

# Point de singularité et propriétés rythmiques des feuilles de *Phaseolus vulgaris* L.

Autor(en): **Kayali, Saad / Greppin, Hubert**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Archives des sciences et compte rendu des séances de la Société**

Band (Jahr): **46 (1993)**

Heft 3: **Archives des Sciences**

PDF erstellt am: **01.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-740461>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

## POINT DE SINGULARITÉ ET PROPRIÉTÉS RYTHMIQUES DES FEUILLES DE *PHASEOLUS VULGARIS* L.

PAR

**Saad KAYALI\* & Hubert GREPPIN\***

### ABSTRACT

We have tested the sensitivity of circadian leaf movement to light/dark interruptions or to chemical treatments: a singularity point has been evidenced where the circadian rhythm is blocked. At this moment ultradian leaf movements are observed with an amplified response after EGTA treatment. We propose as hypothesis that leaf circadian movement essentially is the result of a control and coordination (specific protein) by plasma membrane signals of basic ultradian electrochemical rhythms in leaf cells.

### RÉSUMÉ

Nous avons testé la sensibilité du mouvement circadien foliaire à des interruptions par la lumière ou l'obscurité, ou à des traitements chimiques: un point de singularité a été observé où le rythme circadien est bloqué. A ce moment, on observe des mouvements foliaires ultradiens avec une réponse amplifiée par un traitement à l'EGTA. Nous proposons, comme hypothèse, que le mouvement foliaire circadien résulte essentiellement du contrôle et de la coordination (protéine spécifique) par les signaux du plasmalemme de rythmes ultradiens électrochimiques et fondamentaux dans les cellules foliaires.

### INTRODUCTION

L'étude du mouvement circadien des feuilles a déjà fait l'objet de nombreux travaux, de même que le mécanisme de son contrôle (BÜNNING, 1973; SATTER & GALSTON, 1981; DEGLI AGOSTI *et al.*, 1981, 1989, 1990). Toutefois, la question même du fondement réel et de l'organisation d'un rythme aussi lent, dans un ensemble cellulaire à activités physiologiques, biochimiques et biophysiques rapides, font toujours l'objet de plusieurs hypothèses explicatives (CHANCE *et al.*, 1973; WAGNER *et al.*, 1985; EDMUNDS, 1988). Si la nature génétique de la fréquence spécifique des rythmes circadiens est clairement démontrée (BÜNNING, 1973; HASTINGS *et al.*, 1976; EDMUNDS, 1988), la connection avec les rythmes ultradiens n'est pas encore bien comprise (KOUKKARI *et al.*, 1985).

Un modèle d'explication des rythmes a été proposé par WINFREE (1970, 1980, 1987), fondé sur la théorie du cycle limite que l'on peut représenter par des équations

---

\* Laboratoire de Biochimie et Physiologie végétale, 3, place de l'Université, CH-1211 Genève 4.

différentielles. Un tel système est stable et peut résister aux perturbations qu'on lui impose. Il existe une perturbation critique amenant le cycle à un point de singularité où celui-là est supprimé. Cette perte de l'état dynamique des rythmes circadiens a été observée par Winfree et d'autres auteurs sur quelques organismes: unicellulaires, Euglène et Gonyaulax; insectes, drosophile, mouche à viande; hommes, plantes, Kalanchoë (WINFREE 1980, 1987, EDMUNDS, 1988, JEWETT *et al.*, 1991).

Par l'introduction de perturbations physiques (lumière, obscurité) ou chimiques (EGTA, gadolinium), à différents moments de l'évolution rythmique de la feuille du haricot, nous avons cherché à mettre en évidence un moment de singularité où le mouvement foliaire circadien est suspendu et d'observer alors la connection avec le rythme foliaire ultradien persistant.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des graines de haricot (*Phaseolus vulgaris*, cv. Blanc de juillet) sont semées dans de la vermiculite (1 plante par pot) et arrosées 3 X par semaine avec une solution nutritive Sinesol 237 à 1%. Dès 20 jours de culture, on transfère les plantes du phytotron dans le dispositif de mesure (fig. 1), 1 jour avant le début de l'expérimentation (annulation du stress). Les plantes sont sélectionnées en fonction de la dimension et des qualités de la première paire de feuilles aux fins d'homogénéiser le matériel végétal. Les conditions climatiques sont les suivantes: température  $20^{\circ}\text{C} \pm 0,5$ , humidité relative  $75\% \pm 10$ . L'illumination est assurée par des tubes fluorescents (Sylvania, TL-33, Daylight, 40W; 4500 lux). Une phot cellule permet d'enregistrer en continu l'éclairement lumineux.

Le flagelle de la plante est enlevé. La tige, ainsi que le pétiole de la feuille, servant à la mesure sont immobilisés par un tuteur et un dispositif ad hoc (DEGLI AGOSTI *et al.*, 1981; fig. 1). Le système de mesure est composé d'un levier équilibré et d'un fil métallique qui assure la liaison avec la feuille par un crochet entourant la nervure principale. Les oscillations du levier et les mouvements de rotation sont mesurés directement à l'aide d'une phot cellule calibrée. Le signal qui en est issu est enregistré en continu sur un enregistreur à plume (Graphtec, servocorder SR 6221). Ce dispositif permet la mesure de variation angulaire de plus de  $80^{\circ}$ , avec une précision de plus ou moins  $2^{\circ}$  (fig. 2).

Deux régimes lumineux ont été utilisés: lumière continue, photopériode de 12 heures suivie de 12 heures d'obscurité. Enfin, au cours de ces traitements généraux, une perturbation a été introduite, à différents moments, sous la forme d'une demi-heure d'obscurité, ou de lumière.

Des traitements chimiques: vaporisation sur la feuille (une seule fois) de 1 ml d'EGTA ou de gadolinium de diverses molarités, ont été programmés sur 24 heures.

L'enregistrement du mouvement foliaire est suivi pendant trois jours consécutifs et les expériences ont été répétées plus de trois fois.

