

LES ÉCHANGES GAZEUX DANS LES POMMES GRANNY SMITH

par

E. G. HALL⁽¹⁾, **F. E. HUELIN**⁽¹⁾, **Frances M. V. HACKNEY**⁽²⁾
et **Joan M. BAIN**⁽¹⁾

RÉSUMÉ. *La constitution de l'atmosphère des méats des tissus de la pomme varie considérablement suivant l'âge du fruit et se modifie beaucoup sous l'influence de la température et de la composition de l'atmosphère externe. Elle peut être modifiée considérablement par l'application de couches pelliculaires artificielles. De grandes différences de tension d'oxygène et de gaz carbonique, entre les atmosphères interne et externe, peuvent se manifester au cours de la vie du fruit, ce qui indique l'apparition d'une résistance considérable à l'échange de ces gaz. Bien qu'il puisse y avoir de faibles gradients de concentration de gaz à travers la chair, cette résistance se trouve dans la pelure et vraisemblablement surtout dans la cuticule. Comme dans les pommes « Granny Smith » mûres les lenticelles sont non fonctionnelles, et comme il n'existe normalement aucune voie reliant la cavité carpellaire au calice, les échanges de gaz s'opèrent par diffusion à travers la pelure. L'accroissement de la résistance au fur et à mesure que la pomme vieillit tient principalement à l'enduit cireux de la pelure ; pour la variété « Granny Smith », le plus grand accroissement est celui de la teneur en huile de la cuticule. L'échange de gaz à travers la pelure se produit probablement par un déplacement en phases gazeuses, en solution aqueuse et en solution dans les lipides de la cuticule. La résistance est peu affectée par la température. La vitesse de l'échange de gaz est réglée par la résistance de la pelure au passage de l'oxygène et du gaz carbonique et par l'intensité respiratoire (consommation d'oxygène et production de gaz carbonique par les tissus). Comme on pourrait s'y attendre, étant donné la plus faible solubilité de l'oxygène dans les lipides, la résistance opposée au passage de ce dernier gaz est plus forte que celle opposée au gaz carbonique.*

Introduction.

Dans notre exposé, le terme « échange de gaz » ne comporte que le déplacement d'oxygène atmosphérique du dehors, jusqu'au tissu respirant du fruit, et l'échappement dans l'atmosphère du gaz carbonique respiré. Les pertes de vapeur d'eau et l'émission de différents composés organiques volatils en très petite quantité (qualifiés collectivement de « matières vola-

tiles de fruits ») n'y sont pas comprises. Il y a bien des années que les physiologistes s'intéressant aux fruits cherchent à comprendre le mécanisme des échanges de gaz. Au cours de travaux entrepris à ce laboratoire sur le mécanisme du contrôle respiratoire, sur la constitution de l'atmosphère interne, sur la nature chimique et les modifications du revêtement naturel cireux, enfin sur les effets de l'application de revêtements artificiels, on a obtenu des renseignements considérables sur le mécanisme des échanges de gaz. On a pu calculer des valeurs arbitraires pour la résistance à l'entrée et à la sortie de l'oxygène et du gaz carbonique, et suivre les changements de cette résistance pendant le développement du fruit et dans différentes conditions d'entreposage et de maturation.

(1) (Division de la Conservation et du Transport des Produits alimentaires, Organisme National du Commonwealth d'Australie pour la Recherche Scientifique et Industrielle), Homebush (Nouvelle-Galles du Sud), Australie.

(2) Ancien membre de l'École de Botanique, Université de Sydney, N. S. W., Australie.

Ces travaux ont été effectués sur la variété « Granny Smith » à cause de ses propriétés qui convenaient à des études de cette sorte, et en raison de son importance horticole en Australie. Elle se conserve bien en entrepôt frigorifique comme en entrepôt ordinaire, et, étant dépourvue de pigmentation rouge, les changements de couleur du fond de la surface du fruit peuvent être facilement observés. Elle n'a pas de « calice ouvert » qui, chez quelques variétés, constitue une voie d'échanges facile entre atmosphères intérieure et extérieure, et elle présente un développement considérable de l'enduit cireux naturel au cours de la maturation.

Modifications de l'atmosphère intérieure (intercellulaire).

L'atmosphère interne de la pomme mûre occupe environ 25 % du volume du fruit. En modifiant, pour l'adapter à la pomme, le procédé décrit par WARDLAW et LEONARD (1939) pour les bananes, nous avons prélevé et analysé, pendant de longues périodes, des échantillons *successifs* de l'atmosphère interne de pommes *individuelles* (TROUT *et al.*, 1942).

Nous avons suivi les modifications de l'intensité respiratoire et de la constitution de l'atmosphère interne pendant le développement et la maturation, de 4-6 semaines après la nouaison du fruit jusqu'à la maturité, et au cours de sa conservation ultérieure à une température de 1,1° C. Nous avons prélevé par intervalles des échantillons sur l'arbre et à l'entrepôt et les avons tenus à une température constante de 18,3° C. Les figures 1-3 représentent schématiquement ces modifications.

