

LE ROLE RESPECTIF DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION DE LA POMME DE TERRE¹

P. MADEC et P. PERENNEC

Station d'Amélioration de la Pomme de Terre – Landerneau (France)

Résumé, Summary, Zusammenfassung, p. 44

TABLE DES MATIERES

1. INTRODUCTION

2. LES DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

A. *La tubérisation de la plante*

Les phases de la tubérisation

L'influence des facteurs du milieu

Le mécanisme physiologique de la tubérisation de la plante

B. *La tubérisation des germes*

La manifestation du phénomène et l'action du milieu

Le mécanisme physiologique de la tubérisation du germe

3. RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

A. *Action du tubercule-mère sur la tubérisation des plantes*

B. *Induction de la tubérisation des plantes par le tubercule-mère*

C. *Action conjuguée du feuillage et du tubercule-mère dans la tubérisation*

4. DISCUSSION

RÉSUMÉ, SUMMARY, ZUSAMMENFASSUNG

BIBLIOGRAPHIE

I INTRODUCTION

La tubérisation de la pomme de terre a fait l'objet de nombreux travaux. La plupart des auteurs ont surtout étudié la tubérisation de la plante sous ses divers aspects: les phases de la tubérisation, l'influence des facteurs du milieu et principalement la photopériode, la physiologie de la tubérisation.

Par contre la tubérisation des germes sous la seule dépendance du tubercule-mère n'a souvent été considérée que comme un aspect original, sinon anormal, de la tubérisation se réalisant sous l'action de conditions particulières. Or il ne faut pas oublier que si la plante de pomme de terre est normalement composée d'un feuillage et de parties souterraines, racines, stolons et tubercules, le tubercule-mère fait également partie de l'ensemble pendant un temps non négligeable.

¹) Reçu pour publication le 19 janvier 1959.

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

Dans de précédents travaux, les auteurs ont montré l'influence que peut avoir le tubercule-mère sur le comportement des plantes-filles et en particulier la tubérisation. Le présent article a pour but de mieux déterminer la part respective du feuillage et du tubercule-mère dans la formation des tubercules à la lumière de publications récentes et de nouvelles recherches.

2 LES DONNEES BIBLIOGRAPHIQUES

A La tubérisation de la plante

Les phases de la tubérisation. D'après les travaux de CLARK (1921), SMITH (1938), KRITHE (1946, 1955), DONCASTER et GREGORY (1948), YAMAMOTO et NODA (1950), MADEC et PERENNEC (1954) le cycle de végétation normal, c'est-à-dire se déroulant sous des conditions de milieu qui n'apportent pas de perturbations dans le développement de la plante, est le suivant: Les germes du plant mis en terre se transforment en croissant au dessus du sol en tiges feuillées. Les bourgeons axillaires aériens donnent des rameaux, les bourgeons souterrains des stolons.

Au bout d'un certain temps, variable suivant les variétés dans un même milieu, et pour une même variété suivant les conditions de milieu, les stolons se renflent à leur extrémité pour former les ébauches de tubercules. Cette initiation est brutale, et toutes les ébauches sont formées en un temps relativement court, souvent en une à deux semaines pour beaucoup de variétés, compte-tenu de la fluctuation entre plantes. Il en résulte que tous les tubercules ont pratiquement le même âge, quelle que soit leur grosseur. Les différences de grosseur proviennent d'un rythme différent de grossissement que certains auteurs, CLARK (1921), KRITHE (1946, 1955), PLAISTED (1957), ont relié à la position des stolons sur la tige et à celle des tubercules sur un même stolon.

La courbe de grossissement a la forme d'une sigmoïde, le ralentissement de faisant à l'approche de la maturité, quand les fanes commencent à jaunir. Un seul stade paraît bien défini, c'est celui de l'initiation des ébauches de tubercules ou stade de tubérisation, dont la durée est normalement très brève. Il détermine deux phases distinctes: avant une phase de croissance purement végétative dont la durée définit la précocité de tubérisation d'une variété (dans un milieu donné), et après une phase de grossissement qui dure jusqu'à la mort de la plante.

Il ne paraît pas possible de rattacher le stade de tubérisation à un stade morphologique quelconque des parties aériennes puisqu'il peut se produire avant, en même temps, ou après la floraison, et que la croissance des fanes peut se poursuivre plus ou moins au delà de ce stade. BALD (1946) a cherché de tels liens et établi un plan de croissance théorique de la pomme de terre dans lequel peuvent selon lui s'inscrire toutes les variétés, sans considération des conditions de milieu. Il distingue trois stades:

1. Croissance de la tige principale (27 noeuds) jusqu'à la différenciation de l'inflorescence terminale,
2. Croissance des axillaires, aériennes et souterraines. C'est au cours de ce stade que se fait la tubérisation, plus ou moins tôt suivant le coefficient variétal de répartition des métabolites entre les parties aériennes et les parties souterraines.

3. Stade de sénescence qui débute au moment où les fanes ont atteint leur taille maximum.

Les conclusions de TAYLOR (1953) portant sur 4 variétés sous les conditions anglaises s'inscrivent assez bien dans ce cadre.

S'il est vrai que sous des conditions identiques, ou très peu variables comme dans les expériences de TAYLOR et de BALD, une variété possède un type défini de développement dont elle ne s'écarte pas (et il n'y a aucune raison qu'elle le fasse), nous allons voir plus loin qu'il n'en est plus de même lorsque les conditions de milieu au cours de la végétation sont différentes, notamment la photopériode et la température, et que même les conditions de conservation des tubercules modifient le type de développement des plantes-filles.

L'influence des facteurs du milieu. Les nombreux travaux sur ce sujet ont déjà fait l'objet de mises au point : DRIVER et HAWKES (1943), KRUG (1957). Les auteurs sont dans l'ensemble d'accord en ce qui concerne les effets de la photopériode sur le développement végétatif.

Un jour long, en particulier au début de la végétation, augmente la croissance aérienne. Une température basse, probablement très inférieure à 15°C, peut annuler dans une large mesure l'effet d'un jour long, tandis qu'une température élevée accroît les différences de croissance entre les plantes de jour long et les plantes de jour court. Les jours longs favorisent corrélativement la croissance des stolons, qui sont plus nombreux, plus longs et branchus.

Les tubercules sont formés plus tôt en jours courts, et la maturité est plus précoce. *La production de tubercules par unité de surface foliaire est supérieure en jours courts*, mais les plantes qui atteignent un grand développement végétatif en jours longs peuvent donner un rendement final supérieur, la grande augmentation de surface foliaire balançant la diminution d'activité de la tubérisation. En jours courts, la grosseur des tubercules est plus uniforme et leur forme plus régulière. L'effet de la température sur la réponse à la longueur du jour est important. Une température relativement basse favorise la formation des tubercules même sous des photopériodes longues, alors qu'une température élevée est antagoniste de l'effet bienfaisant des jours courts sur la tubérisation.

Ces conclusions déjà anciennes (DRIVER et HAWKES (1943)) sont confirmées par les travaux de WASSINK et STOLWIJK (1953), POHJAKALLIO (1953-1957a, b), SCHULZE (1954) et GROSCH (1956) pour ce qui concerne l'action de la longueur du jour et par ceux de NODA et YAMAMOTO (1952) pour celle de la température.

Dans tout ce qui précède, la notion de jour court ou de jour long est prise dans son sens absolu, les jours courts étant de 12 h. et moins, les jours longs variant de 16 h à 18 h ou davantage. Aussi DRIVER et HAWKES (1943) considèrent qu'il existe dans l'espèce *S. tuberosum* des variétés de jours courts, de jours neutres et de jours longs : ... "Ainsi tandis que quelques variétés ne forment pas de tubercules en conditions de jours longs, d'autres les forment aussi bien ou même mieux en conditions de jours longs. Nos principales variétés forment leurs tubercules sous une longueur de jour

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

qui décline en automne, époque où les jours sont intermédiaires entre long et court, ou même approchent la longueur des jours courts. En conséquence, elles peuvent être classées comme variétés à jours neutres avec une tendance vers le type à jour court. Cependant la croissance prolifique réalisée pendant les jours longs de l'été suffit pour encourager au maximum la croissance des tubercules au moment où les jours deviennent plus courts. Nos variétés précoces semblent approcher de plus près le vrai type à jour long car elles forment et développent leurs tubercules également par jours longs..."

Cette opinion est vivement controversée par VAN DER PLANCK (1947) qui démontre que toutes les pommes de terre sont des plantes de jour court, étant donné, entre autres preuves, que leur efficacité physiologique (quantité de tubercules produite dans l'unité de temps par l'unité de feuillage) est maximum en jour court.

L'hypothèse de KOPETZ (1937) précise mieux cet aspect de la question. Pour KOPETZ et STEINECK (KOPETZ 1937 – KOPETZ et STEINECK 1954 – STEINECK 1956) la pomme de terre a une réaction de jour court pour la formation des tubercules, la limite entre long et court étant la longueur critique du jour. Au dessous de cette longueur critique, la tubérisation se fait normalement. Au dessus elle est freinée ou même inhibée. Chaque variété est caractérisée par sa longueur critique qui, pour certaines, peut atteindre 18 h ou même davantage.

Une variété qui possède cette longueur critique ne tubérifiera mal qu'en jours de plus de 18 h, de même qu'une variété dont la longueur critique n'est que de 12 h, tubérifiera mal en jours de plus de 12 h. Quelle que soit la longueur critique spécifique de la variété, le processus est le même, la tubérisation ne se faisant bien qu'au dessous de la longueur critique, et étant donc une réaction de jour court. Le terme "court" n'a plus un sens absolu, mais signifie "plus court que la longueur critique". Une plante à réaction de jour long réagirait seulement quand le jour est plus long que la longueur critique. Ce serait le cas de la pomme de terre pour la floraison (DRIVER et HAWKES 1943, KRUG 1957).

KOPETZ (1958) a résumé clairement l'action de la photopériode sur la pomme de terre:

Jours courts (= plus courts que la longueur critique)	Jours longs (= plus longs que la longueur critique)
faible développement végétatif stolons courts bonne tubérisation forme des tubercules typique de la variété calibrage régulier faible tendance à fleurir	fort développement végétatif stolons longs tubérisation freinée tubercules déformés mauvais calibrage forte tendance à fleurir

Toutes les données précédemment examinées peuvent s'inscrire dans ce tableau.

Le mécanisme physiologique de la tubérisation de la plante. S'il est important de connaître les effets du milieu sur la manifestation de la tubérisation, il l'est encore bien plus

d'en connaître le mode d'action. Les causes de la tubérisation de la pomme de terre ont fait l'objet de nombreuses théories. Les plus anciennes ne tiennent d'ailleurs aucun compte de l'action de milieu.

