

Phytohormones et Biologie fruitière

I. = Les mécanismes hormonaux de la croissance des fruits

par **J. P. NITSCH**

INGÉNIEUR AGRONOME, DOCTEUR ÈS SCIENCES.

Nous commençons aujourd'hui la publication d'une série d'articles concernant la science nouvelle des régulateurs de croissance dans ses rapports avec le développement des fruits. Ce premier article illustre, à l'aide de plantes de laboratoire, certains des mécanismes naturels qui mettent en jeu des hormones dans la vie des fruits. Il sera suivi d'un article sur la biochimie des régulateurs de croissance et d'un autre sur l'emploi de ces substances dans les cultures fruitières.

Position du problème.

Les groupes de cellules embryonnaires, appelés méristèmes, qui donnent naissance aux nouveaux organes feuillés se trouvent placés à l'intérieur des bourgeons de la plante : bourgeons végétatifs et bourgeons floraux. Les premiers se développent ordinairement sans discontinuer en donnant des tiges et des

feuilles. Le développement des seconds, par contre, est beaucoup plus mouvementé, car l'évolution de la fleur en fruit est réglée par des mécanismes nombreux et délicats.

Les tissus du futur fruit se trouvent déjà tout constitués dans la fleur. C'est donc dans le bouton floral qu'il faut en rechercher les origines, lesquelles sont très diverses. Un fruit peut dériver d'un ovaire (cerise), du réceptacle supportant ces ovaires (fraise), d'un axe soudé aux pièces de l'inflorescence (ananas), etc... Dans tous ces cas, un point commun subsiste : ces tissus variés se développent en étroite connexion avec les graines de la plante. Les graines constituent des organes très différents de ceux du fruit. L'influence qu'elles exercent sur lui est une véritable « influence à distance » qui, nous le verrons, s'exerce par l'intermédiaire de « messagers chimiques » que l'on appelle « hormones ».

Considérons la courbe de croissance d'un fruit depuis sa naissance dans le bouton floral non encore épanoui jusqu'à sa maturité. Si nous choisissons une fleur à ovaire infère, telle que celle du *Cucumis anguria* L., (concombre des Antilles ; à la Martinique : « concombre-cornichon »), nous pouvons déjà mesurer le diamètre de l'ovaire plusieurs jours avant l'ouverture de la fleur. Si nous portons ces mesures sur un graphique, en fonction du temps, nous obtenons une courbe telle que celle de la fig. 1. C'est une courbe en « S », type très fréquent dans le cas d'organes en croissance, qu'ils soient animaux ou végétaux. Cette courbe n'indique pas par un changement de forme à

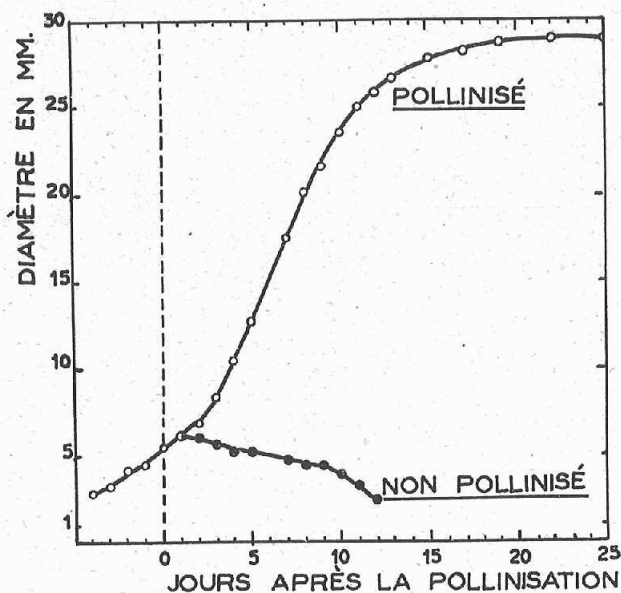


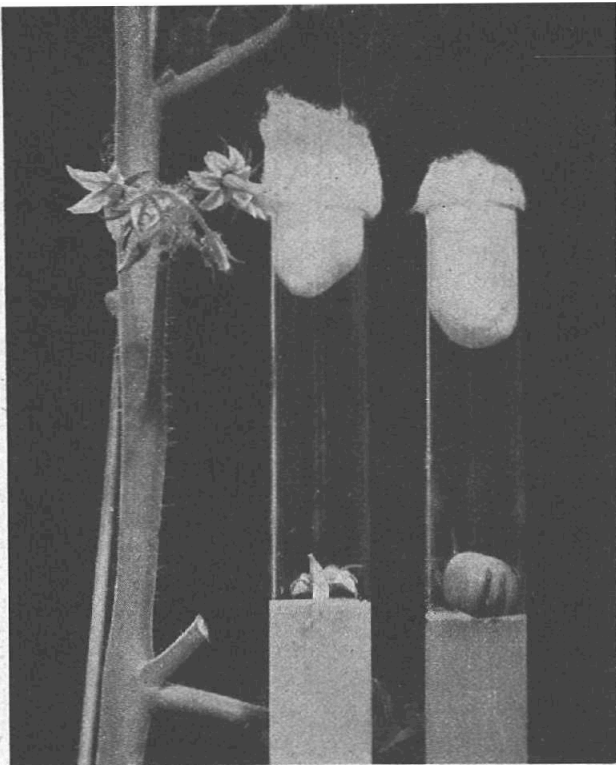
FIG. 1. — Courbes de croissance d'ovaires de *Cucumis anguria* L. pollinisés et non pollinisés.

