

LA RESPIRATION DES FRUITS

INTÉRÊT BIOLOGIQUE ET PRATIQUE ⁽¹⁾

par **Roger ULRICH**

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE CAEN.

Tandis que les échanges gazeux respiratoires des fruits ont été très étudiés, les oxydations à l'échelle cellulaire sont encore peu connues. C'est donc principalement des échanges gazeux qu'il sera question dans cette rapide mise au point.

I. LES ÉCHANGES GAZEUX RESPIRATOIRES DANS LES CONDITIONS HABITUELLES

On doit à BÉRARD (1821) et à GERBER (1897) des données fondamentales sur ce sujet, mais les travaux récents nous sont venus principalement de Grande-Bretagne. Pour ne pas surcharger l'exposé, nous choisisons un exemple, celui de la pomme.

A. L'intensité respiratoire. — C'est la quantité de gaz carbonique émise par un fruit ou par 100 g de

(1) D'après une conférence prononcée à la Société Botanique de France, le 9 décembre 1949.

fruits frais pendant l'unité de temps, à température définie et constante.

Les observations fondamentales de KIDD sur la pomme peuvent se résumer en un tableau et un graphique (Fig. 1).

HULME et SMITH ont observé que l'intensité respiratoire pendant la période de croissance est proportionnelle à la teneur en azote protéique.

Le phénomène climactérique n'est pas provoqué par la cueillette ; il peut s'observer longtemps après la récolte ou au contraire sur l'arbre.

Divers auteurs ont montré l'influence considérable de la date de récolte sur l'allure des échanges respiratoires ultérieurs ; avec certains lots récoltés très tôt, le phénomène climactérique ne s'observe pas.

SMITH a prouvé qu'il existe une corrélation directe entre la production de gaz carbonique par kilo de fruit mûr et par heure, et le nombre de cellules d'un gramme

LA RESPIRATION AUX DIFFÉRENTS AGES DE LA POMME (INSPIRÉ DE KIDD).

PHASES DU DÉVELOPPEMENT	INTENSITÉ RESPIRATOIRE.
a) Période des divisions cellulaires, de la fécondation à l'âge de 3 à 4 semaines (taille d'une noix ; 100 millions de cellules environ).	Très grande d'abord, décroissant ensuite. } Période préclimactérique.
b) Période d'agrandissement des cellules.	
c) Période de maturation : développement de la saveur et de l'arôme. Les fruits sont généralement cueillis au début de cette période.	
d) Période de sénescence.	Augmentation (climactérique) ⁽¹⁾ } Période postclimactérique
e) Période d'altération allant jusqu'à la mort.	

(1) Du grec climax : échelle. Il nous semble logique de réserver ce nom à la montée de la courbe respiratoire ; nous préférons les termes de maximum ou summum (le plus haut degré) pour désigner la valeur la plus élevée de l'activité respiratoire. Les fruits qui n'ont pas encore atteint la crise sont dits *préclimactériques* ; on qualifie par contre de *postclimactériques* ceux qui ont dépassé le maximum.

de tissu ; les pommes d'été à nombreuses cellules respirent d'une manière particulièrement active.

Les données dont on dispose au sujet des poires conduisent à des conclusions voisines de celles que nous venons de résumer. WARDLAW et LÉONARD ont étudié la banane : ce fruit n'est complètement mûr que quelque temps après le maximum respiratoire. Le raisin a fait l'objet d'intéressantes recherches de M^{lle} GATET à Bordeaux, etc...

L'essentiel des faits acquis peut se résumer de la manière suivante :

Les divers fruits respirent très inégalement ; GORE les a rangés dans l'ordre suivant qui correspond à des intensités respiratoires croissantes : orange, poire, pomme, raisin, pêche, fraise.

