

Levée de dormance de tubercules de pomme de terre d'âge différent: action de la rindite, de la gibberelline et de l'oeilletonnage

P. MADEC et P. PERENNEC

Station d'Amélioration de la Pomme de Terre, I.N.R.A., Landerneau, France

Accepté pour publication: 19 septembre, 1968

Summary, Zusammenfassung p. 111

Résumé

Des tubercules d'âge différent produits par des plantations échelonnées terminent de façon naturelle leur repos végétatif à des moments différents, les premiers formés étant les premiers germés. Un traitement à la rindite ou un oeilletonnage lèvent immédiatement et simultanément leur dormance, indépendamment de leur âge physiologique.

Par contre l'acide gibberellique ne stimule la croissance des bourgeons qu'au moment où le repos végétatif a pris fin naturellement ou a été levé par l'oeilletonnage. Les bourgeons réagissent différemment à un apport de GA selon que les tubercules continuent ou non à être alimentés par la plante-mère: ceci suggère que les facteurs qui contrôlent la non-croissance des bourgeons des tubercules ne sont pas les mêmes avant et après la récolte.

Introduction

Le rôle des gibberellines dans la levée de dormance des tubercules de pomme de terre demeure encore un sujet de controverse.

Les deux thèses en présence ont déjà été signalées par l'un de nous (Madec, 1963): pour certains auteurs (Lagarde, 1959; Rappaport et al., 1957; Timm et al., 1960, 1962) le trempage des tubercules dans des solutions de gibberelline permettrait de rompre le repos végétatif.

Pour d'autres au contraire (Doorenbos, 1958; Kato et Ito, 1961; Madec et Perennec, 1962; van Hiele, 1961) la gibberelline ne provoque pas une véritable rupture du repos végétatif, sinon en apparence en accélérant la croissance des germes lorsqu'elle est possible, c'est-à-dire lorsque les bourgeons sont déjà libérés de l'inhibition après la fin naturelle du repos végétatif. Les résultats de Fischnich et al. (1959) qui notent une infériorité de la gibberelline par rapport à la rindite pour le traitement de tubercules récoltés tôt, appuient ce second point de vue. Depuis lors la question ne semble guère avoir évolué ni dans un sens, ni dans l'autre.

Pour Lascarides (1967), si la rindite est efficace pour lever le repos végétatif de toutes les variétés qu'il a expérimentées, la gibberelline ne provoque, pour la plupart de ces variétés, qu'une accélération de la croissance des germes lorsque la dormance des tu-

bercules est terminée de façon naturelle. Cet auteur utilisait des tubercules entiers et des tubercules coupés en deux.

Bruïnsma et al. (1967) concluent nettement que la gibberelline (trempage de 10 min. dans une solution à 1 ppm) lève la dormance des bourgeons d'oeilletons prélevés sur des tubercules dormants, mais serait sans effet sur des tubercules entiers car elle y est mal absorbée: une méthode basée sur ce traitement des oeilletons est effectivement appliquée aux Pays-Bas pour le contrôle sanitaire des plants de pomme de terre en automne et tend à se substituer au traitement à la rindite précédemment utilisé.

Les raisons de telles contradictions résident vraisemblablement dans notre ignorance encore très grande de ce qui se passe pendant la période de repos du tubercule (Emilsson et Lindblom, 1963) de ce qu'est ce repos, de ce qu'est sa durée même (Emilsson, 1949; Burton, 1957, 1963, 1968).

Dans beaucoup d'expériences où un seul échantillon de tubercules est traité, on ne sait pas exactement, faute de points de comparaison, à quel état de leur dormance se trouvent les tubercules, s'ils sont plus ou moins éloignés de la fin naturelle de leur dormance, ou même si cette dormance n'est pas déjà terminée au moment du traitement. On conçoit assez facilement que dans de telles conditions, les conclusions aient été aussi différentes suivant les auteurs.

Nous produisons régulièrement chaque année des tubercules d'âges différents par des plantations échelonnées, dans le cadre d'autres études, dont une partie (Perennec et Madec, 1960) a montré qu'il existe entre les fins de repos de ces tubercules le même écart qui existait entre leurs dates de formation. Ceci confirme d'ailleurs, entre autres faits (cf. Madec, 1963) l'hypothèse de Burton (1957) selon laquelle le repos commence au moment de l'initiation des tubercules.

Nous disposons ainsi pour une même variété de tubercules d'âges différents se trouvant simultanément en repos, mais à des états différents de ce repos. C'est sur de tels échantillons qu'a porté une partie des expériences relatées ci-dessous.

Par ailleurs, il est connu depuis longtemps que des pulvérisations d'acide gibberellique sur le feuillage entraînent une reprise de croissance des bourgeons des tubercules encore attachés à la plante-mère (Lippert et al., 1958).

Ce phénomène a été interprété comme une levée de dormance prématurée (Gregory, 1965).

Une seconde partie de nos expériences a donc consisté à étudier la germination de tubercules provenant de plantes ayant reçu de la gibberelline par voie foliaire.

Matériel et méthodes

En 1966 nous avons réalisé trois plantations échelonnées de la variété *Bintje*: 1er Avril (P_1), 26 Mai (P_3) et 13 Août (P_4). Les récoltes ont eu lieu le 9 Septembre pour les deux premières, le 11 Octobre pour la troisième.

En 1967 les trois plantations correspondantes ont été: P_1 = 31 Mars, P_3 = 26 Mai, P_4 = 1er Août. Les deux premières ont été récoltées le 15 Septembre, la troisième le 4 Octobre.

Les expériences ont consisté à comparer, sur des tubercules de calibre homogène 35-45 mm provenant de ces trois cultures, les effets sur la germination des traitements simultanés suivants :

1. *Traitement à la rindite*. Des tubercules entiers sont traités à la rindite (Denny, 1945) à raison de 0,4 ml par litre du récipient hermétique, pendant 48 h à 22°-23°C. Les oeillets sont prélevés dès la fin du traitement.

2. *Traitement à la gibberelline*. Les oeillets sont prélevés en même temps que ceux du traitement à la rindite et trempés pendant 10 min. dans une solution à 1 ppm d'acide gibberellique A₃.

Les tubercules entiers sont traités simultanément par un trempage de même durée dans une solution à 50 ppm.

3. Les tubercules entiers et les oeillets témoins ont subi simultanément et pendant la même durée un trempage dans de l'eau pure.

Les oeillets ont été prélevés à l'aide d'une gouge hémisphérique de 28 mm de diamètre.

Les dates de traitement indiquées dans le texte sont celles du prélèvement des oeillets, qui correspond au traitement à la gibberelline et à la sortie du traitement à la rindite.

Le lendemain de l'oeilletage, les oeillets sont plantés dans de la vermiculite humide, dans une serre maintenue entre 18° et 20°C.

Les tubercules entiers sont conservés au sec, en clayettes à l'obscurité, à la même température. Des tubercules entiers ont également, dans les premières expériences, été plantés dans de la vermiculite humide. Leurs résultats, exactement similaires à ceux conservés au sec, ne seront pas mentionnés dans le texte.