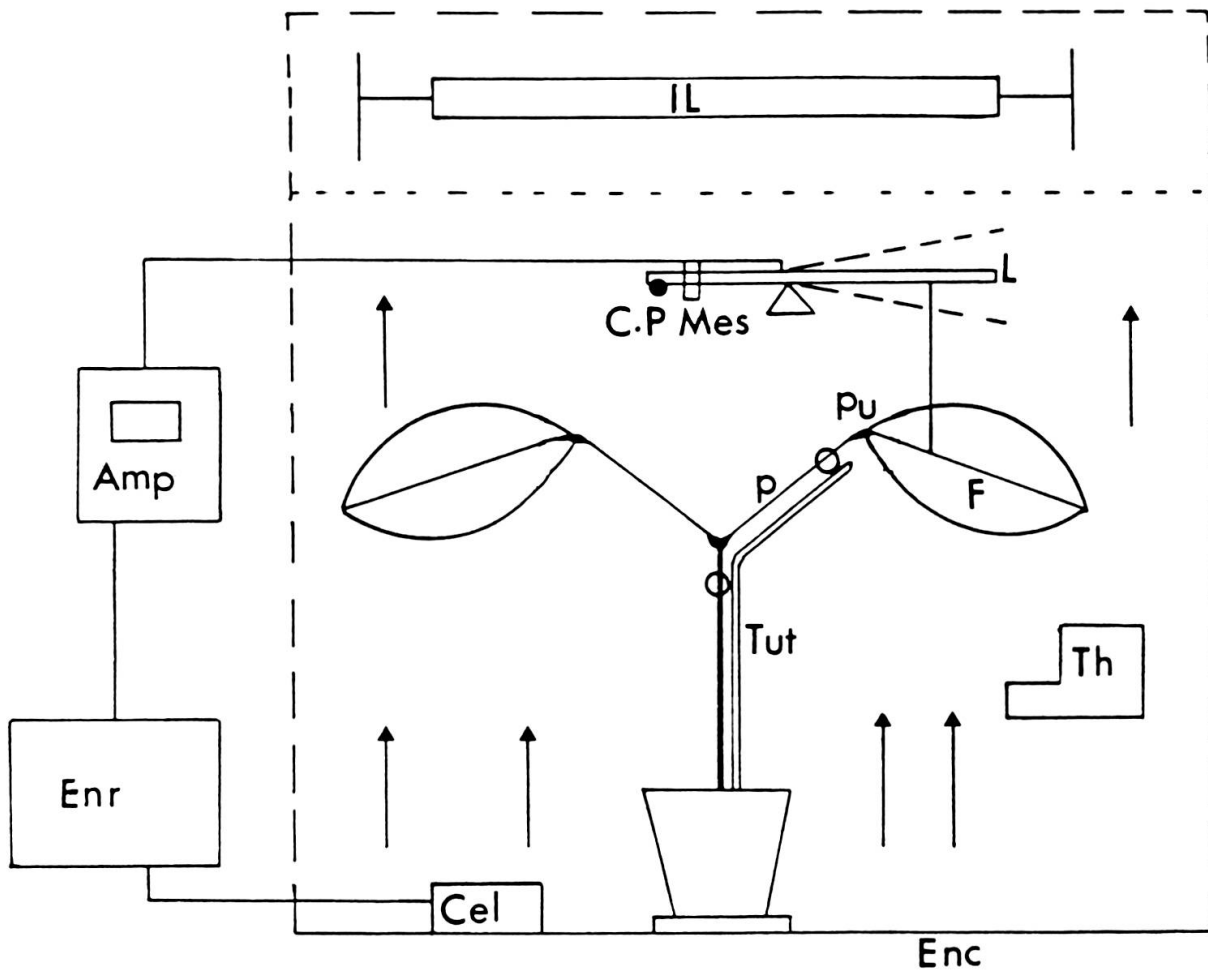


FIG. 1.

Schéma du dispositif de mesure des mouvements foliaires placé dans une enceinte climatisée. Amp: amplificateur; Enr: enregistreur; Cel: photocellule; Th: thermomètre enregistreur; F: feuille; Pu: pulvinus; P: pétiole; IL: source lumineuse programmable; C.P.: contrepoids; Tut: tuteur; Enc: enceinte climatisable.

## RÉSULTATS

La figure 3 représente, durant trois jours successifs, l'évolution du rythme foliaire sous un régime alterné de 12 h. de la lumière suivi de 12 h. d'obscurité. Pendant 24 heures, la feuille s'élève le jour et s'abaisse la nuit. Si nous plaçons la plante en lumière continue, le phénomène rythmique persiste avec une période de l'ordre de 26,8 heures, propre à ce rythme circadien. Nous observons, en particulier, dans la phase lumineuse (fig. 3) l'existence de fluctuations ultradiennes de 3 à 6 heures de périodicité, surimposées au rythme circadien dont l'amplitude est la plus importante.

Pour mettre en évidence un éventuel point de singularité, nous avons interrompu l'alternance photonycto-périodique (12 h. : 12 h.) par une perturbation consistant en 30 minutes d'obscurité dans la phase lumineuse ou 30 minutes de lumière la nuit. Nous

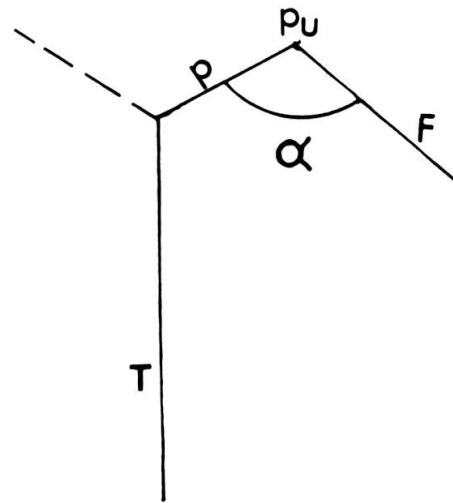


FIG. 2.

Mesure de l'angle compris entre le pétiole et la feuille ( $\alpha$ ). P: pétiole; Pu: pulvinus; T: tige; F: feuille.

