

# Action et rôle probable de certaines gibbérellines (A1, A3, A4, A5, A7, A9 et A13) sur la croissance des stolons et la tubérisation de la Pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.)

R. TIZIO<sup>1</sup>

Laboratoire d'Histophysiologie végétale associé au CNRS, Paris, France

Accepté pour publication: 23 février 1971

Summary, Zusammenfassung p. 202-203

## Résumé

Les différentes gibbérellines étudiées (A1, A3, A4, A5, A7, A9), sauf la gibbérelline A13, provoquent des retards sur la tubérisation des germes de pomme de terre cultivés *in vitro* et de boutures feuillées. Il existe une corrélation étroite entre les retards qu'elles provoquent et la stimulation qu'elles exercent sur la croissance du système stolonifère. L'action retardatrice semble être liée à certaines particularités de la structure de la molécule (double liaison dans le noyau A; carbone 7 substitué; présence d'une structure lactonique). On démontre que la tubérisation ne se produit pas à la suite de phénomènes d'antagonisme par compétition entre les différentes gibbérellines étudiées et l'acide gibbérellique (gibbérelline A3). On discute l'influence des gibbérellines endogènes et d'autres facteurs internes sur le contrôle de la tubérisation et sur la croissance des stolons, et ses rapports avec les conditions externes qui stimulent la tubérisation.

## Introduction

On a démontré que l'acide gibbérellique (gibbérelline A3) provoque des retards de la tubérisation des fragments de germes de tubercules de pomme de terre cultivés *in vitro* et de boutures feuillées, retards qui sont en rapport avec la dose employée (Tizio, 1964c, d et 1966b; Perennec, 1966; Okazawa, 1967). On a également établi que la période d'incubation des tubercules peut être élargie à la suite des traitements par la gibbérelline (Claver, 1960).

D'ailleurs il faut remarquer que les retards de tubérisation provoqués par l'acide gibbérellique sont parallèles à une stimulation de la croissance des tiges et des systèmes stolonifères produits par les fragments de germes de tubercules cultivés *in vitro* (Tizio, 1964c) ou par des boutures feuillées prélevées sur la plante (Tizio, 1964d, 1966b; Perennec, 1966).

Enfin, des analyses chromatographiques effectuées sur des tubercules et sur le feuillage semblent indiquer que la pomme de terre est capable de synthétiser plusieurs

<sup>1</sup> Boursier du Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentine. Adresse actuelle: Laboratorio de Fisiología Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo, Chacras de Coria, Mendoza, Argentine.

gibbérellines (Hayashi et al., 1962; Okazawa, 1960, 1967; Racca et Tizio, 1968; Smith et Rappaport, 1969; Pont Lezica, 1970).

Dans un travail précédent nous avons postulé (Tizio, 1964c) que les gibbérellines synthétisées par la plante pourraient induire les mêmes retards de tubérisation que l'acide gibbérellique lui-même. En conséquence il nous a paru intéressant d'étudier l'action qu'exercent certaines gibbérellines autres que l'acide gibbérellique sur la tubérisation.

### Matériel et méthodes

On a employé des tubercules sains, dépourvus de virus et calibrés (55–60 g), de la variété *Bintje* super-élite; ces tubercules ont été gracieusement fournis par la Fédération Nationale des Producteurs de Plants de Pomme de terre de France. On les a traités ou non par la rindite<sup>1</sup>. Les différents essais furent réalisés, soit avec la technique de culture *in vitro* de fragments de germes, soit avec la technique de bouturage préconisée par Gregory (1956). Les conditions générales ont été décrites dans un travail précédent (Paupardin et Tizio, 1970). Nous avons utilisé les gibbérellines A1, A3 (acide gibbérellique), A4, A5, A7, A9 et A13 (Imperial Chemical Industries, ICI, Grande Bretagne) aux doses de  $3.10^{-4}$  à  $3.10^{-7}M$ , soit seules ou associées à l'acide gibbérellique. Dans les expériences *in vitro* chaque lot correspondant à une condition donnée était constitué par 24 explantats. Ces cultures ont été placées à l'obscurité continue et à une température de 20–21 °C. Les essais réalisés avec la technique du bouturage ont été faites dans une serre (16–20 °C) dans des conditions de jours courts naturels (8–9 h). Les boutures furent prélevées sur des plantes âgées de 25 à 30 jours qui avaient commencé à produire des ébauches de stolons. Chaque condition comportait 10 à 12 boutures dont la base avait été plongée pendant 4 h à la température du laboratoire dans les diverses solutions éprouvées. Les boutures ainsi traitées furent ensuite plantées dans un mélange de vermiculite No 3 et de terreau (3:1 v/v) arrosé avec la solution nutritive minérale de White. On a suivi le développement de la tubérisation et la croissance et l'évolution des systèmes stolonifère et racinaire.

