

LA FORMATION ET LA LOCALISATION DES RÉSERVES CHEZ LES VÉGÉTAUX PRODUCTEURS D'HUILE

par **M. R. COMBES**

DIRECTEUR DE L'OFFICE
DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE COLONIALE

Dans cet article, le professeur COMBES fait l'histoire des idées sur l'accumulation des substances organiques dans les tissus végétaux, en séparant nettement l'acquisition des faits scientifiquement établis, des théories tentant d'expliquer les phénomènes restés obscurs.

Nous y voyons qu'il est démontré aujourd'hui que les substances accumulées se forment très généralement dans la cellule même où se fait l'accumulation, revenant ainsi aux idées de Malpighi émises au XVII^e siècle alors qu'elles furent généralement abandonnées au cours de la seconde moitié du XIX^e siècle, après la découverte de la fonction chlorophyllienne.

Dans la dernière partie de l'article, l'auteur discute les théories actuelles, expliquant de la manière la plus vraisemblable le chimisme de la biosynthèse des lipides accumulés dans les cellules végétales.

Professor COMBES retraces the history of the ideas on the accumulation of organic substances in the vegetable tissues. He separates the scientifically established facts and theories, trying to explain the still unknown phenomena.

We see, in this article, that it is proved to-day that the accumulated substances are generally formed in the cell itself where the accumulation occurs. This was a 17th century idea stated by Malpighi, abandoned in the second part of the 19th century after the discovery of the chlorophyll function.

In the last part of the article, the author discusses the actual theories and explains in the most likely fashion, the chemism of the biosynthesis of the lipids accumulated in the vegetable cells.

L'étude du mécanisme d'accumulation des diverses sortes de substances organiques dans les tissus végétaux a montré que le phénomène comporte dans tous les cas une active migration de substances s'effectuant au sein de l'organisme végétal dans un sens nettement déterminé et vers une partie de cet organisme non moins nettement déterminée, qui est le tissu d'accumulation.

Il comporte en outre, dans la majorité des cas, mais non cette fois dans tous, des phénomènes de complication moléculaire qui transforment les corps solubles à petite molécule, oses, acides aminés, amides, qui ont été transportés vers le tissu d'accumulation, en corps à grosses molécules, osides, lipides, protéides. Les phénomènes de complication moléculaire ont lieu lorsque ce sont de l'amidon, des celluloses, des inulines, des huiles, des albumines, qui se déposent dans les tissus d'accumulation; mais, par contre, ils n'accompagnent pas le phénomène d'accumulation lorsque ce sont par exemple des oses qui remplissent les cellules, comme c'est le cas dans les tissus des fruits de Kaki, qui accumulent 16 % d'un mélange de glucose et de fructose, dans ceux de la figue qui contiennent 12 à 25 % de ce même mélange et dans ceux de nombreuses autres sortes de fruits, ainsi que dans beaucoup de fleurs; ils n'interviennent pas non plus dans le cas d'accumulations massives de certaines substances minérales, nitrates par exemple, qui forment parfois jusqu'à 10 % de la substance de certains tissus.

Examinons d'abord le premier point; nature du mouvement de migration des substances, vers les

tissus d'accumulation. On s'est demandé quelles étaient les causes déterminantes et le mécanisme de ces migrations. Diverses théories ont été proposées et nous devons constater qu'aucune n'est pleinement satisfaisante; aucune ne rend compte de la totalité des faits connus.

Pour Dehérain (1865), le courant de migration serait provoqué par les phénomènes d'insolubilisation de substances qui se produisent dans le tissu d'accumulation. Lorsque des oses se transforment en amidon dans les tissus d'un tubercule de pomme de terre, l'insolubilisation des oses en ces points déclenche des phénomènes de diffusion dont l'effet est d'amener au point d'insolubilisation de nouvelles quantités d'oses, qui à leur tour sont transformés également en amidon; les tissus où s'accumule l'amidon deviennent ainsi des centres d'afflux des glucides solubles. Pour Dehérain, c'est donc le phénomène d'insolubilisation qui serait la cause déterminante du mouvement de substance, et ce serait dans les phénomènes de diffusion qu'il faudrait chercher l'explication du mécanisme des migrations. C'est ainsi que seraient transportés les glucides vers les centres de formation d'amidon, de matière membranaire de lipides, que des courants de glucides, de protéides et de minéraux se dirigeraient vers les méristèmes où se construit la matière végétale nouvelle, laquelle comporte surtout de la substance insoluble, soit solide, soit à l'état de solution colloïdale.