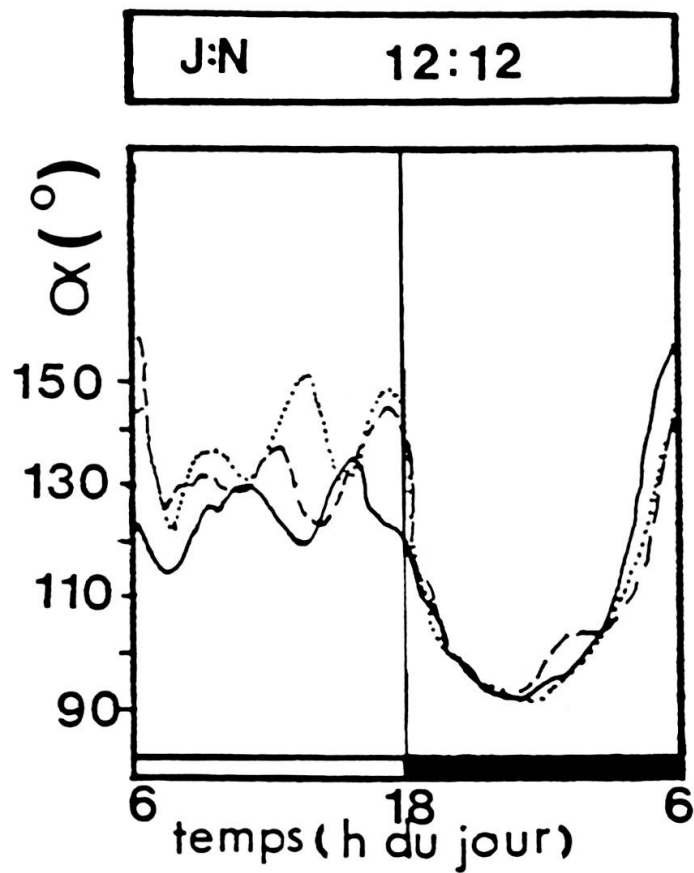


FIG. 3.

Mesure du mouvement de la feuille du haricot (12 h. de lumière/12 h. d'obscurité) pendant trois jours successifs (trait plein, trait discontinu, pointillé).

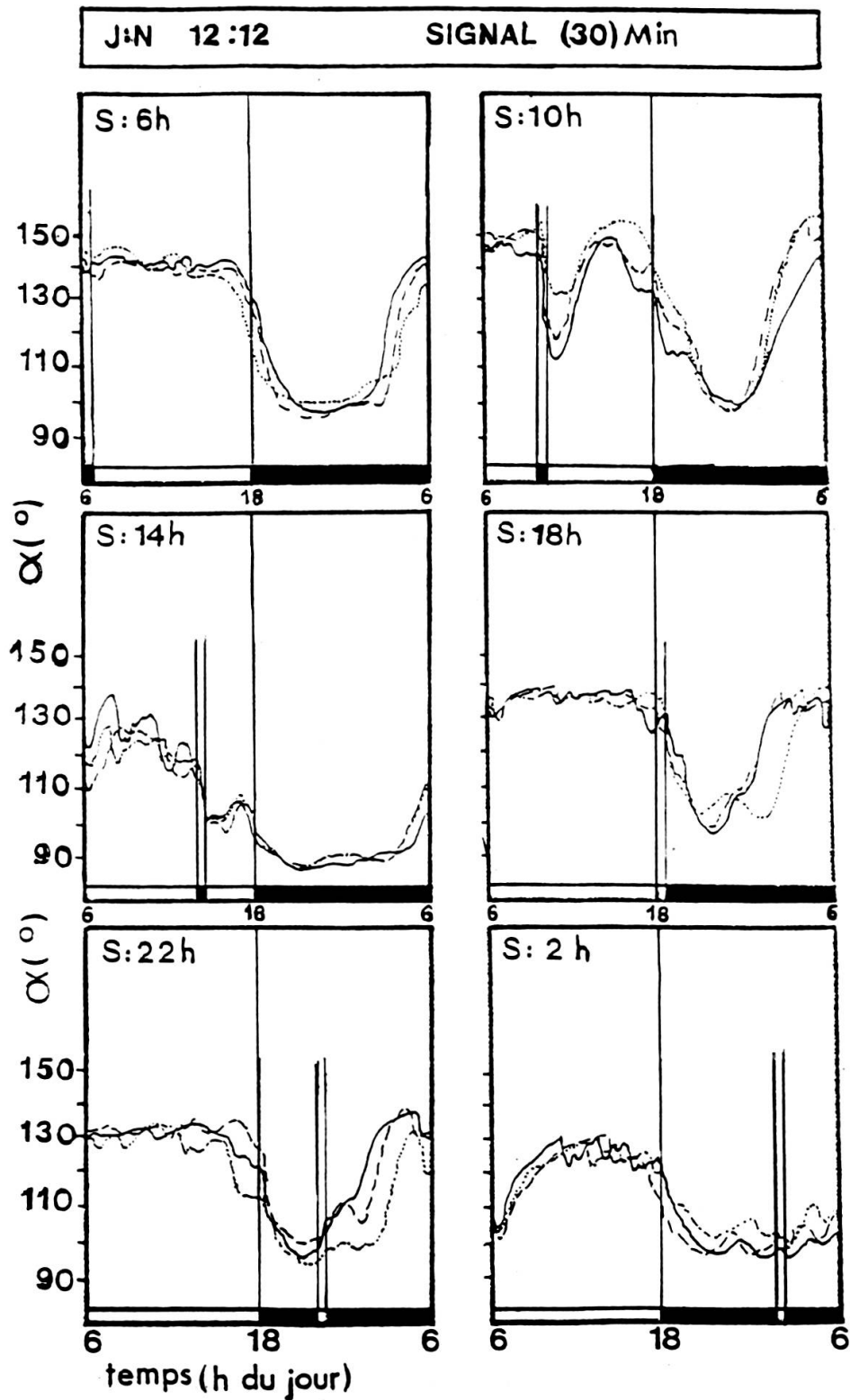


FIG. 4.

Idem Fig. 3. Introduction à différents moments (S) d'une demi-heure d'obscurité ou de lumière dans le programme 12 h. lumière - 12 h. obscurité.