### Resultats

On montre que toutes les gibbérellines, sauf la A13 ont provoqué des retards variables sur la tubérisation des fragments de germes de tubercules cultivés *in vitro*. Les différentes gibbérellines peuvent être classées de la manière suivante par ordre d'activité décroissante: A5, A4, A3, A9, A7, A1. La gibbérelline A13 hâte au contraire la tubérisation. Dans la plupart des cas, sous l'influence des gibbérellines, il y a eu des phénomènes de repousse des tubercules néoformés; ceux-ci sont plus allongés que les tubercules témoins. Toutes les gibbérellines sauf la A13, ont stimulé, parfois considéra-

<sup>1</sup> Mélange chimique à base de: Monochlorhydrine du glycol, 7; dichlorure d'éthylène, 2; tétrachlorure de carbone, 1.

Tableau 1. Action de différentes gibbérellines ( $3 \cdot 10^{-6} M$ ) seules ou associées à l'acide gibbérellique (gibbérelline A3) sur la tubérisation de germes de tubercules de pomme de terre cultivés *in vitro* (Tubercules prétraités à la Rindite).

	Acide gibbérellique <sup>1</sup> 0M gibbérelline <sup>2</sup>						Acide gibbérellique <sup>1</sup> $3 \cdot 10^{-6} M$ gibbérelline <sup>2</sup>								
	A1	A3	A4	A5	A7	A13	A1	A3	A4	A5	A7	A9	A13		
Nombre de jours nécessaires pour obtenir la tubérisation de 50% des germes <sup>3</sup>	55	83	124	135	> 203	85	100	48	183	> 203	> 203	161	203	-	
% de tubérisation à la fin de l'expérience <sup>4</sup>	100	100	89	100	18	100	100	100	60	44	5	0	82	50	-

<sup>1</sup> Gibberellic acid - Gibberellinsäure

<sup>2</sup> Gibberellin - Gibberellin

<sup>3</sup> Days necessary for tuberization of 50% of the sprouts - Anzahl benötigter Tage bis zur Knollenbildung bei 50% der Keime

<sup>4</sup> % tuberization at the end of the experiment

Table 1. Action of different gibberellins ( $3 \cdot 10^{-6} M$ ), alone or in association with gibberellic acid (gibberellin A3) on the tuberization of potato tuber sprouts grown *in vitro* (tubers pretreated with Rindite).

Tabelle 1. Wirkung der verschiedenen Gibberelline ( $3 \cdot 10^{-6} M$ ) allein oder verbunden mit Gibberellinsäure (Gibberellin A3) auf die Knollenbildung bei *in vitro* kultivierten Kartoffelknollenkeimen (Knollen mit Rindite vorbehandelt).

Tableau 2. Action de quelques gibbérellines seules ou associées à l'acide gibbérellique (gibbérelline A3) sur la tubérisation de boutures feuillées de pomme de terre.

Gibbérelline <sup>1</sup> 8.10 <sup>-6</sup> M	Nombre de jours nécessaires pour obtenir la tubérisation de 50% des boutures <sup>2</sup>	
	AG OM	AG 8.10 <sup>-6</sup> M
A1	16,0	19,5
A3	21,0	21,0
A4	9,0	18,0
A5	37,0	35,5
A7	17,0	19,5
A9	7,0	21,0
A13	10,0	21,0
Témoin <sup>3</sup>	8,0	21,0

<sup>1</sup> *Gibberellin – Gibberellin*

<sup>2</sup> *Days necessary for tuberization of 50% of the cuttings – Anzahl benötigter Tage, bis sich bei 50% der Stecklinge Knollen gebildet haben*

<sup>3</sup> *Control – Kontrolle*

Table 2. Action of some gibberellins, alone or in association with gibberellic acid (gibberellin A3), on the tuberization of leafed stem cuttings of potato.

Tabelle 2. Einfluss einiger Gibberelline allein oder in Verbindung mit Gibberellinsäure (Gibberellin A3) auf die Knollenbildung bei beblätterten Kartoffelstecklingen.

blement, la croissance des tiges stolonifères: ceci étant particulièrement net pour les gibbérellines A3 et A5.

Les résultats consignés montrent aussi que presque toutes les gibbérellines ont provoqué, à la dose de 8.10<sup>-6</sup>M, des retards sur la tubérisation des boutures feuillées. On constate que les gibbérellines A5 et A3, comme dans le cas précédent, ont provoqué les retards sur la tubérisation les plus importants. Au contraire, les gibbérellines A4 et A9 qui en culture *in vitro* ont retardé considérablement le phénomène, n'ont exercé presque aucune action sur la tubérisation des boutures, au moins aux doses utilisées et dans les conditions de l'expérience.