En 1895, Maquenne a apporté un complément à cette théorie en faisant remarquer que, pour que des courants de diffusion se forment, il n'est pas indispensable que

des insolubilisations se produisent ; il suffit que dans les tissus d'accumulation, certains corps solubles soient transformés en composés à plus grosses molécules, même si ces dernières demeurent solubles dans l'eau. Dans un tissu où du glucose est transformé en maltose, où du glucose et du fructose sont transformés en saccharose, la baisse de pression osmotique qui en résulte doit provoquer des phénomènes de diffusion tout comme s'il y avait eu insolubilisation.

Une autre théorie est celle de Münch (1926) qui place la cause déterminante du mouvement de substance, non plus dans le tissu d'accumulation, mais dans le tissu d'origine de la substance qui émigre ; elle met également en cause le phénomène d'insolubilisation, mais elle suppose en outre l'intervention d'autres actions telles que l'accroissement de la pression hydrostatique, l'augmentation de la pression osmotique, ces actions s'exerçant dans les tissus où prennent naissance les substances migratives.

Ainsi, lorsqu'au lever du soleil, chez un pied de pommes de terre par exemple, la photosynthèse commence dans le parenchyme chlorophyllien des feuilles, la formation de glucides qui en résulte augmente la pression osmotique dans les cellules vertes, d'où absorption d'eau par ces cellules dans les tissus voisins, en particulier dans les vaisseaux ligneux ; la pression hydrostatique augmente donc dans le parenchyme chlorophyllien ; c'est cette pression qui pousserait le liquide sucré dans les cellules libériennes et provoquerait le cheminement vers des régions où la pression osmotique est plus faible, vers les tubercules souterrains où la substance en solution, le sucre, s'insolubilise à l'état d'amidon au fur et à mesure de son arrivée, tandis que le solvant, l'eau, serait exosmosé vers les vaisseaux ligneux. Un certain nombre de faits sont en faveur de cette théorie : existence d'une pression hydrostatique toujours assez élevée à l'intérieur du tissu criblé, pression osmotique plus forte dans les régions de photosynthèse que dans les tissus d'accumulation.

Toutefois, si ces diverses théories rendent compte assez convenablement des faits expérimentaux dans beaucoup de cas, elles ne parviennent pas à nous les expliquer tous de manière satisfaisante. Ni la théorie de Dehérain, ni celle de Maquenne, ni celle de Münch, qui toutes trois font appel aux actions d'insolubilisation, ou tout au moins à celles d'accroissement moléculaire, ne nous permettent de comprendre comment le glucose, le fructose, les nitrates sont envoyés vers des tissus où ils s'accumulent sous ces formes de corps à petites molécules jusqu'à réaliser des concentrations considérables. C'est là un problème de physiologie qui est encore loin d'être résolu.

Nous venons d'examiner la première partie de la question qui nous intéresse ; le mouvement de migration des substances vers les lieux d'accumulation ; examinons maintenant la seconde, c'est-à-dire le phénomène d'accumulation en lui-même.

Il résulte de ce qui vient d'être dit, que l'accumulation peut se faire sous deux formes : ou bien à l'état de corps à petites molécules, qui s'emmagentent

dans l'état même où ils arrivent dans les tissus, qui demeurent solubles dans l'eau, et par conséquent accroissent la pression osmotique du contenu cellulaire au fur et à mesure qu'ils s'emmagentent, c'est le cas des oses accumulés dans certains fruits ; ou bien à l'état de composés à plus ou moins grosses molécules qui, formés aux dépens de corps circulants de faible poids moléculaire, doivent donc subir des phénomènes de complication moléculaire (polymérisation souvent accompagnée d'isomérisation, combinaisons chimiques diverses) ; les corps parvenus sous leur forme d'accumulation, peuvent alors ou bien demeurer solubles dans l'eau (saccharose), ou bien être pseudosolubles (inulines, protéides), ou bien insolubles (huiles, amidon, constituants membranaires).

Dans le premier cas, accumulation d'oses, le phénomène d'accumulation est aussi simple que possible ; il consiste en des arrivées successives de molécules nouvelles qui s'ajoutent aux précédentes, sans comporter aucune transformation chimique. Dans le second, il apparaît plus compliqué, puisque le phénomène d'emmagement s'accompagne de toute une série d'actions chimiques ; et par quels processus chimiques et cytologiques sont-elles réalisées ?