Sauf mention contraire, chaque échantillon individuel comportait 24 tubercules entiers ou 24 oeillets.

La croissance des germes a été observée une fois par semaine. Un tubercule ou un oeillet a été considéré comme germé lorsqu'il présentait un germe d'au moins 1 mm de long.

Les dates de traitements ont été les suivantes :

27 Septembre 1966, lots traités P₁ et P₃

27 Octobre 1966, lots traités P₁, P₃ et P₄

14 Septembre 1967, lots traités P₁ et P₃

7 Octobre 1967, lots traités P₁, P₃ et P₄

Dans l'expérience où la gibberelline a été apportée sur le feuillage, les plantes traitées étaient des boutures de la variété *Bintje* cultivées suivant les méthodes déjà décrites par Madec et Perennec (1962). Après enracinement elles avaient été placées dans une serre maintenue à 18°-20°C, en jours courts de 11 heures 30, sous éclairage naturel. L'initiation de la tubérisation s'est faite dans le courant de la 3ème semaine après la mise en jours courts. Le 1er Juin 1967, soit 5 semaines après la mise en jours courts, ces boutures ont reçu sur le bourgeon terminal une application de 40 µg de gibberelline par plante, sous forme d'une solution à 100 ppm de GA₃.

Les tubercules ont été récoltés respectivement 4, 8 et 12 jours après le traitement. Les

tubercules témoins provenant de boutures non traitées ont été récoltés en même temps que le dernier échantillon.

Chaque échantillon comprenait 24 tubercules provenant de 24 boutures différentes. Les tubercules ont été conservés à l'obscurité, à 15°C, et leur germination notée par une observation hebdomadaire.

Resultats

Comparaison des effets de traitements à la rindite et à la gibberelline sur la germination de tubercules entiers et d'oeilletons

Les résultats (Tableaux 1, 2, 3, 4) montrent qu'au moment des traitements les différents lots P se trouvent à des stades plus ou moins proches de la fin de leur repos végétatif.

Dans la première expérience (Tableau 1) les tubercules entiers témoins du lot P₁ sont germés au bout de 2 semaines. On peut donc considérer, selon Emilsson (1949) que leur repos devait pratiquement se terminer au début de l'expérience. Les tubercules entiers du témoin P₃ ne germent que 3 semaines après P₁, soit 5 semaines après la mise en observation.

Dans la deuxième expérience réalisée un mois plus tard (Tableau 2) les traitements interviennent après la fin naturelle du repos du lot P₁ et sensiblement au moment où P₃ termine le sien. Par contre P₁ est très loin de la fin de sa dormance car il faut

Tableau 1. Nombre de tubercules ou d'oeilletons germés à 1 mm au moins aux semaines successives après différents traitements du 27.9.1966.

		<i>Tubercules entiers</i> ¹						<i>Ouilletons</i> ²		
		4.10	10.10	17.10	24.10	4.11	10.11	4.10		
Rindite	P ₁	19	24					Rindite	P ₁	24
	P ₃		24						P ₃	24
GA 50 ppm	P ₁	10	24					GA 1 ppm	P ₁	24
	P ₃		3	18	24				P ₃	24
Témoin ³	P ₁	2	19	24				Témoin ³	P ₁	24
	P ₃			5	14	19	24		P ₃	24

P₁ et P₃ voir Tableau 2 – P₁ and P₃ see Table 2 – P₁ und P₃ siehe Tabelle 2

¹ Whole tubers – Ganze Knollen

² Eyepieces – Augenstecklinge

³ Control – Kontrolle

Table 1. Number of tubers or eyepieces with sprouts at least 1 mm long in successive weeks following the different treatments applied on 27.9.1966.

Tabelle 1. Anzahl Knollen oder Augenstecklinge, die in den Wochen nach den verschiedenen Behandlungen vom 27.9.66 Keime von mindestens 1 mm Länge aufweisen.

Tableau 2. Nombre de tubercules ou d'ocilletons germés à 1 mm au moins aux semaines successives après différents traitements du 27.10.1966.

		Tubercules entiers ¹								Ocilletons ²			
		4.11	10.11	18.11	25.11	2.12	9.12	16.12	22.12	30.12	6.1	4.11	
Rendite	P ₁	24										P ₁	24
	P ₃	24										P ₃	24
	P ₄	24										P ₄	24
GA 50 ppm	P ₁	24										G.A. 1 ppm P ₁	24
	P ₃	22	24									P ₃	24
	P ₄				5	9	16	21	22	24		P ₄	24
Témoin ³	P ₁	24										Témoin ³	24
	P ₃	16	24									P ₃	24
	P ₄					2	5	11	22	24		P ₄	24

P₁ = plantation 1er Avril - planted 1st April - ausgepflanzt am 1. April

P₃ = plantation 26 Mai - planted 26th May - ausgepflanzt am 26. Mai

P₄ = plantation 13 Août - planted 13th August - ausgepflanzt am 13. August

¹

²⁻³ Voir Tableau 1 - See Table 1 - Siehe Tabelle 1

Table 2. Number of tubers or eye-pieces with-sprouts at least 1 mm long in successive weeks following the different treatments applied on 27-10-1966.
Tabelle 2. Anzahl Knollen oder Augenstecklinge, die in den Wochen nach den verschiedenen Behandlungen vom 27.10.66 Keine von mindestens 1 mm Länge aufwiesen.

Tableau 3. Nombre de tubercules ou d'oeilletons germés à 1 mm au moins aux semaines successives après différents traitements du 14.9.1967.

	Tubercules entiers ¹										Oeilletons ²		
	22.9	29.9	6.10	13.10	20.10	27.10	3.11	10.11	17.11			22.9	29.9
Rindite	P ₁	24									Rindite	P ₁	48
	P ₃	24										P ₃	48
GA 50 ppm	P ₁	17	24								GA 1 ppm	P ₁	48
	P ₃		5	13	19	24						P ₃	45
Témoin ³	P ₁	3	13	15	20	24	24	24	24		Témoin ³	P ₁	7
	P ₃				8	16	20	22	24			P ₃	7

P₁ et P₃: voir Tableau 4 – see Table 4 – siehe Tabelle 4

¹ Voir Tableau 1 – See Table 1 – Siehe Tabelle 1

² Table 3. Number of tubers or eyepieces with sprouts at least 1 mm long in successive weeks following the different treatments applied on 14.9.1967.
Tabelle 3. Anzahl Knollen oder Augenstecklinge, die in den Wochen nach den verschiedenen Behandlungen vom 14.9.67 Keine von mindestens 1 mm Länge aufwiesen.

attendre le 22 Décembre, 8 semaines après le début de l'expérience pour que 50% de ses tubercules montrent un début de germination.

Dans les expériences de 1967 (Tableaux 3 et 4) des différences analogues peuvent être notées entre les différents lots P.