Tableaux 3A et 3B montrent à peu près les mêmes résultats que ceux de l'expérience précédente pour la dose la plus forte (3.10<sup>-5</sup>M); la séquence d'activité des gibbérellines est la même. L'action retardatrice est ici encore (Tizio, 1964 c), en rapport avec la dose employée.

L'expérience dont les résultats ont été consignés dans le Tableau 4 a eu pour but d'étudier l'action de brèves applications (4 h) de gibbérellines sur des fragments de germes avant la culture *in vitro*. Ceci avait pour objet de nous permettre de constater, comme dans le cas précédent et d'autres (Tizio, 1964 c) une éventuelle action stimulante de faibles doses sur la tubérisation. Dans ce cas, le milieu renfermait du CCC (Chlorure de (2-chloroethyl) triméthylammonium) à la dose de 50 ppm afin d'empêcher la synthèse possible de gibbérellines endogènes (Tizio, 1969). Après la culture, les fragments furent exposés à la lumière continue (tubes Sylvania Gro-Lux, environ

## ACTION DE GIBBÉRELLINES SUR LA CROISSANCE DES STOLONS ET LA TUBÉRISATION

Tableau 3A. Action de quelques gibbérellines seules ou associées à l'acide gibbérellique (gibbérelline A3) sur la tubérisation de boutures feuillées de pomme de terre.

Gibbérelline <sup>1</sup>	Nombre de jours nécessaires pour obtenir la tubérisation de 50% des boutures <sup>2</sup>	
	AG OM	AG 3.10 <sup>-5</sup> M
A1 3.10 <sup>-5</sup> M	20,0	28,5
A1 3.10 <sup>-6</sup> M	10,0	27,0
A1 3.10 <sup>-7</sup> M	11,0	23,0
Témoin	11,0	25,0
A4 3.10 <sup>-5</sup> M	12,5	24,0
A4 3.10 <sup>-6</sup> M	10,0	25,0
A4 3.10 <sup>-7</sup> M	9,0	25,0
Témoin	11,0	25,0
A5 3.10 <sup>-5</sup> M	30,0	30,5
A5 3.10 <sup>-6</sup> M	24,5	28,0
A5 3.10 <sup>-7</sup> M	9,5	23,5
Témoin	13,0	24,5
A7 3.10 <sup>-5</sup> M	17,0	24,0
A7 3.10 <sup>-6</sup> M	16,0	24,0
A7 3.10 <sup>-7</sup> M	14,0	23,0
Témoin	13,0	24,5
A9 3.10 <sup>-5</sup> M	14,0	22,5
A9 3.10 <sup>-6</sup> M	13,0	22,0
A9 3.10 <sup>-7</sup> M	8,0	23,5
Témoin	13,0	24,5
A13 3.10 <sup>-5</sup> M	13,0	23,0
A13 3.10 <sup>-6</sup> M	14,0	21,0
A13 3.10 <sup>-7</sup> M	9,0	22,5
Témoin <sup>3</sup>	13,0	24,5

<sup>1-3</sup> See table 2 - Siehe Tabelle 2

Table 3. See Table 2.

Tabelle 3. Siehe Tabelle 2.

400 lux) pendant 7 jours, puis placés à l'obscurité. Les résultats montrent que toutes les gibbérellines hâtent la tubérisation au début (jusqu'à 25% de germes tubérisés) mais cette action s'atténue et disparaît même pour certaines d'entre elles (A3, A5, A4) quand la proportion des germes tubérisés atteint 50%. Néanmoins, pour les gibbérellines A1 et A13 la stimulation persiste même lorsque le taux de tubérisation atteint 75%. En général, les différences s'atténuent si l'on a associé la gibbérelline à l'acide gibbérellique à la même dose, spécialement pour la A5 dont l'action retardatrice devient alors évidente.

Tableau 3B. Action de différentes gibbérellines ( $3 \cdot 10^{-5} M$ ) employées seules ou associées à l'acide gibbérellique (gibbérelline A3.  $3 \cdot 10^{-5} M$ ) sur la croissance de boutures de pomme de terre.