Pour BERNARD (1902) la tubérisation est causée par des relations symbiotiques entre la plante et un champignon à mycorhizes. Cette théorie est pratiquement abandonnée, l'un de ses plus ardents partisans, MAGROU (1943) ayant finalement reconnu à la suite de ses nombreux travaux que «... la pomme de terre cultivée, bien que généralement affranchie de la symbiose, continue à produire des tubercules...» La tubérisation de cultures aseptiques issues de graines lui font conclure que la formation des tubercules est causée par une concentration du suc cellulaire provoquée soit par les mycorhizes (lorsqu'il y en a), soit par la fourniture de sucres au milieu de culture, la photosynthèse etc. ...

Cette idée n'est pas nouvelle puisque VÖCHTING (1900) discute la possibilité que la formation des tubercules est causée par des substances spécifiques et est favorable à l'idée que la concentration des métabolites est le facteur déterminant. La même idée de la concentration des métabolites par la photosynthèse comme facteur causal est soutenue par WELLENSIEK (1929).

WERNER (1934) base ses résultats sur le rapport hydrates de carbone azote. Les facteurs qui élèvent ce rapport, tels les jours courts, les températures basses ou les faibles fournitures d'azote favorisent la tubérisation.

DRIVER et HAWKES (1943) ont discuté de l'action du milieu sur la physiologie de la plante: une respiration excessive due soit à des jours longs soit à une température élevée, réduit la quantité d'hydrates de carbone disponibles pour la migration vers les parties souterraines, d'où réduction de la croissance des tubercules. Ils estiment cependant que la nature physiologique exacte de l'effet photopériodique n'est pas encore établie et émettent l'hypothèse "... qu'il semblerait que le lieu de formation du stimulus photopériodique soit dans les feuilles et que le stimulus soit transmis aux points de croissance par une hormone spécifique..."

Mais il faut attendre les travaux de GREGORY (1956) pour voir la question se préciser. Il a établi, sur la variété *Kennebec*, que la formation des tubercules résulte d'un stimulus formé ou activé par des conditions spécifiques de température et de photopériode. Il semble y avoir une relation quantitative entre la durée de l'induction et le facteur inducteur de la tubérisation. Le stimulus demeure actif dans la plante pendant un certain temps sous des conditions non-inductives. Les expériences sur boutures, dont le noeud basal tubérise, montrent que le facteur d'initiation des tubercules n'est pas limité aux parties souterraines mais est présent dans toute la plante induite. Ce facteur est transmissible par la greffe et son mouvement est basipète de façon prédominante.

Par des cultures de noeuds *in vitro* GREGORY a montré de façon péremptoire que les sucres (saccharose) sont nécessaires au grossissement *visible* des tubercules, et que ce grossissement est proportionnel à la teneur en sucres du milieu de culture. Mais le fait que dans ces conditions les noeuds "induits" forment des tubercules et les noeuds non-induits des tiges axillaires (à la croissance desquelles les sucres sont aussi nécessaires)

prouve bien que les *sucres ne sont pas la cause de la tubérisation*, comme on l'a souvent cru jusque là, bien qu'ils soient nécessaires à la croissance des tubercules aussi bien qu'à celle des tiges. GREGORY formule l'opinion que le facteur inducteur de la tubérisation est du type hormonal. Les conditions inductives sont celles de jours courts (8 h) avec une température de jour de 20° et de nuit de 17°, les conditions non inductives sont des jours longs (16 h) à 20° constants.

Commentant ces expériences, WENT (1957) insiste sur l'importance de la température *nocturne* qui doit être inférieure à 20°, même avec des jours courts, pour que l'hormone de tubérisation puisse se former. A des températures nocturnes basses (10° à 14°) il se forme presque autant de tubercules de *Kennebec* en jours de 16 h qu'en jours de 8 h. L'antagonisme jour long – température basse reconnu depuis longtemps se trouve précisé en ce sens que ce sont les températures nocturnes auxquelles est soumis le feuillage, et non les parties souterraines, qui sont déterminantes. WENT pense que ce mécanisme explique pourquoi la tubérisation est bonne sous les longs jours d'été des régions tempérées, et seulement aux hautes altitudes sous les jours courts des tropiques.

Cependant, comme STEINECK (1958) l'a déjà souligné, rien n'autorise WENT à penser que toutes les variétés auront la même réponse que *Kennebec* à la température. Nous pouvons supposer, que, de même qu'il existe entre elles des différences pour la longueur critique, il peut exister entre elles quelque différence pour ce qu'on pourrait appeler, par analogie, la température critique.

Les expériences de CHAPMAN (1958) faites à une température constante de 20°C sur la variété *Bliss Triumph* semblent confirmer cette possibilité. Ses conclusions diffèrent peu de celles de GREGORY: formation en jours courts d'un stimulus inducteur de la tubérisation, transmissible par la greffe, se déplaçant vers la base de la tige et très peu latéralement, et présentant une relation quantitative avec la durée de l'induction. Ses observations sur le développement des fanes, des stolons, des tubercules et des racines en jours courts (9 h) et en jours longs (18 h) sont classiques. Pour lui ce sont les points de croissance active du feuillage qui élaborent le facteur de tubérisation, mais les données rapportées ne nous paraissent pas démonstratives.

Une constatation originale de CHAPMAN est qu'un retour à un état végétatif se produit si on a appliqué un nombre insuffisant de jours courts (14 cycles): il y a alors reprise de croissance des stolons, des tiges et des racines, et émission de repousses en stolons par les yeux des tubercules déjà formés. Cette repousse ne se produit pas quand l'induction a été suffisante (21 cycles) avant la remise des boutures en jours longs. Cette repousse peut également se produire quand on greffe des tiges de jours longs sur des porte-greffes de jours courts déjà tubérisés. Ceci infirme l'affirmation de GREGORY en vérité peu satisfaisante pour l'esprit, que l'induction est irréversible dans les boutures mais pas dans les plantes entières.

CHAPMAN estime que ses résultats jettent un doute sur la validité du concept du rapport hydrates de C/Azote comme cause primaire de l'initiation des tubercules, mais la démonstration faite par GREGORY est beaucoup plus probante, comme nous l'avons vu. Enfin, sans être parvenu à le mettre en évidence, CHAPMAN soupçonne, d'après

certaines observations sporadiques de tubérisation de germes, que le facteur inducteur pourrait être présent dans le tubercule-mère, mais qu'il serait inactivé ou dilué par une forte croissance végétative en jours longs.

B La tubérisation des germes

La manifestation du phénomène et l'action du milieu. Dans tout ce qui précède, la plante a été considérée comme uniquement constituée par les racines et la tige avec ses ramifications aériennes et souterraines. Sauf CHAPMAN qui y a fait allusion, on a constamment oublié que le tubercule-mère fait aussi partie de la plante-fille, au moins pendant un temps non négligeable.

Or les germes, tout en dépendant exclusivement du tubercule-mère, émettent des stolons qui à leur tour peuvent produire des tubercules-fils. Cette manifestation exige des conditions particulières assez rarement réalisées dans la pratique courante. C'est vraisemblablement pourquoi le phénomène est souvent passé inaperçu ou a fréquemment été considéré comme un accident.

Cependant il a été signalé par de nombreux auteurs, soit au cours de la conservation des tubercules, soit après la plantation en terre où la tubérisation du germe avant toute émission de tige feuillée constitue le boulage: VÖCHTING (1902), WELLENSIEK (1924a, b, 1929), OORTWIJN BOTJES (1927), HOGETOP (1930), ITO et KATO (1951), CLAVER (1951-1953), MADEC et PERENNEC (1955-1956), MADEC (1956), VAN SCHREVEN (1956), KRIJTHE (1958).

Tout comme chez la plante, l'initiation de tubercules par le germe est brutale, et la totalité des tubercules est formée en un temps relativement court. En réalité la tubérisation n'est pas la seule analogie du développement du germe avec celui de la plante feuillée. Les germes parviennent aussi naturellement à fleurir, et après avoir grossi leurs tubercules, ont une phase de maturité et de dessiccation analogues à celle des plantes.

CLAVER (1951-1953) est sans doute l'un des premiers à avoir considéré que la tubérisation des germes, ou "stade d'incubation" est un phénomène normal. Etudiant l'action de certains facteurs du milieu, il conclut que la lumière n'est pas nécessaire, mais peut avoir une action. C'est surtout la température qui agit: les températures les plus favorables se situeraient aux environs de 20°, les plus défavorables étant les températures basses. En réalité, si l'on prend les travaux de HOGETOP (1930) on voit que des températures aussi basses que 2° à 4° n'inhibent pas le phénomène, mais le ralentissent seulement au maximum.

MADEC et PERENNEC (1955) ont précisé le parallélisme entre l'évolution des germes et le développement des plantes. Ils ont montré que la rapidité de cette évolution est étroitement soumise aux conditions du milieu de conservation. Elle est notamment accélérée par l'humidité, la chaleur et l'obscurité, au moins après le départ de la germination. Le stade d'incubation est atteint d'autant plus tôt que la température de conservation a été plus élevée, au moins dans les limites étudiées de 2° à 20°. Dans un même milieu ce sont les germes des tubercules chronologiquement les plus âgés qui sont les premiers incubés.

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

La rapidité d'incubation sous des conditions données est un caractère variétal. *Eersteling*, *Bintje*, *Kerpondy* "incubent" vite, d'autres comme *Ackersegen* et *Flava* beaucoup plus lentement. Il n'existe pas de corrélation entre la rapidité d'incubation et la précocité des variétés.

CLAVER *et al.* (1954) ont signalé que l'égermage retarde la manifestation du phénomène, c'est-à-dire qu'un second germe tubérise plus tard qu'un premier germe, toutes conditions égales par ailleurs.

MADEC et PERENNEC (1955) l'ont également constaté et soulignent que l'égermage ne supprime pas l'incubation: les différences existant sous le rapport de l'évolution entre les premiers germes de deux lots d'une même variété se conservent entre les nouveaux germes de ces mêmes lots après un égermage simultané et une croissance des nouveaux germes dans un même milieu. Ceci indique que ce n'est pas seulement le germe en croissance qui évolue, mais l'ensemble du tubercule.

Approfondissant cet aspect de la question MADEC (1958) a vérifié que le siège de l'évolution sous l'action directe du milieu se trouve dans les "réserves" du tubercule-mère et que le germe ne fait que traduire de façon visible cet état d'évolution du tubercule dont il dépend.

Enfin il est bon de signaler que même sous des conditions de milieu optima, la durée de la phase d'incubation qui précède la tubérisation du germe est très longue par rapport à la rapidité de tubérisation d'une plante feuillée sous des conditions favorables: alors que l'une peut être obtenue en peu de semaines, l'autre exige toujours plusieurs mois à partir du début de la germination naturelle.