Le traitement à la rindite entraîne une germination immédiate et simultanée de tous les tubercules des différents lots P, quel que soit leur état de dormance, c'est-à-dire la proximité plus ou moins grande de la fin naturelle de leur repos.

L'opération de l'oeilletonnage conduit au même résultat d'une germination très rapide et simultanée pour tous les lots et pour tous les tubercules d'un même lot.

Comme la rindite, l'oeilletonnage provoque une véritable rupture de dormance.

Après le traitement à la gibberelline sur tubercules entiers, la germination est visible environ 1 à 2 semaines plus tôt que chez les témoins, dans tous les lots P traités à l'état dormant.

Mais contrairement à ce qui se passe avec la rindite et l'oeilletonnage, les divers lots P ne germent pas simultanément et demeurent aussi différents entre eux, et dans le même ordre, que les témoins. De plus la germination des tubercules d'un même échantillon demeure aussi échelonnée dans le temps que celle du témoin, ce qui signifie qu'ils ne terminent pas simultanément leur repos. Tout se passe comme si l'acide gibberellique ne devenait actif qu'au moment où chaque tubercule achève naturellement sa dormance. La gibberelline semble alors accélérer la croissance des germes et rendre ainsi visible la germination 1 à 2 semaines plus tôt que chez les témoins. Dans aucun cas elle n'entraîne une rupture prématurée et brutale de la dormance que l'on observe après un traitement à la rindite.

Cette avance dans la germination des tubercules traités à la gibberelline se maintient au cours de la croissance ultérieure des germes qui demeure significativement plus forte que celle des témoins respectifs P₁ et P₃ (Fig. 1).

Ces effets très nets indiquent que les tubercules entiers et non blessés ont bien absorbé une certaine quantité de GA lors du trempage, et que des blessures, comme l'oeilletonnage par exemple ne sont nullement indispensables pour cela.

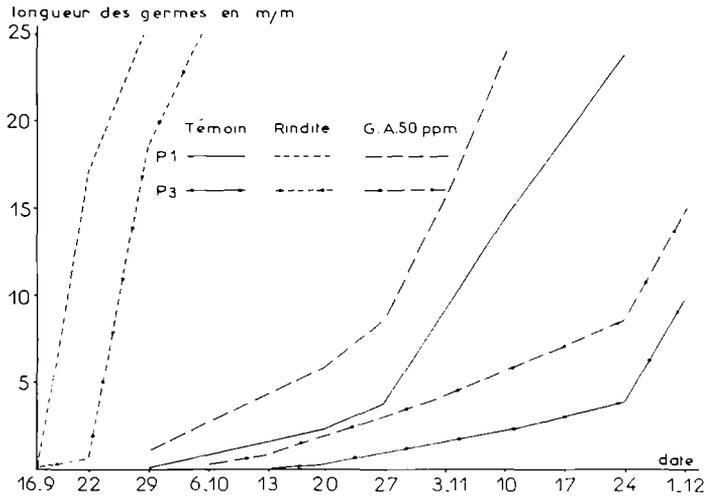
La Fig. 1 illustre également les différences essentielles entre la croissance immédiate et rapide consécutive à une levée de dormance par la rindite, aussi bien pour P₁ que pour P₃, et la croissance d'abord très lente observée chez les témoins et les tubercules traités par GA.

On notera également l'accélération soudaine de croissance qui a lieu simultanément chez les témoins et les tubercules traités par GA, aussi bien pour P₁ que pour P₃.

Ces résultats indiquent que les tubercules traités à la gibberelline ne diffèrent des témoins que par une plus forte élongation des germes, alors qu'avec la rindite c'est non seulement l'élongation plus forte, mais surtout le moment où elle peut se produire, qui diffère du témoin. Ce point est également illustré par la croissance des germes sur les oeilletons (Fig. 2).

L'oeilletonnage a levé la dormance de P₃ et de P₁ qui germent simultanément. L'accélération de la croissance par la gibberelline peut alors se manifester immédiatement sur les deux lots, puisque les bourgeons ne sont plus dormants: le traitement GA donne

Fig. 1. Croissance des germes de tubercules entiers après différents traitements du 14.9.1967 (moyenne de 24 tubercules).



Longueur des germes en mm – Length of sprouts in mm – Länge der Keime in mm
 Témoin – Control – Kontrolle
 Date – Date – Datum

Fig. 1. Growth of sprouts on whole tubers following different treatments applied on 14.9.1967 (mean of 24 tubers).

Abb. 1. Keimwachstum bei ganzen Knollen nach unterschiedlichen Behandlungen am 14.9.67 (Durchschnitt von 24 Knollen).

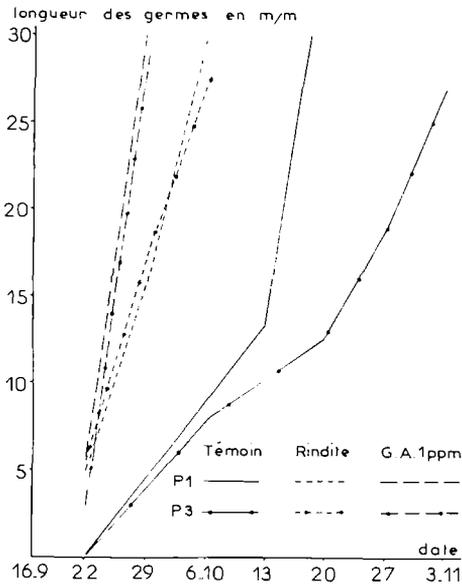


Fig. 2 Croissance des germes sur des oeillets après différents traitements du 14.9.1967 (moyenne de 48 oeillets).

Longueur des germes en mm – Length of sprouts in mm – Länge der Keime in mm
 Témoin – Control – Kontrolle
 Date – Date – Datum

Fig. 2. Growth of sprouts on eyepieces following different treatments applied on 14.9.1967 (mean of 48 excised eyes).

Abb. 2. Keimwachstum bei Augenstecklingen nach unterschiedlichen Behandlungen am 14.9.67 (Mittel von 48 Stecklingen).

Tableau 5. Nombre d'oeilletons dont les germes ont manifesté un arrêt de croissance à compter de la 3e ou de la 4e semaine après l'oeilletonnage (témoins sans traitement).

		<i>Durée de l'arrêt de croissance en semaines¹</i>					<i>Total observé²</i>
		<i>0</i>	<i>1 et 2</i>	<i>3 et 4</i>	<i>5 et 6</i>	<i>7 et plus</i>	
Ouilletons du ¹ 16.9.1967	P ₁	26	19	3			48
	P ₃	4	14	18	12		48
Ouilletons du ¹ 7.10.1967	P ₁	48					48
	P ₃	18	18	11	1		48
	P ₁	1	4		2	41	48

¹ *Period of arrested growth in weeks – Dauer des Wachstumsunterbruches in Wochen*

² *Total observed – Total beobachtet*

³ *7 weeks and more – 7 und mehr Wochen*

⁴ *Eye-pieces excised on – Augenstecklinge vom*

Table 5. Number of eye-pieces of which the sprouts showed arrested growth from the 3rd or 4th week after eye excision (controls untreated).

