules-mères. Le tubercule lègue aux germes les potentialités qu'il a acquises, et qui définissent leur degré d'incubation. On a pu montrer que l'exposition à la lumière blanche des tubercules (Blanc, 1983), ou des germes en culture (Tizio, 1972) peut hâter ce processus; l'amplitude de l'effet de la lumière est liée à l'âge physiologique du matériel (Tizio, 1979; Blanc, 1983).

Il est bien connu, par ailleurs, que la lumière rouge — via le phytochrome — agit sur la morphogénèse en contrôlant la synthèse ou l'activité de nombreuses enzymes et en particulier celle de la  $\beta$ -fructosidase (EC 3.2.1.26) (Zouaghi & Rollin, 1976; Zouaghi et al., 1979) qui est corrélée avec la tubérisation (Jeppaz-Misson et al., 1979; Blanc, 1979; Boccon-Gibod, 1981). D'autres auteurs signalent une synergie des effets des cytokinines et des radiations rouges claires. Selon Hurff & Ross (1975), leurs actions conduiraient à une augmentation de la quantité des sucres réducteurs libres. Pour Powell & Griffith (1960), les cytokinines stimuleraient l'élargissement cellulaire, tan-

dis que la lumière rouge clair augmenterait la vitesse des divisions cellulaires. Pour toutes ces raisons, il paraissait intéressant d'examiner l'éventualité d'un rôle du phytochrome dans le contrôle de la tubérisation 'in vitro' en relation avec l'âge du matériel utilisé.

#### Matériel et méthodes

Le matériel utilisé est constitué par des tubercules de pomme de terre de la variété ' Bintje ' élite, conservés à 4°C à l'obscurité depuis leur récolte. Les traitements par la lumière rouge ont été appliqués à différents moments de l'incubation à des tubercules-mères ou à des germes isolés. Les effets de ces traitements sur la survie et la vitesse de tubérisation ont été examinés sur des lots de 24 ou 48 germes cultivés à 22°C à l'obscurité. Le pourcentage des germes sains ne se développant pas a déterminé la létalité; le temps moyen de tubérisation (Blanc, 1976) est défini par la moyenne des temps mis par tous les germes en croissance à tubériser. Les différentes conditions expérimentales ont été comparées deux à deux à l'aide du test de Student, ce qui a permis d'assigner une valeur significative (\*) ou non significative (ns) aux écarts à 5% d'erreur.

Le dispositif utilisé pour obtenir les plages de lumière rouge est une réplique de celui décrit par Mohr et al. (1964). La lumière rouge sombre (RS max. 740 nm) a été obtenue à l'aide de neuf tubes à incandescence (20 W) 'Osram Linestra' et une combinaison de filtres plexiglass bleu de 4 mm d'épaisseur 'Rohm et Hass' n° 627 et plexiglass rouge de 4 mm d'épaisseur 'Rohm et Hass' n° 501. L'isolement thermique a été réalisé par une glace anticorrosive 'Darsol Saint Gobain'. L'énergie incidente était de l'ordre de 2 W m<sup>-2</sup> (2 J m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). La lumière rouge clair (RC max. 660 nm) a été obtenue par 6 tubes Philips rouge TL 15 (40 W) et un filtre plexiglass de 4 mm d'épaisseur 'Rohm et Hass' n° 501. L'énergie incidente au niveau du matériel a été de l'ordre de 1,8 W m<sup>-2</sup>.

Le phytochrome a été mis en évidence et dosé par spectrophotométrie bichromatique 'in vivo' (Boisard, 1972).

#### Résultats

##### Effets de brèves irradiations appliquées à des germes étiolés isolés en fonction de leur degré d'incubation

Les germes ont été prélevés du tubercule à différents moments de l'année - de février à juin -, puis traités par des irradiations de lumière RC ou RS pendant 5 min avant d'être mis en culture. Les effets ont varié avec la nature des radiations et le moment de leur application après le prélèvement (temps 0) (tableau 1).

**Nature des radiations.** Au temps 0, un bref éclaircissement par la lumière RC active faiblement la tubérisation 'in vitro' des germes étiolés, quel que soit leur degré d'incubation. Le tableau 1 présente les résultats d'une expérience réalisée en février. Le traitement le plus efficace sur la vitesse de la tubérisation - 5 min de RS - retarde le phénomène et provoque la mort d'une partie des germes traités. Il est important de noter que les deux effets augmentent avec le degré d'incubation des germes. Dans le tableau 1 sont portés des résultats obtenus en mai, au moment où ces effets sont les plus sensibles.