Le mécanisme physiologique de la tubérisation du germe. Le phénomène de la tubérisation des germes a été l'objet de presque autant de tentatives d'explication que celui des plantes normales. Reprenant les idées déjà exprimées par VÖCHTING (1900), WELLENSIEK (1924a, b, 1929) émet l'opinion que la tubérisation des germes est due, comme celle des plantes feuillées sous l'action de la photosynthèse, à la concentration des métabolites causée ici par la perte d'eau par les tubercules en cours de conservation, et notamment à la suite d'égermages. OORTWIJN BOTJES (1927) lui apporte un démenti en obtenant la tubérisation des derniers germes, après des égermages répétés de tubercules conservés à l'obscurité et constamment alimentés en eau. Pour lui la tubérisation est causée par la perte de matières albuminoïdes par les égermages successifs.

Aussi pour expliquer ce qu'il appelle "le cas d'OORTWIJN BOTJES" WELLENSIEK (1929) doit ajouter à sa théorie de la tubérisation causée par la perte d'eau, une possibilité de tubérisation par appauvrissement en une "certaine substance". MADEC (1956) a jeté un doute sur la validité de ces deux théories basées sur les égermages en montrant que ceux-ci ne sont nullement nécessaires pour obtenir la tubérisation.

VAN SCHREVEN (1956a) pense que la perte de substances de réserve par le tubercule favorise le boulage mais n'est pas nécessaire. En réalité, en examinant ses données, on s'aperçoit qu'il y a eu forte perte de substance au cours d'une conservation à température élevée et faible perte de substance après une conservation au froid. Dans les deux cas, il y a eu tubérisation des germes, mais beaucoup plus rapide chez les tuber-

cules préalablement conservés au chaud (ce qui s'explique très bien par le phénomène "d'incubation").

En partant de l'hypothèse qu'un appauvrissement en substances quelconques de réserve favorise la tubérisation des germes, VAN SCHREVEN (1956b, c, d, e) fait absorber toute une série de substances diverses aux tubercules-mères et observe la tubérisation de leurs germes à l'obscurité. Il trouve que la formation précoce de tubercules-fils est en corrélation avec un rapport hydrates de carbone solubles sur substances azotées solubles élevé dans les tubercules-mères et dans les germes, ce qui se produit chez les tubercules ayant été conservés à l'obscurité à une température assez élevée comparés à des tubercules conservés au froid. Néanmoins la fourniture de sucres (glucose, saccharose) retarde la tubérisation aussi bien que l'apport de substances azotées (asparagine, tyrosine, acide glutamique).

Les substances de croissance: l'acide 2-4 dichlorophénoxyacétique, les sels de soude de l'acide α -naphthalène-acétique et de l'acide β -indolacétique ne semblent pas avoir d'action très nette et leurs résultats varient avec la concentration. Dans l'ensemble elles paraissent augmenter la grosseur des tubercules, mais n'ont pas d'action significative sur la période d'initiation. De même les vitamines C et B₁ ne jouent pas sur la précocité de tubérisation et n'ont que des actions, variables suivant les concentrations, sur le nombre de tubercules formés.

Aucune des substances essayées n'est à notre avis responsable de l'initiation des tubercules en ce sens qu'aucune n'a significativement modifié les dates de tubérisation naturelles des tubercules conservés au froid et des tubercules conservés au chaud qui sont toujours dans ces expériences restés significativement très différents.

ITO et KATO (1951) à la suite de diverses expériences sur la formation de tubercules par les germes à l'obscurité pensent qu'une certaine substance qui migre du haut vers le bas induit physiologiquement la tubérisation. Ils estiment que cette substance pourrait être intimement liée à l'auxine, et serait probablement une sorte de précurseur d'auxine. Une chose est certaine: il y a une corrélation entre l'incubation ou vieillissement d'un tubercule, et la perte de dominance apicale du germe apical sur les latéraux (germes plus nombreux) et du bourgeon apical d'un germe sur les latéraux (stolons plus nombreux) (KAWAKAMI 1952, MADEC et PERENNEC 1955-1956, MADEC 1956-1958, KRITHE 1958). Mais il n'est pas certain, comme le prétendent ITO et KATO qu'il y ait un lien de cause à effet entre les deux phénomènes. On doit pourtant noter avec intérêt que c'est la première mention d'un facteur de nature hormonale comme cause possible de la tubérisation des germes.

MADEC (1958) cherchant à localiser la formation du stimulus inducteur de la tubérisation dans le tubercule-mère démontre à la suite de greffages et d'excisions d'yeux que les bourgeons des yeux n'ont aucun rôle dans le processus. Le (ou les) facteur actif est produit par des transformations chimiques dans les réserves du tubercule. Ces transformations internes sont indépendantes de la germination, puisqu'elles se produisent également chez des tubercules à germination inhibée par des antigermes ou par le froid. Elles sont donc causées par l'action directe du milieu sur les "réserves" au sens large; une température élevée les active, une température basse les ralentit

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

mais ne les inhibe pas. Le facteur qui détermine l'évolution des germes vers l'incubation est transmissible par la greffe. Il n'a pas été formulé d'hypothèse sur la nature de ce facteur.

Ces expériences apportent la preuve que la tubérisation peut très bien se produire sans qu'il y ait eu la moindre perte de substance par le tubercule-mère ou par les germes.

3 LES RESULTATS EXPERIMENTAUX

D'après les chapitres précédents il est aisé de voir le parallélisme entre la tubérisation des plantes et celle des germes. La similitude se manifeste non seulement dans l'expression des deux phénomènes mais aussi dans leur mécanisme causal. Chez les plantes, l'induction est commandée par un facteur hormonal synthétisé par le feuillage sous l'étroite dépendance des conditions de milieu.

Chez les germes l'induction est également commandée par un facteur élaboré par le tubercule influencé par le milieu, et il est permis de supposer, par analogie, que ce facteur peut être de même nature que celui du feuillage. On doit cependant rappeler une différence importante: la synthèse par le feuillage est normalement rapide, mais elle semble être toujours très lente dans le tubercule.

Nous allons maintenant essayer de voir, chez les plantes issues de tubercules, quelle peut être l'importance respective des deux types d'induction, et, pour commencer, mettre en évidence le rôle du tubercule-mère dans la tubérisation des plantes.

A Action du tubercule-mère sur la tubérisation des plantes

MADEC ET PERENNEC (1955) ont déjà relaté une expérience montrant que les germes les plus évolués au moment de la plantation donnent des plantes qui tubérisent plus tôt. Les travaux de BIRECKI et SZULC (1957) sur la "vernalisation" peuvent être rattachés au même processus.

En 1957 nous avons comparé la tubérisation au champ de plantes issues de tubercules ayant été différemment conservés et dont les germes avaient atteint au moment de la plantation des degrés d'évolution différents. Pour *Bintje* et *Ackersegen* nous disposons de 3 lots ayant été conservés pendant 114 jours, du 16/11/57 au 15/3/57, respectivement à: *a* 16°-18°; *b* 5°-10°; *c* 2°-4°.

Le 15/3/57 ces 3 lots sont égermés, et mis dans un même germoir pour subir dans les mêmes conditions une prégermination avant la plantation qui a lieu le 17 avril. Les levées des plantes ont été notées, et le début de la tubérisation a été suivi par des arrachages de 12 à 16 plantes tous les 3 à 4 jours. Le TABLEAU I donne les dates auxquelles 50 % des plantes ont levé et ont initié leur premier tubercule.

Le 18 mai, 24 tubercules de chaque lot *Bintje* et *Ackersegen* conservés depuis le 15 mars au germoir sont plantés sur de la vermiculite humide à l'obscurité, à une température de 15°. Les résultats de la tubérisation de leurs germes sont donnés par le TABLEAU I.

TABLEAU 1. Tubérisation des plantes et des germes après différents modes de conservation

Variétés	Lot	Température de conservation	Date de Levée ¹	Date de Tubérisation ²	Nombre de jours de la levée à la tubérisation	Avance de la tubérisation du lot ^a	Date d'incubation ³	Nb de jours pour l'incubation à l'obscurité	Avance de l'incubation du lot ^a
Varieties	Treatment	Storage temperature	Date of emergence ¹	Date of tuberisation ²	Number of days from emergence to tuberisation	Lead of tuberisation of treatment ^a	Incubation date ³	Number of days for incubation in the dark	Lead of incubation of treatment ^a
Sorten	Objekt	Lagerungstemperatur	Datum des Auf-laufens ¹	Aufgangsdatum der Knollenentwicklung ²	Anzahl Tage von Aufgängen bis zur Knollenentwicklung	Vorsprung im Aufgängen von Objekt ^a	Inkubationsdatum ³	Anzahl Tage der Inkubation im Dunkeln	Vorsprung in der Inkubation von Objekt ^a
Bintje	a	16-18°	4-5	10-5	6		20-5	2	
	b	5-10	4-5	17-5	13	7	30-5	12	10
	c	2-4	5-5	21-5	16	10	4-7	47	45
Ackersegen	a	16-18°	4-5	13-5	9		1-6	14	
	b	5-10	4-5	23-5	19	10	4-7	47	33
	c	2-4	6-5	27-5	21	12	13-7	56	42

¹ Date où 50% des plantes ont émergé au dessus du sol
Date on which 50% of the plants have emerged
Datum an dem 50% der Pflanzen aufgelaufen sind

² Date où 50% des plantes ont initié leur premier tubercule
Date on which 50% of the plants have initiated their first tuber
Datum an dem 50% der Pflanzen die erste Knollenanlage gebildet haben

³ Date où 50% des tubercules plantés sur de la vermiculite, avaient des germes tubérisés
Date on which 50% of the tubers planted in vermiculite have tuberized sprouts
Datum an dem 50% der Knollen, die in Vermiculit gepflanzt wurden, Sprosse mit Knollen aufweisen

TABLE 1. Tuberisation of plants and sprouts after various methods of storage

TABELLE 1. Knollenentwicklung von Pflanzen und Sprossen nach verschiedenen Lagerungsmethoden

Une expérience analogue portait simultanément sur *Etoile du Léon*, *Morgane* et *Viola*, pour lesquelles nous avons seulement un lot à 2°-4° et un lot à 16°-18° également du 16/11/56 au 15/3/57. Ces lots ont été ensuite conservé dans le même germeoir, égermés simultanément le 6 avril, puis prégermés jusqu'au 17 avril, date de la plantation au champ. Cette expérience est suivie comme la précédente à part que la mise à l'obscurité pour observation de la tubérisation des germes a eu lieu le 29 mai. Le TABLEAU 2 en donne les résultats.