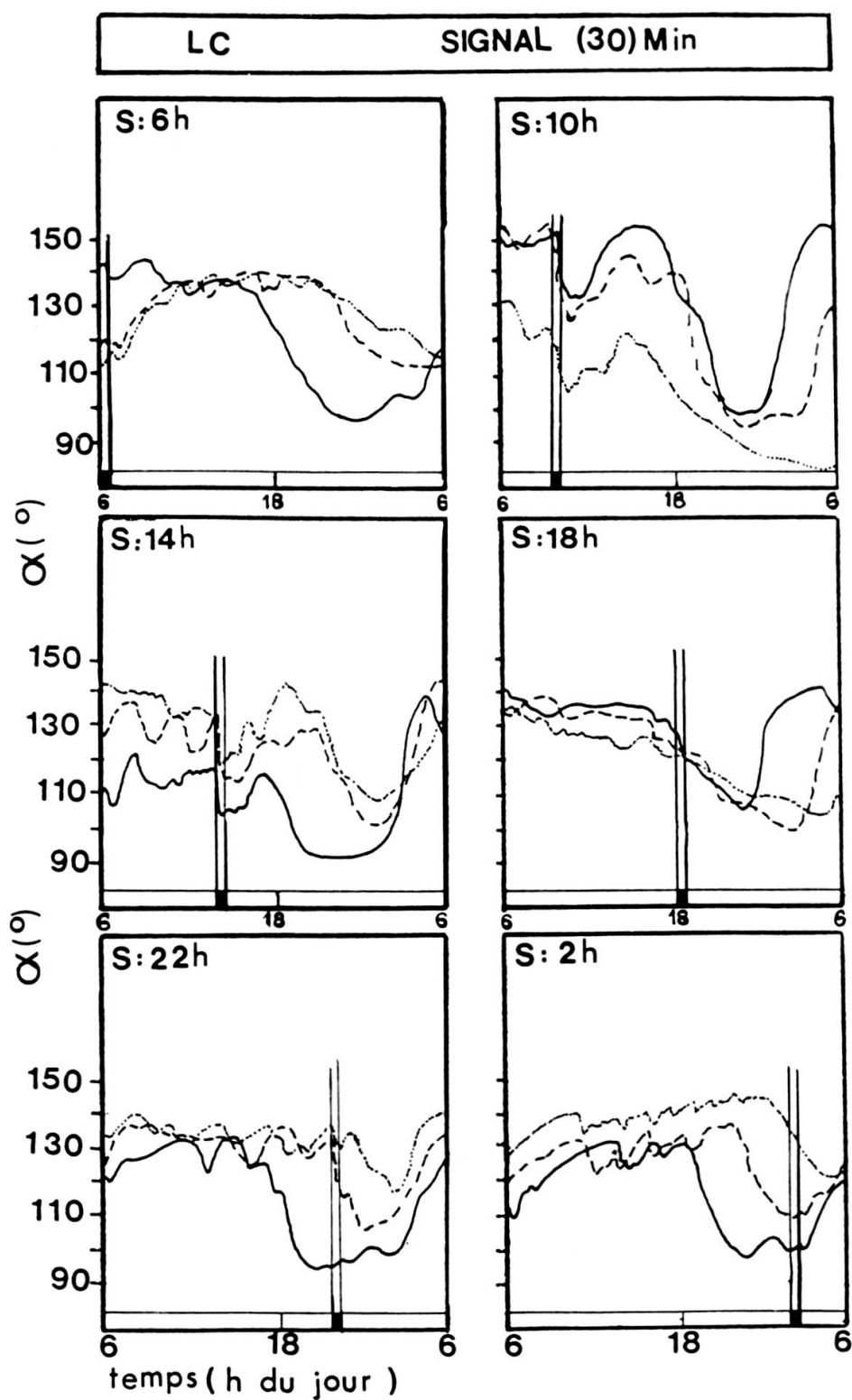


FIG. 5.

Transfert d'un régime alterné 12 h. lumière - 12 h. obscurité en lumière continue. Introduction à différents moments (S) d'une demi-heure d'obscurité.

pouvons suivre cet effet durant trois jours successifs dans la figure 4. Le rythme circadien n'a pas pu être annulé par ce moyen et nous n'observons que des avances (par exemple à 10 h.) ou des retards de phase (par exemple à 22 heures), phénomènes bien connus.

L'expérience a été alors modifiée de la manière suivante. Des plantes bien synchronisées en alternance de lumière/obscurité (12 h. : 12 h.) sont transférées en lumière continue et une perturbation de 30 minutes d'obscurité est introduite à différents moments du cycle de 24 heures. Les effets sont suivis pendant trois jours (fig. 5), ils sont beaucoup plus marqués que précédemment et particulièrement pour ce qui concerne les variations d'amplitudes. Si l'on observe, les trois jours suivant cette expérience, et en absence alors d'une interruption par l'obscurité, l'évolution du mouvement de la feuille, nous constatons la disparition du rythme circadien par le traitement donné à 22 heures, moment proche d'un point de singularité. Dans cette situation, seul le rythme ultradien persiste sur toute la période de 24 heures et pendant trois jours. Il existe donc bien un moment de singularité du mouvement de la feuille où l'on peut débrayer le mécanisme circadien de contrôle, tout en maintenant le rythme foliaire ultradien.

Nous avons testé sur des plantes synchronisées en lumière-obscurité (cf. fig. 3), l'effet de deux composés chimiques, l'EGTA et le gadolinium, vaporisés sur les feuilles durant la période du moment de singularité (22-24 h.) et à 16 h. Les composés sont pratiquement sans effet à 16 h., par contre stimulent fortement le rythme ultradien à 22 h. (fig. 7 à 10) et effacent partiellement le rythme circadien.

## DISCUSSION

Le mouvement circadien et ultradien des feuilles du haricot provient de la déformation hydraulique d'organes moteurs situés à la jonction des limbes et des pétioles: les pulvini. Ceux-ci permettent l'expression d'un rythme circadien d'une grande amplitude et donc facile à observer (BÜNNING, 1973). La face inférieure du pulvinus (abaxiale, extensor) est turgescente le jour et contractée la nuit; ce phénomène persistant un certain temps en conditions continues de lumière ou d'obscurité (rythme endogène). Cette déformation alternée de la face abaxiale et adaxiale (flexor) permet le mouvement de la feuille par le jeu des variations de la pression hydraulique. Celle-ci dépend de la pression osmotique qui fluctue en raison d'une redistribution périodique du  $K^+$  et du  $Cl^-$  entre la face inférieure et supérieure du pulvinus, dont la structure anatomique (contre-pression exercée par les parois cellulaires) renforce les effets de la pression osmotique entre les deux faces de cet organe. L'élément moteur de ce transport ionique alterné est la variation d'activité d'une ATPase membranaire: pompe à protons qui énergétise le trafic du  $K^+$  et module aussi le potentiel électrique des membranes cellulaires (SATTER & GALSTON, 1981; GALSTON, 1983; DEGLI AGOSTI *et al.*, 1989, 1990).