Quelle que soit l'espèce considérée, on observe d'abord d'ordinaire une diminution continue de l'intensité respiratoire de 100 g de fruits frais jusqu'à la maturation, époque à laquelle se produit la crise climactérique ; celle-ci n'a cependant pas été décelée dans le cas du raisin, ni avec diverses espèces de petits fruits.

B. Le quotient respiratoire. — C'est le rapport du volume de gaz carbonique émis par les fruits au volume d'oxygène absorbé pendant le même temps. Ce quotient renseigne sur la nature des substances brûlées par les cellules. Il est égal à l'unité lorsque les tissus consomment des sucres, à 1,33 lorsqu'ils utilisent de l'acide malique ou de l'acide citrique, à 1,6 lorsque l'acide tartrique est en jeu, etc... Lorsque l'oxygène fait défaut, le quotient s'élève (quotient de fermentation). On doit à GERBER et à M^{lle} GATET d'importants documents sur ce sujet.

II. INFLUENCE DE DIVERS FACTEURS SUR LES ÉCHANGES RESPIRATOIRES DES FRUITS

Blessures. — Elles modifient l'intensité respiratoire d'une manière variable avec le degré de développe-

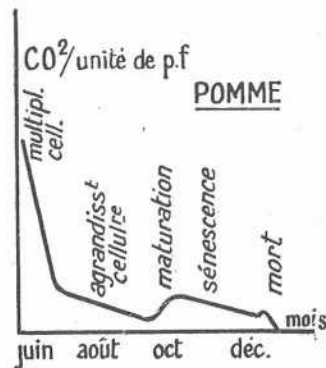


FIG. 1. — Variations de l'intensité respiratoire de pommes, de la naissance à la mort ; valeurs rapportées à l'unité de poids frais (d'après KIDD, Roy. Inst. of Great Britain. Weekl. evening Meeting, 9 novembre 1934).

ment des fruits. On observe d'ordinaire une intensification des échanges qui dure peu.

Température. — L'intensité respiratoire croît quand la température s'élève (Q_{10} voisin de 2,5). Selon la température à laquelle on conserve des fruits, la courbe des variations de l'intensité respiratoire en fonction du temps diffère : à basse température, le phénomène climactérique est moins marqué et plus tardif qu'à température élevée (Fig. 2).

Humidité relative de l'air. — Elle modifie l'intensité respiratoire, mais les expériences sont encore peu nombreuses et leurs résultats sont contradictoires.

Composition de l'atmosphère ambiante. — La raréfaction de l'oxygène diminue l'importance du phénomène climactérique ; poussée trop loin, elle provoque l'apparition de la fermentation.

L'accumulation du gaz carbonique a une action dépressive sur la respiration des fruits postclimactériques. Le système oxydant des tissus est inactivé par le gaz carbonique suffisamment concentré, même lorsque l'oxygène est abondant (THOMAS).

L'éthylène augmente l'intensité respiratoire des fruits verts en provoquant prématurément la crise climactérique ; DENNY, le premier, a observé ce phénomène sur les citrons ; au cours de l'expérience, les fruits jaunissent rapidement.

Enfin, certaines moisissures, les *Penicillium* par exemple, émettent une substance qui élève l'intensité respiratoire des citrons.

L'oxygène, le gaz carbonique, l'éthylène ne peuvent influencer les cellules qu'après avoir pénétré dans l'atmosphère des méats et lacunes. La connaissance de ce milieu interne offre un grand intérêt.