On voit, d'après les TABLEAUX 1 et 2, que pour toutes les variétés le stade d'incubation (ou tubérisation des germes) est atteint d'autant plus tôt que la température de conservation préalable a été élevée. On peut considérer que cette incubation est rapide

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

TABLEAU 2. Tubérisation des plantes et des germes après différents modes de conservation

Variétés	Lot	Température de conservation	Date de levée ¹	Date de Tubérisation ²	Nombre de jours de la levée à la tubérisation	Avance de la tubérisation du lot ^a	Date d'incubation ³	Nb de jours pour l'incubation à l'obscurité	Avance de l'incubation du lot ^a
Varieties	Treatment	Storage temperature	Date of emergence ¹	Date of tuberisation ²	Number of days from emergence to tuberisation	Lead of tuberisation of treatment ^a	Incubation date ³	Number of days for incubation in the dark	Lead of incubation of treatment ^a
Sorten	Objekt	Lagerungstemperatur	Datum des Auflaufens ¹	Anfangsdatum der Knollenentwicklung ²	Anzahl Tage von Auflaufen bis zur Knollenentwicklung	Vorsprung im Aufgehen von Objekt ^a	Inkubationsdatum ³	Anzahl Tage der Inkubation im Dunkeln	Vorsprung im Inkubation von Objekt ^a
Morgane	a	16-18	11-5	4-5	-7		3-6	5	
	c	2-4	11-5	27-5	16	23	16-7	48	43
Viola	a	16-18	17-5	8-5	-9		5-6	7	
	c	2-4	11-5	1-6	21	24	16-7	48	41
Etoile du Léon	a	16-18	14-5	3-6	20		22-7	54	
	c	2-4	14-5	3-6	20	0	1-8	64	10

¹ Date où 50% des plantes ont émergé au dessus du sol

*Date on which 50% of the plants have emerged
Datum an dem 50% der Pflanzen aufgelaufen sind*

² Date où 50% des plantes ont initié leur premier tubercule

*Date on which 50% of the plants have initiated their first tuber
Datum an dem 50% der Pflanzen die erste Knollenanlage gebildet haben*

³ Date où 50% des tubercules plantés sur de la vermiculite, avaient des germes tubérisés

*Date on which 50% of the tubers planted in vermiculite, avaient des germes tubérisés
Datum an dem 50% der Knollen, die in Vermiculit gepflanzt wurden, Sprosse mit Knollen aufweisen*

TABLE 2. Tuberisation of plants and sprouts after various methods of storage

TABELLE 2. Knollenentwicklung von Pflanzen und Sprossen nach verschiedenen Lagerungsmethoden

chez *Bintje*, *Viola* et *Morgane* et notablement plus lente chez *Ackersegen* et surtout *Etoile du Léon*. Ceci montre que l'action de la température, au moment où elle a été appliquée, est différente suivant les variétés et qu'il n'existe pas de corrélation entre la précocité d'une variété et la rapidité d'incubation de ses tubercules, puisque *Etoile du Léon* a la même précocité que *Bintje* et *Morgane*. Les écarts entre le lot 2^o-4^o et le lot 16^o-18^o sont importants chez *Bintje*, *Viola*, *Morgane* et *Ackersegen*, et faible chez *Etoile du Léon*. Au moment de la plantation il existait les mêmes différences dans l'état d'évolution de leur germes, puisque les traitements causes de ces différences ont été appliqués antérieurement, au cours de la conservation.

En ce qui concerne les plantes, on doit mentionner tout d'abord que les levées sont simultanées chez une même variété, quel qu'ait été le traitement préalable, sauf chez *Viola* pour laquelle le lot conservé au chaud marque un retard dû à la sénilité de ses germes. Chez *Etoile du Léon*, pour laquelle la différence d'évolution causée par la conservation est très faible, la tubérisation est simultanée dans les 2 lots. Mais chez toutes les autres la tubérisation des plantes présente des différences de même sens, mais plus faibles, que celles qui ont été induites par les traitements dans la tubérisation des germes.

Pour les lots 2°-4° la tubérisation des plantes est beaucoup plus rapide que celle des germes, ce qui rend compte dans une certaine mesure que les écarts entre traitements soient plus faibles pour les plantes que pour les germes. Bien qu'affaiblies ces différences sont encore aussi fortes qu'entre variétés différentes. Elles démontrent nettement l'action de l'évolution interne préalable des tubercules-mères sur le développement des plantes-filles qui ne sont, strictement parlant, que la continuation des germes, morphologiquement et physiologiquement.

Chez *Viola* et *Morgane* la tubérisation du lot conservé au chaud a d'ailleurs précédé la levée, et nous avons pu vérifier que les tubercules ainsi formés sous la seule action de l'induction par le tubercule-mère continuent à grossir sous l'influence du feuillage, aussi bien que ceux qui, dans les autres lots ou les autres variétés, se sont formés seulement après la levée. Chez ces deux variétés on a eu une proportion importante de non-levées, ou boulages vrais: 33 % chez *Morgane* et 45 % chez *Viola*. Si chez *Etoile du Léon* on n'a pas noté de différences dans l'initiation des tubercules, c'est que les 2 lots différaient très peu dans leur évolution et que leur tubérisation a dû se faire essentiellement sous l'action de l'induction par le feuillage.

De cette expérience nous pouvons conclure que le tubercule-mère a une action sensible sur la tubérisation: plus il a atteint un degré avancé d'évolution au moment de la plantation, plus la tubérisation des plantes-filles est précoce. Ceci paraît indiquer qu'une induction partielle est causée par le tubercule-mère avant la plantation et qu'elle s'ajoute à celle du feuillage qui agit après la levée, hâtant ainsi la tubérisation.

B Induction de la tubérisation des plantes par le tubercule-mère

L'expérience précédente ne fournit aucune indication sur le rôle possible du tubercule-mère après la levée et l'entrée en activité du feuillage. Les travaux ci-dessous permettent de le mettre en évidence.

Pour certains objectifs expérimentaux qui n'entrent d'ailleurs pas dans le cadre de cette étude, nous avons eu l'occasion en 1956 d'opérer des greffages de tomate sur pomme de terre et constaté que le feuillage de tomate entretenait parfaitement le grossissement des tubercules de la souche pomme de terre, ce qui n'a rien d'extraordinaire en soi.

L'année suivante on refait la même opération, mais en prenant soin d'utiliser des tubercules de *Bintje* peu évolués (conservés à 2°-4° jusqu'en fin mars, puis prégermés) et d'opérer le greffage très tôt: des morceaux de tubercules de 15 à 20 gr, à un seul

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

germe sont plantés en pots en serre, en laissant émerger l'extrémité du germe; la croissance est très rapide et les greffages peuvent avoir lieu dès le 10 mai. On prend soin bien entendu de supprimer tout feuillage de pomme de terre au dessous de l'union. Les témoins sont constitués par des homogreffes *Bintje* sur *Bintje* traitées simultanément. Le 25 mai un sondage montre une plante tubérisée, sur 4 examinées, chez le témoin et aucune chez les hétérogreffes. Cependant à la récolte en septembre il y a une assez bonne production chez ces dernières: en moyenne 77 gr par rapport à 120 gr chez les témoins.

L'hypothèse que le feuillage de tomate pouvait induire la tubérisation tout comme celui de la pomme de terre, et pas seulement l'entretenir une fois qu'elle était préalablement induite, paraissait bien improbable. Il restait deux suppositions beaucoup plus vraisemblables: l'induction avait été provoquée par le tubercule-mère et le feuillage de tomate avait assuré le seul grossissement, ou bien la courte existence (10 jours) du feuillage pomme de terre avant le greffage avait assuré l'induction. Un fait semblait plaider en faveur de cette dernière: quelques plantes dont on avait retiré le tubercule-mère au moment du greffage de tomate étaient également parvenues à tubériser, très faiblement il est vrai. Cependant on doit signaler que les plantes greffées avec la tomate émettent des stolons abondants qui ressortent du sol en pousses feuillées. Bien qu'on les eût enlevées au moins une fois par semaine, il n'est pas impossible qu'elles aient contribué largement à l'induction de la tubérisation.

L'expérience a été refaite plus rigoureusement en 1958, en prenant soin notamment de sectionner tous les 2 à 3 jours les stolons à fleur de terre susceptibles de donner des pousses feuillées. On procède comme l'année précédente, sur des *Bintje* conservées au froid jusqu'en fin mars. On les plante le 30 avril et on fait les greffages le 12 mai, à environ 5 cm au dessus du sol, en supprimant tout feuillage de pomme de terre. Pour simplifier nous désignerons dans la suite les hétérogreffes par "Tomate" et les homogreffes témoins par *Bintje*.

Quinze jours après le greffage on bouture dans de la vermiculite 8 plantes de chaque série sectionnées juste au-dessus du tubercule-mère. A ce moment aucune plante n'a tubérisé, pas plus dans les témoins que les "tomates". Il est important de signaler qu'à cette date également les tubercules-mères sont encore turgescents et fermes.

Un second bouturage de 7 plantes par série est fait le 18 juin. Les plantes sont alors très fortes et on n'en conserve que des boutures basales portant 4 feuilles développées au-dessus du bourrelet de greffe, aussi bien chez les *Bintje* que chez les "Tomates". L'examen de la souche le 18 juin montre chez *Bintje* 6 plantes à tubercules nettement différenciés de 1 cm à 3 cm de diamètre, et 1 plante qui n'a que des ébauches. Chez les "tomates" 2 plantes ont des tubercules de 0,5 cm, 1 plante a des ébauches et 4 n'ont que des stolons de 4 à 5 cm sans ébauches notables. A cette date tous les tubercules-mères, dans les 2 séries, sont complètement liquéfiés ou vidés. Le TABLEAU 3 donne les résultats de l'examen périodique de ces boutures.

La première chose remarquable est que les Tomates et les *Bintje* diffèrent nettement dans les boutures du 27-5 et pas du tout dans celles du 18-6 pour l'initiation de la

TABLEAU 3. Tubérisation comparée de boutures de greffes Tomato/Bintje et Bintje/Bintje (nombre total tubérisé à chaque examen)

Date du bouturage ¹	Traitement Treatment Behandlung	Dates d'examen - Observation dates Beobachtungsdaten						Total des plantes examinées ²
		2-6	6-6	21-6	27-6	11-7	18-7	
27-5	Bintje/Bintje	2	5	6	6	8		8
	Tomato/Bintje		1			2	3	8
18-6	Bintje/Bintje				5	7		7
	Tomato/Bintje				3	7		7

¹ Date of grafting - Pfropfungsdatum

² Total of plants observed - Total der beobachteten Pflanzen

TABLE 3. Comparison of tuberisation between grafts Tomato/Bintje and Bintje/Bintje (total number of tuberized plants on each observation date)

TABELLE 3. Vergleich der Knollenentwicklung von Pfropfungen Tomato/Bintje und Bintje/Bintje (Gesamtanzahl Pflanzen mit Knollenentwicklung je Beobachtungstag)



tubérisation. On doit signaler que dès le 2 juin 3 des boutures "Tomato" du 27-5 montrent un allongement en stolon du bourgeon basal et que ce sont ces 3 seules boutures qui tubérisent dans cette série. Les 5 autres, qui sont restées vivantes jusqu'en décembre n'ont jamais tubérisé, ni formé de ramifications en stolons. La FIGURE I montre l'une de ces boutures le 10 Novembre, soit 5 mois après le greffage.