Par un traitement approprié (signaux de lumière ou d'obscurité), il est possible de modifier (avance ou retard de phase) l'activité circadienne des feuilles et donc la pompe



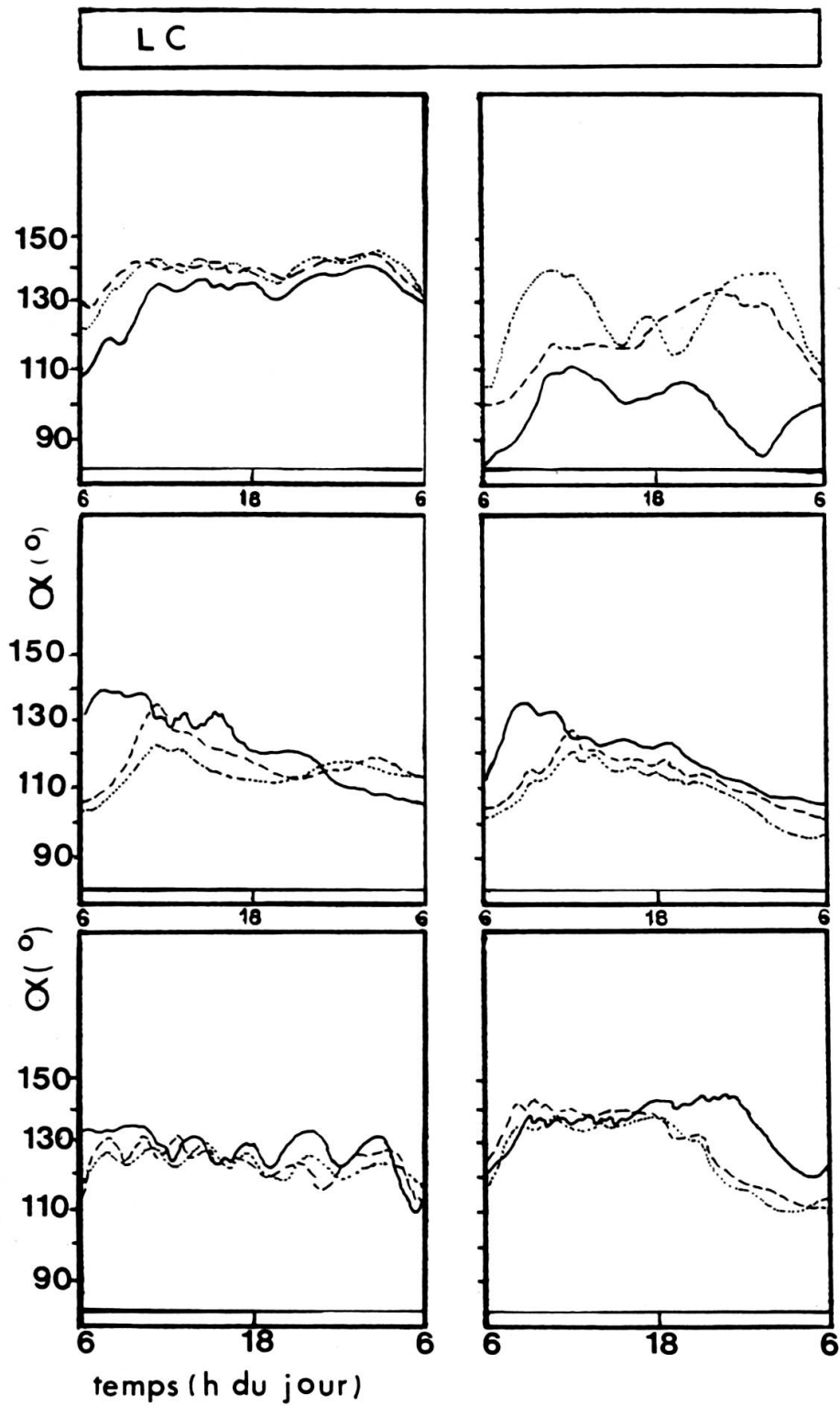


FIG. 6.

Observation en lumière continue et pendant trois jours des effets du traitement (S) montré dans la Fig. 5.