Première question : se produisent-elles dans les tissus mêmes où a lieu l'accumulation, au point d'arrivée du flux migrateur de substances, ou au point de départ de ce flux, ou encore sur son trajet ? Second point : en quoi consistent les actions qui opèrent ces transformations de substances ?

Les idées sur le premier point ont depuis trois siècles évolué successivement dans des sens divers, mais elles semblent être actuellement orientées dans une voie qui est vraisemblablement définitive car la théorie universellement admise de nos jours repose sur un faisceau de faits très solidement établis.

Les problèmes soulevés sont d'importance capitale ; ils débordent notablement le chapitre de l'accumulation des substances. C'est toute la question de la distribution du travail physico-chimique dans les diverses parties du corps végétal qui est en cause.

La première opinion sur cette question a été formulée dès la renaissance des études biologiques, au XVII^e siècle, par le grand naturaliste Marcello Malpighi. Elle a pour nous, actuellement encore, une grande valeur, puisque c'est vers elle que les physiologistes actuels reviennent après qu'elle eut été abandonnée pendant un demi-siècle.

Pour Malpighi, les feuilles sont les organes où commence le travail d'élaboration qui produit le complexe nutritif nécessaire à la construction des tissus. Le savant italien précise en outre — et c'est ce point qui importe surtout pour nous — que tout le travail d'élaboration de la matière nutritive ne s'effectue pas seulement dans le tissu foliaire ; après son passage dans les feuilles, la sève subit de nouvelles transformations au cours de sa migration dans les cavités cellulaires des divers tissus.

Pour le biologiste italien, l'activité génératrice de la matière végétale a donc un siège, non seulement dans les cellules des feuilles où les liquides venus du sol

commencent à être modifiés, mais aussi dans beaucoup d'autres cellules de l'organisme, où les produits de ce début d'élaboration séjournent et se transforment ; cette activité génératrice se trouve donc très largement répartie à travers le corps végétal.

Nous retrouvons cette même conception soutenue par les naturalistes au début du XIX^e siècle après la découverte du phénomène d'assimilation chlorophyllienne du gaz carbonique chez les plantes supérieures. Elle est adoptée par Brisseau de Mirbel dans ses « *Éléments de physiologie végétale et de Botanique* » parus en 1815, par Pyrame de Candolle dans sa « *Physiologie végétale* » parue en 1832. Pour ce dernier, la sève venant des feuilles après s'être répartie dans les diverses cellules de l'organisme, continue à s'y transformer ; chacune de ces cellules, écrit de Candolle, « élabore par son action propre, et peut ainsi, selon sa nature, la transformer en fécule, en sucre, en lignine ».

Dans la suite, lorsque les connaissances eurent progressé quant au résultat immédiat du phénomène de photosynthèse, lorsqu'on eut découvert que ce résultat était un produit de la famille des sucres, les biologistes conservèrent la même manière de voir. La production du glucose et de ses congénères, écrit Boussingault en 1865, est l'acte principal des organes aériens de la plante ; ces substances, de structure relativement simple, émigrent des tissus chlorophylliens vers les autres parties de l'organisme et y subissent les transformations profondes d'où résultent les multiples principes immédiats des végétaux.

C'est seulement à partir de 1840 que l'on se rend compte de l'importance considérable du rôle que joue dans la nutrition des plantes vertes le phénomène d'assimilation chlorophyllienne du gaz carbonique. Les idées sur l'ensemble du fonctionnement végétal sont alors si profondément modifiées que l'équilibre a quelque peine à s'établir dans cette partie des connaissances scientifiques. Il arriva ce qui se produit généralement après chaque grande découverte. On tend à exagérer l'importance des acquisitions nouvelles. Après avoir découvert l'osmose, Henri Dutrochet en exagérait tellement l'importance qu'il lui faisait jouer un rôle à peu près comparable à celui que les philosophes grecs attribuaient à la toute puissante force vitale. Après avoir découvert le phénomène d'assimilation du gaz carbonique dans les tissus chlorophylliens et son aboutissement qui est la photosynthèse des sucres, on tend à attribuer aux cellules vertes la presque totalité du travail chimique d'élaboration qui se produit dans le corps végétal ; on est tenté d'admettre que c'est dans les cellules vertes que prennent naissance la plupart des principes immédiats existant dans les divers tissus des plantes supérieures. Ainsi, à la fin du XIX^e siècle, tandis que certains biologistes demeurent fidèles aux vieilles conceptions de Malpighi quant aux rôles que jouent respectivement les tissus foliaires et les tissus privés de chlorophylle dans l'élaboration de la substance végétale, d'autres s'en éloignent plus qu'on ne l'avait jamais fait depuis deux siècles. Il demeure évidemment établi pour tous que c'est seulement dans les cellules