FIG. 1. Bouture de greffe Tomato Bintje non tubérisée, photographiée 5 mois après le greffage

FIG. 1. Graft Tomato/Bintje not tuberized, pictured 5 months after grafting

ABB. 1. Pfropfung Tomato/Bintje ohne Knollenentwicklung, fotografiert 5 Monate nach dem Pfropfen

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

Leur non-tubérisation ne peut être attribuée à une déficience quelconque ou à un mauvais état des bourgeons de leur souche pomme de terre, voire à leur disparition; en effet nous avons déjà pu constater, dans des cas de greffes pomme de terre sur pomme de terre, que quand tel est le cas, les boutures, si elles ne peuvent émettre de stolons ni former de tubercules normaux, parviennent cependant à tubériser à la base de la tige et sur la section sous forme de cals bourrés d'amidon, du même type que ceux décrits par LAUER et KRANTZ (1957).

Il ya bien eu, chez ces 5 boutures de "Tomate", incapacité à tubériser. Nous avons essayé de leur restituer cette capacité en les surgreffant en Novembre avec des sommets de pomme de terre. Malheureusement ces greffes, opérées trop tard sur des tiges de tomate trop lignifiées, n'ont pas été réussies.

La première conclusion de cette non-tubérisation est que le feuillage de tomate est incapable d'induire l'initiation des tubercules de pomme de terre. Il peut seulement faire apparaître les ébauches et entretenir leur grossissement par la suite s'il y a eu induction préalable de la souche "pomme de terre" comme le montrent les cas de boutures "Tomate" tubérisés du 27-5 et celles du 18-6.

Ici l'apport de produits de la photosynthèse par le feuillage de tomate a permis à la tubérisation de se manifester parce que le tissu pomme de terre était par avance apte à tubériser, c'est-à-dire induit. Comment s'est faite cette induction préalable chez ces boutures?

Celle des 3 boutures du 27-5 aurait pu se faire sous l'action très brève du feuillage pomme de terre avant le greffage, avec ou sans l'action conjuguée du tubercule-mère. Si tel était le cas, on devrait trouver également des boutures non tubérisantes dans la série du 18-6, puisque tous les greffages ont été faits le même jour. Or toutes celles-ci tubérisent normalement, et aussi vite que les "Bintje". Ceci indique que l'induction s'est faite chez elles sous l'action prolongée du tubercule-mère. On a d'ailleurs souligné qu'au moment du bouturage le tubercule-mère leur avait transmis la totalité de son contenu, dans lequel se trouve donc un facteur spécifique qui rend la tubérisation possible, et que le feuillage de tomate est incapable de synthétiser.

Quant aux 3 boutures tubérisées du 27-5 on doit admettre soit que cette fourniture par le tubercule-mère a été plus rapide, soit que leurs tubercules-mères étaient plus riches en ce facteur, c'est-à-dire plus "incubés".

Un fait mérite d'être signalé pour les tubercules obtenus sur les "tomates" conservées en terre et qui ne s'est pas produit chez les témoins *Bintje*, tant en 1957 qu'en 1958. C'est l'émission par les yeux apicaux des premiers tubercules formés de repousses stoloniformes dont plusieurs ont ultérieurement donné de nouveaux tubercules.

Si on prend les conclusions de CHAPMAN (1958) ceci indique que l'induction par le tubercule-mère n'a pas été suffisamment forte pour atteindre l'irréversibilité, et qu'un retour à un état végétatif s'est produit à un moment donné. Le fait que les repousses en stolons ont à leur tour tubérisé peut être attribué au fait que plusieurs ont donné des pousses aériennes feuillées qu'on n'a plus pris soin de supprimer en fin d'expérience (juillet-août). La FIGURE 2 montre une de ces plantes en octobre 1958.

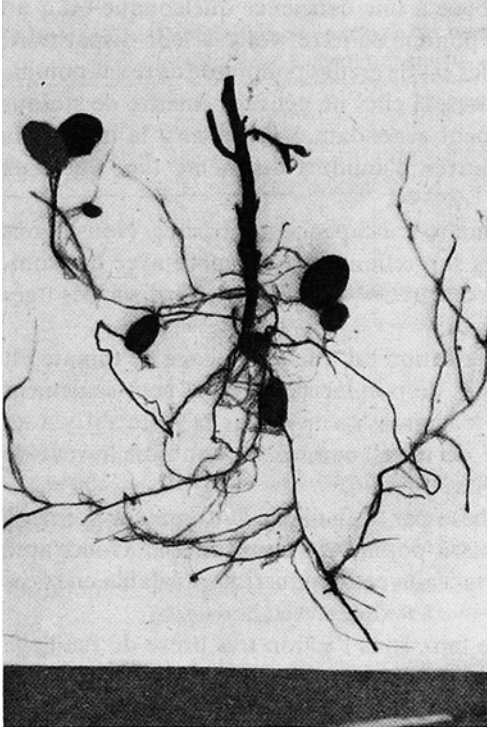


FIG. 2.
Repousse de stolons sur une plante Tomate/
Bintje (Noter à gauche la pousse feuillée avec
jeune tubercule)

FIG. 2.
*Renewed growth of stolons of a Tomato/Bintje
plant (at left a leafy shoot with young tuber)*

ABB. 2.
*Erneuertes Wachstum von Stolonen einer To-
mate/Bintje Pflanze (links oben beblätterter
Spross mit junger Knolle)*

Cette expérience montre bien que le tubercule-mère peut, après la plantation, induire à lui seul la tubérisation lorsqu'il se trouve en présence d'un feuillage incapable de la déclencher, ce qui peut très bien se produire avec un feuillage de pomme de terre totalement inhibé par certaines conditions de milieu. Il est donc permis de supposer que même en présence d'un feuillage non complètement inhibé son rôle puisse ne pas être négligeable. Les expériences suivantes vont en fournir quelques indications.

C *L'action conjuguée du feuillage et du tubercule-mère dans la tubérisation*

Nous avons pensé qu'on devait pouvoir la déterminer en comparant la tubérisation de plantes entières et de plantes privées de leur tubercule-mère.

Une expérience préliminaire est mise en route le 2 janvier 1957 en plantant en serre dans du terreau riche 18 tubercules de *Bintje* jusque-là conservés à 5°-8°. Les germes ont en moyenne 1 cm, les tubercules sont peu évolués. La serre est éclairée naturellement et sa température varie de 15° à 20°. Dès la levée, le 11 Janvier, on supprime les tubercules-mères de la moitié des plantes. L'initiation des tubercules est notée périodiquement. On compte comme initiée toute plante présentant au moins une ébauche de tubercule. Le TABLEAU 4 donne le résultat de ces examens ainsi que la hauteur moyenne des plantes à la fin de l'examen.

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

TABLEAU 4. Comparaison de plantes avec et sans tubercule-mère

Traitement Treatment Behandlung	Nombre de plantes tubérisées Number of plants tuberized Anzahl von Pflanzen mit Knollenentwicklung				Hauteur moyenne le 11-2 Mean height on Febr. 11 Durchschnittliche Höhe am 11.2
	11-1	29-1	4-2	11-2	
Plantes entières <i>Whole plants-ganze Pflanzen</i>		2	7	9	22,3 cm
Plantes privées du tubercule-mère <i>Plants separated from mother tuber Pflanzen von der Mutterknolle getrennt</i>		0	7	9	2,0 cm

TABLE 4. Comparison of whole plants and plants without mother tuber

TABELLE 4. Vergleich von Pflanzen mit und ohne Mutterknolle

Dans les 2 lots la tubérisation est simultanée, et d'ailleurs très rapide. Le tubercule-mère n'a aucune action après la plantation sur le déclenchement de la tubérisation. Il agit par contre très fortement sur la croissance des plantes, comme il est normal. La FIGURE 3 montre le contraste entre ces plantes, un mois après l'initiation des tubercules. On notera en particulier les grandes différences dans la vigueur du feuillage et celle des racines.

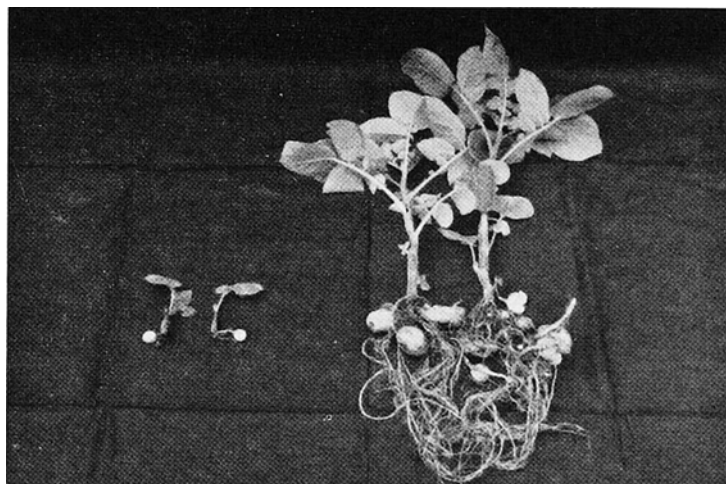


FIG. 3. Plantes privées du tubercule-mère dès la levée (à gauche) et témoins (à droite), un mois après le début de la tubérisation

FIG. 3. Plants separated from mother tuber after emergence (left) and control plants (right), one month after initiation of the tubers

ABB. 3. Pflanzen von der Mutterknolle getrennt nach dem Auflaufen (links) und Kontrollpflanzen (rechts), ein Monat nach dem Beginn der Knollenentwicklung

Une nouvelle plantation de *Bintje*, issues de la même conservation et portant des germes de 1 cm à 1,5 cm est faite le 30 janvier dans les mêmes conditions. Dès la levée, le 11 février, on enlève les tubercules-mères de 10 plantes (série a). 10 autres plantes subissent la même opération le 16 février (série b), le témoin (série c) conservant son tubercule-mère. On a suivi la croissance jusqu'au 2 mars. Le TABLEAU 5 donne la hauteur moyenne de chaque série à cette date, ainsi que les nombres de plantes tubérisées à chaque examen. Ces résultats confirment qu'à cette époque de l'année l'initiation des tubercules n'est pas influencée par le tubercule-mère après la plantation. Elle se fait donc uniquement sous l'action du feuillage, quel que soit le volume de celui-ci. Par contre l'influence du tubercule est considérable sur la vigueur aérienne et racinaire, dont la dépression est d'autant plus marquée que le tubercule a été supprimé tôt.