Tableau 1. Vitesse de la tubérisation de germes de pomme de terre (jours) cultivés 'in vitro' et irradiés avec 5 min de RC (rouge clair) ou de RS (rouge sombre) à différents moments de la période obscure suivant le prélèvement.

Période d'irradiation (h)	RC (février)	RS (mai)
Témoin (sans irradiation)	27,5 ± 10,7	27,7 ± 7,3
0	23,7 ± 9 ns	41,3 ± 8,0*
3	-	34,5 ± 7,9*
6	-	34,4 ± 8,3*
9	22,3 ± 11,2 ns	-
12	21,0 ± 6,5*	-
15	20,5 ± 10,5*	-
24	19,0 ± 10,4*	-
	-	38,1 ± 5,1 ns

\* Différence significative - Significant difference - Différent significatif ( $P < 0,05$ ).

ns: Différence non significative - Difference not significant - Différent nicht signifikant.

Table 1. Tubérisation speed of potato sprouts (in days) grown in vitro and treated for 5 min with light red (RC) or dark red (RS) radiation at different times during dark incubation following excision.

Table 1. Knollenbildungsgeschwindigkeit von Kartoffelkeimen (in Tagen) in vitro angezogen und 5 Minuten mit Hellrot (RC) oder Dunkelrot (RS) zu verschiedenen Zeitpunkten der Dunkelperiode nach Entnahme bestrahlt.

**Moment d'application.** Les germes étiolés peuvent être traités après une période obscure d'une durée variable (0 à 24 heures) suivant le temps 0 (Blanc, 1981). On constate (tableau 1) que l'effet de la lumière RC est plus net si l'on diffère l'application de quelques heures (il est significatif après 6 heures d'obscurité). On observe un retard maximal de la tubérisation si la lumière RS est appliquée au temps 0 (tableau 1); si le traitement est différé de 30 min, 3 h, 6 h durant la période obscure qui suit le prélèvement on constate que ce retard s'amenuise tout en restant sensible. Lorsqu'il est donné après 24 heures, le retard de tubérisation ne se manifeste plus.

**Relation entre les manifestations de la survie et de la vitesse de la tubérisation 'in vitro'**

Nous avons examiné comparativement les effets de deux traitements lumineux RS et RS + RC au temps 0 en fonction du degré d'incubation des germes étiolés (Blanc, 1983).

On constate que l'amplitude des réponses physiologiques obtenues par l'application de 5 min de RS au temps 0 - retard de tubérisation et létalité des germes étiolés - évolue avec le degré d'incubation. Ces phénomènes sensibles à partir de mars augmentent, de manière continue, l'optimum étant atteint en mai: la mortalité concerne le tiers des germes traités, et on observe pour les explants restés vivants un retard significatif de leur tubérisation. Si une application de 5 min de RC succède immédiatement à celle de RS, les effets sont partiellement (pour la létalité) ou totalement (pour le retard de tubérisation) reversés. La sensibilité des germes au RS diminue ensuite en juin (tableau 2).

Tableau 2. Temps moyen de la tubérisation (jours) en fonction du degré d'incubation et de la nature du traitement par la lumière rouge (entre parenthèses, augmentation de la létalité par rapport au témoin).

Traitement par la lumière rouge au temps 0	Février	Mai	Juin
Témoin	29,7 ± 11,5	29,4 ± 9,7	26,5 ± 11,0
5 min de RS (a)	29,3 ± 9,5	36,3 ± 7,4 (33 %)	31,8 ± 5,9 (30 %)
5 min de RS + 5 min de RC (a)	25,0 ± 7,2 ns	29,5 ± 5,2 ns (8 %)	21,9 ± 8,4* (20 %)
5 min de RC	24,5 ± 8,2	27,5 ± 9,2	23,5 ± 8,6
5 min de RC + 5 min de RS (a)	27,5 ± 8,1 ns	31,5 ± 5,5*	28,0 ± 8,2*

\* ns: voir tableau 1 - See Table 1 - Siehe Tabelle 1  
RC: rouge clair - Light red - Hellrot; RS: rouge sombre - Dark red - Dunkelrot

Table 2. Mean tubérisation time (in days) as affected by incubation conditions and type of red light treatments (in brackets increase in killed sprouts in relation to the control).