vertes qu'a lieu le premier acte du travail d'élaboration de la matière organique ; mais les opinions diffèrent sur le stade jusqu'auquel le tissu vert porte la substance carbonée avant de la livrer aux autres tissus, et sur la part qui revient à ces derniers dans la fabrication des substances d'accumulation. Pour les uns, ce sont seulement les premières réactions d'assimilation qui ont lieu dans les cellules vertes ; les autres par contre attribuent à ces éléments la presque totalité du travail chimique d'élaboration des constituants végétaux. En 1875, dans son célèbre ouvrage *Geschichte der Botanik*, le physiologiste allemand Julius von Sachs écrit à propos de Malpighi : « il se trompe en donnant au parenchyme incolore, qui sert uniquement à la conservation des matières assimilées, une importance égale à celle des feuilles ». A la même époque commencent en France, devant l'Académie des Sciences, d'actives discussions sur cette question, auxquelles prennent part les physiologistes les plus illustres de cette Compagnie. A propos de l'étude de l'origine du saccharose dans la betterave Ch. Violette et Duchartre, Claude Bernard, soutiennent la théorie de Sachs ; pour eux, le sucre se formerait « en nature de sucre, dans les feuilles de la betterave, pour aller ensuite s'emmagasiner, sous cette même forme, dans la racine de cette plante ». En 1884, Aimé Giraud conclut dans le même sens en précisant plus nettement encore : « formé directement dans les limbes sous l'influence de la lumière, le saccharose est ensuite, à travers les pétioles, transporté jusqu'à la souche, où il s'emmagasine peu à peu ». Les faits acquis « ne permettent plus de douter que les feuilles soient le laboratoire où les matières sucrées prennent naissance ».

Ces deux expressions, « la feuille laboratoire de la plante », « le tissu sans chlorophylle magasin de substances », parce qu'elles faisaient image, aussi parce qu'elle traduisaient une conception particulièrement simple des phénomènes d'assimilation, eurent un très grand succès. On les rencontre dans la plupart des publications de phytophysiologie et d'agronomie qui parurent au cours des années suivantes. Elles ne furent pas étrangères au crédit que trouvèrent dans le monde savant les idées qu'elles schématisaient.

On ne se contente plus d'attribuer au tissu chlorophyllien le rôle d'élaboration des sucres simples, on les reconnaît également comme la source des matières protéiques. Déjà, en 1862, Sachs lui avait attribué ce rôle ; plus tard, Pagnoul, Müntz, Laurent, Godlewski, placent également dans les cellules chlorophylliennes le siège de la protéogénèse. En 1885, Westermaier en fait celui de la formation des tannins ; en 1886, Brunner et Chuard admettent que c'est également celui de la formation des glucosides ; en 1893, Eugène Mesnard croit pouvoir affirmer que c'est aussi dans l'acte chlorophyllien que prennent naissance les corps gras. Pour Van Dyck, en 1900 et pour Albo en 1903, c'est ce même phénomène qui produit les alcaloïdes ; pour Faivre, Schullerus, Haberlandt, Gaucher, il élabore également les latex ; pour Mesnard en 1893, pour Charabot et Laloue en 1903-1907, il produit les essences. Posternak, aux environs de 1900, précise avec

une particulière netteté ce que pensent la plupart des physiologistes de cette époque : « Les substances dissoutes dans le suc cellulaire, écrit-il, ne sont pas formées sur place, mais ont été apportées à la graine des parties vertes de la plante, où, sous l'influence des rayons solaires et par l'intermédiaire de la chlorophylle, elles ont pris naissance ». Et Posternak nous explique par quel mécanisme des substances très diverses peuvent prendre naissance dans la cellule verte. Il est admis que l'aldéhyde formique est le produit direct de l'assimilation du gaz carbonique ; pour Posternak, c'est ce corps qui, « au fur et à mesure de sa production est partagé entre les différents groupements moléculaires dont l'ensemble constitue le chloroplaste et qui, suivant la fonction spéciale du groupement auquel la formaldéhyde est parvenue, sert à l'élaboration de l'amidon, des albuminoïdes, de l'acide oxyméthylphosphorique, et ainsi de suite ». C'est donc à l'intérieur même du chloroplaste que les produits les plus divers se formeraient.

