

Recherches sur la culture *in vitro* des embryons de palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq. var. *dura* Becc.)

X. Culture de segments d'embryons

H. RABÉCHAULT et S. CAS (1)

La technique des cultures de segments d'embryon est commode pour étudier le fonctionnement des méristèmes primaires, l'organogenèse et les interactions entre les différents organes. Elle a reçu une application dans l'obtention de plusieurs plantes génétiquement identiques à partir d'un seul embryon hybride. Elle a été utilisée surtout chez les embryons de Ginkgo [Ball 2, 3], de Pins [Berlyn et Miksche 4, Brown et Clifford 5], de Légumineuses [Kanta et Padmanabhan 8] et de Crucifères [Johri et Bajaj 7, Sen et Verma 13, 14].

Il n'est pas possible de citer ici les très nombreux auteurs qui ont procédé à la culture d'un seul organe (apex, ou axe) dans le but d'en étudier la rhizogenèse, la polarité ou la prolifération cellulaire.

Chez le Palmier à huile, aucune recherche de ce genre n'a été encore entreprise, bien que la technique de la segmentation d'embryons puisse permettre, de toute évidence, plus facilement, de connaître les caractères de l'organogenèse, que celle qui consiste à s'adresser à l'arbre lui-même.

L'embryon de Palmier à huile est une petite cheville cylindro-conique, blanc jaunâtre, fichée dans la périphérie de l'albumen oléagineux de la graine. Sa description a été faite soigneusement par J. Vallade [16]. Il est constitué par une partie terminée en pointe, la plus profondément enfoncée dans l'albumen, **le limbe cotylédonaire ou haustorium**, et par une partie cylindrique courte (embryon proprement dit), **le pétiole cotylédonaire** qui renferme la gemmule et la racine embryonnaire. L'haustorium, appelé aussi cotylédon, est en fait un suçoir qui, pendant la germination, s'allonge et grossit tout en digérant l'albumen dont il prend peu à peu la place. Le pétiole reçoit les éléments nutritifs issus de l'haustorium ; il s'allonge, sort de sa gaine, puis grossit, verdit à l'extrémité d'où sortent presque simultanément la gemmule et la radicule.

Chez les embryons excisés cultivés *in vitro*, l'haustorium s'allonge mais augmente peu de diamètre, sa surface reste lisse et n'a pas les replis longitudinaux de celui qui se développe dans la graine ; de plus, il verdit s'il est exposé à la lumière. Son épiderme comporte des stomates comme les feuilles ; on peut l'assimiler à un cotylédon [Vallade 15].

Le pétiole (embryon proprement dit) ne se développe pas si l'embryon est extrait de graines trop sèches, même si l'embryon est placé sur un milieu riche en

eau. La graine doit renfermer plus de 18 p. 100 d'eau par rapport à la matière sèche, et 22 p. 100 constitue un optimum [Rabéchault 12]. Une majorité d'embryons excisés forment une partie aérienne, mais plus rarement une racine. Par contre, il en est d'autres qui développent une ou plusieurs racines vigoureuses mais qui ont une partie aérienne inhibée. Il semble donc que les différentes parties de l'embryon exercent les unes sur les autres des actions réciproques et jouent ainsi dans l'organogenèse des rôles particuliers, qu'il nous a paru intéressant de mieux connaître.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les graines provenaient de la Station de l'I. R. H. O. (Institut de Recherches sur les Huiles et Oléagineux) de Pobé, Dahomey. Elles ont été utilisées fraîches (18 p. 100 d'eau) ou après réhydratation à 21,5 p. 100 par rapport à la matière sèche. Les embryons ou leurs segments ont été cultivés sur un même milieu : solution minérale de Heller, additionnée de 20 p. 1 000 de saccharose et de 8 p. 1 000 de Bacto-Agar Difco. Les tubes de cultures étaient placés à la lumière sous des tubes fluorescents qui dispensaient un éclairage de 6 000 lux pendant 10 heures par jour.

Les expériences comportaient 3 traitements :

1. — Culture d'embryons entiers (Témoins).

