

Influence de certains facteurs du milieu extérieur sur le métabolisme protidique du périanthe

par R. Combes,

Professeur de Physiologie végétale à la Faculté des Sciences de Paris

Влияние некоторых факторов внешней среды на азотистый обмен околоцветника

Р. Комб,

профессор физиологии растений Парижского университета

J'ai exposé dans trois notes communiquées à l'Académie des Sciences de Paris¹⁾ les principaux résultats obtenus au cours de mes recherches sur la nutrition minérale, protidique et glucidique du périanthe de *Lilium croceum* considéré aux divers stades de son développement.

Cette première étude avait pour but de rechercher comment évoluent les divers groupes de constituants chimiques des pièces du périanthe, depuis le stade de la fleur en jeune bouton jusqu'à celui de la fleur fanée, chez des plantes se développant dans les conditions normales de végétation.

Cette partie du problème de la nutrition du périanthe étant connue j'ai entrepris une série d'expériences en vue d'examiner dans quelle mesure le métabolisme des tissus du périanthe pouvait être modifié par certains facteurs du milieu.

J'ai tout d'abord étudié l'action qu'exercent sur le métabolisme protidique les conditions réalisées dans les serres chaudes: température élevée et constante, humidité de l'air et du sol, faible intensité lumineuse.

1° — Action des conditions réalisées en serre chaude

Un certain nombre de bulbes de *Lilium croceum* ont été mis à développer en avril, les uns dans une serre chaude, maintenue aux environs de 25°, les autres en plein air, dans les conditions de température, d'humidité de l'air, et de lumière, réalisées sous le climat de Paris. Dans les cultures de plein air l'épanouissement des fleurs a eu lieu au milieu de juin; il a été notablement plus précoce en serre chaude.

Au moment de la floraison, les fleurs étaient récoltées à trois stades différents de leur développement: 1-er stade, la veille de l'épanouissement; 2-e stade, quelques heures après l'épanouissement; 3-e stade, huit jours après l'épanouissement.

¹⁾ R. Combes. Étude biochimique de la fleur. — La nutrition minérale de la corolle. Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. 200, p. 578, 1935.

La nutrition azotée de la fleur. Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. 200, p. 1970, 1935.

La nutrition glucidique de la corolle. Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. 203 p. 1282, 1936.

A chaque récolte 10 fleurs étaient cueillies dans les deux lots de cultures. Sur chaque fleur on isolait le péricanthe, calice et corolle, et l'on rejetait les autres organes.

Sur chacun de ces groupes de 10 péricanthes (représentant 60 pièces florales) on déterminait la quantité de substance sèche par dessiccation à l'étuve aux environs de 100°, puis on dosait les quantités de substances protéiques et de substances azotées solubles par la méthode utilisée dans mes précédentes recherches.

Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau ci-dessous. Ils sont exprimés en milligrammes de substances contenues dans 10 péricanthes considérés à chacun des trois stades étudiés; d'autre part, ceux relatifs aux matières azotées sont en outre rapportés à 100 parties de substance végétale sèche. Enfin, pour chaque stade, se trouve indiqué le rapport de la quantité de substances azotées solubles contenues dans les tissus analysés.

Les substances azotées dans le péricanthe de *Lilium croceum* cultivé:

	Dans 10 péricanthes					Dans 100 parties de substance sèche		
	Subst. sèche	N prot.	N sol.	N total	$\frac{P}{S}$	N prot.	N sol.	N total
1° En serre chaude:								
1° stade	1594	18,48	47,60	66,08	0,38	1,159	2,986	4,145
2° stade	1810	18,48	63,28	81,76	0,29	1,021	3,496	4,517
3° stade	1452	13,02	26,74	39,76	0,48	0,896	1,841	2,737
2° En plein air:								
1° stade	2814	14,56	13,44	28,00	1,08	0,517	0,477	0,994
2° stade	3430	27,30	13,72	41,02	1,98	0,795	0,400	1,195
3° stade	2002	13,72	8,26	21,98	1,66	0,685	0,412	1,097

L'examen de ces résultats permet de tirer les conclusions suivantes:

En serre chaude, le poids de matière végétale constituant chaque péricanthe est, aux stades étudiés, nettement moins élevé qu'il ne l'est chez les plantes de plein air. Ces différences peuvent vraisemblablement être rapportées au fait que dans un milieu chaud, humide et faiblement éclairé, les pièces florales accumulent moins de glucides, et en particulier moins de glucides membranaires, que dans les cultures de plein air.