FIG. 2. — Croissance d'ovaires de tomates en tubes à essais. A gauche, la fleur au moment de sa plantation ; à droite, la tomate qui s'est développée.

quel stade a eu lieu la pollinisation. Pourtant, si on empêche le pollen d'atteindre le stigmate, la croissance de l'ovaire s'arrête et aucun fruit ne se forme (fig. 1, points noirs). Cet arrêt de la croissance des tissus du fruit au moment de l'ouverture de la fleur est un fait d'observation courante. Il mérite cependant notre attention, car il marque une profonde différence entre le bourgeon végétatif, qui peut pousser de façon continue, et le bourgeon floral dont la croissance s'arrête ainsi brusquement à l'épanouissement de la fleur. Pourquoi cet arrêt dans la croissance des tissus du jeune fruit ? Telle est, à présent, la question à résoudre.

La chute des fleurs.

Dans bon nombre de cas, chez la Tomate par exemple, une fleur non pollinisée tombe de la plante. Ainsi séparés de leur mère-nourricière, les tissus du futur fruit ne peuvent — évidemment — plus grandir. On pourrait donc penser que cette abscission de la fleur cause l'arrêt prématuré de la croissance du fruit pour des raisons trophiques. Dans ce cas, le simple fait de maintenir la fleur en contact avec la source nourricière devrait suffire à assurer la croissance du fruit. Pour étudier ce point, on peut détacher de la plante une fleur de tomate et la planter aseptiquement sur un milieu nutritif, en tube à essais (fig. 2). On observe alors que le résultat dépend essentiellement du stade auquel se trouvait la fleur au moment de la plantation. Si la fleur est plantée 2 jours avant ou le jour même de son épanouissement (fleurs de gauche, fig. 3), on observe que l'ovaire ne se déve-



loppe guère. Si, au contraire, on la cueille 2 ou 4 jours après son épanouissement (fleurs de droite), l'ovaire se développe en tube, formant une petite tomate qui mûrit au bout de 4-6 semaines [1]. Il semble donc clair que ce qui cause l'arrêt de croissance d'une fleur non pollinisée, ce n'est pas tant le fait d'être séparée de la source des matériaux nutritifs qu'une sorte d'inhabileté interne à les utiliser. Ce fait est d'ailleurs net chez certaines plantes, comme *Cucumis anguria*, chez lesquelles une fleur non pollinisée reste attachée à la plante, mais ne se développe pas et finit même par se dessécher tout en restant apparemment reliée à la source des matériaux nutritifs.

Il est possible cependant de faire pousser *in vitro* même des fleurs de tomate non pollinisées, en ajoutant au milieu une substance de croissance capable de déclencher le développement parthénocarpique de l'ovaire, par ex. l'acide β -naphthoxyacétique, l'acide 2-4 dichlorophénoxyacétique, etc... (fig. 4).

Le rôle du pollen.

Les tissus du fruit qui ont poussé régulièrement depuis la formation du bourgeon floral jusqu'à l'épanouissement de la fleur en employant la sève nourricière de la plante deviennent, en général, incapables

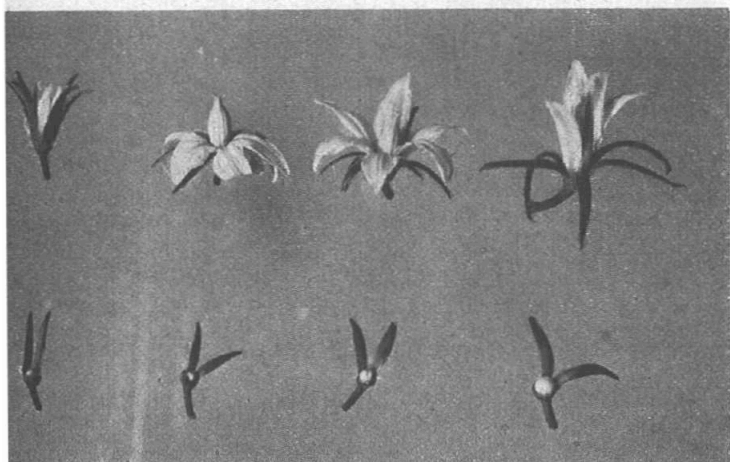


FIG. 3. — Fleurs de tomates à différents stades de développement. De gauche à droite : deux jours avant l'ouverture de la fleur, ouverture de la fleur, deux et quatre jours après l'ouverture de la fleur. En bas : taille des ovaires correspondants. Seuls, les ovaires des deux groupes de droite se développent lorsqu'ils sont plantés en tubes à essais sur un milieu dépourvu d'auxines.

d'utiliser ces mêmes éléments une fois la fleur fanée. Un nouvel élément entre alors en jeu : le pollen.