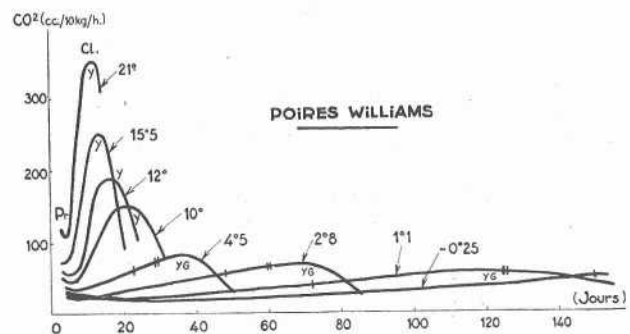


FIG. 2. — Intensité respiratoire des poires Williams Bon-Chrétien en fonction de la température et de la durée de stockage. Cl : maximum climactérique ; Pr : minimum préclimactérique ; Y : jaune ; Y G : jaune vert. Le signe || indique le moment au delà duquel le fruit brunit ; | indique le moment au delà duquel le fruit sorti du froid ne mûrit plus normalement (d'après KIDD et WEST, Rep. of the Food Invest. Board for the Year 1936, p. 113).

III. L'ATMOSPHÈRE LACUNAIRE ET SES RAPPORTS AVEC L'AIR AMBIANT

Lorsque les tissus externes sont peu perméables, le gaz carbonique émis par les cellules ne diffuse parfois à l'extérieur du fruit que longtemps après qu'il a pris naissance. Dans ces conditions, la courbe qui exprime en fonction du temps les variations de l'émission de gaz carbonique dans le milieu extérieur peut différer sensiblement de celle qui correspond aux variations de la production de ce gaz par les cellules.

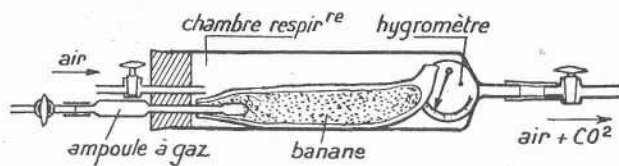


FIG. 3. — Appareil pour l'extraction des gaz internes de la banane et l'étude simultanée de la respiration en air renouvelé (d'après WARDLAW et LEONARD. Low temperature Research Station, Trinidad. Memoire n° 13, 1939).

Les méthodes utilisées pour prélever les gaz dans les méats et lacunes reposent sur plusieurs principes.

- 1) Emploi d'un récipient annexe qu'on greffe sur le fruit et dont l'atmosphère se met en équilibre avec celle des méats (DEVAUX; WARDLAW et LÉONARD, fig. 3).
- 2) Extraction des gaz sous vide à partir de fragments de fruits vivants (MAGNESS; BURTON et SPRAGG).
- 3) Aspiration de gaz à l'aide d'une aiguille creuse au sein du fruit entier (SMITH).
- 4) Extraction des gaz sous vide à partir de tissus tués brusquement (ULRICH, fig. 4).

Dans tous les cas, les gaz extraits sont analysés, avec l'appareil de BONNIER et MANGIN par exemple.

Rapportons à titre documentaire quelques résultats de mesures :

GAZ LACUNAIRES DE POMMES CALVILLE GARDÉES EN LABORATOIRE CHAUFFÉ (ULRICH).

	GAZ CARBONIQUE	OXYGÈNE
18 novembre, fruit vert.....	3,9%	16,2%
26 novembre, fruit vert jaune	6,2	13,3
2 décembre, fruit jaune mou.	6,9	13,9
17 décembre, fruit jaune très mou.....	7,8	10,1

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE. (Pommes Yellow Newton, d'après MAGNESS).

TEMPÉRATURE	CO ₂ (%)	O ₂ (%)	N ₂ (%)
2° C	6,7	14,2	79,1
6	8,4	12,9	78,7
11	12,2	10,7	77,1
20	17,2	5,5	77,3
30	21,4	3,2	75,4

INFLUENCE DE LA PROFONDEUR DU POINT DE PRÉLÈVEMENT ET DE LA COMPOSITION DE L'ATMOSPHÈRE AMBIANTE (d'après SMITH; pomme Lord Derby).