Gibbérelline <sup>1</sup>	Longueur moyenne des tiges (cm) <sup>2</sup>	Poids moyen des racines par bouture (g) <sup>3</sup>	Stolons primaires <sup>4</sup> nombre moyen par bouture <sup>5</sup>	long. (cm) <sup>6</sup>	Stolons secondaires <sup>7</sup> nombre moyen par bouture <sup>5</sup>	long. (cm) <sup>6</sup>	Mode de tubérisation <sup>8</sup>
A1	21	0,5	1	1-2	0	-	sur stolons <sup>9</sup>
A1 + AG	21	0,5	1-2	8-12	1-3	1-5	sur stolons
A3 (AG)	22	0,7	1-2	4-7	1-3	1-3	sur stolons
A3 + AG	22	0,6	1-2	5-10	1-3	1-4	sur stolons
A4	19	0,2	0	-	0	-	sur germes <sup>10</sup>
A4 + AG	22	0,3	1-2	3-10	1-2	1-3	sur stolons
A5	20	2,2	1-2	5-14	1-3	4-9	sur stolons
A5 + AG	20	1,2	1-2	6-14	1-4	3-6	sur stolons
A7	19	0,8	1	1-2	0	-	sur stolons
A7 + AG	20	0,8	1-2	3-7	1-2	1-3	sur stolons
A9	17	1,0	0-1	0-1	0	-	sur germes et stolons
A9 + AG	19	0,8	1-2	2-7	1-2	1-3	sur stolons
A13	14	0,5	0	-	0	-	sur germes
A13 + AG	18	0,8	1-2	3-4	0-1	1-2	sur stolons
témoïn <sup>11</sup>	15	1,5	0	-	0	-	sur germes

<sup>1</sup> Gibbérellin - Gibberellin

<sup>2</sup> Mean length of stems (cm) - Durchschnittliche Länge der Stengel (cm)

<sup>3</sup> Mean weight of roots per cutting (g) - Durchschnittliches Gewicht der Wurzeln pro Steckling (g)

<sup>4</sup> Primary stolons - Primärstolonen

<sup>5</sup> Mean number per cutting - Durchschnittliche Anzahl pro Steckling

<sup>6</sup> Length - Länge

<sup>7</sup> Secondary stolons - Sekundärstolonen

<sup>8</sup> Mode of tuberization - Art der Knollenbildung

<sup>9</sup> On stolons - an Stolonen

<sup>10</sup> On sprouts - an Keimen

<sup>11</sup> Control - Kontrolle

Table 3B. Action of different gibberellins ( $3 \cdot 10^{-5} M$ ) alone or in association with gibberellic acid (gibberellin A3  $3 \cdot 10^{-5} M$ ) on the growth of potato stem cuttings.

Tabelle 3B. Einfluss verschiedener Gibberelline ( $3 \cdot 10^{-5} M$ ) allein oder in Verbindung mit Geberrellinsäure (Gibberellin A3.  $3 \cdot 10^{-5} M$ ) auf das Wachstum der Kartoffelstecklinge.

Tableau 4. Effet de brefs traitements (4h) par différentes gibbérellines ( $3.10^{-6}M$ ) seules ou associées à l'acide gibbérellique (gibbérelline A3.  $3.10^{-6}M$ ) sur la tubérisation de germes de tubercules de pomme de terre cultivés *in vitro*. (Tubercules non traités à la Rindite).

Acide gibbérellique <sup>1</sup> Gibbérelline <sup>2</sup>	OM														
	0	A1	A3	A4	A5	A7	A9	A13	A1	A3	A4	A5	A7	A9	A13
Nombre de jours nécessaires pour obtenir la tubérisation de 25% des germes <sup>3</sup>	20	14	17	14	17	13	15	12	16	15	12	22	17	15	19
Nombre de jours nécessaires pour obtenir la tubérisation de 50% des germes <sup>3</sup>	24	20	24	24	23	22	21	18	22	22	22	28	24	28	24
Nombre de jours nécessaires pour obtenir la tubérisation de 75% des germes <sup>3</sup>	28	25	29	31	34	28	27	25	28	27	28	41	28	41	28

<sup>1</sup> Gibberellic acid - Gibberellinsäure

<sup>2</sup> Gibberellin - Gibberellin

<sup>3</sup> Days necessary for tuberization of % of the sprouts - Anzahl benötigter Tage, bis sich bei % der Keime Knollen gebildet haben.

Table 4. Effect of short treatments (4h) with different gibberellins ( $3.10^{-6}M$ ) alone or in association with gibberellic acid (gibberellin A3.  $3.10^{-6}M$ ) on the tuberization of potato tuber sprouts grown *in vitro* (tubers not treated with Rindite).  
Tabelle 4. Einfluss kurzer Behandlungen (4 St.) mit verschiedenen Gibberellinen ( $3.10^{-6}M$ ) allein oder in Verbindung mit Gibberellinsäure (Gibberellin A3.  $3.10^{-6}M$ ) bei *in vitro* kultivierten Kartoffelknollenkeimen (nicht mit Rindite behandelte Knollen).