Pollinisons une fleur ouverte, une fleur de fraisier par exemple. Trois ou quatre jours après, nous remarquons un premier effet extérieur : la fleur, qui était dressée auparavant s'est penchée vers le bas (fig. 5). Ce phénomène du mouvement des hampes florales peut être observé sur bien d'autres espèces. Il n'est pas simplement dû au poids du jeune fruit grossissant, mais bien plutôt à la libération de substances appelées auxines qui stimulent l'élongation des cellules à doses faibles et l'inhibent à doses plus fortes. Si la tige de la fleur de fraisier n'est pas rigoureusement verticale, les auxines, produites s'accumulent à la face inférieure de cette tige. Lorsque la concentration d'auxines dans la tige est faible, suboptimale, la face inférieure, qui en reçoit davantage (par gravité), que la face supérieure, pousse plus vite que cette dernière : la tige se recourbe vers le haut (fig. 5 A). La pollinisation de la fleur déclenche une libération nouvelle d'auxine, qui s'écoule en nappe de haut en bas, s'accumulant à la face inférieure. Cette région de tige reçoit alors beaucoup trop d'auxine et sa croissance est inhibée. La croissance de la face supérieure, au contraire, qui en reçoit une concentration convenable, est stimulée : la tige se courbe vers le bas

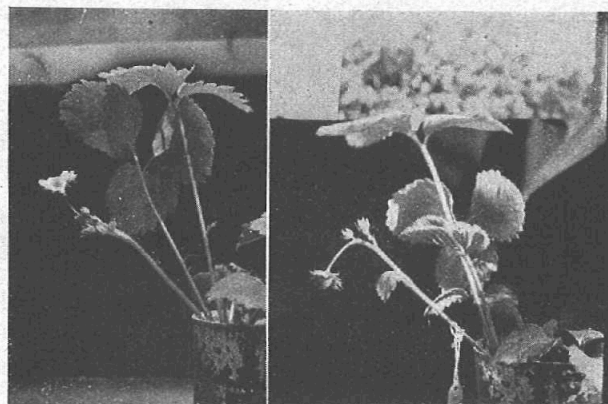


FIG. 5. — Effet de la nouaison du fruit sur le mouvement des hampes florales. — A : fleur de fraisier épanouie (le pédoncule floral est recourbé vers le haut) ; B : la même fleur, 3 jours après (le pédoncule floral s'est recourbé vers le bas).

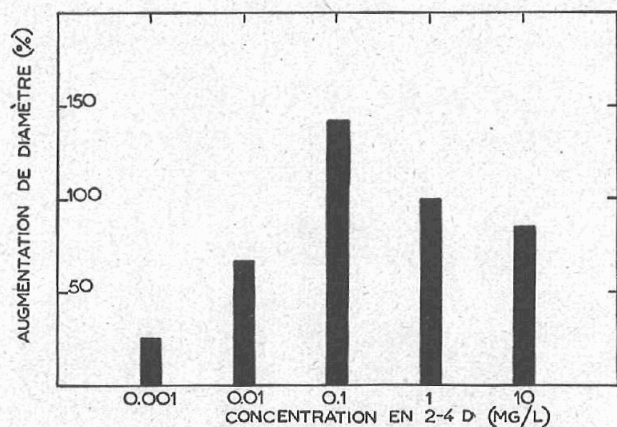


FIG. 4. — Croissance comparée d'ovaires de tomates non pollinisés en tubes à essais sur des milieux contenant des concentrations variables d'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique.

(fig. 5 B). Les mouvements des hampes florales sont des indicateurs sensibles des changements d'auxine qui se produisent dans les fleurs. Ils signalent, en particulier, que la pollinisation est accompagnée de libération d'auxine, fait qui a été étudié par FITTING (1901) chez les Orchidées [2]. FITTING fut même le premier à appliquer le nom d'« hormone » à la substance responsable des effets physiologiques de la

pollinisation des orchidées, montrant, en particulier, que des extraits de pollen produisaient les mêmes effets. De nombreux botanistes se sont penchés sur cette question. Il ressort de leurs travaux que le pollen apporte au jeune fruit, soit directement de l'auxine, soit un mécanisme enzymatique capable de stimuler la production d'auxine dans le jeune fruit. Mais il semble aussi que, dans la plupart des cas, la stimulation de la croissance produite par le pollen lui-même ne soit pas suffisante pour mener à terme la croissance du fruit. Les ovules, eux aussi, ont un rôle important à jouer.

Le rôle des ovules.