2. — Culture d'embryons sectionnés transversalement en deux parties correspondant autant que possible au pétiole et au limbe cotylédonaire. Les embryons étant très petits (1 à 2 mm), la difficulté était d'apprécier la limite, de sorte que parfois il subsistait une faible portion de limbe avec le pétiole et inversement. Dans les dernières expériences, nous avons résolu ce problème en faisant deux sections de part et d'autre de la limite présumée. Ce traitement comportait 2 sous-traitements :

a) le pétiole et le limbe (haustorium) étaient cultivés côte à côte dans le même tube ;

b) le pétiole et le limbe ont été cultivés dans des tubes différents.

3. — Culture d'embryons sectionnés longitudinalement, si possible dans un plan de symétrie passant par le grand axe et la gemmule, ceci afin de tenter la production de plantes jumelles.

Pour examen cytologique comparatif, des prélèvements ont été faits dans chaque traitement, en fin

(1) Laboratoire de Physiologie Végétale des Services Scientifiques Centraux de l'O. R. S. T. O. M., 70, route d'Aulnay, 93140-Bondy.

23 MAI 1986 O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° : 20.207. ex 2.

Cote : B

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 66 B. et F. 1986

d'expérience (après 2 mois de culture) ainsi que dans des graines après 2 mois de germination. Les fixations ont été effectuées au FAA ou au Navashine et les colorations à l'hématoxyline selon Heidenhain ou au rouge de ruthénium-vert d'iode.

Il a été fait 4 expériences qui ont donné sensiblement les mêmes résultats.

RÉSULTATS

1. — Embryons entiers (Témoins).

Ils se développent selon les étapes définies précédemment [Rabéchault 11] : l'embryon se gorge d'eau ; il se courbe ; puis le pétiole gonfle à son extrémité, faisant ressembler l'embryon à un clou recourbé ; la gemmule (pa) sort de ce renflement au bout de 15 jours de culture, puis la radicule (r, Pl. I, Fig. 1A).

Sur milieu gélosé, et surtout si les graines n'ont pas été réhydratées avant l'extraction de l'embryon, la racine ne se développe pas, ou difficilement. L'haustorium (h, Pl. I, Fig. 1A) s'allonge à peu près autant que celui de la graine en germination, mais il augmente peu de diamètre ; sa surface reste lisse, et ne présente pas les plissements (crêtes) longitudinaux de celui de la graine germée.

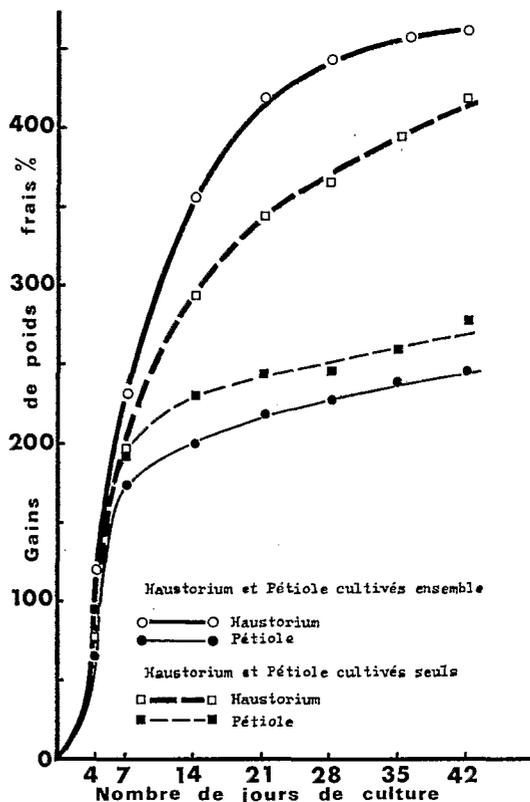
Il verdit au bout de 10 à 15 jours de culture à la lumière en commençant par l'extrémité pointue, et le verdissement gagne ensuite progressivement tout l'embryon, excepté la racine.

2. — Embryons sectionnés transversalement.

a) Pétiole et limbe cultivés ensemble.