Cette tendance à centraliser la totalité du métabolisme végétal dans la cellule chlorophyllienne, à faire de la feuille l'unique laboratoire de l'organisme, se retrouve dans la plupart des travaux publiés à la fin du siècle dernier et au début du siècle actuel. C'est à cette conception du chimisme végétal que se rallient la majorité des phytophysiologistes de cette période.

Il y a toutefois lieu de noter quelques sons de cloches discordants.

En 1872, Pfeffer avait donné des preuves expérimentales certaines de la formation des huiles dans les tissus mêmes où elles s'accumulent. Il avait montré que des graines de Pivoine, extraites des carpelles avant qu'elles ne soient mûres, à un stade où elles ne contiennent pas encore d'huile mais sont très riches en amidon, et abandonnées à l'air libre, s'appauvrissent progressivement en amidon tandis que de l'huile s'accumule peu à peu dans les cellules. Dans ces conditions, où les tissus sont séparés de la plante et ainsi soustraits à tous les phénomènes de migration qui pourraient fausser l'expérience, on assiste à la formation de l'huile dans le tissu d'accumulation lui-même et aux dépens d'un composé glucidique, l'amidon. D'autre part, entre 1890 et 1900, divers physiologistes, Müller-Thurgau, Kinoshita, Hansteen, Palladine, constatent la formation de protéides dans des organes non chlorophylliens et à l'obscurité. Toutefois ce sont surtout les beaux travaux de Henri Colin, commencés en 1916, qui ont provoqué un revirement complet dans l'opinion du monde savant.

En opérant sur la Betterave, qui accumule du saccharose dans son tubercule, sur la Chicorée, le Topinambour, le Dahlia, l'Aunée qui accumulent de l'inuline, H. Colin a suivi par l'analyse les glucides depuis le tissu où a lieu l'assimilation du gaz carbonique, le parenchyme chlorophyllien, en passant par les nervures, les pétioles, la tige, jusqu'aux tissus d'accumulation. Il a ainsi constaté que, dans la Betterave par exemple, les glucides circulent dans les nervures et les pétioles foliaires à l'état de sucres simples, glucose et fructose, qu'ils arrivent sous cette

forme dans le tubercule et que là, ils se transforment brusquement en saccharose qui s'accumule. Les mêmes constatations sont faites à propos de l'inuline chez la Chicorée. Les feuilles de cette plante sont complètement dépourvues d'inuline ; ce glucide ne peut donc être considéré comme un produit direct de la photosynthèse. Les pétioles en sont également dépourvus. Dans ces organes, le matériel glucidique ne circule qu'à l'état de sucres simples ou de saccharose ; par contre, dès les premières assises cellulaires de la racine, l'inuline apparaît à une très haute concentration. Le matériel glucidique, qui arrive dans la racine sous forme d'oses et de saccharose, se transforme donc brusquement en inuline dans les cellules mêmes où se fait l'accumulation de ce corps. Il faut en conclure qu'il se produit dans ces cellules des actions chimiques très diverses : hydrolyse du saccharose, isomérisation du glucose en fructose, et surtout une active polymérisation du fructose en inuline. Ainsi, les travaux de H. Colin établissent d'une façon absolument sûre que les parenchymes des tubercules de Betterave, ceux des racines de Chicorée, des tubercules de Topinambour, ne représentent pas que de simples magasins de substances à activité chimique réduite ou nulle ; loin de se borner au rôle passif de recevoir et de conserver, ils manifestent au contraire une activité chimique considérable.

Les faits accumulés depuis vingt ans imposent ainsi une nouvelle orientation des idées relatives à l'assimilation de la matière par l'organisme végétal. Ils nous éloignent de la théorie relativement récente de Sachs, d'Aimé Girard et de Posternak, et nous ramènent aux vieilles conceptions de Malpighi, de Mirbel et de Candolle. Ils nous obligent à admettre une centralisation beaucoup moins accusée du métabolisme, une répartition de l'activité anabolique s'étendant à toutes les cellules vivantes de la plante. Les cellules vertes sont bien les seules capables d'assimiler le carbone minéral ; c'est bien uniquement dans ces cellules que la matière carbonée venant du dehors, le gaz carbonique, prend une forme organique, mais elle n'y prend pas sa forme organique définitive ; elle ne reçoit en général une forme susceptible d'une certaine durée que dans les cellules mêmes où elle doit s'immobiliser, soit à l'état de matière vivante, soit à l'état de matière inerte d'accumulation. Et pour faire passer les petites molécules des corps organiques circulants sous ces formes de constituants de la matière vivante ou de matériaux d'accumulation, corps dont l'édifice moléculaire est en général de dimensions considérables, il faut que toutes ces cellules effectuent un travail anabolique d'une très grande puissance.