Table 2. Mittlere Zeit zur Knollenbildung (Tage) je nach Inkubationsgrad und je nach Behandlung durch Rotlicht (in Klammern Zunahme der Letalität gegenüber der Kontrolle).

Ces résultats suggèrent que le maintien de la survie des germes étioilés et leur vitesse de tubérisation en culture seraient des phénomènes liés probablement sous la dépendance du phytochrome.

#### Phytochrome et contrôle de la tubérisation 'in vitro': étude en fonction du degré d'incubation des germes étioilés

Pour soutenir l'hypothèse du contrôle de la tubérisation 'in vitro' par le phytochrome, nous avons soumis des germes étioilés à des irradiations de RC ou RS, seules ou en applications successives RC + RS ou RS + RC. Si le photorécepteur est impliqué, la réponse finale ne devrait dépendre que de la nature de la dernière radiation reçue par les germes.

Le tableau 2 présente les temps moyens de tubérisation obtenus à différents moments de l'année et permet de comparer les écarts dus aux photoréversions d'un radiation rouge par l'autre (5 min RS + 5 min RC/5 min RS et 5 min RC + 5 min RS/5 min RC). Ils confirment:

a) la vraisemblance d'un contrôle de la tubérisation 'in vitro' par le phytochrome et la sensibilité croissante des germes à l'action du photorécepteur au cours de l'incubation.

Une participation du phytochrome en relation avec l'âge des tissus mis en culture a été évoquée par Kenis & Trippi (1980); ces auteurs observent une sensibilité aux radiations RS lorsque les explants proviennent de tissus matures (Kenis & Trippi, 1982).

#### Influence des traitements lumineux périodiques sur le contenu en phytochrome total

Des tubercules ayant eu une longue période d'incubation à 4°C, à l'obscurité (de septembre à fin mai), ont reçu une heure de lumière rouge par jour pendant 10 jours à 6°C (lot A) ou à 22°C (lot B). La croissance a débuté pendant ce traitement et les germes ont été éliminés le 10ème jour: les tubercules ont été placés à 22°C à l'obscurité afin d'obtenir des germes étioilés qui ont été soumis au dosage par spectropho-

tométrie 'in vivo'. Il importe de signaler que la forme Pir n'a pu être décelée lors des mesures.

Les tubercules de lot A exposés au traitement lumineux ont produit des germes plus riches en phytochrome que ceux provenant de tubercules laissés à l'obscurité (tableau 3). Ceux du lot B bien que plus âgés physiologiquement car l'incubation est plus rapide à 22°C qu'à 6°C, qui subissent un éclaircissement identique, fournissent des germes dont la teneur en pigment n'est pas modifiée de façon significative.

Des traitements photopériodiques par des radiations de lumière rouge, s'ils sont appliqués à basse température sur des tubercules ayant eu un degré suffisant d'incu-

Tableau 3. Teneur en phytochrome des germes issus des tubercules traités en fonction de la température et du traitement lumineux (moyenne de 4 mesures) (tubercules traités pendant 10 jours).

Température	Traitement lumineux	Teneur en phytochrome total dans les germes ( $\Delta D_3 \times 10^{-1}$ )
Lot A place à 6°C	Témoins à l'obscurité	1,81
	1 h de RC/23 h obscurité	3,18*
	1 h de RS/23 h obscurité	2,62*
Lot B place à 22°C	Témoins à l'obscurité	2,04
	1 h de RC/23 h obscurité	2,09 ns
	1 h de RS/23 h obscurité	1,90 ns

\* ns: voir tableau 1 - See Table 1 - Siehe Tabelle 1; RC, RS: voir tableau 2 - See Table 2 - Siehe Tabelle 2.

Table 3. Phytochrome content of sprouts from treated tubers as affected by temperature and light treatment (mean of 4 data) (tubers treated for 10 days).

Table 3. Phytochromgehalt der Keime aus behandelten Knollen, je nach Temperatur und Lichtbehandlung (Mittel aus 4 Messungen) (Knollen während 10 Tage behandelt).