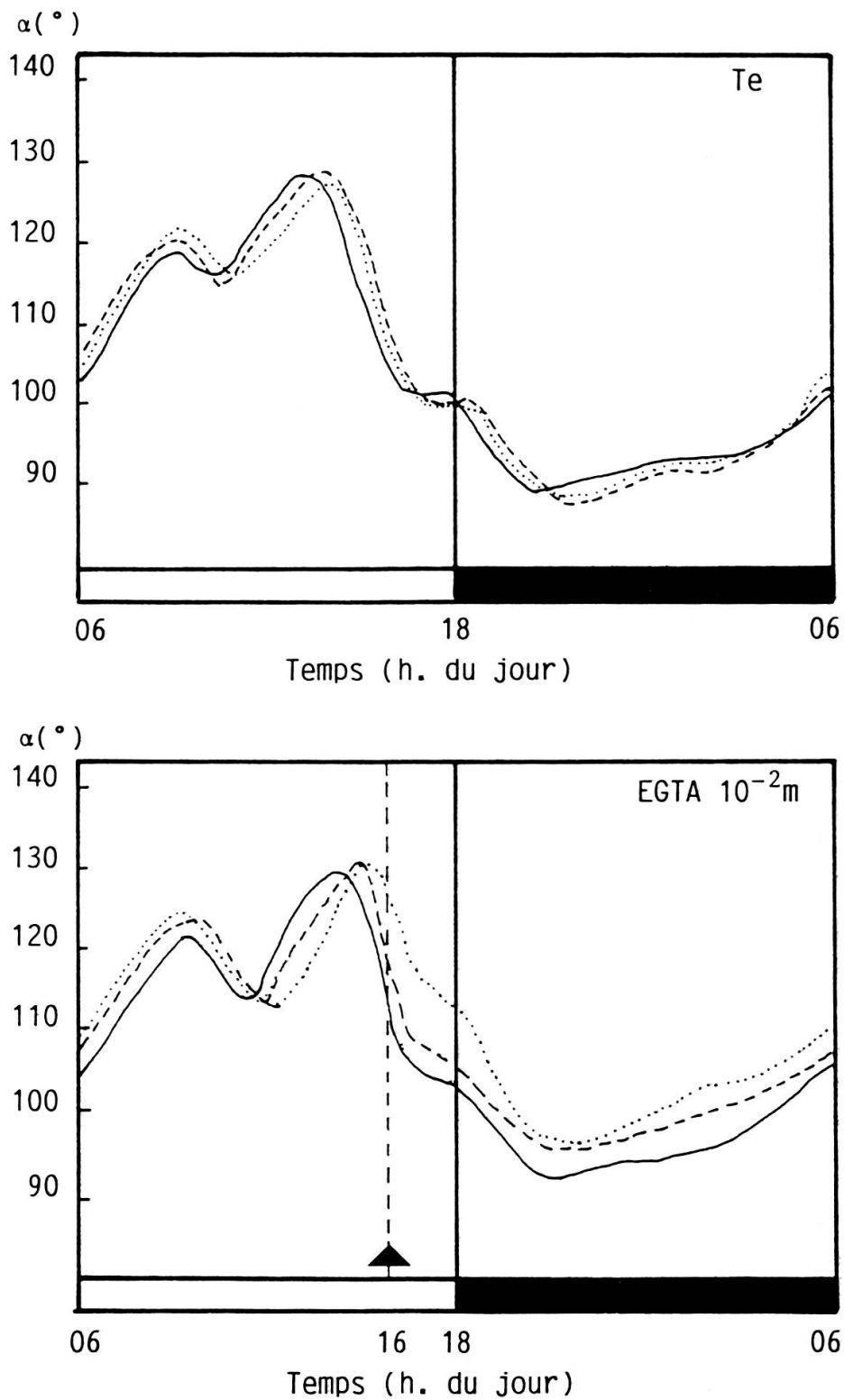


FIG. 7.

Effet de l'EGTA  $10^{-2}M$  sur le mouvement foliaire comparé au témoin (Te). La substance est vaporisée à 16 h. (trait continu: 1 h. jour; trait discontinu: 2ème jour; pointillé: 3ème jour).

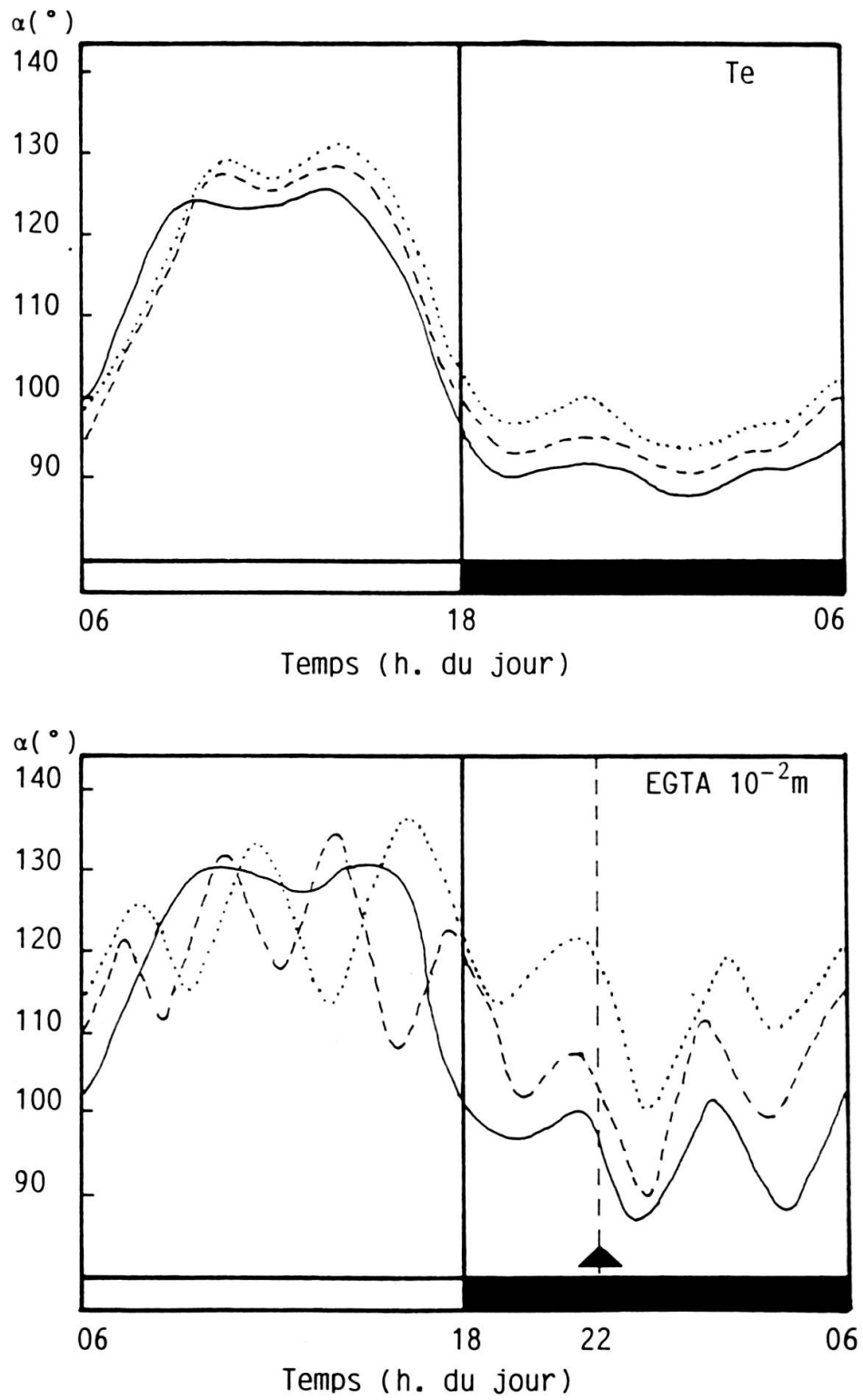


FIG. 8.

Idem Fig. 7. Vaporisation à 22 h.