Voilà pour le premier point que nous nous sommes proposé d'examiner. Passons maintenant au second : en quoi consistent les actions qui opèrent les transformations de substances aboutissant aux formes d'accumulation ? Et tout d'abord, quelles sont ces substances dans le cas des plantes à huile ? Ce sont naturellement surtout des huiles, mais il arrive que ce ne soient pas seulement des huiles. Dans de nombreux cas, les dépôts de lipides sont en effet accompagnés de dépôts

de protéides. Le cas le plus connu est celui de l'albumen de Ricin, dont les cellules sont gorgées d'huile et contiennent en outre des grains d'aleurone, représentant une masse importante de protéides. Mais ce n'est pas là un cas isolé. Tout récemment l'un des travailleurs de l'I.R.H.O. — Mr. Henry — a obtenu, devant la Faculté des Sciences de Paris, le diplôme d'études supérieures de Sciences Naturelles, avec un fort intéressant travail de cytologie, portant sur le Palmier à huile. Mr. Henry a découvert dans les graines d'*Elaeis*, au milieu de l'abondante accumulation d'huile, qui contient d'ailleurs une partie de glycérides à l'état solide sous forme d'une multitude de fines aiguilles cristallines, des dépôts protéiques se présentant à l'état de grains d'aleurone de deux sortes ; chaque cellule contient un grain géant, ayant en moyenne 50 microns de diamètre, et une quinzaine de grains de plus petite taille. Dans chaque grain géant existe un cristalloïde bien constitué, mais la matière du globoïde est dispersée en une multitude de petites granulations.

Très rarement, les dépôts d'huile se trouvent associés à des dépôts de glucides. Toutefois, dans les graines de Lin, de Colza, qui contiennent 33 % d'huile, on trouve 23 à 24 % de glucides. Quant aux organes qui sont le siège de ces accumulations de substances ce sont le plus souvent des graines, parfois des péricarpes de fruits (olive, drupe d'*Elaeis*), rarement des organes végétatifs (tiges de Tilleul, de Noyer, rhizome de *Cyperus esculentus*). Dans les graines, les dépôts se trouvent le plus souvent soit dans l'albumen, soit dans les cotylédons, parfois dans le tégument ; dans les fruits, ce sont les parenchymes qui sont les lieux d'accumulation. Les teneurs courantes sont de l'ordre de 30 à 40 %, elles peuvent atteindre beaucoup plus ; les olives contiennent 60 % d'huile et les graines de Ricin jusqu'à 66 %. Il y a lieu de remarquer que le pouvoir d'accumuler des huiles est surtout répandu chez des espèces vivant dans les régions tropicales et subtropicales, toutefois, il n'y a rien d'exclusif et un certain nombre d'espèces des climats tempérés et des climats froids ont également cette faculté ; il suffit de penser au Hêtre, au Lin pour s'en rendre compte.

Les familles les plus diverses contiennent des plantes à huile ; on en trouve parmi les Gymnospermes (Conifères), les Monocotylédones (Palmier, Liliacées, etc.), les Dicotylédones Dialypétales (Légumineuses, Crucifères, Euphorbiacées, etc.) Apétales (Cupulifères, etc.), et Gamopétales (Cucurbitacées, Composées, etc.).

Notons, d'autre part, que chez une espèce donnée, le pouvoir d'accumuler les lipides varie en intensité d'une variété à l'autre et plus encore d'une lignée à l'autre, ce qui montre l'importance des travaux de sélection dans l'amélioration des plantes productrices d'huile. Notons aussi l'action très nette qu'exercent les divers facteurs du milieu sur la lipogénèse. Les divers éléments du climat interviennent, (température, pluviosité, éclaircissement), mais aussi la nature du sol. Toutefois, le facteur température semble être l'agent le plus actif. Il agit non seulement sur la quantité de matière grasse accumulée, mais aussi sur sa compo-

sition. Il résulte de toute une série d'analyses portant sur les végétaux les plus divers, inférieurs ou supérieurs, que, d'une part, ce sont les huiles des espèces des pays chauds qui sont les plus riches en acides gras saturés et que, d'autre part, la teneur de l'accumulation lipidique en acides gras saturés chez une plante donnée est d'autant plus grande que la température ambiante est plus élevée.