Tabelle 5. Anzahl Augenstecklinge, deren Keime nach der 3. oder 4. Woche nach dem Augenausstechen (Kontrolle ohne Behandlung) einen Wachstumsunterbruch erlitten.

une croissance très rapide, supérieure même à celle du traitement rindite, celle des témoins demeurant plus lente quoique notable.

Après une première phase pendant laquelle la croissance des témoins P₃ est identique à celle des témoins P₁ – ce qui confirme que l'oeilletonnage lève bien la dormance – il semble que chez le lot le plus dormant, P₃, une certaine inhibition se manifeste de nouveau, 3 à 4 semaines après l'oeilletonnage, comme si une certaine dormance se rétablissait. Ceci conduit à des écarts de croissance, qui s'accroissent par la suite, entre les germes des ouilletons témoins de P₁ et de P₃.

Le nombre d'oeilletons affecté par cette inhibition est d'autant plus grand, et leur arrêt de croissance de durée d'autant plus longue que les tubercules étaient initialement plus dormants au moment de l'oeilletonnage (Tableau 5).

Effet d'un traitement des plantes-mères à l'acide gibberellique sur la germination des tubercules-fils

L'apport de gibberelline sur le bourgeon apical des boutures provoque l'émission de pousses par les bourgeons des tubercules. Chez les témoins non traités cette croissance ne se produit pas.

Cette émission de pousses devient visible chez les tubercules attachés à la plante-mère entre le 4e et le 8e jour après le traitement. La longueur des pousses au moment de la récolte est d'autant plus forte que le tubercule est récolté tard (Tableau 6). Ces pousses ont un aspect de stolons et certaines commencent à tubériser à leur extrémité entre le 8e et le 12e jour après le traitement.

L'élongation de ces pousses s'arrête très vite, dans la semaine qui suit la récolte, et n'a

Tableau 6. Action de l'acide gibberellique sur la reprise de croissance des bourgeons de tubercules attachés à la plante-mère.

Traitement ¹	Nombre de jours entre la récolte et le traitement ²	Nombre de boutures étudiées ³	Nombre de boutures avec repousse du tubercule ¹	Longueur moyenne des stolons de repousse ⁵ (mm)	Nombre de pousses tubérisées ⁶
+ GA*	4	24	0	—	—
	8	24	22	4,5	—
	12	24	24	22,7	2
Témoin ⁷	12	24	0	—	—

* Apport de 40 µg d'acide gibberellique sur le bourgeon terminal de boutures tubérisées - *Effect of 40 µg of gibberellic acid on the apical bud of tuberised cuttings* - Gabe von 40 µg Gibberellinsäure auf die Endknospe der Triebe mit Knollenbildung

¹ Treatment - Verfahren

² Number of days between harvest and treatment - Anzahl Tage zwischen der Ernte und der Behandlung

³ Number of cuttings studied - Anzahl der geprüften Stecklinge

⁴ Number of cuttings where the tubers produced new shoots - Anzahl der Stecklinge mit Ausrieben an der Knolle

⁵ Mean length of the new shoots - Mittlere Länge der ausgetriebenen Stolonen

⁶ Number of shoots producing tubers - Anzahl Triebe mit Knollenbildung

⁷ Control - Kontrolle

Table 6. Action of gibberellic acid on the resumption of growth of buds on tubers attached to the mother plant.

Tabelle 6. Wirkung der Gibberellinsäure auf das Wiedereinsetzen des Wachstums der Knospen von Knollen, die mit der Mutterknolle verbunden sind.

jamais excédé 1 à 2 mm après séparation de la plante-mère. Ultérieurement l'extrémité de certaines pousses se nécrose, la nécrose pouvant entraîner la dessiccation totale de quelques-unes d'entre elles.

Le tubercule détaché de la plante-mère s'avère donc incapable d'entretenir la croissance de ces pousses, au contraire de ce qui se passe dans une véritable germination où la croissance du germe est uniquement dépendante du tubercule.

Avant que les bourgeons de ces tubercules reprennent leur activité en manifestant les premiers signes visibles de germination normale, il s'écoule un temps de conservation à 15° relativement long après le traitement, puisqu'il est de 11 semaines chez les tubercules les premiers germés, et de 14 semaines chez le témoin (Tableau 7).

Les tubercules provenant de boutures traitées à l'acide gibberellique commencent à germer avant le témoin et leur germination est d'autant plus précoce que leur récolte a été retardée jusqu'à 12 jours après le traitement.

On peut noter que chez les tubercules ayant présenté des pousses au moment de la récolte, la germination peut affecter aussi bien un bourgeon du tubercule qu'un bourgeon latéral, ou parfois même apical, de la pousse.

Ce n'est donc qu'après que les tubercules-fils aient traversé une phase de dormance

Tableau 7. Départ de germination de tubercules récoltés sur des boutures traitées à l'acide gibberellique.

Traitement ¹	Nombre de jours entre la récolte et le traitement ²	Nombre de tubercules germés au cours des semaines successives après le traitement ³								Hauteur moyenne des germes* ⁴ (mm)
		10e	11e	12e	13e	14e	15e	16e	17e	
Témoin ⁵	12					2	11	22	24	7
GA**	4				11	18	22	24		11
	8			5	18	24				17
	12		13	15	22	24				28

* Mesure effectuée 18 semaines après le traitement – *Measurements made 18 weeks after treatment* – *Messung 18 Wochen nach der Behandlung*

** Voir Tableau 6 – *See Table 6* – *Siehe Tabelle 6*

¹ *Treatment* – *Verfahren*

² *Number of days between harvest and treatment* – *Anzahl Tage zwischen Ernte und der Behandlung*

³ *Number of tubers sprouting during successive weeks after treatment* – *Anzahl Knollen die im Lauf der auf die Behandlung folgenden Wochen gekeimt haben*

⁴ *Mean length of sprouts* – *Mittlere Länge der Keime*

⁵ *Control* – *Kontrolle*

Table 7. Initiation of sprouting of tubers harvested from cuttings treated with gibberellic acid.

Tabelle 7. Beginn der Keimung von Knollen, die an den mit Gibberellinsäure behandelten Stecklingen wuchsen.

de durée très appréciable que la gibberelline reçue par la plante-mère peut avoir un effet sensible sur leur germination. Cet effet à échéance se traduit, comme dans le cas de traitement direct des tubercules par trempage, par une accélération de la croissance des germes qui fait paraître plus court le repos. Le raccourcissement apparent du repos est d'ailleurs du même ordre de grandeur que celui obtenu dans les expériences de trempage.

Discussion et conclusions

Des tubercules d'âge différent, produits par des plantations échelonnées, terminent de façon naturelle leur repos végétatif à des moments différents, les premiers formés étant les premiers germés (Perennec et Madec, 1960).