Dans les deux milieux, le poids de la substance sèche des péricanthes augmente avant l'épanouissement et baisse après.

Considérons maintenant les quantités réelles de substances azotées contenues dans les péricanthes à chaque stade, c'est à dire les résultats du tableau rapportés à un même nombre de péricanthes, 10.

La quantité de substances protéiques contenue, avant l'épanouissement des fleurs, dans les péricanthes développés en serre chaude est un peu différente de celle contenue dans les organes formés en plein air, mais elle le devient surtout aussitôt après l'épanouissement; elle apparaît alors nettement inférieure. Les réactions de protéogénèse se montrent donc moins actives chez les fleurs formées en serre chaude que chez celles formées en plein air, au moment où ces réactions vont cesser et où celles de protéolyse vont devenir dominantes.

Dans les deux lots de périanthes une diminution des substances protéiques se produit après l'épanouissement.

Les périanthes développés dans les deux conditions étudiées sont très différentes, à tous les stades, quant à leur teneur en matières azotées solubles. Les organes formés en serre chaude contiennent beaucoup plus d'azote soluble que ceux formés en plein air, 3 à 4, 5 fois plus suivant le stade. Ainsi, lorsque les fleurs s'épanouissent dans ces conditions particulières réalisées dans la serre chaude, la migration des matières azotées vers les pièces florales se trouve profondément influencée; elle est activée très notablement et ces substances arrivant dans les tissus du périanthe plus vite qu'elles ne sont utilisées dans les phénomènes de protéogénèse, elles s'accumulent. En milieu chaud, humide et faiblement éclairé, les tissus des sépales et des pétales prennent donc beaucoup plus de matières azotées solubles à l'appareil végétatif qu'elles en prennent lorsqu'elles se développent en plein air, mais elles en laissent la plus grande partie sous forme de corps à petites molécules.

Les variations des substances azotées solubles au cours du développement du périanthe se produisent suivant un même sens dans les deux conditions de végétation; ces corps augmentent jusqu'à l'épanouissement et diminuent ensuite.

Par suite de l'abondance des corps azotés solubles dans les tissus des périanthes développés en serre chaude, le rapport de l'azote protéique à l'azote soluble aux différents stades est notablement moins élevé chez ces organes que chez ceux formés à l'air libre. Il varie de 0,29 à 0,48 chez les premiers, de 1,08 à 1,98 chez les seconds.

L'accumulation de substances azotées solubles constatée dans les périanthes formés en serre chaude semble être un caractère particulier aux pièces florales, car les feuilles développées dans le même milieu ne présentent pas ce phénomène en même degré. L'étude de 30 feuilles adultes prises sur les plantes maintenues en serre chaude et de 30 feuilles comparables récoltées sur les pieds développés en plein air a donné les résultats suivants.

	Dans trente feuilles					Dans 100 parties de substance sèche		
	Subst. sèche	N prot.	N sol.	N total	$\frac{P}{S}$	N prot.	N sol.	N total
Feuilles développées en serre chaude.	391	9,20	6,91	16,11	1,33	2,349	1,765	4,114
Feuilles développées en plein air	427	3,85	3,37	7,42	1,07	0,901	0,836	1,737

Les organes formés en serre chaude contiennent plus d'azote soluble et d'azote protéique, mais l'accroissement d'azote soluble est loin d'atteindre la valeur que nous lui voyons chez les pièces du périanthe; par contre l'azote protéique y apparaît nettement plus abondant, d'où il résulte que le développement en serre chaude, dont l'un des effets sur les tissus du périanthe est de faire baisser considérablement le rapport de l'azote soluble, provoque au contraire chez les feuilles l'augmentation de la valeur de ce rapport.

En serre chaude, les feuilles, comme les pièces du périanthe, reçoivent du reste de la plante plus de substances azotées (les deux sortes d'organes contiennent en effet un peu plus du double de l'azote total existant dans les organes formés en plein air), mais tandis que les périanthes en laissent la plus grande partie à l'état de substances solubles, de faible grosseur molé-

culaire, les feuillés en font passer une proportion beaucoup plus grande sous forme de protéides.