Les processus morphologiques d'accumulation des huiles ont été précisés au cours d'études histologiques récentes. Les lipides se forment au sein du protoplasma et s'isolent de la masse protoplasmique au fur et à mesure de leur apparition sous forme de fines enclaves lipidiques ayant l'aspect de gouttelettes dont le volume augmente peu à peu et qui bientôt confluent en enclaves de plus en plus volumineuses. Dans les graines, ces dépôts d'huile peuvent devenir tellement importants que, dans chaque cellule, ils paraissent constituer une masse homogène occupant la totalité de la cavité cellulaire. En réalité, dans ces cellules, le protoplasma subsiste, formant de fines travées déshydratées, délimitant des espaces remplis d'huile, occupés par des grains d'aleurone.

Il résulte, de recherches récentes de Müller, que beaucoup de tissus d'accumulation meurent après avoir terminé leur activité d'emmagasinement. Il en est ainsi surtout des tissus accumulant de l'amidon. Le fait a été constaté dans un très grand nombre d'espèces de graines. Par contre, la plupart des tissus qui emmagasinent des huiles demeurent vivants.

Il nous reste maintenant à nous occuper du processus chimique de l'accumulation. Nous nous limiterons au cas des huiles.

Les études chimiques et les études cytologiques sont d'accord pour affirmer que, dans les graines, le phénomène d'accumulation d'huile n'apparaît que très tard. Il ne commence que lorsque les graines ont déjà atteint leur volume définitif. Jusque-là les tissus montrent des accumulations de glucides (sucres, amidon), mais ne contiennent que de très petites quantités de corps gras. Alors les processus de lipogénèse commencent et atteignent vite une très grande intensité ; en même temps, on constate la diminution progressive des dépôts glucidiques, l'amidon s'hydrolyse, le saccharose et le glucose disparaissent peu à peu. On en a conclu que les lipides se formaient à partir des glucides.

D'autre part, on constate que ce sont des acides gras qui apparaissent en premier lieu dans les cellules à huile et seulement ensuite se forment les huiles neutres. Quant à la glycérine, il n'a jamais été possible de la mettre en évidence, ni pendant la formation, ni pendant la disparition des huiles.

Cet ensemble de faits permet de se faire une idée du mécanisme de la lipogénèse. A partir des glucides se forment tout d'abord des acides gras ; un peu plus tard, à partir des glucides également, se forme de la glycérine ; au fur et à mesure de son apparition, cette dernière estérifie les acides gras préalablement formés et produit les huiles neutres.

Par quel processus chimique se forment les acides

gras ? sur ce point nous sommes réduits à des hypothèses, dont les bases sont encore assez fragiles. Parmi ces hypothèses celle de l'aldolisation, de Magnus-Lévy, paraît la plus sérieuse. Le glucose donnerait par une série de simplifications moléculaires de l'acide pyruvique ; à partir de ce dernier, se formerait de l'aldéhyde acétique ; deux molécules de ce corps se condenseraient en un aldol, l'aldéhyde bêta-oxybutyrique, qui donnerait naissance à l'acide butyrique. Par condensation de l'aldol avec d'autres molécules d'aldéhyde acétique, se formeraient les divers aldéhydes, à partir desquels prendraient naissance les divers acides gras correspondants.

En ce qui concerne l'origine de la glycérine, nous en sommes également réduits aux hypothèses. On a surtout exploité ce que l'on sait du mécanisme de la fermentation alcoolique, mécanisme chimique que l'on suppose se produire également dans la respiration normale.

On pense que le glucose est tout d'abord transformé en ester hexose-diphosphorique, qui se scinde en deux molécules d'acide triose phosphorique ; ces dernières se transforment en deux molécules d'aldéhyde phosphoglycérique ; par dismutation, l'une d'elles deviendrait une molécule d'acide glycérophosphorique et l'autre une molécule d'acide phosphoglycérique. Dans cette chaîne, deux maillons peuvent donner naissance à la glycérine, l'aldéhyde phosphoglycérique et l'acide glycérophosphorique.

Il reste à expliquer la dernière phase de la lipogénèse, l'estérification des acides gras par la glycérine.