Les expériences relatées ici ont permis de mettre en évidence l'effet de traitements à la rindite ou à la gibberelline sur la germination en fonction de l'âge physiologique des tubercules, c'est-à-dire de la proximité plus ou moins grande de la fin naturelle de leur repos végétatif.

La rindite provoque toujours une germination immédiate et simultanée de tous les

tubercules, indépendamment de leur âge physiologique. Il s'agit bien d'une véritable rupture de dormance, aussi efficace sur des tubercules se trouvant à plus de 8 semaines de la fin de leur repos que sur des tubercules s'en trouvant beaucoup plus rapprochés.

L'acide gibberellique, qu'il soit apporté aux tubercules directement par trempage, ou par l'intermédiaire de la plante traitée sur feuillage, ne commence à manifester son action que 1 à 3 semaines avant que le témoin ait commencé à germer naturellement. Il en résulte que suivant l'âge des tubercules traités, il peut s'écouler un temps plus ou moins long, de 0 à 11 semaines dans nos expériences, entre le traitement et le début de la germination. Dans tous les cas, contrairement à ce qui se passe avec la rindite, la germination demeure aussi échelonnée dans le temps que celle des témoins non traités. L'acide gibberellique ne semble donc pouvoir devenir actif qu'au moment où chaque tubercule achève sa dormance et où la germination des bourgeons devient possible. La gibberelline stimule alors la croissance et rend plus tôt observable l'apparition des germes. Cette accélération de la germination, qui n'est ni immédiate, ni simultanée pour tous les tubercules, puisqu'elle dépend essentiellement de leur âge, ne peut donc être considérée comme une rupture de dormance, telle celle que provoque la rindite. Cette conclusion confirme celles que Doorenbos (1958), Kato et Ito (1961), van Hiele (1961) et Lascarides (1967) ont déjà émises sur ce sujet.

A la lumière de ce qui précède, les expériences de Rappaport et al. (1957) où, après trempage de tubercules entiers, la germination n'a pas plus de 2 semaines d'avance et demeure aussi échelonnée que chez le témoin, s'interprètent mieux par une simple stimulation de croissance que par la rupture de dormance à laquelle ont conclu ces auteurs.

L'opération de l'oeilletonnage, par contre, permet le départ immédiat et simultané de la croissance des bourgeons prélevés sur des tubercules dormants, quel que soit l'âge de ces tubercules. Il s'agit bien là d'une véritable rupture de dormance. L'effet des traumatismes, blessures notamment, sur le réveil des tubercules est d'ailleurs très anciennement connu (Emilsson, 1949; Schulze, 1954).

Néanmoins cette rupture de dormance ne paraît que momentanée: après un premier temps de croissance de 3 à 4 semaines, les germes de certains oeilletons cessent de pousser pendant un temps plus ou moins long. Cette remise en sommeil est d'autant plus fréquente et de plus longue durée que les tubercules sont physiologiquement plus jeunes. Il en résulte qu'après la plantation, la levée des plantes peut être lente et surtout très irrégulière suivant l'âge des échantillons.

Par un trempage des oeilletons dans une solution de GA, Bruinsma et al. (1967) ont obtenu une très spectaculaire amélioration de la rapidité et de la régularité de la levée. Il n'est cependant pas possible d'y voir la preuve, sur la base de ces résultats, d'un réveil des bourgeons par l'acide gibberellique, puisque, nous l'avons vu plus haut, la rupture de dormance est causée par la seule opération de l'oeilletonnage.

C'est pendant cette rupture plus ou moins momentanée de la dormance que la gibberelline stimule activement la croissance des germes, de façon suffisante pour permettre aux plantes de s'enraciner rapidement et de s'affranchir du fragment de tubercule, même si ultérieurement celui-ci redevient plus ou moins dormant.

Ces considérations, si elles sont en désaccord avec son interprétation, n'enlèvent rien à la valeur pratique de la méthode préconisée par Bruinsma et al. (1967) et déjà utilisée dans plusieurs pays pour vérifier l'état sanitaire des plants en préculture.

Les résultats de Slomnicki et Rylski (1964) établissant une meilleure efficacité du traitement à la gibberelline sur des tubercules coupés peuvent s'expliquer de la même façon, sans faire intervenir, comme Bruinsma et al. (1967) une meilleure absorption de substance active par les tubercules sectionnés ou oeilletonnés avant le trempage. Slomnicki et Rylski (1964) reconnaissent d'ailleurs que le sectionnement, sans autre traitement, influence grandement la rupture de la dormance.

Il est hors de doute que les tubercules entiers absorbent suffisamment de gibberelline pour manifester des effets extrêmement nets dans la croissance de leurs germes. Outre nos propres résultats, ceux de Slomnicki et Rylski (1964) sur tubercules entiers en témoignent, comme également ceux de Timm et al. (1960, 1962). Ces derniers ne sectionnent les tubercules qu'après le traitement: les effets spectaculaires obtenus sur la croissance des germes sont donc bien dus à l'action de la gibberelline absorbée par le tubercule entier lors du trempage, sur des bourgeons réveillés ensuite par l'opération du sectionnement.

Lorsque la gibberelline est apportée sur le feuillage de la plante-mère à laquelle les tubercules restent attachés, leurs bourgeons entrent en croissance et émettent de nouvelles pousses quasi-instantanément après le traitement. Cette croissance s'arrête dès que le tubercule est séparé de la plante, après le traitement, ou n'a pas lieu si le traitement est fait après la récolte.

Lugt et al. (1964) en soumettant les plantes à une température de 32 °C obtiennent de même des pousses sur les tubercules attachés à la plante-mère et aucune croissance chez les tubercules détachés soumis à la même température. Nous avons obtenu (non publié) des résultats identiques sur des tubercules-fils formés à l'obscurité par les germes portés par les tubercules-mères: soumis à une température de 30 °C, les tubercules-fils produisent des pousses s'ils sont reliés au tubercule-mère (Fig. 3) et ne réagissent pas s'ils sont détachés. Il en est de même avec des apports d'acide gibberellique sur le tubercule-mère (Claver, 1960).

Les bourgeons des tubercules réagissent donc différemment selon qu'ils continuent à être alimentés ou non par la plante ou par le tubercule-mère.

Ces réactions différentes suggèrent que la non-croissance des bourgeons d'un tubercule en cours de formation et celle que l'on constate après la récolte chez un tubercule dormant ne sont pas contrôlées par les mêmes facteurs et sont deux phénomènes différents.

Pendant le grossissement, le tubercule reçoit de la plante (ou du tubercule-mère selon les cas) tous les métabolites nécessaires à l'élaboration de ses tissus. Pendant ce temps les bourgeons sont maintenant inhibés par un facteur synthétisé par les feuilles de la plante (Perennec, 1966) ou par le tubercule-mère.

De même que la suppression des feuilles, un apport d'acide gibberellique ou des températures élevées suppriment cette inhibition.