TABLEAU 5. Comparaison de plantes avec et sans tubercule-mère

Traitement Treatment Behandlung	Nombre de plantes tubérisées aux dates successives Number of tuberized plants on successive dates Anzahl Pflanzen mit Knollenentwicklung an aufeinanderfolgenden Daten					Hauteur moyenne le 2-3 Mean height on March 2 Durchschnittliche Höhe am 2.3
	16-2	23-2	2-3	6-3	12-3	
a Tubercule enlevé le 11-2 . . . <i>Mother tuber detached Febr. 11</i> (= emergence date) <i>Mutterknolle entfernt am 11.2</i> (= <i>Auflaufdatum</i>)		1	9	9	10	4,3 cm
b Tubercule enlevé le 16-2 . . . <i>Mother tuber detached Febr. 16</i> <i>Mutterknolle entfernt am 16.2</i>		2	9	10		9,9 cm
c Témoins <i>Control plants</i> <i>Kontrollpflanzen</i>		1	8	9	10	23,2 cm

TABLE 5. Comparison of whole plants and of plants without mother tuber

TABELLE 5. Vergleich von Pflanzen mit und ohne Mutterknolle

Ce qu'il faut retenir, c'est qu'un feuillage réduit a une aussi grande activité inductrice qu'un feuillage vigoureux sous les mêmes conditions. D'autre part il a été montré (MADEC, 1956-1958) qu'un germe détaché du tubercule-mère poursuit l'évolution qu'il avait atteinte sur le tubercule-mère avant la séparation. En partant de cela, nous avons modifié en 1958 la méthode de travail en plantant dans de la vermiculite, d'une part des germes portés par le tubercule, d'autre part des germes identiques détachés du tubercule au moment de la plantation. La vermiculite facilite les examens successifs de la tubérisation.

Une plantation a lieu le 28 mars en serre avec quatre variétés *Sirtema*, *Bintje*, *Mi-*

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

reille et *Ackersegen* après conservation à 5°-8°. Le TABLEAU 6 donne la tubérisation respective des germes seuls et des germes plus tubercules-mères, ainsi que le nombre de jours après plantation au bout duquel 50 % des plantes ont initié leur premier tubercule. Nous n'insistons pas sur les différences de vigueur qui sont analogues à celles notées plus haut en 1957.

TABLEAU 6. Action du tubercule-mère sur la tubérisation. (G = germes seuls, G + T = germes plus tubercule-mère). Plantation le 28-3

Variétés Varieties Sorten	Traitement Treatment Behandlung	Nombre de plantes tubérisées aux dates successives Number of tuberized plants on successive dates Anzahl Pflanzen mit Knollenentwicklung an aufeinanderfolgenden Daten							Total examine ¹	Nombre de jours pour 50 % de tu- bérisation ²
		22-4	28-4	2-5	7-5	12-5	20-5	28-5		
Bintje	G	4	16	18					18	29
	G+T	6	13	14					14	26
Mireille	G	2	14	16	18				18	29
	G+T	2	8	12	14				14	29
Sirtema	G	1	15	17	18				18	29
	G+T	6	9	13					13	26
Acker- segen	G							12	18	51
	G+T					1	11	14	14	48

¹ Total of plants observed - Total der beobachteten Pflanzen

² Number of days to 50% of plants tuberized - Anzahl Tage bis 50% der Pflanzen Knollenentwicklung zeigen

TABLE 6. Effect of mother tuber on tuberisation (G = sprouts only, G + T = sprouts plus mother tuber). Planted March 28

TABELLE 6. Einfluss der Mutterknolle auf die Knollenentwicklung (G = nur Sprosse, G + T = Sprosse mit Mutterknolle). Gepflanzt am 28. März

Dans aucun cas l'action du tubercule-mère n'excède 3 jours, ce qui peut être considéré comme négligeable. C'est dire que pour ces variétés, à cette époque de l'année, la tubérisation peut être pratiquement attribuée à la seule action du feuillage. Cette action est rapide chez *Bintje*, *Sirtema* et *Mireille* et considérablement plus lente chez *Ackersegen*.

Le 13/5/58, les mêmes variétés sont plantées de la même manière. Il s'agit cette fois de lots conservés à 2°-4° jusqu'au 15 mars, et dont tous les germes ont poussé simultanément dans un même germoir après un égermage du 20 mars. Le TABLEAU 7 donne les résultats de leur tubérisation, ainsi que la rapidité de leur incubation à l'obscurité à 15°.

La comparaison *Sirtema*-*Ackersegen* est intéressante en ce sens que leur incubation est également lente, c'est-à-dire que leur tubercule ne synthétise que lentement le

TABLEAU 7. Action du tubercule-mère sur la tubérisation (G = germes seuls, G + T = germes + tubercules). Plantation le 13-5

Variétés Varieties Sorten	Traite- ment Treatment Behand- lung	Nombre de plantes tubérisées aux dates successives Number of tuberized plants on successive dates Anzahl Pflanzen mit Knollenentwicklung an aufeinanderfolgenden Daten								Total examine ¹	Nb de jours pour 50% de tubérisation ²	Nb de jours pour incubation à l'obscu- rite ^{3, 4}
		6-6	13-6	19-6	27-6	5-7	12-7	18-7	26-7			
Bintje	G		7	16	18					18	32	38
	G+T	6	18							18	25	
Mireille	G		4	11	18					18	35	56
	G+T		14	21						21	30	
Sirtema	G		3	18						18	34	67
	G+T	1	9	21						21	32	
Acker- segen	G				1	3	4	13	18	18	63	64
	G+T				6	17	21			21	48	

¹ Total of plants observed - Total der beobachteten Pflanzen² Number of days to 50% of plants tuberized - Anzahl Tage bis 50% der Pflanzen Knollenentwicklung zeigen³ Number of days for incubation in the dark - Anzahl Tage für die Inkubation im Dunkeln⁴ Voir Tableau 1, note 3 - See Table 1, note 3 - Siehe Tabelle 1, Fußnote 3

TABLE 7. Effect of mother tuber on tuberisation (G = sprouts only, G+T = sprouts plus mother tuber). Planted May 13

TABELLE 7. Einfluss der Mutterknolle auf die Knollenentwicklung (G = nur Sprosse, G+T = Sprosse mit Mutterknolle). Pflanzung am 13. Mai

stimulus de tubérisation. Par contre *Sirtema* tubérise vite sous l'action du seul feuillage et *Ackersegen* très lentement (en fait elle ne tubérise même bien que quand les jours ont déjà raccourci en juillet).

La tubérisation de *Sirtema* est aussi rapide en l'absence du tubercule-mère qu'en sa présence; c'est dire que pratiquement sa tubérisation est induite par le seul feuillage. Chez *Ackersegen* par contre elle est considérablement hâtée par la présence du tubercule-mère qui l'avance de 15 jours. Ici l'induction par le tubercule s'est ajoutée de manière sensible à celle du feuillage.

De ceci, et d'après les données bibliographiques vues au début, nous pouvons conclure que dans les conditions de jours longs où cette expérience a été réalisée, le feuillage de *Sirtema* conserve une grande rapidité de synthèse de l'"hormone" inductrice de la tubérisation. Vu sa lenteur d'incubation, la synthèse du facteur inducteur par le tubercule est faible, et est pratiquement négligeable auprès de celle du feuillage, d'où prédominance de l'action de ce dernier. Chez *Ackersegen* sous ces mêmes conditions, la synthèse par le feuillage est lente, et l'action du tubercule, tout en étant également lente, devient sensible et la tubérisation est hâtée par l'action conjuguée des deux organes.

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

On peut concevoir en partant de cette comparaison, les diverses combinaisons qui peuvent se produire:

- Synthèse – forte par le feuillage.
 - faible par le tubercule: action négligeable de ce dernier. Cas *Sirtema* (et de toutes les variétés pour la plantation du 28 mars).
- Synthèse – forte par le feuillage.
 - assez forte par le tubercule: action légère du tubercule. Cas *Bintje* et *Mireille*.
- Synthèse – faible par le feuillage.
 - faible par le tubercule: action assez marquée du tubercule. Cas *Ackersegen*.
- Synthèse – faible par le feuillage.
 - forte par le tubercule: action très marquée du tubercule. Nous n'avons pas de variété de ce type dans l'expérience. Il semble que ce soit le cas de *Kerpondy* en jours longs.

Pour le moment il ne s'agit que de conclusions encore sommaires d'une méthode d'expérimentation assez grossière. Elles laissent cependant pressentir l'importance respective du feuillage et du tubercule-mère dans le déclenchement de la tubérisation. On sait que pour une même variété l'activité du feuillage est très variable suivant les conditions de photopériode et de température, et donc la part imputable au tubercule dans l'induction pourra être très variable d'une condition à l'autre pour une même variété.

Ces premières déductions attirent l'attention sur la complexité que peut revêtir le phénomène de la tubérisation et sur la nécessité d'études approfondies suivant de nouvelles voies.

4 DISCUSSION

Nous ne nous sommes attachés dans ce travail qu'au déclenchement de la tubérisation ou initiation des ébauches de tubercules, à l'exclusion du grossissement proprement dit qui constitue, comme plusieurs auteurs l'ont signalé et comme nous l'avons indiqué au début de cet article, une phase distincte dont on peut penser que le mécanisme n'est pas forcément le même que celui de l'induction. Les deux sont également importants pour la formation du rendement, mais le stade d'initiation est fondamental puisqu'il conditionne toute la suite du développement.

A part l'année de son semis la plante de pomme de terre est normalement toujours issue d'un tubercule qui lui reste lié jusqu'à l'épuisement complet de ses réserves. Nous avons vu dans le cas particulier des greffes de tomate sur pomme de terre que cette migration entraîne dans la plante un facteur inducteur de la tubérisation qui rend capable de tubériser des plantes dont le feuillage ne pouvait assurer l'induction. D'autre part cette élaboration par le tubercule-mère d'un facteur de tubérisation est un phénomène normal de l'évolution des tubercules que l'inhibition la plus totale de la germination par le froid ou les substances antigermes courantes n'empêche pas de se produire, à plus ou moins longue échéance.

Des preuves ont été apportées de l'action plus ou moins marquée de l'apport du facteur inducteur par le tubercule-mère sur la tubérisation des plantes-filles. Cette

action peut être minime et presque nulle dans des conditions où l'activité inductrice du feuillage est forte et où le tubercule est relativement jeune au moment de la plantation. Elle est d'autant plus marquée que le tubercule est avancé dans son évolution, ou que celle-ci est rapide, et que l'activité du feuillage est fortement ou totalement inhibée par les conditions de milieu.