Le limbe (haustorium) (h, Pl. I, Fig. 1B) a un allongement un peu supérieur à celui de l'embryon entier (344 contre 328 p. 100 au bout d'un mois de culture) mais l'augmentation de son diamètre est très importante et spectaculaire : 230 p. 100 contre 78 p. 100 pour le témoin. En même temps qu'il grossit, il se courbe le plus souvent à la surface du milieu de culture et, sur cette courbure, on distingue quelques « côtes » longitudinales très émoussées qui rappellent ainsi la morphologie de l'haustorium des graines germées. Il commence à verdir à la lumière comme celui des témoins au bout de 10 à 15 jours, en commençant par l'extrémité pointue (opposée à la section). La coloration verte devient générale et plus intense que chez les témoins.

Certains haustoriums ainsi isolés peuvent rester plus



GRAPHIQUE 1.

de 6 mois en vie, mais beaucoup brunissent et meurent après 1 ou 2 mois de culture.

Le pétiole (p, Pl. I, Fig. B) présente une croissance très ralentie qui bientôt s'arrête au bout d'une dizaine de jours (Graph. 1). Il reste blanc même s'il est cultivé à proximité de son haustorium, sur le milieu de culture, et même s'il est exposé à un éclairage de 12 000 lux.

La durée de vie du pétiole est bien supérieure à celle des haustoriums. Nous en avons conservé en culture plus d'un an.

Les pétioles extraits de graines trop sèches (< 18 p. 100 d'eau) ne donnent jamais de plantules. Chez ceux extraits de graines réhydratées à 21,5 p. 100 d'eau, la gemmule parvient à se développer à la longue et perce la surface du pétiole sous la forme d'une petite pointe qui peut verdir tardivement.

Lorsque la section a été mal faite et qu'un morceau d'haustorium est resté avec le pétiole, ce dernier verdit et la gemmule croît beaucoup mieux (flèche, Pl. I, Fig. 1B).

PLANCHE I →

FIG. 1. — A, embryons témoins non sectionnés ; B, embryons sectionnés transversalement, les deux parties sont cultivées dans le même tube, l'haustorium verdit et grossit davantage que celui des témoins et le pétiole reste blanc, mais lorsque la section n'est pas effectuée entre les deux parties et qu'il reste un morceau d'haustorium avec le pétiole, ce dernier verdit et arrive à développer une partie aérienne (flèche) ; C, embryons sectionnés transversalement, les deux parties sont cultivées séparément ; D, l'embryon a été sectionné dans un plan passant par le grand axe et la gemmule. Chaque partie peut former une racine, mais plus rarement une partie aérienne.

FIG. 2. — Section transversale dans l'haustorium d'un embryon témoin.

FIG. 3 et 4. — Portions agrandies de la même coupe. On remarque à l'extérieur un épiderme, il s'agit en réalité de l'assise digestive qui a eu peu d'activité ici. Seize faisceaux procambiaux (fp) sont distribués à la périphérie du parenchyme interne. Dans les zones intactes, l'épiderme persiste et il se forme un parenchyme externe (pe). On observe quelques zones nécrosées avec un affaissement des tissus (a).

FIG. 5. — Portion grossie de la section transversale d'un haustorium séparé du pétiole. Les cellules du parenchyme interne ont augmenté de diamètre. On assiste à un dédoublement des faisceaux procambiaux 1 sur 2) (fpd).

FIG. 6 et 7. — Portion externe de la section transversale de l'haustorium d'un embryon d'une graine germée (même âge que les précédents 1 mois 1/2). L'haustorium ressemble à une éponge, on observe de nombreux méats et de grandes lacunes irrégulières entre les cellules du parenchyme (pi) qui sont assemblées en chaînettes et groupes irréguliers très déliés. Le contour de la section est très sinueux et comporte autant de crêtes que de faisceaux procambiaux à l'origine (16). Ces replis sont eux-mêmes subdivisés à leur extrémité en crêtes plus petites (v) ressemblant aux villosités intestinales. La structure et la fonction de l'haustorium sont orientées vers la digestion de l'albumen (al) et le catabolisme des lipides. Seuls fonctionnent activement l'assise digestive (ad) qui ne cesse de se développer et les faisceaux procambiaux qui recueillent les métabolites pour les drainer vers le pétiole (plantule).