Perennec (1966) a souligné l'analogie frappante entre le comportement de la pomme de

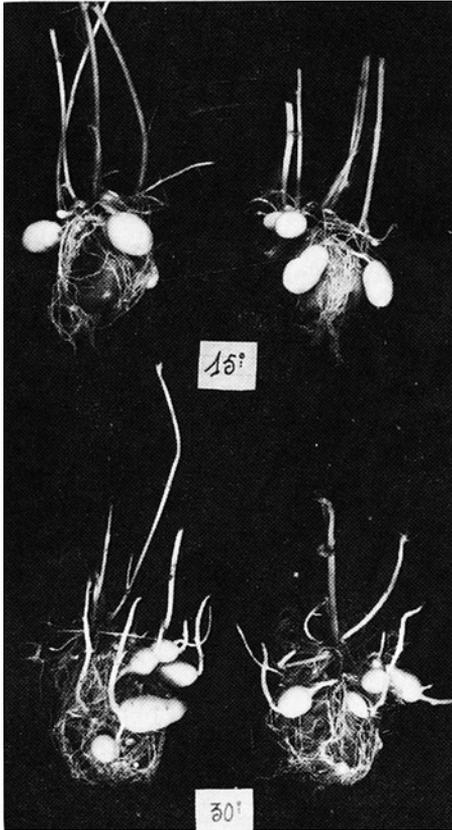


Fig. 3. Effet de la température sur la repousse de tubercules-fils reliés au tubercule-mère, en culture à l'obscurité, sans feuillage.

En haut: témoin maintenu à 15 C. En bas: traitement à 30 C pendant 2 semaines après tubérisation préalable à 15 C.

Fig. 3. Effect of temperature on the sprouting of daughter tubers still attached to the mother tuber, grown in the dark, without foliage. Above: control held at 15 C. Below: treatment at 30 C for 2 weeks after preliminary tuberisation at 15 C.

Abb. 3. Einfluss der Temperatur auf das Wiederaustreiben der Tochterknollen, die mit der Mutterknolle verbunden sind, im Dunkeln aufgestellt, ohne Blattwerk. Oben: Kontrollversuch, Temperatur dauernd bei 15 C. Unten: Behandlung bei 30 C während 2 Wochen nach vorheriger Knollenbildung bei 15 C.

terre en jours courts et celui de certaines espèces ligneuses (cf. Wareing, 1956; Phillips et Wareing, 1959; Nitsch, 1962). Chez ces dernières une substance inhibitrice de la croissance des bourgeons a été isolée, la dormine ou abcessine II (Cornforth et al., 1965), dont l'action est antagoniste de celle des gibberellines (Thomas et al., 1965). Il est tentant de penser que l'inhibiteur des bourgeons du tubercule pendant la tubérisation pourrait être une substance analogue.

En l'absence de cette inhibition, la croissance des bourgeons du tubercule devient possible, tant qu'ils reçoivent de la plante (ou du tubercule-mère) les métabolites nécessaires. Nous avons vu que cette croissance, qui est une repousse et non une germination puisque le tubercule est incapable de l'entretenir (Maded, 1963), s'arrête dès que cette source de métabolites est coupée lorsque l'on sépare le tubercule de la plante-mère.

Pendant la tubérisation il n'y a donc pas de dormance propre des bourgeons, mais seulement une inhibition par corrélation maintenue par d'autres organes.

Après la récolte intervient dans le contrôle de la croissance des bourgeons un autre mécanisme.

Des substances de type gibberelline ont bien été mises en évidence dans la plante et dans le tubercule (Hayashi et al., 1962; Okazawa, 1959, 1960). Leur teneur est très faible pendant la dormance et augmente d'environ trente fois au moment de la germination, selon Smith et Rappaport (1961) qui n'ont cependant pu déterminer si cette augmentation précède ou suit le départ de la germination. Etant donné qu'un apport d'acide gibberellique ne lève pas la dormance, celle-ci ne paraît de toute manière pas résulter seulement de l'absence de synthèse de gibberelline ni de la présence de l'inhibiteur actif pendant la tubérisation.

Il n'est pas nécessaire non plus d'envisager que les bourgeons ont une dormance autonome, comme cela est couramment admis (Milthorpe et Moorby, 1966).

On peut aussi bien imaginer, d'après nos résultats, que la dormance résulte d'une incapacité temporaire du tubercule, par répression de certaines enzymes par exemple comme le suggèrent les travaux de Tuan et Bonner (1964), de fournir à ses bourgeons l'ensemble ou une partie des métabolites indispensables à la croissance.

Le comportement des tubercules de repousse (Bodlaender et Lugt, 1960) où la présence du tubercule primaire, fournisseur de telles substances, est nécessaire à la croissance des germes sur le tubercule secondaire quand ce dernier est encore théoriquement dormant au début de la conservation, tendrait également à confirmer cette hypothèse.

L'entrée en dormance du tubercule, non de ses bourgeons, commencerait alors bien au moment de l'initiation de la tubérisation, comme l'a suggéré Burton (1957) et comme plusieurs faits tendent à l'établir (Maded, 1963)

L'inhibition maintenue par d'autres organes serait nécessaire, en empêchant la repousse des bourgeons, pour permettre l'accumulation dans le tubercule des métabolites fournis par la plante. Au moins certains de ceux-ci seraient mis en réserve sous une forme momentanément inutilisable pour la croissance.

La sortie de dormance aurait lieu lorsque ces métabolites, de nouveau libérés, rendent possible la croissance du germe à partir des seules réserves du tubercule.

Summary

Breaking of dormancy of potato tubers of different ages: action of rindite, gibberellin and eye excision

Tubers of different ages of the cultivar *Bintje* were obtained in 1966 and 1967 by making three successive plantings P₁, P₂ and P₃. Whole tubers from the three lots were subjected simultaneously, while still dormant, to treatment with rindite, to immersion for 10 min in a 50 ppm solution of gibberellic acid or to dipping for a similar length of time in pure water (control). At the same time, eyepieces were removed from tubers which had been treated with rindite and from the control;

a proportion of the latter were then dipped for 10 min in a 1 ppm solution of gibberellic acid. Whole tubers from the three plantings ended their dormancy naturally at different times; the first formed were the earliest to sprout. Rindite treatment always causes immediate sprouting of all the tubers, independently of their physiological age. The reaction to gibberellic acid, on the other hand, becomes visible only 1-3 weeks before the control starts to sprout naturally and, in

this way, in our experiments, 0–8 weeks could elapse between treatment and the beginning of sprouting. Contrary to what occurs with rindite, sprouting is spread over a length of time and is, like the control, initially rather slow (Tables 1, 2, 3 and 4; Fig. 1).

As other workers (Doorenbos, 1958; Kato and Ito, 1961, etc...) have already stated, gibberellin does not break dormancy in potato tubers.

Removal of eyes from dormant tubers leads to immediate and simultaneous growth of the buds (Tables 1, 2, 3 and 4). This growth is strongly stimulated by treatment with GA₃ (Fig. 2). This stimulation alone, by gibberellin, of growth of the buds whose dormancy was first broken by excision of the eyes, is sufficient to explain the method used by Bruinsma et al. (1967) to increase the speed and regularity of the growth of eyepieces.