Tableau 4. Teneur des germes en phytochrome ( $\Delta D_3 \times 10^{-1}$ ) en fonction de leur degré d'incubation et du traitement lumineux subi par les tubercules à 6°C à différentes dates.

Traitement	23 Décembre au 19 Janvier	25 Mars au 14 Avril	24 Mai au 4 Juin
Témoin	3,16	2,84	1,81
Tubercules traités par le RC	3,35 ± 0,6 ns	3,48 ± 2,0*	3,18 ± 11,7*
Tubercules traités par le RS	3,19 ± 0,1 ns	4,06 ± 2,3*	2,68 ± 9,2*

\* ns: voir tableau 1 - See Table 1 - Siehe Tabelle 1; RC, RS: voir tableau 2 - See Table 2 - Siehe Tabelle 2.

Table 4. Phytochrome content of sprouts ( $\Delta D_3 \times 10^{-1}$ ) as affected by incubation time and light treatment given to the tubers at 6°C on different dates.

Table 4. Phytochromgehalt der Keime ( $\Delta D_3 \times 10^{-1}$ ) je nach Inkubationsgrad und Lichtbehandlung der Knollen bei 6°C zu verschiedenen Zeitpunkten.

### Interprétation et discussion

Au temps 0, des applications de lumière rouge sur des germes étroits de pomme de terre exercent des effets opposés sur la vitesse de leur tubérisation 'in vitro': les radiations de la lumière RC l'activent, celles du RS la retardent. Le rôle prépondérant est manifesté par les radiations RS, dont les effets s'expriment d'autant mieux que les germes ont un degré d'incubation élevé (optimum en mai).

L'action du RS au temps 0 pourrait s'interpréter en postulant la *préexistence* du Pfr (probablement en très faible quantité et de ce fait indétectable par spectrophotométrie). La photoconversion du Pfr en Pr entraînerait la mort d'une partie des germes, après leur mise en culture et un retard de la tubérisation pour les autres.

L'amplification des réponses physiologiques observée par l'action du RS sur des germes de février à mai, s'interpréterait comme l'acquisition d'une sensibilité de plus en plus grande à ces radiations. Au cours des remaniements biochimiques des réserves qui ont lieu dans le tubercule pendant l'incubation s'élaboreraient les conditions propices à l'action du photorécepteur. Pour des germes provenant de tubercules suffisamment âgés, le phytochrome agirait comme un *facteur antisénescence*: la survie et la rapidité de la tubérisation 'in vitro' seraient des phénomènes liés et dépendant du Pfr.

Si l'on diffère l'application de la lumière rouge de quelques heures (0 à 24 heures) après le temps 0, en laissant les germes étouffés à l'obscurité, on constate (tableau 1) que l'efficacité des radiations RS, qui était maximale au moment du prélèvement, diminue (après 6 heures), puis disparaît, tandis que celle des radiations RC, faible au temps 0 devient sensible (après 6 heures), puis continue d'augmenter.

Le Pfr dont nous avons supposé l'existence au temps 0, disparaîtrait progressivement durant le maintien des germes à l'obscurité. Tant qu'il serait en quantité suffisante (durant les six premières heures qui suivent le prélèvement) la lumière RS aurait une action sensible. Ensuite, il serait nécessaire de former du Pfr à partir de la forme inactive: ainsi s'expliquerait l'efficacité croissante d'une application de 5 min de RC à partir de ce moment.

L'apparition de la forme réputée active du phytochrome (Pfr), étant considérée comme un phénomène intracellulaire (Quail, 1980), la présence supposée du Pfr dans des germes étouffés qui n'ont jamais été exposés à la lumière apparaît surprenante en première analyse. D'où l'idée que les cellules des tubercules-mères (suffisamment incubés) devraient pouvoir 'mémoriser' un traitement lumineux reçu. Un fait expérimental, au moins, vient à l'appui de cette idée: en traitant des tubercules totalement dépourvus de germes par des photopériodes de lumière rouge on a pu constater que les germes qui en étaient ultérieurement issus étaient plus riches en phytochrome total que ceux provenant de tubercules laissés à l'obscurité. Il est à remarquer, que ce sont les tubercules traités en avril et qui produiront leurs germes en mai, qui sont les plus sensibles aux traitements par la lumière rouge (tableau 4). On s'explique mieux alors que ce soient ces mêmes germes (mai) qui manifestent la sensibilité optimale aux radiations RS.