Depuis fort longtemps, les horticulteurs ont remarqué que les fruits les mieux venus étaient aussi ceux qui étaient les mieux pourvus en graines. Mais un tel parallélisme ne suffisait pas à établir entre les deux phénomènes une relation de cause à effet. Pour démontrer l'existence d'une telle dépendance, il est commode de s'adresser à des fruits qui portent les ovules à l'extérieur, les fraises par exemple. Environ 9 jours après la pollinisation, enlevons la plupart des akènes de jeunes fraises. Si nous en laissons 3 rangées dans le sens de la longueur, nous obtiendrons une fraise longue et plate (fig. 6). Si, au contraire, nous laissons subsister 3 rangées dans le sens transversal, c'est une fraise courte et large que nous récolterons. Selon la disposition des akènes ainsi laissées, on peut obtenir presque n'importe quelle forme. Au lieu d'enlever des akènes pollinisés, nous pouvons aussi n'en polliniser qu'un certain nombre, 3 par exemple. Les akènes pollinisés induisent alors autour d'eux la croissance du réceptacle, formant de petites proéminences char-



or

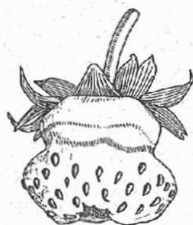


FIG. 6. — Effets des achenes sur la forme des fraises. En haut : en laissant subsister 3 rangées d'achenes dans le sens de la longueur, on obtient une fraise longue et aplatie latéralement. En bas : en laissant subsister 3 rangées d'achenes dans le sens de la largeur, la fraise devient courte et aplatie dans l'autre sens.

nues (fig. 7). Lorsqu'un nombre suffisant d'achenes a été pollinisé, ces petites masses charnues se fondent les unes dans les autres, donnant ainsi les fraises de forme habituelle. Une fraise est donc constituée par la juxtaposition de petites unités entourant chaque akène. Il y a d'ailleurs proportionnalité entre le nombre d'achenes fécondés et le poids du réceptacle charnu (fig. 8). Chaque akène semble ainsi diffuser autour de lui un principe qui stimule la croissance du réceptacle. Cette action s'exerce pendant presque toute la durée de vie de la fraise car, à tout moment, la suppression de tous les achenes entraîne l'arrêt complet de la croissance de la fraise, ainsi que le montrent les courbes de la fig. 9. L'action des achenes s'efface cependant à l'approche de la maturité.

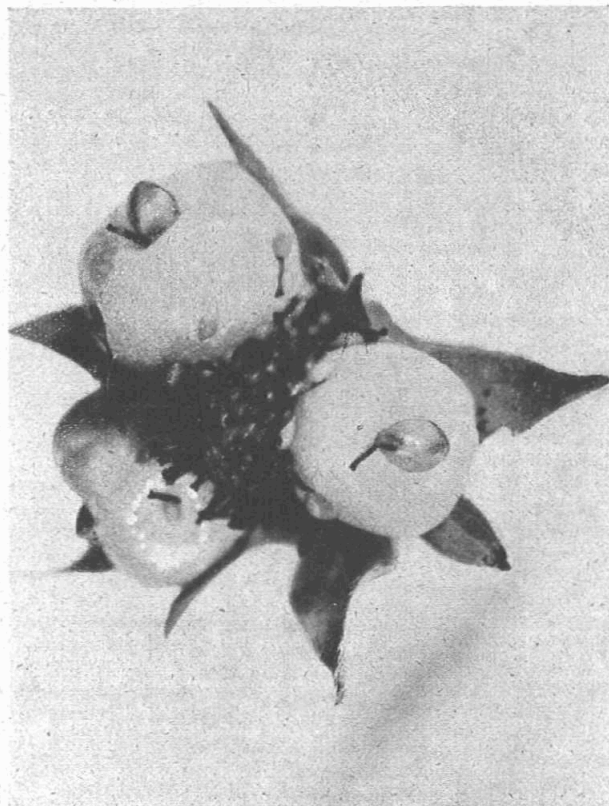
Quel est donc ce principe actif sécrété par les achenes ? Pour en avoir une idée, nous pouvons tenter de l'extraire et d'essayer son action sur des tests connus. Tel est, en particulier, le « Test Avoine », de F. W. WENT, qui permet de mesurer des quantités extraordinairement petites d'auxine. Les résultats, exprimés en millièmes de mg sont représentés graphiquement par la courbe de la fig. 10. On trouve de l'auxine à l'état libre dans tous les achenes pollinisés, alors qu'on n'en trouve pas dans les réceptacles. De plus, la quantité d'auxine contenue dans les achenes n'est pas constante. Elle augmente rapidement jusqu'à un maximum, pour décroître ensuite

(fig. 10). Mais est-ce bien par cet intermédiaire chimique, l'auxine, que les achenes exercent leur action sur la croissance de la fraise ? Pour s'en assurer, il est nécessaire de montrer que l'action stimulante des achenes pollinisés peut être remplacée par celle d'une auxine. Cette expérience a été faite en choisissant

trois lots de fraises identiques [3]. Le premier a servi de témoin. Aux deux autres on a, 9 jours après la pollinisation, enlevé tous les achenes. Puis on a enduit les réceptacles d'une pâte à la lanoline contenant de l'eau pure dans le lot 2, et de l'eau additionnée d'une auxine synthétique (acide β -naphthoxyacétique à 100 p. p. m. ou acide β -indolebutyrique à 0,3 %) dans le lot 3. Trois semaines après, les fruits traités avec des auxines avaient atteint une taille normale, alors que ceux du lot traité à l'eau pure n'avaient pas grossi (fig. 11).