Grossissements : Fig. 1, G. nat ; 2 et 6 × 28 ; 3 × 56 ; 4, 5 et 7 × 106.

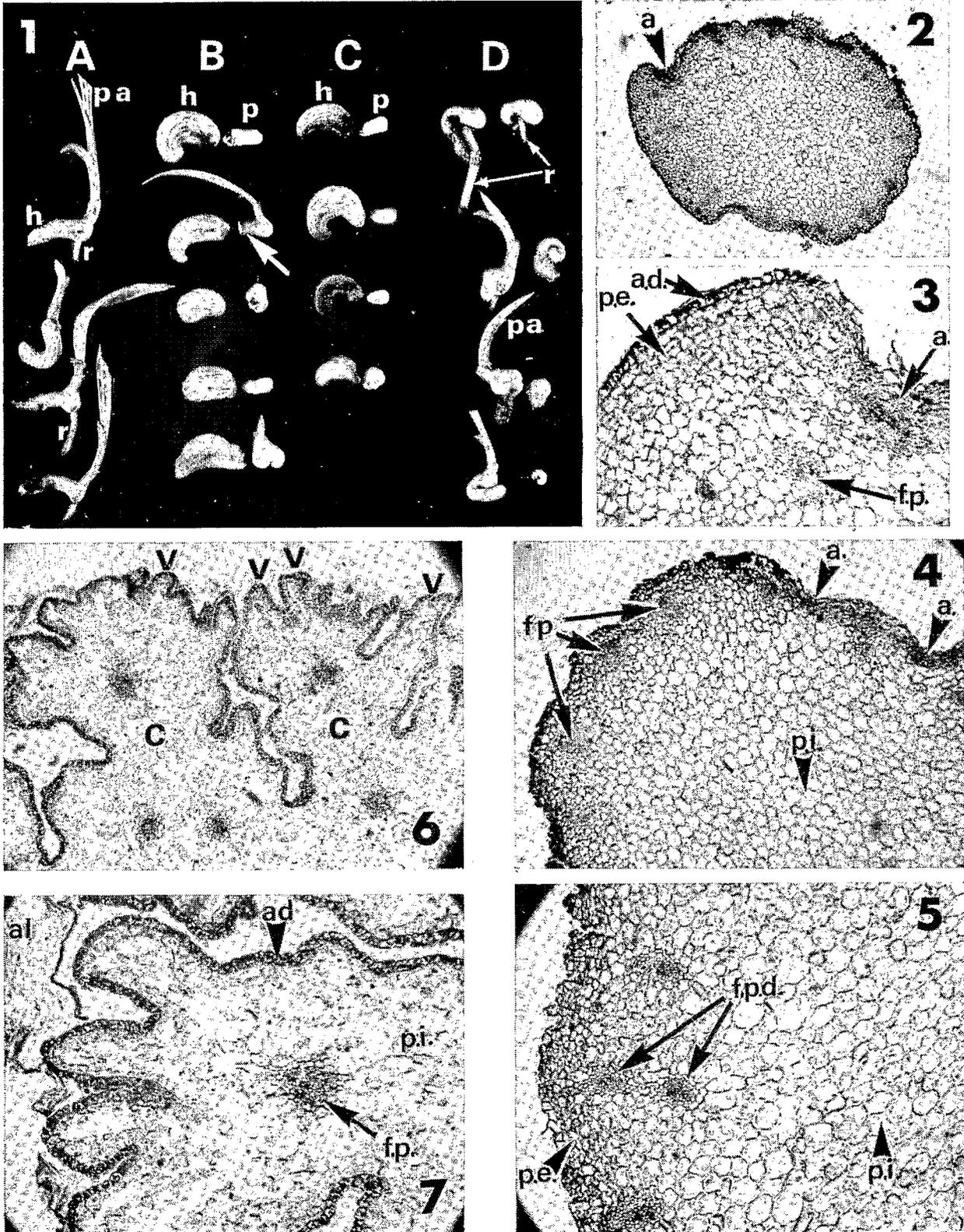
b) Pétiole et limbe cultivés séparément.