		DISTANCE A LA SURFACE DU FRUIT		
		0,7 cm	1,3 cm	2,5 cm
Fruits dans l'air	CO ₂ ..	0,9 %	1,2%	1,8%
	O ₂ ..	19,6	19,0	18,1
Fruits dans CO ₂ (10 %) + O ₂ (8,9 %) + N ₂ (81,1 %)	CO ₂ ..	10,6	10,8	10,9
	O ₂ ..	7,6	7,4	7,3

A la fin de la vie du fruit, la circulation des gaz devient difficile et l'anaérobiose tend à s'établir. Si l'on emballe les fruits ou les revêt d'un film peu perméable, cette tendance est encore aggravée.

L'atmosphère lacunaire peut échanger ses constituants avec l'air ambiant, soit à travers les méats conduisant aux stomates ou aux lentilles, soit à travers les cellules elles-mêmes. Les stomates peu-

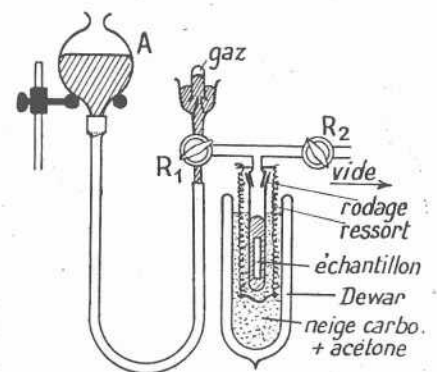


FIG. 4. — Appareil pour l'extraction des gaz internes d'un échantillon de fruit tué à -80° dans un mélange d'acétone et de neige carbonique. En hachures : mercure. Le mercure solidifié autour de l'objet forme une gaine étanche qui permet de vider les espaces nuisibles de l'appareil. Ensuite, on réchauffe l'échantillon et recueille le gaz dégagé grâce à des mouvements convenables de l'ampoule A et au jeu du robinet R₁ (d'après ULRICH, C. R. Acad. Sc., 1949, 228, p. 500).

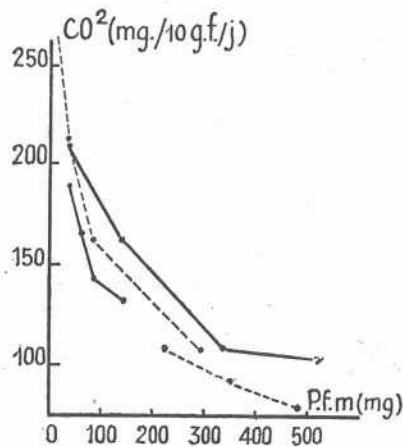
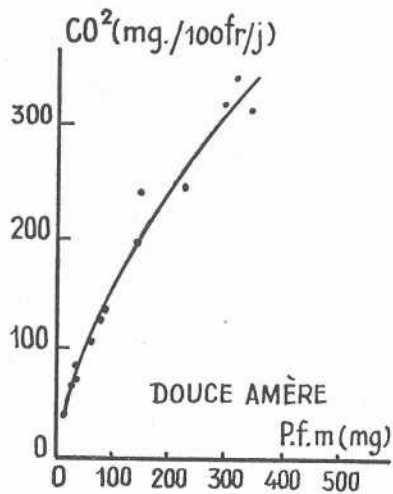


FIG. 5. — Variations de l'intensité respiratoire de fruits verts de Douce-Amère en fonction du poids frais d'un fruit ; valeurs ramenées soit à 100 fruits, soit à 10 g frais ; température 25° (d'après R. ULRICH, Bull. Soc. bot. Fr., 1945, 92, p. 252).

vent manquer et les lenticelles sont parfois closes. La région du calice (pomme) ou la cicatrice du pédoncule (orange) sont également des régions d'échanges actifs de gaz pour certains fruits. L'intensité des échanges dépend finalement de la différence des concentrations respectives de chacun des gaz dans le milieu interne et dans l'atmosphère ambiante d'une part, de la perméabilité des tissus d'autre part.