Tableau 5. Effet de fortes doses d'acide gibbérellique (gibbérelline A3) sur la tubérisation de germes de tubercules de pomme de terre cultivés *in vitro*.

Acide gibbérellique <sup>1</sup>	0	$3.10^{-6}M$	$3.10^{-5}M$	$3.10^{-4}M$
Nombre de jours nécessaires pour obtenir la tubérisation de 50% des germes <sup>2</sup>	25	142	> 224	> 224
% de tubérisation à la fin de l'expérience (224 jours après) <sup>3</sup>	100	68	0	0

<sup>1</sup> *Gibberellic acid – Gibberellinsäure*

<sup>2</sup> *Days necessary for tuberization of 50% of the sprouts – Anzahl benötigter Tage, bis sich bei 50% der Keime Knollen gebildet haben*

<sup>3</sup> *% tuberization at the end of the experiment (after 224 days) – % Knollenbildung am Ende der Versuchsdauer (nach 224 Tagen)*

Table 5. Effect of large doses of gibberellic acid (gibberellin A3) on tuberization of potato tuber sprouts grown *in vitro*.

Tabelle 5. Einfluss grosser Anwendungsmengen von Gibberellinsäure (Gibberellin A3) auf die Knollenbildung bei *in vitro* kultivierten Kartoffelknollenkeimen.

Tableau 5 démontre qu'à très fortes doses ( $3.10^{-5}$  et  $3.10^{-4}M$ ) d'acide gibbérellique, la tubérisation ne se produit pas, même après 224 jours de culture. Dans ce cas, la croissance des tiges stolonifères primaires et secondaires ne s'arrête pas à l'intérieur des tubes de culture et celles-ci peuvent atteindre 0,50 à 1 m de longueur.

## Discussion

Les résultats de ce travail démontrent à notre avis que l'action retardatrice exercée par l'acide gibbérellique sur la tubérisation (Tizio, 1964 c, 1966 b; Okazawa, 1967) n'est pas une propriété spécifique de cette gibbérelline, mais qu'elle est générale, au moins pour les gibbérellines étudiées dans ce travail, sauf pour la A13. Des actions plus ou moins spécifiques ont été signalées dans d'autres cas (Michniewicz et Lang, 1962).

Néanmoins, quand l'application est faible, soit à cause de la dose employée soit en raison de la brièveté du traitement (4 h sur des fragments de germes cultivés *in vitro*), quelques gibbérellines produisent une certaine stimulation du phénomène.

On peut signaler une relation générale entre la structure chimique des gibbérellines étudiées et les retards que sur la tubérisation elles provoquent. On constate que l'existence d'une double liaison dans le noyau A de la molécule et la substitution du carbone 7 par un oxhydryle, semblent constituer deux conditions importantes de la forte activité retardatrice des gibbérellines A3 et A5 à l'égard de la tubérisation et l'activité stimulante exercée sur le système stolonifère. Quand les deux caractéristiques se séparent, la même action devient moins accentuée (gibbérellines A1 et A7). La structure lactonique semble aussi être importante car quand elle n'existe pas (au moins pour la gibbérelline A13) l'action devient nulle.

Il est évident que la tubérisation ne semble se produire à la suite de phénomènes



d'antagonisme par compétition au niveau cellulaire entre les diverses gibbérellines, au moins vis-à-vis de la gibbérelline A3 (acide gibbérellique), tenant compte de la similitude de la structure moléculaire. Au contraire, les effets de chaque gibbérelline semblent s'ajouter partiellement à celui de la gibbérelline A3. Il est possible que le même phénomène se produise dans la plante, tenant compte des différentes substances d'action gibbérellinique qu'elle semble synthétiser (Hayashi et al., 1962; Okazawa, 1960, 1967; Racca et Tizio, 1968; Pont Lezica, 1970). Nous avons postulé que la tubérisation pourrait avoir lieu au-dessous d'une certaine limite de concentration des gibbérellines endogènes. Cette présomption est basée sur le fait que les retards de tubérisation provoqués par l'acide gibbérellique sont en rapport avec la dose employée (Tizio, 1964c). D'autre part, il faut signaler que les conditions inductives de jours courts ou de basses températures nocturnes (Gregory, 1956; Chapman, 1958; Courduroux, 1959) provoquent une diminution considérable de la teneur en gibbérellines (Okazawa, 1960, 1967; Pont Lezica, 1970).

D'ailleurs, on observe aussi une corrélation étroite entre l'action retardatrice des différentes gibbérellines et la stimulation qu'elles provoquent sur la croissance du système stolonifère et des axes caulinaires (Tableau 3B).