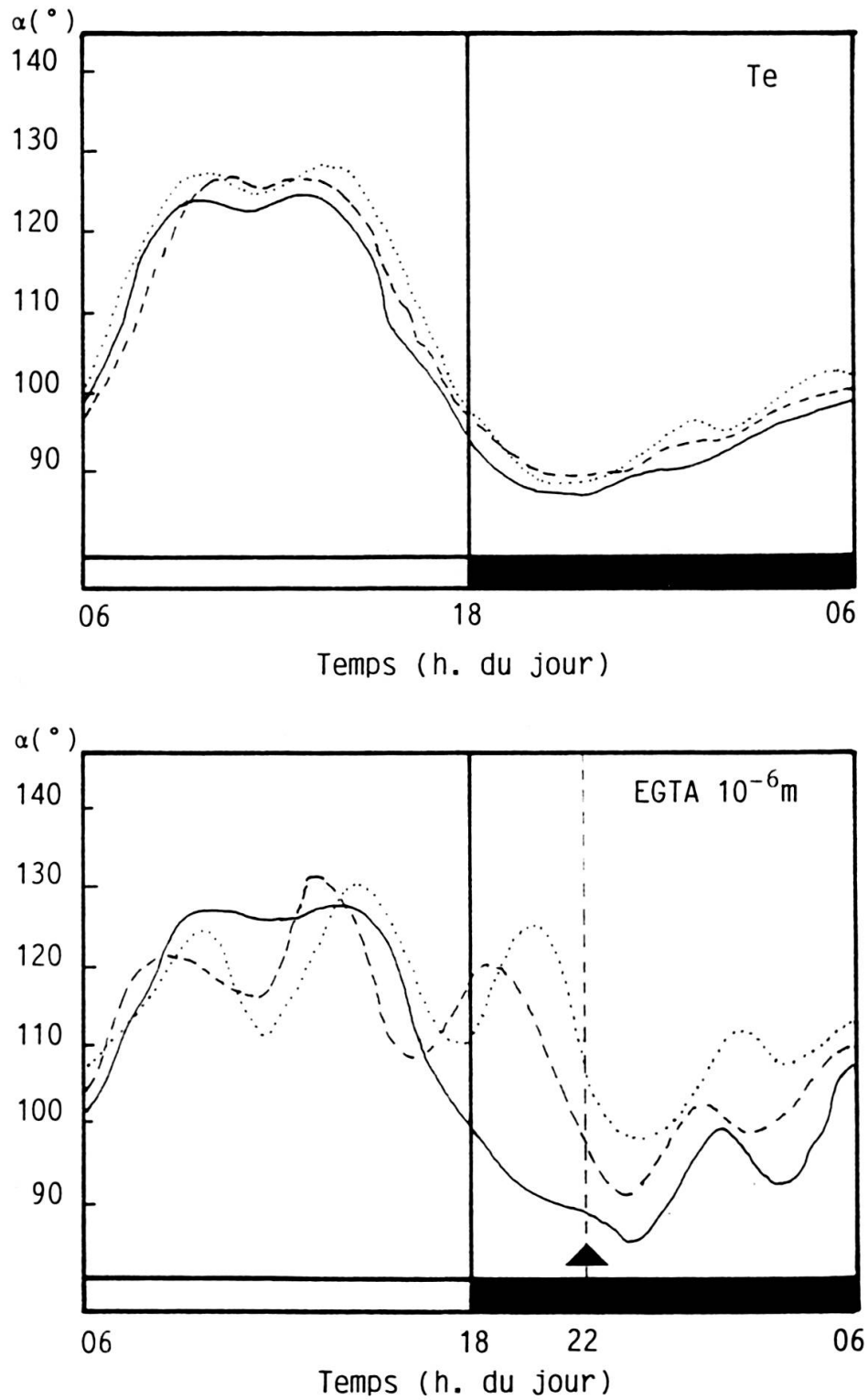


FIG. 9.

Effet de l'EGTA  $10^{-6}M$  donné à 22 h.