Les résultats sont à peu près les mêmes que lorsque le pétiole et le limbe sont cultivés ensemble (Pl. I, Fig. 1C). Cependant l'allongement du pétiole et de l'haustorium, tout en étant supérieur à celui du témoin non sectionné, est légèrement inférieur à celui du pétiole et du limbe cultivés séparément (pétiole 127,5 p. 100 contre 205 p. 100 et haustorium 196 contre

344 p. 100 après un mois de culture). Il en est de même pour l'augmentation du diamètre de l'haustorium qui est aussi inférieure à celle du diamètre de l'haustorium cultivé avec son pétiole (167 contre 230 p. 100).

Sur le Graphique 1, nous avons représenté l'augmentation du poids frais de ces organes, pour les traitements « organes cultivés séparément ou non », en fonction du temps de culture, ce qui permet d'apprécier les

PLANCHE I



différences décrites précédemment. On remarque que l'augmentation est un peu supérieure chez le pétiole cultivé seul par rapport au pétiole cultivé avec son limbe, mais les différences ne sont pas significatives. L'haustorium cultivé en présence de son pétiole grossit davantage que lorsqu'il est cultivé seul comme si le pétiole stimulait cette croissance.

3. — Embryons sectionnés longitudinalement.

Les deux moitiés cultivées ensemble (Pl. I, Fig. 1D) ne restent pas rectilignes ; elles s'enroulent du côté de la section, sur elles-mêmes, ce qui rend leur mesure difficile. Elles sont rarement identiques, car l'embryon étant très petit on ne parvient pas à faire passer exactement la lame de rasoir par le plan de symétrie de l'embryon. Aussi, fréquemment, l'une développe une partie aérienne (pa) et l'autre non. Lorsque la section passe par la gemmule, celle-ci se développe peu ou pas. Par contre, nous avons obtenu très souvent deux moitiés avec chacune une racine (r, Pl. I, Fig. 1D).

Ceci montre que le méristème radicaire est plus plastique et moins fragile que le méristème caulinaire.

ÉTUDE CYTOLOGIQUE

Les différences de structure entre le *pétiole* des embryons *témoins* et celui des embryons excisés *sectionnés* résident essentiellement dans une diminution, voire un blocage de l'activité mitotique et l'absence de chloroplastes chez ces derniers. L'évolution de la structure du limbe (haustorium) est beaucoup plus contrariée par la culture *in vitro* que celle du pétiole, surtout si on la compare à celle de l'haustorium d'un *embryon en germination dans la graine*.

Dans la graine, la section transversale de l'haustorium, d'abord arrondie [Vallade 15, 16 ; Yampolsky 17] présente ensuite, au fur et à mesure du déroulement de la germination, un contour de plus en plus sinueux. Extérieurement, on voit se dessiner peu à peu **16 côtes ou crêtes** longitudinales qui deviennent de plus en plus saillantes et sinueuses. L'haustorium est entouré par un *épiderme* constitué par de grandes cellules à cytoplasme très dense : *l'assise digestive*. C'est au niveau de cette dernière que sera digéré l'albumen. Elle limite un *parenchyme* à cellules arrondies à l'extérieur duquel on remarque **16 faisceaux procambiaux principaux** en face des 16 crêtes précitées.

Pendant la germination, l'assise digestive (ad, Pl. I, Fig. 6, 7) prend un développement de plus en plus important, pour être efficace, grâce à une division active de ses cellules. Sa surface utile augmente en progressant aux dépens de l'albumen : les crêtes (c, Pl. I, Fig. 6) s'allongent de plus en plus et se subdivisent à leur sommet en crêtes plus petites qui ressemblent, en coupe, aux villosités intestinales. Cette extension des limites de l'haustorium ne peut être suivie par une augmentation correspondante du volume du parenchyme résultant de divisions et de la croissance des cellules. Celles-ci se désolidarisent ; elles se séparent par endroits les unes des autres, ne formant plus que des amas très irréguliers reliés par des chaînettes plus ou moins ramifiées. Dans ce tissu spongieux, les faisceaux sont, si l'on peut dire, main-

tenus en suspension. Ils jouent un rôle très actif, car ils sont nécessaires pour drainer vers le pétiole les métabolites issus de la digestion de l'albumen par l'assise digestive. Aussi, contrairement aux cellules du parenchyme, ils se sont divisés activement et leur nombre est passé en deux étapes de 16 à 32, disposés en trois couronnes successives.