Il est évident que la croissance des stolons et la tubérisation constituent deux phénomènes morphologiques opposés mais contrôlés par les mêmes facteurs du milieu. Les conditions qui stimulent la croissance des stolons inhibent ou retardent la tubérisation et vice-versa (Chapman, 1958; Booth, 1963; Tizio, 1964d; Perennec, 1966). Ils sont toujours en corrélation étroite avec la dose des gibbérellines endogènes synthétisées par les feuilles dans ces conditions (Okazawa, 1960, 1967; Pont Lezica, 1970). Les résultats des Tableaux 3A et B montrent que l'on peut reproduire l'action des conditions non inductives de jours longs en utilisant des gibbérellines notamment les gibbérellines A3 et A5, dans des conditions de jours courts.

Il faut remarquer que les deux phénomènes (croissance des stolons et tubérisation) ont lieu dans le méristème subapical des stolons, à la suite de multiplications cellulaires particulièrement remarquables (Plaisted, 1957; Booth, 1963). Morel a observé (Rapport Lang, 1959) que la stimulation exercée par l'acide gibbérellique sur l'allongement de tiges de pomme de terre issues de méristèmes apicaux cultivés *in vitro* est étroitement liée à la production de divisions cellulaires notamment perpendiculaires au sens de l'axe de l'organe. Les cellules ainsi formées semblent avoir une capacité ultérieure d'allongement plus marquée que les cellules de la même région de la tige (Booth, 1963). Ceci, joint au fait que l'acide gibbérellique aux fortes doses peut provoquer la croissance continue des stolons cultivés *in vitro* (Tableau 5) nous fait penser que les gibbérellines endogènes contrôleraient la période et l'allure de croissance de ces organes à condition de maintenir le taux de ces facteurs de croissance au-dessus d'un niveau critique dans la région des méristèmes subapicaux; il se pourrait d'ailleurs que d'autres facteurs internes interviennent, notamment des inhibiteurs endogènes (Okazawa, 1960, 1967; Racca et Tizio, 1968; Smith et Rappaport, 1969; Pont Lezica, 1970). D'ailleurs, il faut signaler que, peu avant la tubérisation, l'activité gibbérellinique semble être faible et même nulle au niveau des stolons (Pont Lezica, 1970).

Par contre, le début de tubérisation semble être en rapport d'abord avec une croissance apolaire des cellules de la moelle du méristème subapical, suivie d'une activité mitotique dans les différents parenchymes dont les plans des divisions cellulaires ne suivent plus alors aucune direction préférentielle (Plaisted, 1957; Booth, 1963), provoquant la formation du tubercule.

Il faudra déterminer si cette nouvelle phase de croissance est une conséquence de l'absence plus ou moins complète d'activité gibbérellinique ou si elle est provoquée par l'action d'autres facteurs synthétisés à la suite d'un véritable phénomène d'induction dans le sens physiologique du mot (Gregory, 1956; Chapman, 1958; Madec et Perennec, 1959). A cet égard il faudra préciser si certaines substances d'action inhibitrice synthétisées par les feuilles jouent un rôle dans le contrôle de la tubérisation, comme certains auteurs le pensent (Booth, 1963; Okazawa, 1960, 1967; Perennec, 1966). A cet égard, il faut signaler que certains composés phénoliques que la plante synthétise conditionnent, dans une certaine mesure, l'action de la gibbérelline sur le phénomène (Paupardin et Tizio, 1970).

D'autre part, il faudra connaître quels rapports existent entre la stimulation qualitative et quantitative que les gibbérellines semblent produire sur la synthèse de certaines enzymes hydrolitiques (Paleg, 1960; Edelman et Hall, 1964; Varner et coll., 1965) et l'absence de tubérisation, phénomène qui est étroitement lié à la synthèse d'amidon qui commence à se produire dans les apex des stolons un peu avant le début du phénomène (Noda et Yamamoto, 1950; Palmer et Smith, 1969).

## Remerciements

Nous remercions vivement M. J. Quéméner, Chef de Service de la Fédération Nationale de Producteurs de Plants de Pomme de terre de France, qui a bien voulu nous fournir le matériel dont nous nous sommes servi et a mis à notre disposition le laboratoire et les serres que la Fédération possède à la Grille de Mantes, Chambourcy, France. Nous remercions également Mr Turner, des Imperial Chemical Industries (ICI) de Grande Bretagne, qui nous a procuré les échantillons de gibbérellines utilisées dans ces essais.