Quant à la concentration des tissus floraux en substances azotées, elle se trouve naturellement très différente dans les deux sortes d'organes, d'une part à cause de la faible quantité de glucides membranaires contenus dans les périanthes formés en serre chaude, d'autre part à cause toujours de l'accumulation des corps azotés solubles dans ces mêmes organes. Avant l'épanouissement, et pendant les heures qui suivent, la concentration en substances azotées des tissus des sépales et des pétales se montre environ quatre fois plus grande dans les pièces développées en serre chaude que dans celles formées en plein air.

2° — Action de l'éclairement

Après avoir constaté cette action profonde des conditions de milieu réalisées en serre chaude sur le métabolisme des protéides dans les pièces florales, j'ai entrepris une série d'expériences tendant à établir quelle est la part d'action de l'un des facteurs de ce milieu, du facteur lumière.

Des bulbes de *Lilium croceum* ont été mis à développer sous des tentes-écrans semblables à celles que j'ai utilisées dans mes recherches de 1910 ¹⁾. Sous ces appareils, installés en plein air dans les jardins de l'École nationale d'Horticulture de Versailles, les éclairagements réalisés correspondaient respectivement à $\frac{1}{9}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{2}$ et $\frac{3}{4}$ de la radiation solaire directe. Un lot de bulbes cultivés sans écran, en pleine lumière, ont donné des plantes recevant la lumière solaire directe, dont l'intensité sera représentée ci-dessous par l'unité.

Les fleurs ont été récoltées, sous chaque éclairagement, quelques heures après leur épanouissement. Le stade étudié ici représente donc le 2-e stade des expériences précédentes. Comme dans ces dernières, les périanthes seuls ont été étudiés. Au moment de la récolte 10 fleurs ont été cueillies sous chaque tente-écran; les périanthes ont été séparés, puis séchés à 100° pour détermination de la substance sèche; enfin ils ont été soumis à l'analyse. Les résultats obtenus sont réunis dans le tableau ci-dessous; ils sont exprimés comme dans le tableau précédent.

L'examen de ces résultats conduit aux constatations suivantes:

Les substances azotées dans les périanthes de *Lilium croceum* développés à cinq éclairagements différents

	Dans 10 périanthes					Dans 100 parties de substance sèche		
	Subst. sèche	N prot.	N sol.	N total	P/S	N prot.	N sol.	N total
Eclairement $\frac{1}{9}$	1290	14,00	28,00	42,00	0,50	1,085	2,170	3,255
Eclairement $\frac{1}{3}$	2100	16,92	17,90	34,82	0,94	0,806	0,853	1,659
Eclairement $\frac{1}{2}$	2120	16,94	17,92	34,86	0,94	0,799	0,845	1,644
Eclairement $\frac{3}{4}$	2210	17,72	16,72	34,44	1,05	0,800	0,756	1,556
Eclairement 1	2500	17,26	16,32	33,58	1,05	0,690	0,653	1,343

¹⁾ R. C o m b e s. Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement (Ann. des Sc. nat., Botanique, 9e série, 11, pp. 75—254, 1910).

L'examen de ces résultats conduit aux constatations suivantes:

Le poids de la substance sèche formant les périanthes est moins élevé aux éclairagements faibles qu'aux éclairagements intenses. Les différences sont surtout très accusées entre les pièces florales de l'éclairément $\frac{1}{9}$ et celles des autres éclairagements. En passant de cet éclairément $\frac{1}{9}$ à l'éclairément 1, on voit doubler le poids de la substance sèche. On peut attribuer ces différences avec beaucoup de vraisemblance à la plus faible activité des processus de formation des glucides membranaires chez les plantes cultivées en lumière atténué.

Considérons maintenant les quantités de substances azotées contenues dans 10 périanthes sous chaque éclairément.