However, the sudden onset of sprouting following eye excision is apparently often only temporary. After an initial growth period of 2–3 weeks, the growth of sprouts from some eyepieces is arrested for a more or less prolonged period. The younger the tubers are, physiologically, the more frequent and protracted is this re-establishment of dormancy (table 5).

The application of GA to the apical bud of cuttings of *Bintje* in which tuberisation has been established under short daylength leads, 4–8 days later, to the development of shoots from the buds of the tubers (Table 6). Growth of these

shoots is checked as soon as the tuber is detached from the plant. Growth is resumed after a fairly long storage period (11 weeks). Tubers obtained from treated cuttings start sprouting 2–3 weeks before the control (Table 7).

Tuber buds, therefore, react differently to treatment with GA depending on whether they continue to be fed or not by the plant or the mother tuber. This suggests that absence of bud growth is not under the control of the same factors before and after harvest.

Before harvest it is a case of inhibition due to the presence of other organs (leaves or mother tuber) and this inhibition can be broken down by GA (Perennec, 1966) or by high temperatures (Lugt et al., 1966).

Following harvest, the dormancy of the buds is not affected by applications of GA as a dip or as a previous haulm treatment. Gibberellin becomes active only when the tubers have completed their dormancy period naturally or artificially (e.g. through eye excision). Then, growth of the buds, now possible, is stimulated which leads to the early appearance of sprouts.

Absence of growth of the buds, which is characteristic of the dormancy phase, does not, therefore, appear to be attributable to the absence of synthesis of gibberellins but rather, it would seem, to the temporary inability of the tuber to provide some other metabolites necessary to the growth of its sprouts.

Zusammenfassung

Keimruhebrechung bei Kartoffelknollen verschiedenen Alters: Einfluss von Rindite, Gibberellin und Augenausstechen

Knollen verschiedenen Alters der Sorte *Bintje* wurden 1966 und 1967 an drei gestaffelten Terminen (P₁, P₂ und P₃) gepflanzt. Die ganzen Knollen dieser drei Posten wurden gleichzeitig vor dem Ende der Keimruhe einer Behandlung mit Rindite oder einer Behandlung in einer 50 ppm-Lösung von Gibberellinsäure beziehungsweise in reinem Wasser (Kontrolle) unterzogen, wobei die Eintauchzeit jeweils 10 Minuten betrug. Parallel dazu wurden von den mit Rindite behandelten Knollen sowie von jenen der Kontrolle Augenstecklinge entnommen; ein Teil der Augenstecklinge aus dem Kontrollversuch wur-

den anschliessend 10 min in eine GA-Lösung (1 ppm) getaucht.

Die ganzen Knollen der drei Versuche beendeten ihre Keimruheperiode auf natürliche Weise zu verschiedenen Zeitpunkten: die zuersts gebildeten Knollen keimten zuerst. Die Behandlung mit Rindite bewirkt immer ein sofortiges und gleichzeitiges Auskeimen aller Knollen, unabhängig von ihrem physiologischen Alter. Dagegen beginnt die Gibberellinsäure ihre Wirkung erst 1–3 Wochen vor dem natürlichen Keimbeginn im Kontrollversuch zu zeigen, und nach unsern Erfahrungen können zwischen der Behandlung

und dem Beginn des Keimens 0–8 Wochen liegen. Im Gegensatz zu dem, was bei Behandlung mit Rindite passiert, bleibt die Keimung zeitlich sehr gestaffelt und in einer ersten Phase ziemlich langsam, genau wie bei derjenigen der Kontrolle (Tabellen 1, 2, 3 und 4, Abb. 1).

Wie andere Autoren (Doorenbos, 1958; Kato und Ito, 1961, usw.) bereits geschrieben haben, bewirkt Gibberellin keine Brechung der Keimruhe bei Kartoffelknollen.

Das Ausstechen von Augen erlaubt den sofortigen und gleichzeitigen Wachstumsbeginn der Knospen, die den Knollen im Ruhezustand entnommen wurden (Tabellen 1, 2, 3 und 4). Dieses Wachstum wird durch eine GA_3 -Gabe sehr stark angeregt (Abb. 2). Diese einzige, mittels Gibberellin hervorgerufene Stimulierung des Triebwachstums, das durch das Ausstechen der Augen den ersten Anreiz erhielt, genügt, um die von Bruinsma et al. (1967) entwickelte Methode zur Verbesserung der Schnelligkeit und der Gleichmässigkeit des Auflaufens der Augenstecklinge zu erklären.

Indessen scheint das brutale Brechen der Keimruhe durch das Ausstechen der Augen oftmals nur im Augenblick zu wirken. Nach einer ersten Zeit des Wachsens von 2–3 Wochen hören die Triebe gewisser Augenstecklinge während einer mehr oder weniger langen Zeitdauer zu wachsen auf. Dieser Rückfall in den Ruhezustand ist um so häufiger und ausgedehnter, je jünger die Knollen physiologisch sind (Tabelle 5).

Die GA-Gabe auf die Endknospe von Augenstecklingen (Sorte *Binje*), die unter Kurztagbedingungen Knollen erzeugten, bewirkt nach 4–8 Tagen, dass die Knospen dieser Knollen zu keimen beginnen (Tabelle 6). Das Wachstum

dieser Austriebe hört auf, sobald die Knolle vom Steckling gelöst wird. Nachher erfolgt das Austreiben erst nach einer ziemlich langen Lagerungszeit (11 Wochen). Die von behandelten Trieben stammenden Knollen beginnen 2–3 Wochen vor den Knollen aus dem Kontrollversuch zu keimen (Tabelle 7).

Die Knospen der Knollen reagieren also unterschiedlich auf eine GA-Gabe, je nachdem ob sie weiterhin durch die Pflanze oder die Mutterknolle ernährt werden oder nicht. Dies weist darauf hin, dass das Nichtwachsen der Knospen vor und nach der Ernte nicht durch die gleichen Faktoren kontrolliert wird.

Vor der Ernte handelt es sich um eine durch Wechselbeziehung mit andern Organen (Blätter oder Mutterknolle) bestehende Hemmung, die durch GA (Perennec, 1966) oder mittels erhöhten Temperaturen (Lugt et al., 1964) behoben werden kann.

Nach der Ernte wird der Zustand des Nichtwachsens der Knospen mit einer GA-Gabe durch Eintauchen oder mittels Pflanzen, deren Blattwerk behandelt war, nicht verändert. Das Gibberellin wird erst wirksam im Moment, da die Knollen ihre Ruhezeit auf natürliche oder künstliche Weise beendet haben (zum Beispiel durch das Augenausstechen). Es regt das Wachstum der Knospen, das dann möglich geworden ist, an und fördert das Erscheinen der Knospen. Das Nichtwachsen der Knospen, das die Phase der Keimruhe charakterisiert, scheint also nicht dem Fehlen einer Gibberellinsynthese zuzuschreiben zu sein, sondern könnte eher die Folge einer zeitweiligen Unfähigkeit der Knolle sein, gewisse andere Metaboliten zu liefern, die für das Wachstum ihrer Triebe notwendig sind.