## Summary

*The action and probable role of certain gibberellins (A1, A3, A4, A5, A7, A9, and A13) in stolon growth and tuberization of the potato (Solanum tuberosum L.)*

The various gibberellins used in this trial, with the exception of A13, delayed the tuberization of shoot pieces taken from tubers and aerial parts of super elite *Bintje* and cultured *in vitro*. The techniques used were those described by Gregory and Tizio, respectively. White's culture solution, with the addition of Nitsch's microelements, was used for *in vitro* cultures. Each variant in this case

consisted of 24 test tubes which were exposed after culturing to continuous darkness at a temperature of 20–21°C. In the trials carried out according to Gregory's method, each variant consisted of 10–12 cuttings. These were planted in a vermiculite soil mixture and placed in a glasshouse (16–20°C.) under short day conditions (8–9 h). A direct correlation was established

between delayed tuberization caused by gibberellins (Tables 1-5) and similarly induced stolon growth and extension of stem axes.

Gibberellins A3 and A5 proved to be the most active. Such activity seems to correlate with certain peculiarities of molecular structure (existence of a double bond in the A-ring; substitution of carbon 7 by a hydroxyl group; presence of lactone structure). It was shown that tuberization does not occur as a consequence of antagonism through competition between the different gibberellins and gibberellic acid (gibberellin A3). It

is deduced that the endogenous gibberellins, the concentration of which is stimulated by thermal and photoperiodic conditions non-inductive to tuberization, could act in the control of such a mechanism and upon stolon growth, possibly in connection with other factors, especially inhibitor-like substances. It is believed that the method of action could be connected with changes in the mode of growth of the sub-apical meristem induced by these factors and which affects both stolon growth and tuber initiation.

## Zusammenfassung

*Mögliche Rolle und Wirkung gewisser Gibberelline (A1, A3, A4, A5, A7, A9 und A13 auf das Wachstum der Stolonen und die Knollenbildung der Kartoffel (Solanum tuberosum L.)*

Die verschiedenen im gegenwärtigen Versuch benutzten Gibberelline (A1, A3, A4, A5, A7, A9) verursachen mit Ausnahme der Gibberelline A13 – eine Verzögerung der Knollenbildung bei den *in vitro* kultivierten und aus Kartoffelknollen der Sorte *Bintje Super Elite* wachsenden Sprossfragmenten sowie eine Verzögerung des Blattwachstums der Augenstecklinge bei der gleichen Sorte (hergestellt nach der Technik, die von Tizio bzw. von Gregory empfohlen wird). In den *in vitro* angestellten Versuchen wurden das Kulturmedium von White und zusätzlich Spurenelemente von Nitsch benutzt. Jede Variante bestand aus 20–24 Prüfläsern, die nach dem Kultivieren dauernder Dunkelheit bei einer Temperatur von 20–21 °C ausgesetzt wurden. In den nach der von Gregory empfohlenen Technik angestellten Versuchen wurden 10 bis 12 Stecklinge verwendet. Nach dem Auspflanzen der Stecklinge in ein Gemisch von Vermikulit und Kulturerde wurden sie im Treibhaus bei 16–20 °C unter natürlichen Kurztagbedingungen (8–9 Stunden) gehalten. Zwischen der von den Gibberellinen verursachten Verzögerung (Tabellen 1–5) und der Anregung, die das Wachstum des stolonischen Systems und der Stengelachsen erführt, wurde eine direkte Wechselwirkung fest-

gestellt. Die Gibberelline A3 und A5 waren am aktivsten. Ihre Wirkung scheint in Beziehung zu gewissen Eigenschaften der molekulären Struktur (Vorhandensein einer doppelten Verbindung im A-Ring der Moleküle, Ersetzung in der Stellung des Kohlenstoffs 7 durch eine OH-Gruppe, Vorhandensein einer lactonischen Struktur) zu stehen. Es wird bewiesen, dass die Knollenbildung nicht als Folge eines Konkurrenz-Antagonismus zwischen den verschiedenen Gibberellinen und der Gibberellinsäure (A3) stattfindet. Daraus wird gefolgert, dass die endogenen Gibberelline, deren Konzentration durch thermische und photoperiodische, jedoch nicht für die Knollenbildung induktive Bedingungen gefördert wird, an der Kontrolle des erwähnten Mechanismus teilnehmen und einen Einfluss auf das Wachstum des stolonischen Systems, möglicherweise in Verbindung mit anderen, hauptsächlich hemmenden, Faktoren des natürlichen Wachstums ausüben könnten. Man glaubt, dass die Wirkungsart Veränderungen der Wachstumsweise hervorrufen könnte, die die genannten Faktoren im subapikalen Meristem der Stolonen bewirken; dies würde sich auf ihr Wachstum und auf den Beginn der Knollenbildung beziehen.