Les quantités de substances azotées insolubles et solubles sont à peu près les mêmes dans les fleurs développées aux quatre éclairagements les plus intenses. Par contre les fleurs qui se sont formées à la lumière la moins intense, $\frac{1}{9}$, sont nettement différentes; elles renferment un peu moins de protéides et notablement plus de substances azotées solubles. Dans ces conditions, le périanthe prend à l'appareil végétatif plus de substances azotées environ $\frac{1}{4}$ en plus, mais il en laisse la plus grande partie sous forme de corps, de faible grosseur moléculaire. Il en résulte une faible valeur du rapport P/S, qui est de 0,50 à l'éclairément $\frac{1}{9}$ tandis qu'il est voisin de l'unité aux quatre autres éclairagements.

Les résultats exprimant les concentrations des tissus en substances azotées font apparaître également des différences importantes entre les fleurs de l'éclairément $\frac{1}{9}$ et celles des autres lots. Les périanthes des premières ont une concentration en azote total à peu près double de celle des autres. Chez ces dernières la concentration en azote des tissus du périanthe va en décroissant des éclairagements intenses, mais les différences sont peu accentuées; elles doivent être dues à ce que les tissus sont d'autant plus riches en substances membranaires qu'ils se sont formés à une lumière plus intense.

La partie la plus intéressante de ces résultats est donc celle relative aux fleurs développées à l'éclairément faible $\frac{1}{9}$. Le métabolisme de la matière azotée semble présenter à cette faible lumière des particularités analogues à celles que l'on constate en serre chaude. Les pièces du périanthe prennent plus de matières azotées aux organes végétatifs qu'ils ne le font aux éclairagements plus intenses, mais ils laissent une grande partie de ces matières, les $\frac{2}{3}$, à l'état de corps de faible poids moléculaire, n'en transformant qu'un tiers en protéides.

S'il y a analogie entre l'action d'un éclairément très faible, $\frac{1}{9}$ de la lumière solaire, et celle du milieu réalisé en serre chaude, il faut toutefois remarquer que celle qu'exerce l'éclairément faible est moins accentué que celle du complexe de facteurs caractérisant le milieu de la serre chaude. On ne peut donc admettre que parmi ces facteurs, ce soit la lumière, peu intense dans ce dernier milieu, qui soit seule responsable des modifications qu'apporte la culture en serre chaude dans le métabolisme azoté du périanthe. D'ailleurs, l'atténuation de la lumière dans la serre chaude où ont été faites les expériences est très inférieure à celle réalisée par la tente-écran donnant l'éclairément de $\frac{1}{9}$. Des mesures d'intensité lumineuse effectuées comparativement à l'aide d'un luxmètre en pleine lumière et dans cette serre ont montré que l'éclairément sous cette dernière représente $\frac{1}{2}$ de l'éclairément solaire direct. Or, en se reportant au tableau ci-dessus on constate qu'à cette dernière intensité lumineuse, et même à une intensité plus faible, $\frac{1}{8}$, les tissus des périanthes conservent un rapport de la matière protéique à la matière azotée soluble sensiblement voisin de celui qu'ils présentent lorsqu'ils se forment en pleine lumière.

Ce n'est donc pas le facteur lumière qui seul agit dans le complexe lumière atténuée — air humide — température élevée et constante; il se peut qu'il intervienne mais pour une faible part; les deux autres conditions, humidité de l'air et température élevée, doivent avoir une part d'influence notablement plus grande.

On peut seulement conclure de cette partie des recherches que les très faibles éclaircissements déterminent des modifications du métabolisme azoté qui sont de même sens mais moins profondes que celles que provoquent les conditions réalisées en serre chaude.

Il y avait lieu de se demander si cette sensibilité du métabolisme azoté des pièces extérieures de la fleur à l'action des éclaircissements faibles était une particularité des pièces florales ou si d'autres organes la présentaient également. J'ai donc fait sur les feuilles des plantes d'où provenaient les fleurs étudiées des déterminations comparables à celles qui viennent d'être indiquées à propos des périanthes. Chaque analyse a porté sur 30 feuilles, les résultats sont réunis dans le tableau ci-dessous.