Références

- Bodlaender, K. B. A. and Lugt, C., 1962. Observations on sprouting of second-growth tubers. *Jaarb. Inst. Biol. Scheik. Onderz. LandbGew.*, 1962: 59–67.
- Bruinsma, J., Sinnema, A., Bakker, D. and Swart, J., 1967. The use of gibberellic acid (GA) and N-dimethylaminosuccinamic acid (B9) in the testing of seed potatoes for virus infection. *Eur. Potato J.* 10: 136–152.
- Burton, W. G., 1957. The dormancy and sprouting of potatoes. *Fd. Sci. Abstracts* 29: 1–12.
- Burton, W. G., 1963. Concepts and mechanism of dormancy. In: *The growth of the potato*, Butterworth, London, 17–41.
- Burton, W. G., 1968. Work at the Ditton Laboratory on the dormancy and sprouting of potatoes. *Am. Potato J.* 45: 1–11.
- Claver, F. K., 1960. Efectos del ácido giberélico y de la hidrazida maleica sobre la tuberización de la papa. *Phyton* 15: 29–35.

- Cornforth, J. W., Milborrow, B. V., Ryback, G. and Wareing, P. F., 1965. Identity of Sycamore 'Dormin' with Abcissin II. *Nature* 205: 1269-1270.
- Denny, F. E., 1945. Synergistic effects of three chemicals in the treatment of dormant potato tubers to hasten germination. *Contr. Boyce Thompson Inst. Pl. Res.* 14: 1-14.
- Doorenbos, J., 1958. Effect of gibberellic acid on sprouting of potatoes. *Neth. J. agric. Sci.* 6: 267-270.
- Emilsson, B., 1949. Studies on the rest period and dormant period in the potato tuber. *Acta agric. Suec.* 3: 189-284.
- Emilsson, B. and Lindblom, H., 1963. Physiological mechanisms concerned in sprout growth. In: *The growth of the potato*. Butterworth, London, pp. 45-62.
- Fischnich, O., Pätzold, C. und Krug, H., 1959. Entwicklungsbeeinflussung der Kartoffelplanze durch Gibberellin. *LandbForsch. Völkenrode* 9: 12-14.
- Gregory, L. E., 1965. Physiology of tuberization in plants (Tubers and tuberous roots). In: W. Ruhland, *Encyclopedia of plant physiology*. Springer, Berlin, vol. XV/1, pp. 1328-1354.
- Hayashi, F., Blumenthal-Goldschmidt, S. and Rappaport, L., 1962. Acid and neutral gibberellin-like substances in potato tubers. *Pl. Physiol.* 37: 774-780.
- Hiele, F. J. H. van, 1961. Unsprouted potato tubers treated with gibberellic acid (GA_3). *Eur. Potato J.* 4: 26-39.
- Kato, T. and Ito, H., 1961. Interrelations between gibberellin and dormancy of potato tuber. *Tōhoku J. agric. Res.* 12: 1-8.
- Lagarde, J., 1959. Influence comparée de l'éthylène chlorhydrine et de la gibberelline sur l'évolution des germes de pomme de terre (variété *Bintje*). *C. R. Acad. Sci. Paris* 248: 582-585.
- Lascarides, D. L., 1967. Shortening the dormant period of spring-grown seed potatoes for midsummer planting. *Eur. Potato J.* 10: 108-115.
- Lugt, C., Bodlaender, K. B. A. and Goodijk, G., 1964. Observations on the induction of second-growth in potato tubers. *Eur. Potato J.* 7: 219-227.
- Madec, P., 1963. Les développements les plus récents dans le domaine de la physiologie de la pomme de terre. *Proc. 2nd Trienn. Conf. E.A.P.R.*, pp. 36-59.
- Madec, P. et Perennec, P., 1962. Les relations entre l'induction de la tubérisation et la croissance chez la plante de pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). *Ann. Physiol. Vég.* 4: 5-84.
- Milthorpe, F. L. and Moorby, J., 1966. The growth of the potato. *Proc. 3rd. Trienn. Conf. E.A.P.R.*, pp. 51-70.
- Nitsch, J. P., 1962. Photoperiodic regulation of growth in woody plants. In: *Advances in horticultural science and their applications*. Vol. III. Pergamon, London, pp. 14-23.
- Okazawa, Y., 1959. Studies on the occurrence of natural gibberellin and its effects on the tuber formation of potato plants (in Japanese). *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 28: 129-133.
- Okazawa, Y., 1960. Studies on the relation between the tuber formation of potato and its natural gibberellin content. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan.* 29: 121-124.
- Perennec, P., 1966. Induction de la tubérisation et inhibition des bourgeons chez la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). *Bull. Soc. Franc. Physiol. Végét.* 12: 175-192.
- Perennec, P. et Madec, P., 1960. Influence du tubercule sur la croissance et le développement du germe de pomme de terre. *Annls Physiol. vég.* 2: 29-67.
- Phillips, I. D. J. and Wareing, P. F., 1959. Studies in dormancy of Sycamore. II. The effect of day-length on the natural growth-inhibitor content of the shoot. *J. Exper. Bot.* 10: 104-114.
- Rappaport, L., Lippert, L. F. and Timm, H., 1957. Sprouting, plant growth and tuber production as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. I. Breaking the rest period with gibberellic acid. *Am. Potato J.* 34: 254-260.
- Schulze, E., 1954. Mechanische Keimanregung. Schosserbildung und photoperiodisches Verhalten bei Kartoffeln. *Z. Acker-u. PflBau* 98: 385-422.
- Smith, O. E. and Rappaport, L., 1961. Endogenous gibberellins in resting and sprouting potato tubers. *Adv. Chem. Ser.* 28: 42-48.
- Thomas, T. H., Wareing, P. F. and Robinson, P. M., 1965. Action of the Sycamore 'Dormin' as a gibberellin antagonist. *Nature* 205: 1270-1272.

- Timm, H., Rappaport, L., Primer, P. and Smith, O.E., 1960. Sprouting, plant growth and tuber production as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. II. Effect of temperature and time of treatment with gibberellic acid. *Am. Potato J.* 37: 357-365.
- Timm, H., Rappaport, L., Bishop, J. C. and Hoyle, B. J., 1962. Sprouting, plant growth and tuber production as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. IV. Responses of dormant and sprouted seed potatoes to gibberellic acid. *Am. Potato J.* 39: 107-115.
- Tuan, D. Y. H. and Bonner, J., 1964. Dormancy associated with repression of genetic activity. *Pl. Physiol.* 39: 768-772.
- Wareing, P. F., 1956. Photoperiodism in woody plants. *A. Rev. Pl. Physiol.* 7: 191-214.