La lumière pourrait exercer un contrôle sur le contenu en phytochrome d'un orga-

### Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Monsieur Voley pour la réalisation des montages ayant servis aux applications de lumière rouge, ainsi que Monsieur Mallet pour son assistance technique efficace.

### Summary

*Effect of red light radiation on survival and tuberisation of potato sprouts grown 'in vitro': role of physiological age*

Short spells (5 min) of red light applied to etiolated potato sprouts after excision (0 time) caused opposite effects on rate of tuberisation after the sprouts had been planted: tuberisation was speeded up by light red (RC) radiation and slowed down by dark red (RS) radiation. If the treatment was postponed to after subjecting the sprouts to darkness, RS effect was reduced whereas that of RC enhanced in relation to the duration of the dark period (Table 1).

The effect of RS at 0 time could be explained in terms of the presence of a low level of preformed Pfr (active form of phytochrome) in the etiolated sprouts. The Pfr would disappear gradually in darkness resulting in the loss of efficiency of RS radiation and an increase in the efficiency of RC radiation.

The marked effect of RS radiation at 0 time was even more evident if the sprouts were excised from physiologically older tubers (higher incubation temperature). The increase in related physiological responses - persistence and speed of tuberisation *in vitro* - could be explained by the development during incubation of conditions more favourable to the activity of the photoreceptor in the cells (Table 2). Red light treatment at low temperatures (Table 3) on mature tubers (Table 4) caused an increase in total phytochrome content in etiolated sprouts which would develop later on those tubers in the dark. Light appeared to control tuberisation through its action on an organ which affects the stimulus (tuber) to an organ derived from it (sprout).

### Zusammenfassung

*Einfluss des Rotlichts auf das Überleben und die Knollenbildung der Kartoffelkeime in vitro Kultur: Einfluss ihres physiologischen Alters*

Kurze Belichtung von Dunkelkeimen mit Rotlicht (5 min) nach dem Ansetzen (Zeit 0) übte eine hemmende Wirkung auf die Knollenbildungsgeschwindigkeit. Die hellroten Strahlen fördern und die dunkelroten Strahlen hemmen die Knollenbildung (Abb. 1). Falls Auszuegen in diese Facilliter verschoben wird, nachdem die Knollen im Dunkeln gehalten wurden, so beobachtet man, dass der Effekt der Dunkelroten Strahlen abnimmt. Hingegen nimmt die Wirkung der hellroten

mit verlängerter Dunkelperiode zu (Abb. 1). Die Wirkung von Dunkelrot zur Zeit 0 konnte durch das Vorhandensein von einer kleiner Menge der Aktivform des Phytochrom in Dunkelkeimen erklärt werden. Im Dunkeln verschwindet die Aktivform des Phytochrom allmählich. (Dies zur Folge hat, dass die Wirksamkeit der dunkelroten Strahlen vermindert wird, sowie auch der erzielte Effekt der hellroten Strahlen.) Je älter die Mutterknolle der geprüften

Keime ist (vorgebrücktes Inkubationsstadium) desto besser ist die Wirkung der dunkelfroten Strahlen zur Zeit 0. Die Verbesserung der physiologischen Reaktionen gekoppelt mit Überleben und Knollenbildungsgeschwindigkeit 'in vitro' - Konstante des Zellmaterials gegen eine bessere Disposition des Zellmaterials gegenüber dem Lichtempfänger. Das Phytochrom wurde somit bei stark inkubierten Keimen als alterungs-hemmender Faktor wirken

(Tab. 2).  
Behandlungen mit Rotlicht bei kühlen Temperaturen (Abb. 3) auf reifen Knollen (Abb. 4) erhöhen den Gesamt-Phytochromgehalt in den Keimen, welche später im Dunkel aus diesen Knollen gebildet werden. Das Licht wurde somit durch das Organ, welches den Stimulus (Knolle) aufnimmt eine Kontrolle auf ein daraus entstehendes Organ (Keim) ausuben.