Les substances azotées dans les feuilles de *Lilium croceum* développées à cinq éclaircissements différents

	Dans 30 feuilles					Dans 100 parties de substance sèche		
	Subst. sèche	N prot.	N sol.	N total	$\frac{P}{S}$	N prot.	N sol.	N total
Eclaircissement $\frac{1}{9}$	286	3,78	3,22	7,00	1,17	1,321	1,125	2,446
Eclaircissement $\frac{1}{3}$	276	4,20	3,36	7,56	1,24	1,521	1,217	2,738
Eclaircissement $\frac{1}{2}$	420	4,62	5,18	10,40	0,88	1,100	1,233	2,333
Eclaircissement $\frac{2}{4}$	453	5,46	3,71	9,17	1,47	1,205	0,819	2,024
Eclaircissement 1	427	3,85	3,57	7,42	1,07	0,901	0,836	1,737

On voit que, contrairement à ce qui se passe dans les fleurs, les tissus des feuilles végétatives développées à la faible intensité lumineuse $\frac{1}{9}$, n'accumulent pas plus d'azote soluble que ceux des feuilles développées en pleine lumière; 30 feuilles en contiennent 3,22 mg à l'éclaircissement $\frac{1}{9}$ et 3,57 mg à l'éclaircissement 1. D'autre part, l'activité de la protéogénèse est tout aussi grande à la lumière la plus faible qu'à la plus intense. Pour ces organes c'est l'éclaircissement intermédiaire $\frac{1}{2}$ qui provoque une augmentation de la quantité des substances azotées; à cette lumière l'azote total atteint 10,40 mg dans 30 feuilles, tandis que le même nombre d'organes n'en contiennent que 7 mg à l'éclaircissement $\frac{1}{9}$ et 7,42 mg, à l'éclaircissement 1.

Quant à la concentration des tissus foliaires en substances azotées, ce n'est pas non plus à l'éclaircissement le plus faible, $\frac{1}{9}$, qu'elle atteint son maximum, mais à l'éclaircissement $\frac{1}{3}$ pour les corps protéiques et à l'éclaircissement $\frac{1}{2}$ pour les matières azotées solubles.

On peut donc conclure de ces derniers résultats que le métabolisme azoté des tissus foliaires et celui des pièces du périanthe ne sont pas identiquement influencés par la diminution de l'éclaircissement.

Conclusions

Les résultats obtenus au cours de ces recherches peuvent être résumés comme suit:

1°. Les périanthes des fleurs de *Lilium croceum* développées dans le milieu chaud, humide et à faible éclaircissement réalisé dans les serres chaudes, accumulent moins de substance végétale, vraisemblablement surtout moins de matériaux glucidiques, que ceux des fleurs développées en plein air.

2°. Les tissus des périanthes formés en serre chaude présentent des réactions de protéogénèse notablement moins actives que celles des tissus formés en plein air, au stade qui suit immédiatement l'épanouissement, c'est-à-dire au moment où ces réactions atteignent leur maximum d'activité et où elles vont cesser.

3°. L'approvisionnement des tissus du périanthe en corps azotés se montre très profondément influencé par le milieu réalisé dans la serre chaude. Ils reçoivent des organes végétatifs une quantité de substances azotées double de celle qui leur parvient chez les fleurs développées en plein air, mais ils n'en font passer qu'une faible proportion à l'état de corps protéiques, laissant la plus grande partie sous forme de corps azotés de faible grandeur moléculaire; il en résulte que les pièces florales formées en serre chaude contiennent 3 à 4, 5 fois plus de substances azotées solubles que les mêmes organes développés en plein air, et présentent une valeur du rapport de l'azote protéique à l'azote soluble bien inférieure, 0,29 au lieu de 1,98.

Il y a lieu d'être surpris de ces différences de constitution chimique que peut présenter un même organe suivant les conditions du milieu dans lequel la plante se développe. Ce qui paraît surtout difficile à comprendre dans l'état actuel de nos connaissances c'est l'accumulation des substances azotées solubles en si grande quantité dans les fleurs de serre chaude. Cette accumulation ne semble pas pouvoir s'expliquer par la théorie de Dehérain et de Maquenne. Suivant ces physiologistes, la migration des substances à travers les tissus serait provoquée par la transformation en certaines régions, qui deviendraient de ce fait des centres d'afflux et d'accumulation des substances circulantes, de corps à petite molécule en corps à grosse molécule, transformation allant le plus souvent jusqu'à la production de corps insolubles. Or, dans les périanthes de *Lis* développés en serre chaude, la plus grande partie de la matière azotée qui afflue demeure à l'état soluble et s'accumule sous cette forme dans les tissus. Ce ne sont donc pas les processus de complication moléculaire et d'insolubilisation qui peuvent rendre compte ici à la fois de la migration extrêmement rapide des corps azotés vers les périanthes et de leur accumulation. Dans ce cas, comme dans beaucoup d'autres, la théorie de Dehérain et Maquenne ne suffit pas à expliquer les faits constatés.