Ces expériences ont montré de façon indiscutable que : 1) les ovules fécondés exercent une action puissante sur la croissance des fruits, et 2) que cette action est exercée par l'intermédiaire d'auxines diffusées par les ovules. Des recherches effectuées par d'autres auteurs sur le seigle [4] et la pomme [5] ont précisé que le tissu de l'ovule qui produit le plus d'auxine est l'albumen (triploïde) et non l'embryon lui-même. Comme on constate une certaine rivalité entre l'embryon et l'albumen, le premier dévorant le second et réduisant ainsi le volume de l'auxine libérée, il

FIG. 7. — Fraise dont trois achenes seulement ont été pollinisés : chacun de ces achenes a induit autour de lui la formation d'une petite masse charnue.



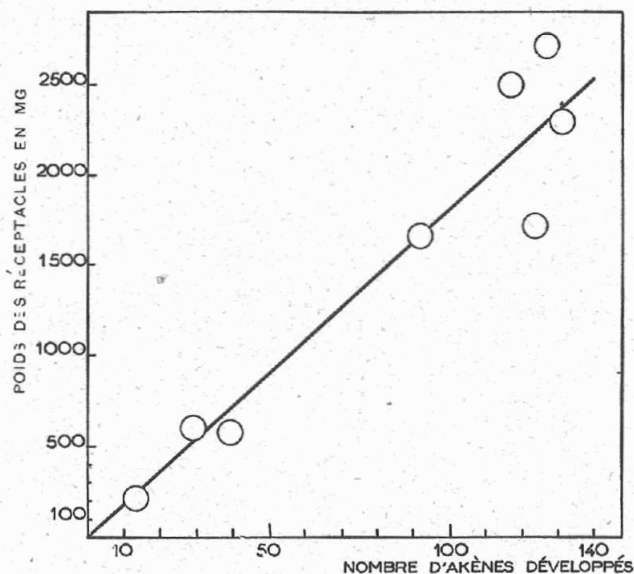


FIG. 8. — Proportionnalité entre le nombre d'akènes pollinisés et le poids du réceptacle charnu de la fraise.

serait peut-être intéressant de trouver un moyen de tuer l'embryon sans tuer l'albumen. Ce dernier pourrait alors se développer davantage, produisant plus d'auxine, et le fruit obtenu serait plus gros. Ce cas

FIG. 9. — Courbes de croissance d'une fraise normale (trait plein) et de fraises privées de tous leurs akènes à des époques variées de leur développement (traits pointillés).

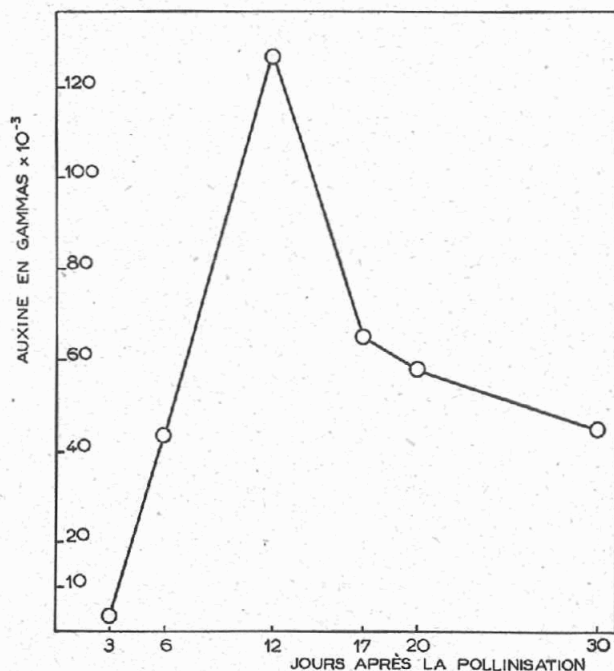
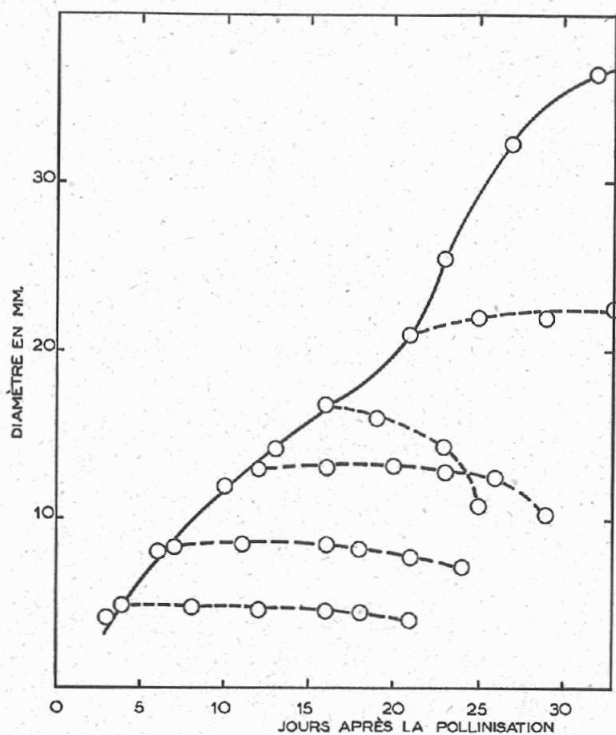