IV. INTERPRÉTATION DES FAITS EXPÉRIMENTAUX PRÉCÉDENTS

Les courbes relatives aux variations des échanges respi-

ratoires en fonction du temps mettent en évidence :
— une intensité respiratoire par unité de poids de moins en moins intense pendant la période de croissance du fruit ;

— une recrudescence suivie d'une chute pendant la maturation et la sénescence.

Les auteurs ont cherché à expliquer ces faits.

La diminution de l'intensité respiratoire qui caractérise la période de croissance est normale puisque l'augmentation de taille des fruits résulte essentiellement de l'agrandissement des vacuoles, c'est-à-dire principalement d'une accumulation d'eau non corrélative d'un enrichissement en matière vivante. D'ailleurs,

pendant cette phase de la vie du fruit, l'intensité respiratoire ramenée à 1 g de substance azotée est presque constante. Il faut noter que la courbe respiratoire caractéristique de cette phase devient ascendante si l'on ramène les résultats expérimentaux non plus à l'unité de matière fraîche mais à un fruit (Fig. 5).

Il est plus difficile d'expliquer la crise climactérique. La recrudescence de la respiration est accompagnée d'une augmentation de la transpiration et de l'émission d'éthylène, d'un enrichissement en sucres, de variations de la pigmentation, etc...

Pour expliquer la montée climactérique et la chute qui lui succède, on a fait intervenir divers facteurs :

Un excitant de la respiration. On peut se demander avec KIDD et WEST si une augmentation de concentration de l'éthylène ou de la sensibilité du cytoplasme à l'égard de ce gaz n'est pas le facteur cherché.

Des variations de concentration de certains métabolites. La concentration du saccharose augmente pendant le phénomène climactérique. Or certains auteurs pensent que le fructose actif qu'il renferme est par excellence un métabolite respiratoire. Une accumulation de fructose expliquerait l'accroissement de l'intensité respiratoire.

Des variations du pourcentage de l'oxygène dans l'atmosphère des méats. WARDLAW et LÉONARD ont comparé les résultats des mesures de l'intensité respiratoire et de la composition de l'atmosphère des méats ; ils ont constaté que le gaz carbonique émis à l'extérieur ne varie pas toujours dans le même sens que le gaz carbonique lacunaire (Fig. 6) ; selon les auteurs, il faut rechercher la cause de cette discordance dans la difficulté avec laquelle circulent les gaz à travers les tissus sénescents. Le manque d'oxygène provoquerait la chute de la respiration des fruits mûrs en dépit de la richesse en sucres des tissus.

Des variations d'activité des enzymes respiratoires. Ce facteur a été mis en cause par M. GENEVOIS et par M^{lle} GATET à propos du raisin.

Des modifications de l'état du cytoplasme encore mal définies auxquelles ont fait appel notamment BLACKMAN et PARIJA ainsi que KIDD et WEST.

Il faudrait naturellement préciser ce qui se passe à l'intérieur des cellules. Les renseignements sur ce point sont très rares. On doit à GENEVOIS et à M^{lle} GATET d'intéressantes données sur le pouvoir réducteur du suc cellulaire et sur ses variations au cours du développement du raisin.

V. INTÉRÊT DES ÉTUDES SUR LA RESPIRATION

Les liens étroits qui existent entre la maturation des

fruits et la respiration confèrent à cette fonction un intérêt tout particulier. Lorsqu'on trouble la respiration, on altère la maturation.

La facilité avec laquelle la fermentation propre se substitue à la respiration fait du fruit un objet intéressant pour l'étude de ces questions.

Du point de vue pratique, les sinuosités de la courbe qui exprime les variations de l'activité respiratoire en fonction de l'âge des fruits, en particulier le minimum préclimactérique et le maximum climactérique sont d'intéressants repères du degré de maturité. Certaines pommes étudiées par KIDD et WEST s'altèrent en entrepôt lorsqu'elles sont mises au froid pendant la montée climactérique. D'après PHILLIPS, les pommes Mc Intosh canadiennes doivent être récoltées après le climactérique.