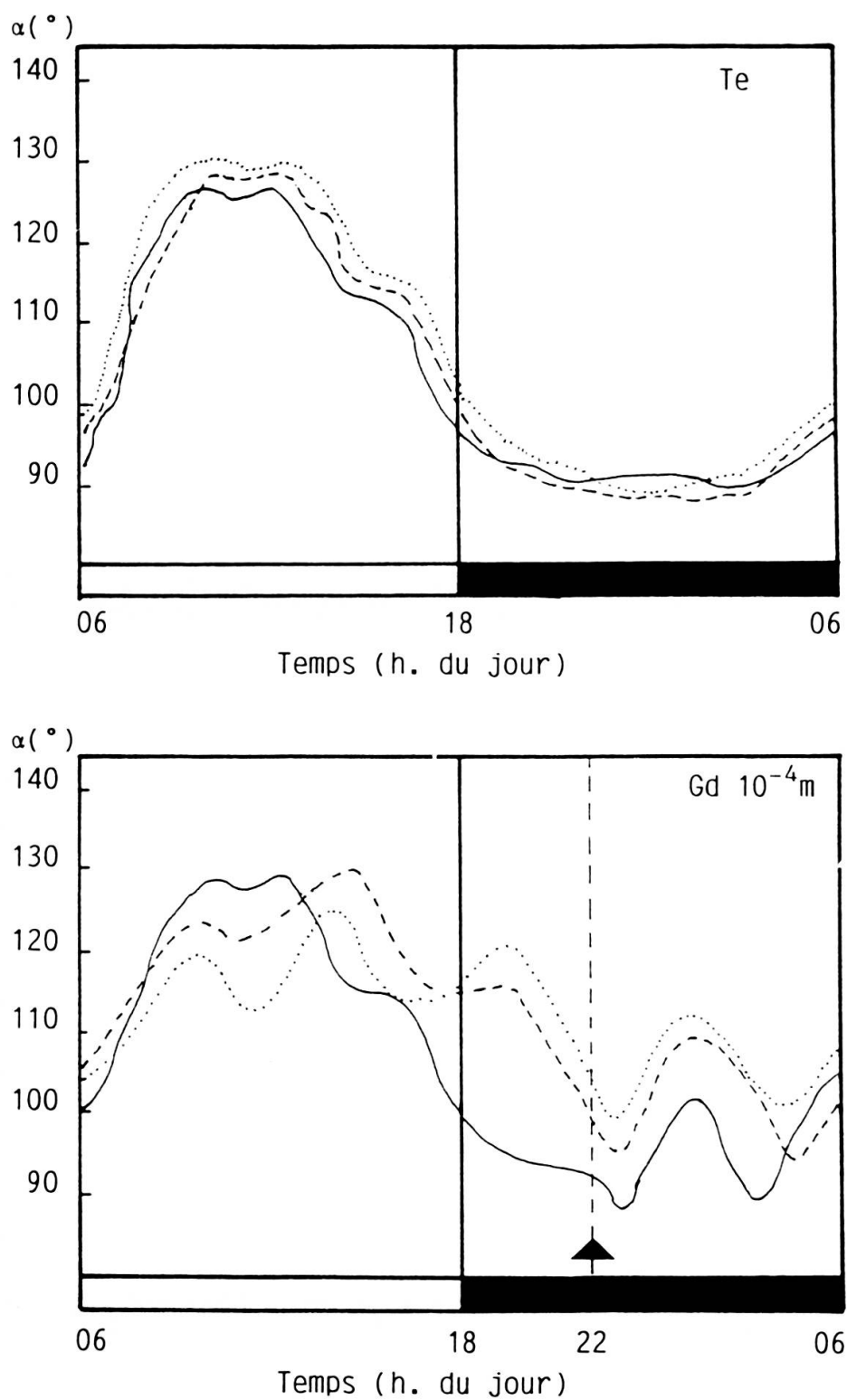


FIG. 10.

Effet du gadolinium  $10^{-4}M$  sur le mouvement foliaire comparé au témoin (Te). La substance est vaporisée à 22 h.

à protons et, si le signal est donné au moment du point de singularité, nous pouvons interrompre totalement la variation graduelle de cette activité (état stationnaire). Normalement, en conditions de lumière continue, le rythme circadien persiste pendant plus de deux semaines (DEGLI AGOSTI, 1981). Ainsi, l'hypothèse de Winfree est démontrée, une fois de plus, sur une plante supérieure.

L'élément le plus intéressant, au point de singularité, est la persistance du rythme ultradien dont l'amplitude est en général faible et devient plus évidente dans cette condition. Il semble donc que le rythme circadien ne soit que la résultante d'une cohérence particulière (accord de fréquence) de l'activité cellulaire ultradienne des pompes à protons du plasmalemma de la face abaxiale des pulvini, par le biais du contrôle électro-chimique et des messagers secondaires des membranes.

Cette hypothèse est renforcée par le fait que l'expression ultradienne du mouvement foliaire, discrète en condition circadienne, peut être fortement stimulée (amplitude) par des traitements chimiques d'agents tels que l'EGTA agissant sur le métabolisme du calcium (message chimique important), ou le gadolinium qui interfère avec le soubassement membranaire (microtubules). Sans effet, hors du point de singularité (la cohérence circadienne contrôle le rythme ultradien), ces substances amplifient considérablement l'expression ultradienne du mouvement foliaire lorsque le contrôle circadien est débrayé (point de singularité), indiquant que seul le rythme ultradien est fondamental et à la base de l'expression circadienne. Celle-ci doit dépendre de protéines spécifiques assurant dans la membrane la coopérativité entre les fluctuations rapides des échanges ioniques pour aboutir à un échange lent coordonné dans le temps et l'espace.

## BIBLIOGRAPHIE

- BÜNNING, E. (1973). *The physiological clock*. Springer Verlag, Berlin.
- CHANCE, B., PYE, E.K. & HESS, B. (1973). *Biological and Biochemical Oscillators*. Academic Press, N.Y.
- DEGLI AGOSTI, R., DE PRINS, J., BONZON, M. & GREPPIN, H. (1981). Analyse des données de phénomènes rythmiques: le mouvement foliaire du haricot. *Saussurea (Genève)* 12: 1-14.
- DEGLI AGOSTI, R., BLAISE, M.O. & MILLET, B. (1989). Redistribution du potassium dans le pulvinus secondaire de *Phaseolus vulgaris* L. au cours du mouvement foliaire circadien. *Botanica helvetica* 99/2: 179-187.
- DEGLI AGOSTI, R., NAIDET CH. & MILLET, B. (1990). Métabolisme du glucose dans le pulvinus secondaire de *Phaseolus vulgaris* L. au cours du mouvement foliaire circadien. *Botanica helvetica* 100/2: 249-256.
- EDMUNDS L.N. (1988). *Cellular and molecular Bases of Biological Clocks*. Springer Verlag, N.Y.
- GALSTON, A.W. (1983). Leaflet movement in Samanea. In: *Symp. Soc. Exp. Biol. No XXXVI*, 541-559. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HASTINGS, J. W. & SCHVEIGER H.G. (1976). *The molecular basis of circadian rhythms*. Dahlem Konferenzen, Berlin.
- JEWETT M.E., KRONAUER R.E., CZEISLER, C.A. (1991). Light-induced suppression of endogenous circadian amplitude in humans. *Nature*, 350, 59-62.

- KOUKKARI, W.L., DUKE, S.H. & BONZON, M. (1985). Circadian rhythms and their relationships to ultradian and high frequency oscillations. *In: Les mécanismes de l'irritabilité et du fonctionnement des rythmes chez les végétaux (1977-1983)* pp. 106-123, H. Greppin et E. Wagne, ed., Centre de Botanique, Genève.
- SATTER, R.L. & GALSTON, A.W. (1981). Mechanisms of control of leaf movements. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32: 83-110.
- WAGNER, E., BONZON, M., GREPPIN, H. (1985). Membrane-oscillator hypothesis of metabolic control in photoperiodic time measurement and the temporal organization of development and behavior in plants. *In: New Developments and methods in Membrane Research and Biological Energy Transduction*, pp. 525-546, L. Packer, ed., Plenum Pub. N.Y.
- WINFREE, A.T. (1970). Integrated view of resetting a circadian clock. *J. Theor. Biol.* 28: 327-374.
- WINFREE, A.T. (1980). *The Geometry of Biological Time*. Springer Verlag, N.Y.
- WINFREE, A.T. (1987). *The Timing of Biological Clocks*. W.,H. Freeman, San Francisco.