## Références

- Blanc, A., 1976. Action de l'acide naphthalène acétique et de la lumière sur la tubérisation de segments de tiges de pomme de terre cultivées 'in vitro'. *Comptes rendus Académie des Sciences Paris* 283(D): 1289-1291.
- Blanc, A., 1979. Relation entre l'avance de la tubérisation de germes de pomme de terre cultivés 'in vitro' sous l'effet d'un traitement thermique et la modification de l'activité de l'invertase. *Comptes rendus Académie des Sciences Paris* 289(D): 279-282.
- Blanc, A., 1981. Action de brefs éclaircissements de lumière rouge sur la tubérisation de tiges de pomme de terre (*Solanum tuberosum*) cultivées 'in vitro'. Rôle éventuel du phytochrome sur le mécanisme de la tubérisation. *Comptes rendus Académie des Sciences Paris* 292: 137-140.
- Blanc, A., 1983. Action des facteurs physiques - température et lumière - sur la tubérisation de germes de pomme de terre cultivés 'in vitro'. Thèse Doct. Sc. Nat., Paris VI.
- Boissard, J., 1972. Contribution à l'étude du métabolisme du phytochrome et de ses propriétés 'in vivo'. Thèse Doct. Sc. Nat., Rouen, CNRS-AO 7043.
- Boccon-Gibod, J., 1981. Contribution à l'étude de la tubérisation du radis: analyse de quelques facteurs physiques trophiques et hormonaux régulant la croissance radiale d'hypocotyles cultivés 'in vitro'. Thèse Doct. Spec., Clermont-Ferrand, N° 659.
- Hurf, A. K. & C. W. Ross, 1975. Promotion of radish cotyledon enlargement and reducing sugar content by zeatin and red light. *Plant Physiology* 56: 429-433.
- Kemis, J. D. & V. S. Trippi, 1980. Regulacion de la abscisión en *Phaseolus vulgaris* L. Participacion del fitocromo y su interaccion con la edad de los tejidos. *Phyton, Buenos Aires* 39: 153-158.
- Kemis, J. D. & V. S. Trippi, 1982. Envejecimiento y abscisión en *Phaseolus vulgaris* L. Actividad de fosfatasa acida en relacion con la edad y su regulacion por calidad de la luz azulada y cicloheximida. *Phyton, Buenos Aires* 42(1): 9-16.
- Mohr, H., U. Meyer & K. M. Hartmann, 1964. Beeinflussung der Farnsporenkeimung (*Osmunda cinnamomea* und *Osmunda claytoniana* L.). Über das Phytochrom-System und die Photosynthese. *Pflanzl. Berlin* 60: 483-496.
- Powell, R. D. & M. Griffith, 1960. Some anatomical effects of kinetin and red light on disks of bean leaves. *Plant Physiology* 35: 273-275.
- Quait, P. H., 1980. Intracellular location of phytochrome. In: C. Helene, M. Charlier, Th. Montenay-Garestier & G. Lausriat (Eds.), Trends in photobiology. Proceedings 8th International Congress on Photobiology (Strasbourg). Plenum Press, New York and London.
- Leppä-Miissoon, C. & M. Gendraud, 1970. Activité saccharasique mesurable dans les extraits de tiges de topinambour (*Helianthus tuberosus* L.) cultivées 'in vitro' en relation avec leur mode de croissance. Influence de l'acide ascorbique sur cette activité enzymatique. *Comptes rendus Académie des Sciences Paris* 270(D): 489-492.
- Leppä-Miissoon, C., R. Saussay, B. K. Tripathi & R. J. Gautheret, 1979. Comparaison de l'activité invertase dans les tubercules néoformés, des callos tubéreux et des callos ordinaires de topinambour cultivés 'in vitro'. Utilisation pour l'étude de la dormance. *Comptes rendus Aca-*

*démie des Sciences Paris* 289(4): 395-399.

Fizio, R., 1972. Effet de la lumière sur la tubérisation de la pomme de terre. *Potato Research* 13: 257-262.

Fizio, R., 1979. Effet de la lumière sur la tubérisation 'in vitro' de germes de tubercules de pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.) d'origes physiologiques différents. *Comptes rendus Académie des Sciences Paris* 289(D): 275-277.

Zouaghi, M. & P. Rollin, 1976. Phytochrome control of 3-fructosidase activity in radish. *Phytochemistry* 15: 897-901.

Zouaghi, M., D. Klein-Eude & P. Rollin, 1979. Phytochrome-regulated transfer of fructosidase from cytoplasm to cell wall in *Raphanus sativus* hypocotyls. *Planta* 147(1): 7-13.