FIG. 10. — Quantités d'auxine « libre » contenues dans les akènes d'une fraise au cours de son développement.

semble exister chez certaines variétés de pêches hâtives, chez lesquelles l'embryon avorte, le fruit pousse vite et mûrit tôt [6].

Croissance sans pollinisation : parthénocarpie.

Dans cette étude nous avons souligné l'arrêt de développement subi par la plupart des fruits au mo-

FIG. 11. — A gauche, fraise témoin. Les deux autres ont été privées de tous leurs akènes ; ces derniers ont été remplacés par des enduits de lanoline contenant de l'eau (fraise du centre) et une auxine synthétique (fraise de droite). La fraise de droite a grossi normalement et a mûri, alors que celle du centre ne s'est pas développée.

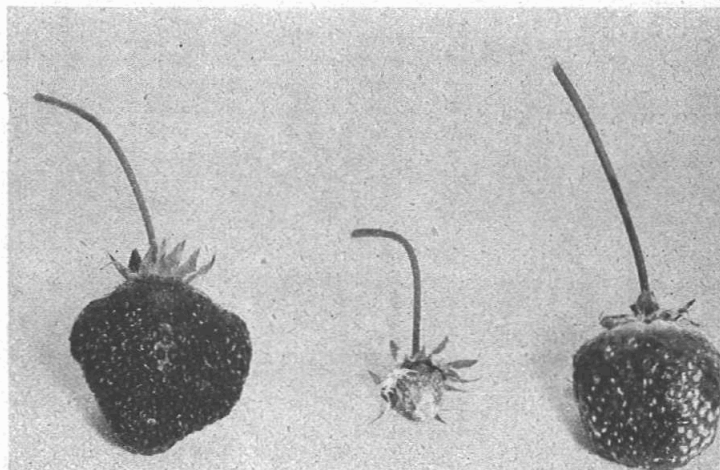
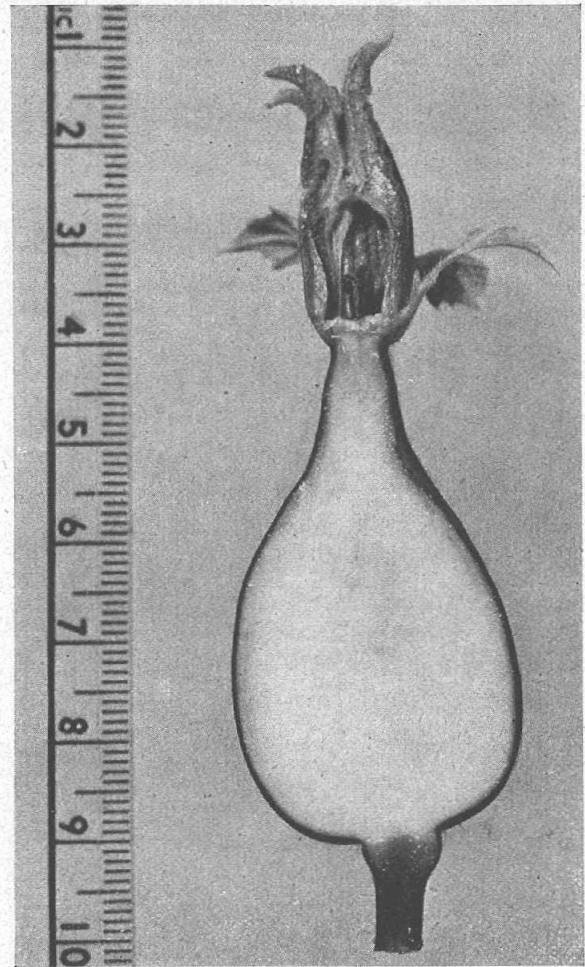


FIG. 13. — Fleur femelle géante de courge « Acorn squash » développée à la température de 15° C.