A la surface de l'haustorium, avant la germination, Vallade [15] a mis en évidence des stomates, ce qui militerait en faveur d'une origine foliaire de cet organe (limbe cotylédonaire). La couleur des tissus de l'haustorium dans la graine est jaune et blanc jaunâtre. Des étioplastes sont difficilement observables entre les autres inclusions cellulaires très abondantes, globules lipidiques, grains d'aleurone et quelques grains d'amidon arrondis, situés dans les couches les plus externes du parenchyme.

Ces caractères peuvent être observés chez les embryons germés dans la graine depuis 1 mois 1/2 ; le diamètre de l'haustorium est alors de 4 à 9 mm et la longueur de 10 à 15 mm.

Chez les embryons non sectionnés cultivés in vitro, donc en l'absence d'albumen, l'allongement de l'haustorium a été à peu près identique à celui de l'haustorium d'embryons germés dans la graine. Par contre, l'augmentation du diamètre a été beaucoup plus lente (diam. 1,5 à 3,0 mm). En fait, la section transversale reste arrondie à elliptique, les crêtes longitudinales sont peu ou non visibles et en tous cas très émoussées le long de chaque faisceau procambial (Pl. I, Fig. 2, 3 et 4).

L'assise digestive (ad), qui persiste comme un épiderme sur les régions saines, est absente au niveau des nécroses où les cellules du parenchyme sont affaissées et brunes (a). Ces cellules ont perdu leur cytoplasme dense et les parois se sont épaissies. Le volume du parenchyme augmente peu, puis se stabilise. Dans certaines régions (Pl. I, Fig. 3), on peut observer parfois une multiplication cellulaire au niveau et au-delà des faisceaux vers l'extérieur, et la formation d'un parenchyme externe cortical (pe). Alors se produisent quelques dédoublements de faisceaux procambiaux. Ces proliférations cellulaires sont, malgré tout, exceptionnelles.

Dans les cellules sous-épidermiques non nécrosées, on remarque des chloroplastes et quelques grains d'amidon.

L'haustorium d'embryons sectionnés, cultivé en présence ou non de son pétiole, a, nous l'avons vu précédemment, un développement plus important que ceux d'embryons entiers ; l'allongement est à peu près identique mais le diamètre est au moins le double. Les crêtes sont parfois visibles. L'augmentation du volume est surtout le fait de l'auxésis des cellules du parenchyme. Le parenchyme externe est plus développé que chez les embryons entiers (pe, Pl. I, Fig. 5) et l'on remarque que la première phase de la multiplication des faisceaux procambiaux est accomplie : dédoublement d'un faisceau sur deux (8/16), ce qui porte leur nombre à 24 (fpd, Pl. I, Fig. 5). L'assise digestive a disparu.

On observe de très nombreux chloroplastes dans le parenchyme externe et jusqu'au niveau des faisceaux procambiaux, tandis que toutes les cellules sont gorgées de grains d'amidon de forme arrondie.

DISCUSSION

Il est difficile de comparer le comportement des segments d'embryons de Palmier à huile en culture *in vitro* avec celui de segments d'embryons appartenant à d'autres espèces. La faculté de rhizogenèse par exemple, qui est très importante dans les gemmules excisées ou les segments d'axes des embryons de Crucifères et de Légumineuses, est ici partiellement nulle. Tout au plus peut-on trouver une ressemblance dans le rôle joué par l'haustorium de Palmier à huile et les cotylédons des embryons de Ginkgo [2, 3] et de Pinus [4, 5, 6]. Chez le Pin, les cotylédons jouent un rôle primordial dans la nutrition hydrocarbonée : l'embryon se développe mieux si les cotylédons sont enfoncés dans le milieu nutritif sucré, tandis que la racine plonge dans un milieu minéral [Brown et Clifford 5]. Mais les embryons de Pin peuvent se développer sans leurs cotylédons [Berlyn et Miksche 4] et il en est de même pour les autres espèces étudiées, Légumineuses, Crucifères, etc... Chez le Palmier à huile, l'haustorium semble *indispensable* ; lorsqu'il est supprimé, la plantule ne se développe pas ou très lentement.