4°. Les tissus des feuilles des mêmes plantes ne se comportent pas comme ceux des périanthes. En serre chaude, eux aussi reçoivent plus de corps azotés, un peu plus du double, comme ceux des sépales et des pétales, mais ils en transforment la plus grande part en protéïdes, d'où résulte pour les feuilles de serre chaude un accroissement plus accentué de ces formes de la matière azotée, et contrairement à ce qui a lieu pour les périanthes, une valeur plus élevée du rapport P/S, qui passe de 1,07 pour les feuilles de plein air à 1,33 pour celles de serre chaude.

5°. La diminution de l'éclaircissement jusqu'au $\frac{1}{3}$ de l'intensité lumineuse solaire n'apporte pas de transformations notables dans le métabolisme azoté du périanthe; mais une baisse plus accentuée, ne laissant que $\frac{1}{9}$ de la radiation solaire, modifie très notablement la nutrition azotée de cette partie de la fleur; sépales et pétales accumulent moins de substance sèche, mais dans

cette substance les matières azotées totales sont nettement plus abondantes; ce sont surtout les corps azotés solubles qui s'accumulent; les protéïdes figurent au contraire en quantité moindre que dans les tissus des périanthes développés aux éclaircements plus intenses. A une lumière solaire fortement atténuée les pièces du périanthe prennent donc plus de matières azotées aux organes végétatifs qu'elles ne le font aux éclaircements plus intenses, mais elles laissent une grande partie de ces matières à l'état de corps de faible grandeur moléculaire.

6°. C'est là un phénomène particulier aux pièces florales; les feuilles des mêmes plantes ne se comportent pas de cette manière. A l'éclaircissement faible $\frac{1}{9}$ elles accumulent la même quantité de substances azotées qu'à la lumière solaire directe, et l'activité de la protéogénèse est tout aussi grande.

Nous venons de voir que le métabolisme azoté des pièces du périanthe est beaucoup plus sensible à l'action du milieu réalisé en serre chaude que ne l'est celui des feuilles des mêmes plantes. Nous constatons que le premier est également plus sensible que le second à la diminution de l'éclaircissement. La vie à la lumière très atténuée, ainsi que la vie en serre chaude, provoquent donc une diminution de l'activité de protéogénèse dans les tissus des sépales et des pétales, tandis que les tissus des feuilles parviennent à conserver leur activité normale, ou même manifestent une activité accrue.

Au cours de ses recherches sur l'influence qu'exerce la lumière sur les multiples manifestation physicochimiques de la vie végétale, W. Lubimenko ¹⁾ a montré le rôle important que joue ce facteur dans la formation du fruit: „L'action de la lumière dans ce cas, écrivait-il, n'a rien de commun avec sa fonction dans le phénomène de l'assimilation chlorophyllienne. Nous avons ici une influence directe de ce facteur sur la nutrition des cellules par les substances organiques“. Les résultats qui viennent d'être exposés montrent un nouvel exemple de cette action de la lumière sur le travail chimique d'un tissu végétal; Lubimenko l'avait constatée dans le cas de la nutrition glucidique des fruits, nous venons de voir qu'elle n'est pas moins évidente dans le cas de la nutrition azotée de la fleur.

¹⁾ W. Lubimenko. Influence de la lumière sur le développement des fruits et des graines chez les végétaux supérieurs. Revue générale de Botanique, 22, p. 145, 1910.

Action directe de la lumière sur la transformation des sucres absorbés par les plantules de *Pinus Pinea*. Comptes rendus Ac. Sc., 143, p. 516, 1906.

Extrait du „Symposium dedicated to the Memory of V. LUBIMENKO“, Académie
des Sciences de la RSS d'Ukraine, 1938

М. А. Б. 1938. Київ. Університетський бібліотечний фонд.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 29.661-201

КНІБ-1938-КІЕВ Cote : B