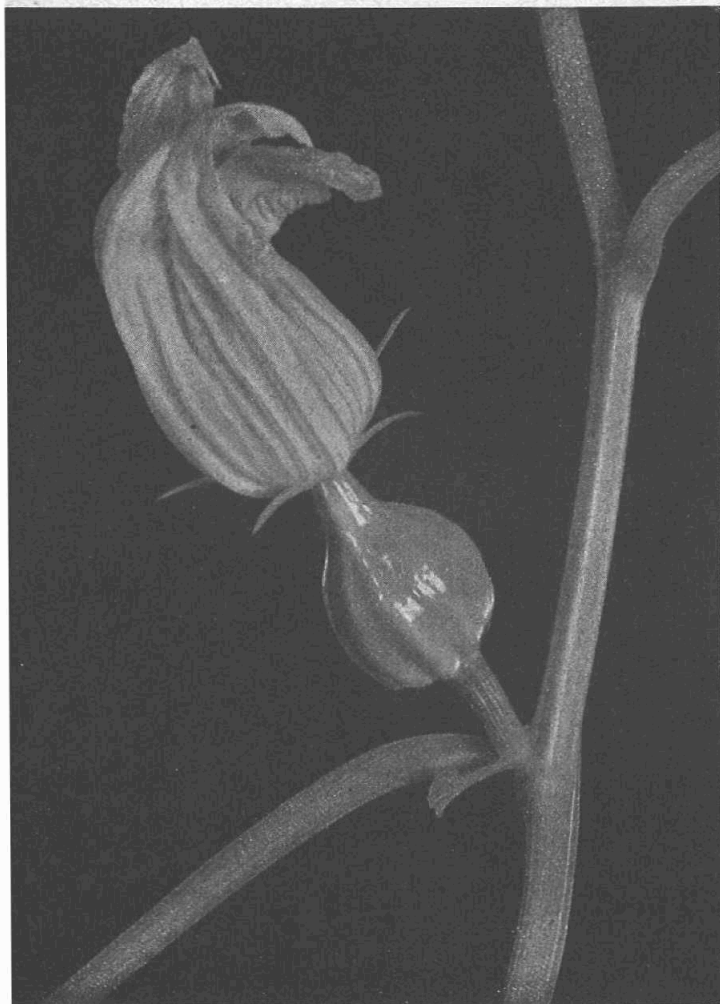
ment du plein épanouissement de la fleur et l'importance capitale de la pollinisation qui, grâce aux auxines apportées par le pollen, puis surtout par les ovules fécondés, maintient le fruit sur la plante et stimule sa croissance. A côté de ce type général existe toute une gamme d'espèces et variétés dont les fruits n'exigent pour se développer qu'une partie de ces stimulus ou même aucun. On appelle « parthénocarpiques » les fruits qui se développent sans que les ovules aient été fécondés, qualificatif parallèle à celui de « parthénogénétique » qui s'applique aux embryons se développant sans fécondation. La parthénocarpié a plusieurs formes et degrés. Elle peut nécessiter l'apport de pollen, pollen qui peut germer ou non, mais qui suffit à assurer la croissance complète du fruit sans qu'il y ait fécondation de l'ovule



et formation de graines. La formation de fruits peut se déclencher sans le concours du pollen, sous l'effet de chocs thermiques, et surtout par l'application d'auxines sur la fleur. Elle peut enfin être d'origine génétique [voir 7].

La parthénocarpié apparaît parfois comme le terme ultime d'un développement de plus en plus poussé de l'ovaire avant l'ouverture de la fleur. Dans le cas d'une courge américaine, qui produit une fleur à l'aiselle de chaque feuille, on peut enregistrer une sorte de progression dans le développement de l'ovaire. Les premières fleurs sont des fleurs mâles, sans ovaires. Un peu plus tard apparaissent les premières fleurs femelles (fig. 12), qui alternent avec les mâles. Si les conditions de température et de lumière sont favorables, le nombre de fleurs femelles l'emporte progressivement sur celui des mâles. En même temps, la taille des ovaires de ces fleurs augmente (fig. 13)

FIG. 12. — Fleur femelle de courge « Acorn squash ».



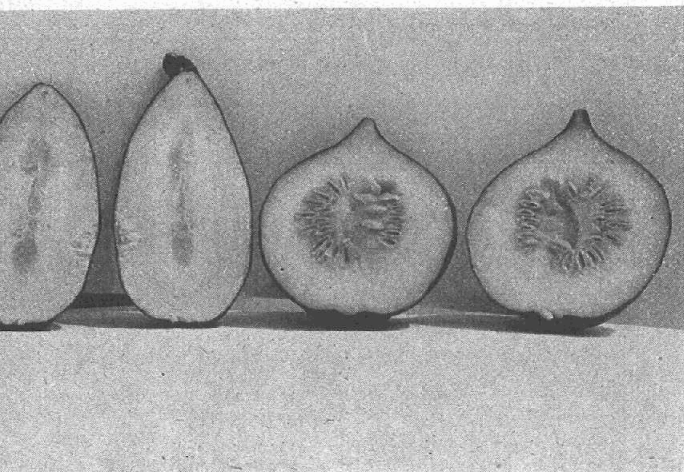


FIG. 14. — A gauche, fruit parthénocarpique de courge « Acorn squash », terme ultime du développement de plus en plus important pris par l'ovaire, lorsque les conditions climatiques sont favorables. A droite, fruit normal pourvu de graines.