L'haustorium reçoit lui-même la *faculté* de synthèse de certaines substances organogènes indispensables, les précurseurs de ces substances ou les substances elles-mêmes, car il doit être réhydraté dans la graine et non dans le milieu de culture. Le processus de la biosynthèse de la chlorophylle vient étayer aussi cette hypothèse. L'haustorium est capable de synthétiser les chlorophylles en présence de lumière mais il ne peut le faire convenablement qu'après sa réhydratation au contact de l'albumen. En outre, notons aussi que le verdissement commence par l'extrémité la plus profondément enfoncée dans l'albumen.

Un phénomène semblable a été signalé chez les embryons de Pins qui sont capables de former la chlorophylle, même à l'obscurité, à condition d'être restés suffisamment en contact avec l'albumen de la graine, selon les observations de Bogorad rapportées par Engvild [6]. On a pensé dans ce cas que le transfert de substances spécifiques était nécessaire. Dans le cas du Palmier à huile, le fait que ces substances ne peuvent passer par la gélose pour aller de l'haustorium au pétiole est dû, sans doute, à leur haut poids moléculaire ou à leur propriété hydrophobe comme c'est le cas pour les chlorophyllides.

La biosynthèse de la chlorophylle, si elle n'intéressait que le seul haustorium, pourrait être considérée comme la réminiscence d'une propriété foliaire qui ne peut s'exprimer dans la graine, faute de lumière ; l'haustorium possédant encore les éléments nécessaires : étioplastés et chlorophyllides. Mais l'haustorium peut être considéré comme un organe de transfert de la propriété de synthèse et des précurseurs au pétiole, c'est-à-dire à l'embryon proprement dit.

Ces expériences apportent aussi des éléments positifs à la théorie assimilant l'haustorium à un cotylédon d'origine foliaire, car non seulement comme la feuille il comporte des faisceaux procambiaux parallèles et son épiderme des stomates (visibles chez l'embryon avant germination) [Vallade 1965], mais il est capable aussi d'assurer une fonction chlorophyllienne avec la formation abondante de chlorophylle et d'amidon.

On trouve peu d'amidon dans l'haustorium des

graines germées et dans celui des embryons entiers cultivés *in vitro*, mais les haustoriums sectionnés en sont gorgés.

On peut se demander pourquoi l'haustorium sectionné grossit deux fois plus que lorsqu'il n'a pas été séparé de l'embryon. Est-ce dû à l'accumulation de l'amidon ou de substances stimulant la croissance, ou à ce que les matières synthétisées ne peuvent s'écouler et être utilisées par le pétiole ? En tout cas, cette augmentation de volume est de nature différente de celle de l'haustorium pendant la germination.

Bien que l'*haustorium excisé* atteigne la moitié, voire les deux tiers de la grosseur de celui de l'embryon germé dans la graine, il en diffère par l'absence de crêtes et par la présence d'un parenchyme cohérent à grandes cellules gorgées d'amidon. Il se rapproche davantage de l'haustorium des embryons non sectionnés, dont le développement est moins important, la prépondérance allant alors au pétiole au cours du premier mois de culture. Lorsque le « démarrage » du développement de la plantule est assuré, surtout lorsque les embryons sont extraits de graines peu hydratées, des nécroses, des abscissions apparaissent entre le pétiole et l'haustorium, qui tendent à séparer naturellement ces deux parties ; l'haustorium étant devenu inutile tend à se séparer de la plantule comme la feuille sénile d'un arbre.

La croissance de l'haustorium sectionné est stimulée lorsqu'il est cultivé en présence du pétiole, ce qui montre l'existence d'interactions entre ces deux organes.

CONCLUSIONS

En culture *in vitro*, l'haustorium a un allongement identique à celui d'un embryon germant normalement dans la graine. Par contre, il augmente très peu de diamètre et reste subcylindrique (1 à 2 mm). Exposé à la lumière, il verdit à partir de 10 jours de culture ainsi que le pétiole et les feuilles.