## References

Booth, A., 1963. The role of growth substances in the development of stolons. In J. D. Ivins & F. L. Milthorpe (Ed.), 'The growth of the potato', Butterworths, London, p. 99–113.

- Chapman, H. W., 1958. Tuberization in the potato plant. *Physiologia Pl.* 11: 215–224.
- Claver, F. K., 1960. Efectos del ácido giberélico y de la hidrazida maleica sobre la tuberización de la papa. *Phyton, B. Aires* 15: 29–35.
- Courduroux, J. C., 1959. Température et tubérisation chez la Pomme de terre. *Bull. Soc. Bot. France* 106: 322–324.
- Edelman, J. & Hall, M. A., 1964. Effect of growth hormone on the development of invertase associated with cell walls. *Nature* 201: 296–297.
- Gregory, L. E., 1956. Some factors for tuberization in the potato plant. *Am. J. Bot.* 43: 281–288.
- Hayashi, F., Blumenthal-Goldschmidt, S. & Rappaport, L., 1962. Acid and neutral gibberellin-like substances in potato tubers. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 37: 774–780.
- Lang, A., Sachs, R. M. & Bretz, C., 1959. Effets morphogénétiques de la gibbérelline. *Rapport Bull. Soc. franc. Physiol. Végét.* 5: 1–19.
- Madec, P. & Perennec P., 1959. Le rôle respectif du feuillage et du tubercule mère dans la tubérisation de la Pomme de terre. *Eur. Potato J.* 2: 22–49.
- Michniewicz, M. & Lang, A., 1962. Effect of nine different gibberellins on stem elongation and flower formation in cold requiring and photoperiodic plants grown under non-inductive conditions. *Planta* 58: 549–563.
- Noda & Yamamoto., 1950. A study of tuberization in potato plant. II Cytohistological observations of tuberization. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 19: 177–182.
- Okazawa, Y., 1960. Studies on the relation between the tuber formation of potato plant and its natural gibberellin content. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 29: 121–124.
- Okazawa, Y., 1967. Physiological studies on the tuberization of potato plants. *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ. Sapporo.* 56: 267–336.
- Paleg, L., 1960. Physiological effects of gibberellic acid. I— On the carbohydrate metabolism and amylase activity of the barley endosperm. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 35: 293–299.
- Palmer, C. E. & Smith, O. E., 1969. Cytokinins and tuber initiation in the potato *Solanum tuberosum* L. *Nature* 221: 279–280.
- Paupardin, C. & Tizio, R., 1970. Action de quelques composés phénoliques sur la tubérisation de la Pomme de terre. *Potato Res.* 13: 187–198.
- Perennec, P., 1966. Induction de la tubérisation et inhibition des bourgeons chez la pomme de terre. *Bull. Soc. franc. Physiol. Végét.* 12: 175–192.
- Plaisted, P. H., 1957. Growth of the potato tuber. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 32: 445–452.
- Pont Lezica, R. F., 1970. Evolution des substances de type gibbérellines chez la pomme de terre pendant la tubérisation, en relation avec la longueur du jour et la température. *Potato Res.* 13: 83–91.
- Racca, R. W. & Tizio, R., 1968. A preliminary study of changes in the content of gibberellin-like substances in the potato plant in relation to the tuberization mechanism. *Eur. Potato J.* 11: 213–220.
- Smith, O. E. & Rappaport, L., 1969. Gibberellins, inhibitors, and tuber formation in the potato, *Solanum tuberosum*. *Am. Potato J.* 46: 185–191.
- Tizio, R., 1964 c. Action de l'acide gibbérellique sur la tubérisation de la Pomme de terre. *C. r. Acad. Sci. Paris* 259: 1187–1190.
- Tizio, R., 1964 d. Influence de l'acide gibbérellique et des racines sur la tubérisation et la formation des stolons chez la Pomme de terre. *C. r. Acad. Sci. Paris* 259: 1439–1442.
- Tizio, R., 1966 b. Interaction du facteur radicaire et de l'acide gibbérellique sur la croissance des stolons et la tubérisation de la Pomme de terre. *C. r. Acad. Sci. Paris* 262: 767–770.
- Tizio, R., 1969. Action du CCC (chlorure de (2-chloroethyl) triméthylammonium) sur la tubérisation de la Pomme de terre. *Eur. Potato J.* 12: 3–7.
- Varner, J., Ram Chandra, G. & Chrisfeels, M. J., 1965 Gibberellic acid controlled synthesis of  $\alpha$  amylase in barley endosperm. *J. cell. comp. Physiol. Suppl.* 66: 55–68.