jusqu'au terme ultime de la série, représenté par une fleur parthénocarpique se développant automatiquement en fruit sans le concours de pollen et sans l'apport d'auxines synthétiques. Nous avons donc ici un exemple dans lequel la croissance du bourgeon floral ne s'arrête plus au moment de l'ouverture de la fleur, mais continue depuis sa naissance jusqu'à la maturité du fruit (fig. 14). Ici encore, les auxines ne sont pas étrangères au phénomène. On peut, en effet, obtenir l'apparition d'un bouton de fleur femelle à la place d'un bouton mâle, en traitant la plante avec une auxine synthétique [8].

Résumé : hormones et auxines.

En résumé, la croissance des fruits est réglée par la présence de substances qui sont libérées à des moments précis par certains organes (pollen et ovules). Ces substances naturelles font partie de la famille des *hormones*, car elles ont le caractère d'être fabriquées dans un organe et transportées dans un autre organe :

elles agissent ainsi à une certaine *distance* de leur lieu de production.

Si nous étudions de plus près les effets physiologiques de ces substances, nous remarquons qu'elles produisent, en particulier, l'élongation des tiges et agissent sur le « Test Avoine », caractéristique des auxines. Elles appartiennent donc ainsi au groupe des *auxines*.

La figure 15 schématise la position des générateurs d'auxines dans les fruits en montrant qu'elles peuvent provenir 1) de la plante-mère, 2) du pollen et des tubes polliniques, et 3) des ovules.

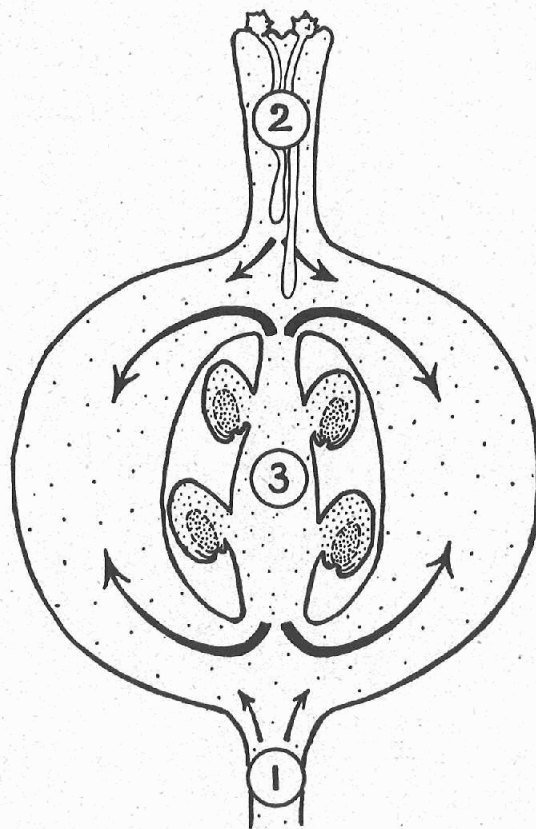


FIG. 15. — Trois centres d'origine des auxines dans les fruits : 1, la plante-mère ; 2, le pollen ; 3, les ovules.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] NITSCH (J. P.). — Growth and development in vitro of excised ovaries. *Amer. Journ. Bot.* 38, 566-571, 1951.
- [2] FITTING (H.). — Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. *Zeit. Bot.* 1, 1-86, 1909.
- [3] NITSCH (J. P.). — Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin. *Amer. Journ. Bot.* 37, 211-215, 1950.
- [4] HATCHER (E. S. J.). — Studies in the vernalization of cereals. IX. Auxin production during development and ripening of the anther and carpel of spring and winter rye. *Ann. Bot. N. S.* 9, 235-266, 1945.
- [5] LUCKWILL (L. C.). — The hormone content of the seed in relation to endosperm development and fruit drop in the apple. *Jour. Hort. Sci.* 24, 32-44, 1948.
- [6] TUKEY (H. B.). — Development of cherry and peach fruit as affected by the destruction of the embryo. *Bot. Gaz.* 98, 1-24, 1936.
- [7] NITSCH (J. P.). — Plant hormones in the development of fruits. *Quart. Rev. Biol.* 27, 33-57, 1952.
- [8] NITSCH (J. P.), KURTZ (E. Jr.), LIVERMANN (J.) and WENT (F. W.). — The development of sex expression in cucurbit flowers. *Amer. Journ. Bot.* 39, 32-43, 1952.