Il n'est donc pas possible de définir d'une manière rigide les rôles respectifs du tubercule-mère et du feuillage dans l'induction de la tubérisation. Tout dépend de la conservation préalable des plants qui commande le degré d'évolution du tubercule-mère à un moment donné, de sa rapidité variétale d'incubation et de l'activité inductrice du feuillage elle-même liée à la variété et au milieu (photopériode et température).

Seuls les cas extrêmes peuvent être analysés avec suffisamment de certitude. Ainsi les cas de tubérisation avant toute existence de feuillage (stade d'incubation des germes et boulage en terre) et ceux où le feuillage est incapable de toute synthèse du facteur inducteur, comme dans nos greffes de tomate, peuvent à coup sûr être attribués au seul tubercule.

De la même façon celle des plantes issues de graines, cas exceptionnel dans la pratique avec lequel seuls les sélectionneurs sont familiarisés, peut être attribuée à la seule induction par le feuillage.

Dans tous les autres cas, c'est-à-dire pratiquement la totalité, la plante tubérise sous l'impulsion double de son tubercule-mère et de son feuillage, le rôle de chacun pouvant suivant les circonstances revêtir une importance très variable.

Les notions acquises sur les réactions du feuillage à la longueur du jour et à la température ont fait faire, et feront encore faire, de grands progrès à l'importante question de l'adaptation des variétés au milieu et à la sélection dans ce sens.

Ces progrès ne peuvent être complets sans une meilleure connaissance de la contribution du tubercule-mère à la tubérisation, et notamment de la physiologie de la formation dans ses réserves du facteur inducteur; autant de recherches dont l'importance au double point de vue scientifique et pratique ne saurait échapper.

Il n'est pas impossible que les résultats de telles recherches conduisent à réviser quelques détails des conceptions déjà établies de la physiologie de la tubérisation de la pomme de terre considérée jusqu'ici comme uniquement provoquée par l'action du feuillage.

RESUME

LE ROLE RESPECTIF DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION DE LA POMME DE TERRE

A. Une mise au point des données bibliographiques concernant la tubérisation porte d'une part sur la tubérisation des plantes, d'autre part sur celle des germes.

LA TUBERISATION DES PLANTES

1. Le développement normal des plantes comprend:

Une phase de croissance purement végétative,
Une stade d'initiation des tubercules, de durée très brève,
Une phase de grossissement qui dure jusqu'à la mort de la plante.

2. L'action du milieu sur les plantes au cours de la végétation est surtout remarquable en ce qui concerne la photopériode et la température. Les

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

notions absolues de jour court ou de jour long semblent devoir être remplacées respectivement par celles de jour plus court ou de jour plus long qu'une longueur critique dont la valeur est une caractéristique variétale. Il semble que toutes les variétés aient une réaction de jour court, c'est-à-dire tubérisent normalement quand le jour est plus court que la longueur critique. Rien dans la littérature ne paraît infirmer cette interprétation.

3. Les données récentes acquises dans le domaine de la physiologie de la tubérisation indiquent que le feuillage synthétise sous des conditions favorables de température et de photopériode un facteur de nature hormonale qui induit la formation des tubercules. Une induction insuffisante est réversible. Un retour à un état végétatif se produit alors sous des conditions non inductives.

LA TUBÉRISATION DES GERMES

1. La tubérisation du germe est un phénomène naturel favorisé par certains facteurs du milieu (humidité, température, obscurité). Le développement du germe présente les mêmes phases et stades que celui des plantes, mais se produit beaucoup plus lentement.

2. Plusieurs théories ont été avancées pour expliquer la tubérisation des germes. Les données les plus récentes indiquent qu'elle est provoquée par un facteur transmissible par la greffe et élaboré dans les réserves du tubercule-mère. Cette synthèse est indépendante de la germination proprement dite. Elle est fortement influencée par les conditions de milieu.

B. Les données expérimentales apportent diverses preuves du rôle du tubercule-mère dans la tubérisation des plantes:

1. Plus le tubercule-mère est évolué, ou physiologiquement âgé, au moment de la plantation, plus la plante-fille a une tubérisation précoce. Ceci semble indiquer qu'une induction partielle par le tubercule s'ajoute à celle causée par le feuillage après la levée. Dans des cas extrêmes il peut y avoir tubérisation avant la levée, c'est-à-dire induction par le seul tubercule-mère.

2. Dans le cas où un feuillage non inducteur (tomate) est greffé sur la pomme de terre, le tubercule-mère peut à lui seul induire la tubérisation. Si l'induction par le tubercule-mère n'a pas eu le temps de se produire, comme c'est le cas de boutures sectionnées très tôt, les plantes ne parviennent pas à tubériser.

3. Chez une plante normale à laquelle le tubercule-mère reste uni pendant un temps non négligeable, le rôle du tubercule est plus ou moins sensible dans le déclenchement de la tubérisation, suivant les circonstances. Sous des conditions de milieu fortement inductives, sous lesquelles l'activité inductrice du feuillage est grande, l'action du tubercule-mère peut être négligeable. Sous des conditions peu ou pas inductives, l'action du tubercule-mère est sensible: il hâte la tubérisation, on peut même la déclencher seul. Son rôle est d'autant plus marqué que sa rapidité propre d'évolution est grande. De grandes différences existent entre variétés sous des conditions identiques.

SUMMARY

THE PART PLAYED BY LEAVES AND THE MOTHER TUBER RESPECTIVELY IN TUBERISATION OF THE POTATO

A. A survey of the relevant literature is given.

TUBERISATION IN PLANTS

1. Normal plant development comprises:

A phase of purely vegetative growth;

A phase of tuber initiation which is of very short duration;

A phase of tuber growth lasting until the haulm dies.

2. Environmental conditions, especially daylength and temperature have a marked effect on the plants in the vegetative growth phase. It

would seem that a rigid conception of short and long daylength should be replaced by the idea of a daylength shorter or longer than a critical value, the figure for which is a varietal characteristic. On this basis all varieties have a short day requirement, i.e. tuberisation occurs when daylength is shorter than the critical value. No data have been found in the literature to invalidate this interpretation.

3. Recent work in the field of tuberisation physiology suggests that, under favourable conditions of temperature and photoperiod, the

leaves synthesise a factor of hormonal nature which induces the formation of tubers. An insufficient induction is reversible so that, when returned to non-inductive conditions, the plant reverts to a vegetative state.

TUBERISATION IN SEED

1. Tuberisation in seed potatoes is a natural phenomenon affected by environmental factors such as humidity, temperature and light. The same phases are involved as in the case of the plants but the process is slower.

2. Several theories have been advanced to explain the process. The most recent data suggest that it is brought about by a factor originating in the parent tuber and which can be transmitted by grafting. Its synthesis, which is independent of the sprouting process proper, is strongly influenced by environmental conditions.

B. Experimental data indicate that the part played by the mother tuber in the tuberisation of plants is as follows:

1. The more developed or physiologically older the mother tuber is at the time of planting the earlier will tubers form on the daughter plant. This suggests that tuberisation is induced by the mother tuber as well as by the leaves. In extreme cases tuberisation may occur before emergence of the foliage, in which case the mother tuber alone is responsible.
2. If non-inductive foliage (tomato) is grafted on potato the mother tuber is capable of inducing tuberisation by itself. If there has been no time for this, as in the case of cuttings taken very early, tuberisation does not occur.
3. In the case of a normal plant to which the mother tuber remains attached for a reasonable time, the extent of the role played by the mother tuber is dependent on environmental factors. When these favour induction by the foliage the effect of the mother tuber may be imperceptible but, when they are less favourable, the mother tuber may hasten or even initiate tuberisation itself. In this connection varietal differences are often considerable.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE BEDEUTUNG VON KRAUT UND MUTTERKNOLLE BEI DER KNOLLENBILDUNG DER KARTOFFEL

A. Eine Uebersicht über die bibliographischen Daten betreffend die Knollenbildung bezieht sich einmal auf die Knollenbildung der Pflanzen, zum andern auf diejenige der Keime.

DIE KNOLLENBILDUNG DER PFLANZEN

1. Die normale Entwicklung der Pflanzen umfasst:

- eine Phase rein vegetativen Wachstums,
- eine sehr kurze Periode, in der die Knollenbildung einsetzt,
- eine Phase des Knollenwachstums, die bis zum Absterben der Pflanze dauert.

2. Der Einfluss der Umgebung auf die Pflanzen im Laufe des Wachstums ist besonders hinsichtlich der Tageslichtperiode und der Temperatur bemerkenswert. Es scheint notwendig, die absoluten Begriffe des Kurz- und des Langtages durch denjenigen der Tageslänge in bezug auf die kritische Dauer (kürzer oder länger als diese) zu ersetzen, wobei letztere einen für die Sorte charakteristischen Wert hat. Dem Anschein nach haben alle Sorten eine Kurztagreaktion, d.h. die Knollenbildung verläuft in normaler

Weise, sofern der Tag kürzer als die kritische Dauer ist. In der Literatur steht nichts mit dieser Deutung im Widerspruch.

3. Die neuesten Ergebnisse auf dem Gebiete der Physiologie der Knollenbildung deuten darauf hin, dass das Laub unter günstigen Temperatur- und Tageslichtverhältnissen einen Faktor hormonaler Art synthetisiert, der die Knollenbildung anregt. Eine genügende Anregung ist umkehrbar. Kommt eine Anregung der Knollenbildung nicht zustande, so kehrt die Pflanze zur Weiterentwicklung ihrer übrigen Teile zurück.

DIE KNOLLENBILDUNG DER KEIME

1. Die Knollenbildung der Keime ist ein natürlicher Vorgang, dem bestimmte Faktoren der Umgebung (Feuchtigkeit, Temperatur, Dunkelheit) förderlich sind. Die Entwicklung der Keime weist die gleichen Phasen und Stadien auf wie diejenige der Pflanzen, geht aber viel langsamer vor sich.

2. Zur Erklärung der Knollenbildung von Keimen sind mehrere Theorien vorgeschlagen worden. Die neuesten Ergebnisse deuten darauf hin,

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

dass sie von einem Faktor hervorgerufen wird, der durch Pfropfen übertragen werden kann und der in den Reserven der Mutterknolle entsteht. Diese Synthese ist von der eigentlichen Keimung unabhängig. Durch die Wachstumsverhältnisse wird sie stark beeinflusst.