Ici encore, nous sommes réduits à des hypothèses. Depuis que l'on sait que la diastase lipase est capable à la fois de faire la synthèse et d'opérer la désintégration des glycérides, on suppose que c'est elle qui, dans les tissus végétaux, catalyse l'estérification des acides gras par le glycérol. Toutefois, on doit reconnaître que la synthèse des glycérides par la lipase *in vitro* n'a pu être réalisée jusqu'ici qu'en présence de très fortes concentrations de glycérine, ou en l'absence d'eau. Or, les tissus des graines ne renferment jamais de fortes concentrations de glycérine, puisque la présence même de faibles quantités de ce corps n'a pu être mise en évidence en aucun cas dans les tissus ; quant à l'eau, elle diminue bien pendant la période de maturation qui est précisément celle où les glycérides prennent naissance, mais elle ne tombe jamais au-dessous de 5 à 8 %. Il y a donc là des points obscurs qui restent à étudier. Il serait notamment intéressant de déterminer la teneur en eau liée des tissus des graines en voie de maturation. Il se pourrait en effet que les faibles proportions d'eau qui demeurent dans les graines mûres soient constituées uniquement, ou en majeure partie, par cette eau liée, ce qui supprimerait l'objection qui subsiste.

Encore une fois, il s'agit-là d'hypothèses, et d'hypothèses encore bien peu solides.

Il faut d'ailleurs constater que le problème de la lipogénèse n'est pas le seul du grand chapitre de l'anabolisme végétal à être aussi mal partagé. Nous sommes tout aussi peu avancés en ce qui concerne la protéogénèse, la glucogénèse et, d'une façon générale, toutes les réactions de complication moléculaire.

Nos connaissances, depuis cinquante ans, grâce à la découverte des diastases, ont fait des progrès rapides et importants dans l'étude des moyens qu'utilise la matière vivante pour désintégrer les molécules. Par contre, les biochimistes se sont heurtés à des difficultés demeurées jusqu'ici insurmontables, lorsqu'il s'est agi de rechercher comment cette même matière vivante parvient à compliquer les édifices moléculaires jusqu'à en faire ces énormes constructions que sont les molécules de lipides, d'amidon, de cellulose, de protéides qu'accumulent les tissus. Nous savons que dans les cellules où se déposent des huiles ou de l'amidon règne une activité chimique considérable, mais nous ignorons encore quels sont les agents de cette activité et quelle est la suite des réactions qui s'y produisent. Nous ne pouvons faire que des suppositions.

Avant d'en terminer, il convient d'attirer l'attention du lecteur sur un autre point d'importance capitale et générale de l'activité anabolique de la matière végétale, pour lequel nous ne possédons encore actuellement aucune donnée sérieuse, c'est la nature du processus qui répartit le travail anabolique dans les tissus végétaux.

Si nous considérons l'extrémité d'une tige ou celle d'une racine, l'étude de l'origine des diverses cellules au cours de la croissance montre que toutes dérivent d'un même groupe de cellules que l'on nomme les initiales. Les matières vivantes de toutes les cellules d'une écorce de tige par exemple sont certainement semblables entre elles à l'origine, puisque toutes résultent de la segmentation d'une même matière vivante initiale. Cependant, dans cette écorce, nous pouvons constater que des cellules contiguës peuvent présenter des chimismes extrêmement différents ; la matière vivante de l'une accumule de l'amidon dans ses plastes, tandis que celle de la voisine élabore une enclave d'essence dans son cytoplasme ; une autre, toute proche, dépose de la cellulose ou des composés pectiques dans sa membrane, et une quatrième accumule du latex dans sa vacuole. Rien ne permet de comprendre comment les matières vivantes qui paraissent identiques, fonctionnant les unes à côté des autres dans un même tissu, où l'approvisionnement en matériaux nutritifs paraît être régulièrement réparti, puissent produire et accumuler des corps aussi différents. Nous sommes là complètement dans l'inconnu.

22 OCT 1969

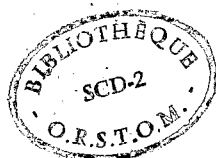
OLÉAGINEUX

Revue mensuelle des matières grasses

TIRÉ A PART

LA FORMATION ET LA
LOCALISATION DES RÉSERVES
CHEZ LES VÉGÉTAUX PRODUCTEURS D'HUILE

M. R. COMBES



ORSTOM Fonds Documentaire
N° : 29.652 ep 1
Cote : B.

ADMINISTRATION - RÉDACTION - ABONNEMENTS :

INSTITUT DE RECHERCHES POUR LES HUILES DE PALME ET OLÉAGINEUX (I.R.H.O.)
11-12-13, SQUARE PÉTRARQUE, PARIS XVI^e - TÉLÉPH. : KLÉBER 2-7-90