L'étude du quotient respiratoire permettrait, d'après certaines données, d'être renseigné sur la date à laquelle doit cesser l'entreposage des pommes.

Il semble bien que plus les fruits ont une respiration active, plus vite ils atteignent la sénescence, autrement dit, moins ils se prêtent à une conservation prolongée ; cette corrélation s'observe notamment dans le cas des fraises et des pêches, fruits dont l'intensité respiratoire est très élevée.

Le lien qui unit maturation et respiration permet de penser que pour allonger la survie des fruits et augmenter la durée de conservation à l'état frais, il devrait suffire d'augmenter la teneur de l'air en gaz carbonique ou de diminuer la concentration de l'oxygène.

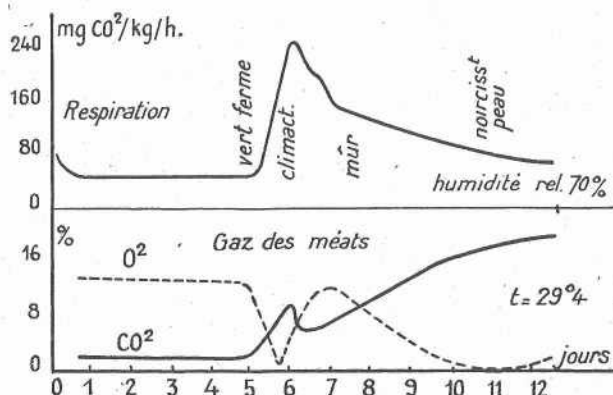


Fig. 6. — Variations simultanées, au cours de l'évolution du fruit, de la respiration et de la composition des gaz des méats. Banane. (d'après WARDLAW, LÉONARD et BARNELL, Low Temperature Research Station, Trinidad, Mémoire n° 11, septembre 1939).

Or, c'est là le principe du « gas storage », principe soupçonné par BÉRARD, mais étudié et mis en pratique par l'École anglaise.

Enfin, la connaissance de l'activité respiratoire fournit une base numérique pour évaluer la quantité de chaleur dégagée par les fruits, grandeur dont la connaissance est indispensable au calcul de la puissance des machines destinées à refroidir les locaux de stockage.

Si les études sur la respiration des fruits offrent pour le physiologiste bien des points dignes d'intérêt, elles sont donc en outre d'une utilité immédiate dans l'industrie de la conservation des fruits à l'état frais.

APERÇU BIBLIOGRAPHIQUE

1. BÉRARD (M.). — Sur la maturation des fruits. Ann. Chim. et Phys., 1821, 16, p. 152.
2. BLACKMAN (F. F.) et PARIJA (P.). Analytical Studies in plant respiration. I. Proceed. roy. Soc. London, 1928, 103, B, p. 412.
3. DEVAUX. — Étude expérimentale sur l'aération des tissus massifs. Ann. Sc. Nat. Bot., 1891, 57, 14, p. 297.
4. GATET (L.). — Recherches biochimiques sur la maturation des fruits. Thèse Sc. Nat. Bordeaux, 1940.
5. GENEVOIS (L.). — Les substances réductrices au cours de la maturation du raisin. Bull. Soc. Chim. Fr., 1938, 5, p. 579.
6. GERBER (C.). — Recherches sur la maturation des fruits charnus. Thèse Sc. Nat. Paris, 1897.
7. HULME et SMITH. — A relationship between protein content and rate of respiration in the cell of the apple. Rep. Food Invest. Board for 1938, p. 127.
8. MAGNESS (J. R.). — Composition of gases in intercellular spaces of apples and potatoes. Botan. Gaz., 1920, 70, p. 308.
9. SMITH (W. H.). — A new method for the determination of the composition of the internal atmosphere of fleshy plant organs. Ann. of Bot., 1947, 11, p. 363.