B. Die Versuchsergebnisse liefern mehrere Beweise für die Bedeutung der Mutterknolle bei der Knollenbildung der Pflanzen:

1. Je besser die Entwicklung der Mutterknolle oder je höher ihr physiologisches Alter im Moment der Pflanzung ist, desto eher weist die Tochterpflanze eine frühzeitige Knollenbildung auf. Dies scheint darauf hinzudeuten, dass sich eine durch die Knolle bewirkte teilweise Anregung zur Knollenbildung dem vom Laub nach dem Auflaufen ausgeübten Einfluss anschliesst. In extremen Fällen kann Knollenbildung vor dem Auflaufen auftreten, d.h. von der Mutterknolle allein angeregt werden.
2. Wird das Laub einer nichtinduktiven Pflanze (Tomate) auf die Kartoffelpflanze gepfropft,

kann die Mutterknolle für sich allein die Knollenbildung in Gang setzen. Wenn für die Anregung durch die Mutterknolle nicht genügend Zeit war, wie dies bei frühzeitig von der Mutterknolle abgetrennten Stecklingen der Fall ist, bilden die Pflanzen keine Knollen.

3. Bei einer normalen Pflanze, mit der die Mutterknolle geraume Zeit verbunden bleibt, kommt der Einfluss der letztern in der Knollenbildung je nach den Umständen in gewisser Masse zum Ausdruck. Unter stark induktiven Wachstumsverhältnissen, bei denen die Anregungsaktivität des Laubes sehr gross ist, kann die Wirkung der Mutterknolle äusserst gering sein. Unter kaum oder nicht induktiven Verhältnissen tritt die Wirkung der Mutterknolle klar hervor: sie beschleunigt die Knollenbildung oder kann sie sogar allein in Gang setzen. Ihre Rolle ist umso ausgeprägter, je rascher ihre eigene Entwicklung gewesen war. Die einzelnen Sorten weisen unter gleichartigen Bedingungen grosse Unterschiede auf.

BIBLIOGRAPHIE

- BALD, J. G., A plan of growth, maturity and yield of the potato plant. *Emp. Journ. of Exp. Agr.* **14** (1946) 53, 43–48.
- BERNARD, N., Etudes sur la tubérisation. *Rev. Gén. Bot.* **14** (1902).
- BIRECKI, M., & J. SZULC, The influence of the length of the vernalization period on growth and development of potatoes; quantity and quality of yields. *Rocz. Nauk Roln., Ser. A*, **74** (1957) 3, 583–614.
- CHAPMAN, H. W., Tuberization in the Potato Plant. *Physio. Plant.* **11** (1958) 215–224.
- CLARK, C. F., Development of tubers in the potato. *Bull. U.S. Dept of Agr.* (1921) No. 958.
- CLAVER, F. K., Influencia de luz, oscuridad y temperatura sobre la incubación de la papa. *Phyton* **1** (1951) 3–12.
- , Factores que influyen en la incubación de la papa. *Turrialba* **3** (1953) 32–34.
- CLAVER, F. K., R. M. TIZIO, E. M. SIVORI & E. R. MONTALDI, Influencia de los meristemas y desbrotos en el periodo de incubación de tuberculos de papa. *Rev. Fac. Agr.* **30** (1954) 215–219.
- DONCASTER, J. P., & P. H. GREGORY, The spread of virus diseases in the potato crop (1948) *Agr. Res. Coun.*, London.
- DRIVER, C. M., & J. G. HAWKES, Photoperiodism in the potato (1943). Imp. Bur. Plant. Breeding and Genetics, School of Agr. Cambridge.
- GREGORY, L. E., Some factors for tuberization in the potato plant. *Amer. Journ. Bot.* **43** (1956) 281–288.
- GROSCH, H. G., Weitere photoperiodische Versuche an Kulturkartoffeln. *Z. Acker. u. Pflanzenbau* Bd 101 (1956) 301–320.
- HOGTOP, K., Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf Keimung und Lebensdauer der Kartoffelknolle. *Bot. Arch.* **30** (1930) 350–413.
- ITO, H., & T. KATO, The physiological foundation of the tuber formation of potato. *Tohoku Jour. Agri. Res.* **2** (1951) 1–14.
- KAWAKAMI, K., Physiological aspects of potato seed tubers. *Mem. Hyogo, Univ. Agric.* **2** (1952) 1–114.
- KOPETZ, L. M., Die Bedeutung des Tageslängenfaktors für die Beurteilung der Blühreife sommerannueller Pflanzen. *Der Züchter* **9** (1937) 181–184.

- KOPETZ, L. M., Photoperiodismus und Kartoffelzüchtung. *Conférence, Section pommes de terre de l'Eucarpia, Wageningen, 22 Avril 1958.*
- KOPETZ, L. M., & O. STEINECK, Photoperiodische Untersuchungen an Kartoffelsämlingen. *Der Züchter* **24** (1954) 69–77.
- KRIJTHE, N., De invloed van de bewaring der aardappelknollen op de bouw van de knoppen en op de ontwikkeling tot volwassen plant. *Lab. Plant physiol. Res. Comm. No. 71, (1946) Wageningen.*
- , Observations on the formation and growth of tubers on the potato plant. *Neth. Journ. Agri. Science* **3** (1955) 291–304.
- , Changes in the germinating power of potatoes from the time of lifting onwards. *Europ. Potato Journ.*, **1** (1958) 3, 69–71.
- KRUG, H., Das photoperiodische Verhalten der Kartoffel (*Solanum tuberosum*) – Eine Übersicht. *Ange. Botanik* **31** (1957) 1/2, 29–44.
- LAUER, F. I., & F. A. KRANTZ, Formation of buds from callus tissue in the potato. *Amer. Potato Journ.* **34** (1957) 158–164.
- MAGROU, J., Des orchidées à la pomme de terre (1943) Gallimard, Paris.
- MADEC, P., & P. PERENNEC, Contribution à l'étude de la tubérisation chez la pomme de terre. *Ann. Am. des Pl.* **4** (1954) 449–467.
- , Les possibilités d'évolution des germes et leurs conséquences. *Ann. Am. des Pl.* **5** (1955) 555–574.
- , Influence de "l'origine" sur le comportement des plants de pomme de terre. *Ann. Am. des Pl.* **6** (1956) 5–26.
- MADEC, P., La nature et les causes du boulage chez la pomme de terre. *Ann. Am. des Pl.* **6** (1956) 151–169.
- , Le rôle du tubercule-mère dans l'évolution des germes de pomme de terre. *Ann. Am. des Pl.* **8** (1958) 5–30.
- NODA, D., & K. YAMAMOTO, On the effect of environmental conditions on the tuberization of the potato plant. *Sci. Rep. of Res. Inst. Tôhoku Univ.* **4** (1952) 15–65.
- OORTWIJN BOTJES, J. G., Ontijdige knolvorming bij aardappelen. *T. Pl. ziekten* **33** (1927) 1–13.
- PLAISTED, P. H., Growth of the potato tuber. *Plant Physio.* **32** (1957) 445–452.
- POHJAKALLIO, O., On the effect of day length on the yield of potato. *Physio. Plant.* **6** (1953) 140–149.
- , Analysis of earliness in the potato. *Acta. agric. Scand.* **4** (1957) 361–388.
- , Light climate and crop growth in Finland. *Field Crop Abst.* **10** (1957) 77–82.
- SCHULZE, E., Mechanische Keimanregung, Schosserbildung und photoperiodische Verhalten bei Kartoffeln. *Z. Acker. u. Pflanzenbau* Bd 98 (1954/55) 385–422.
- SMITH, O., Growth and development of the potato as influenced especially by soil reaction. Cornell University Agri. Expt. Sta., Memoir 215 (1938). ITHACA, New York.
- STEINECK, O., Tageslänge und Knollenbildung bei Kultursorten der Kartoffel. *Z. f. Pflanzenzüchtung* **36** (1956) 197–213.
- , Die Grundlagen der photoperiodischen Reduktionsauslese bei einjährigen Kartoffelsämlingen. *Z. f. Pflanzenzüchtung* **39** (1958) 403–418.
- TAYLOR, C. E., The vegetative development of the potato plant. *Ann. of Appl. Biol.* **40** (1953) 778–788.
- VAN DER PLANCK, J. E., Some climatic factors determining high yields of potatoes. Part II. The potato at low latitudes and high altitudes. *Emp. Journ. of Expt. Agri.* **20** (1947) 1–8.
- VAN SCHREVEN, D. A., a) On the physiology of tuber formation in potatoes. I. Premature tuber formation. *Plant and Soil* **8** (1956) 49–55.
- , b) On the physiology of tuber formation in potatoes. II. Influence of some organic compounds on tuber and sprout formation of potatoes aseptically grown in the dark. *Plant and Soil* **8** (1956) 56–74.
- , c) On the physiology of tuber formation in potatoes. III. Influence of growth substances (phytohormones) on tuber and sprout formation of potatoes aseptically grown in the dark. *Plant and Soil* **8** (1956) 75–86.
- , d) On the physiology of tuber formation in potatoes. IV. Influence of vitamine C on tuber and

LE ROLE DU FEUILLAGE ET DU TUBERCULE-MERE DANS LA TUBERISATION

- sprout formation of potatoes aseptically grown in the dark. *Plant and Soil* **8** (1956) 87-94.
- VAN SCHREVEN, D. A., *e*) On the physiology of tuber formation in potatoes. V. Influence of vitamin B¹ on tuber and sprout formation of potatoes aseptically grown in the dark. *Plant and Soil* **8** (1956) 95-104.
- VÖCHTING, H., Zur Physiologie der Knollengewächse. *Jahrb. Wiss. Botan.* **34** (1900) 1-148.
- , Über die Keimung der Kartoffelknollen. *Bot. Zeitschrift* **60** (1902) 87-91.
- WELLENSIEK, S. J., *a*) Het bewaren van pootaardappelen in verband met onderzeeërvorming. Voor- drachten Aardap. Centr. Comite, 2-3 Juillet, 1924, 106-119.
- , *b*) Een onderzoek naar de factoren die ontijdige knolvorming bij vroege aardappels bepalen. *T. Pl. ziekten* **30** (1924) 177-226.
- , The physiology of tuber formation in *Solanum tuberosum* L. *Meded. L.H. Wageningen* **33** (1929) 6-42.
- WENT, F., The experimental control of plant growth. Waltham Mass, U.S.A. (1957) 109-112.
- WERNER, H. O., The effect of a controlled nitrogen supply with different temperatures and photo- periods upon the development of the potato plant. *Res. Bull. Nebr. agric. Exp. Sta.* **75** (1934) 132.
- YAMAMOTO, K., & K. NODA, Study of tuberization in the potato plant. Morphological and Anatomical observations on the general process of tuberization. *Sci. Rep. of Res. Inst. Tôhoku. Univ.*, Série D, **1-2** (1950) 47-63.