Le pétiole sectionné, cultivé seul ou en présence de l'haustorium, ne verdit pas à la lumière et ne se développe pas (ou très tardivement si la section a entraîné avec lui un peu d'haustorium). L'haustorium sectionné a le même allongement que celui des embryons témoins, mais il augmente de diamètre de façon spectaculaire. Son verdissement est très intense à la lumière.

L'examen cytologique montre une accumulation importante d'amidon dans tous les tissus de l'haustorium sectionné, des chloroplastes localisés dans le parenchyme cortical externe et jusqu'au niveau de la première rangée de faisceaux procambiaux, un parenchyme interne homogène sans méats, et un dédoublement des faisceaux procambiaux.

Le pétiole sectionné ne comporte pas de chloroplastes ni d'amidon ; ses divisions cellulaires sont inhibées.

Le pétiole ne peut donc se développer en l'absence de l'haustorium. Il ne peut biosynthétiser sa chlorophylle sous l'effet de la lumière et en l'absence de précurseurs qui proviendraient de l'haustorium. L'haustorium de la graine germée ne peut verdier parce qu'il est à l'abri de la lumière mais il en possède la faculté. Il est possible qu'il reçoive lui-même cette faculté de l'albumen ainsi que celle de sécréter ou de transférer

les précurseurs de la chlorophylle et les substances organogènes utiles au pétiole. Il possède d'ailleurs quelques caractères structuraux des feuilles (stomates, faisceaux procambiaux parallèles, étioplastes) auxquelles on l'assimile habituellement.

Dans la graine, le métabolisme de l'haustorium est presque uniquement orienté vers le catabolisme des lipides, tandis que, lorsqu'il est sectionné et cultivé *in vitro*, il est capable d'assurer une fonction chlorophyllienne avec biosynthèse d'amidon.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BAJAJ Y. P. S. — *Canad. J. Bot.*, 44, 9, 1966, p. 1127-1131.
- [2] BALL E. — *Amer. J. Bot.*, 43, 10, 1956, p. 802-810.
- [3] BALL E. — *Amer. J. Bot.*, 46, 1959, p. 130-139.
- [4] BERLYN G. P. et MIKSCHÉ J. P. — *Amer. J. Bot.*, 52, 7, 1965, p. 730-736.
- [5] BROWN C. L. et CLIFFORD E. M. — *Plant Physiol.*, 33, 1, 1958, p. 57-64.
- [6] ENGVILD K. C. — *Physiol. Plantar.*, 17, 4, 1964, p. 866-874.
- [7] JOHRI M. B. et BAJAJ Y. P. S., in : *Plant tissue and organ culture* P. Maheshwari et N. S. Rangaswamy Edit., Symp. Intern. Soc. of Plant Morphologists, Delhi Univ., 1963, p. 292-301.
- [8] KANTA K. et PADMANABHAN. — *Curr. Sci.*, 33, 23, 1964, p. 704-706.
- [9] LEE A. F. — *Bot. Gaz.*, 116, 1955, p. 359-364.
- [10] NUHOWICZ A. — *Agricultura*, 2 sér., 3, 1, 1955, p. 3-36.
- [11] RABÉCHAULT H. — *Oléagineux*, 17, 10, 1962, p. 757-764.
- [12] RABÉCHAULT H. — *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 264, 1967, p. 276-279.
- [13] SEN B. et VERMA G. — *Mém. Indian Bot. Soc.*, 2, 1959, p. 36-39.
- [14] SEN B. et VERMA G. — in : *Plant tissue and organ culture*, P. Maheshwari et N. S. Rangaswamy Edit., Symp. Intern. Soc. Plant Morphologists (Catholic Press, Ranchi India), 1963, p. 326-331.
- [15] VALLADE J. — Diplôme d'études supérieures, Université de Dijon 1965, Document multig., 73 p., 15 pl. phot.
- [16] VALLADE J. — *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 262, 1966, p. 856-859.
- [17] YAMPOLSKY C. — *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg*, 3, 5, p. 107-174.