Pendant le développement sur l'arbre, jusqu'à la maturité et la récolte à la fin d'avril, la constitution de l'atmosphère interne est peu différente de celle de l'air ambiant, les proportions de l'oxygène étant de l'ordre de 19-20 % et celles du gaz carbonique de l'ordre de 1-2 %. Pendant l'entreposage (fig. 1) et aussi pendant la maturation à des températures plus élevées, il y a une baisse marquée du niveau d'oxygène interne, qui atteint des valeurs de l'ordre de 6-8 % après un entreposage prolongé et qui tombe jusqu'à 3 % pour des fruits trop mûrs à des températures plus élevées. De même, les proportions du gaz carbonique augmentent, mais les modifications sont ici plus faibles, les niveaux définitifs étant de l'ordre de 4-5 %. Ces grandes différences de constitution entre les atmosphères interne et externe indiquent le développement d'une résistance considérable à l'entrée et à la sortie de l'oxygène et du gaz carbonique.

Nous avons constaté que l'atmosphère ne varie pas à travers la chair du fruit et que la plus grande part de la résistance à l'échange des gaz revient à la pelure. Nous avons introduit des tubes d'échantillonnage dans une même pomme à des profondeurs différentes, mais nous n'avons trouvé aucune gradation des proportions de gaz. Utilisant un procédé différent, SMITH (1947) a démontré que pour les variétés « Lord Derby » et « Cox's Orange Pippin » il y a une faible variation des taux du gaz carbonique en fonction de la profondeur, et il considérait que les méats offraient une certaine résistance au passage des gaz. Cependant celle-ci n'est pas importante par rapport à celle de la pelure. En enlevant la pelure entière à des pommes mûres, nous avons augmenté l'oxygène intérieur (échantillons pris dans la cavité carpellaire du fruit) de 6-11 % à 19-20 % et réduit le gaz carbonique interne de 6-7 % à 1-2 %. Dans une autre expérience, où nous n'avons enlevé que 1 cm² de pelure, la concentration en oxygène interne a augmenté de 5-7 % à 9-11 %. Dans d'autres expériences encore, qui consistaient à laver les pommes dans de l'alcool, ce qui dissolvait une partie de la couche naturelle cireuse ou huileuse et réduisait d'environ 50 % l'épaisseur effective de la cuticule, la résistance à l'oxygène a beaucoup baissé, le niveau d'oxygène interne est monté et la coloration s'est accélérée.

Résistance à la diffusion gazeuse.

Calcul. — En admettant un quotient respiratoire de 1, nous avons calculé des valeurs arbitraires pour la résistance de la pelure à la diffusion de l'oxygène (r_o) et du gaz carbonique (r_c), en partant des équations suivantes (TROUT *et al.*, 1942) :

$$r_o = \frac{\Delta O + 0,2 \Delta N}{qR} \quad \text{et} \quad r_c = \frac{\Delta C}{qR}$$

où R est la production du gaz carbonique en cm³ par cm² par unité de temps ; qR est la quantité correspondante d'oxygène qui est absorbé, et ΔO , ΔN et ΔC sont respectivement les différences de concentration d'oxygène, d'azote et de gaz carbonique existant entre les atmosphères interne et externe.

Modifications de la résistance. — A mesure que le fruit se développe, il se produit une baisse marquée de l'intensité de la respiration par unité de poids. Pendant cette période, l'oxygène interne baisse quelque peu, depuis 20 jusqu'à 18 % environ et le gaz carbonique interne augmente d'environ 1 % (fig. 1). Cela révèle une certaine difficulté à l'entrée de l'oxygène

En haut, et de haut en bas :

FIG. 1. — Variations de l'intensité respiratoire et de la constitution de l'atmosphère interne au cours du développement sur l'arbre et de l'entreposage frigorifique à + 1,1° C. Valeurs initiales moyennes après transport à 18,3° C.

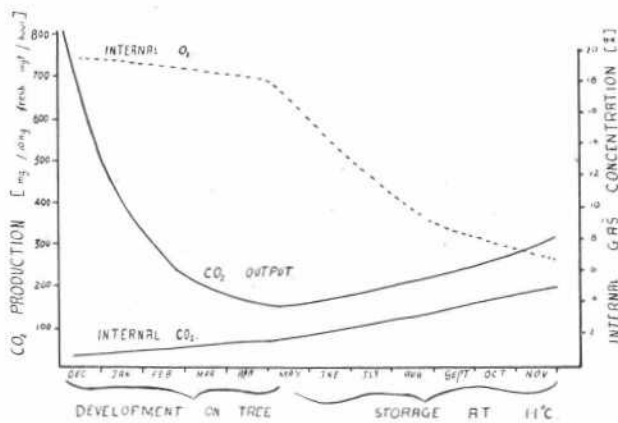


FIG. 2. — Variations de la résistance de la pelure au cours du développement sur l'arbre et de l'entreposage frigorifique à + 1,1° C.

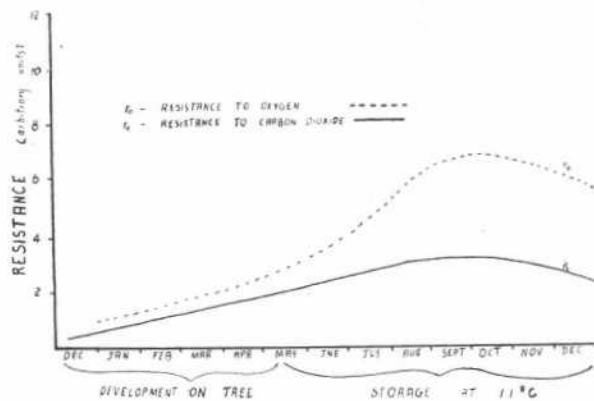
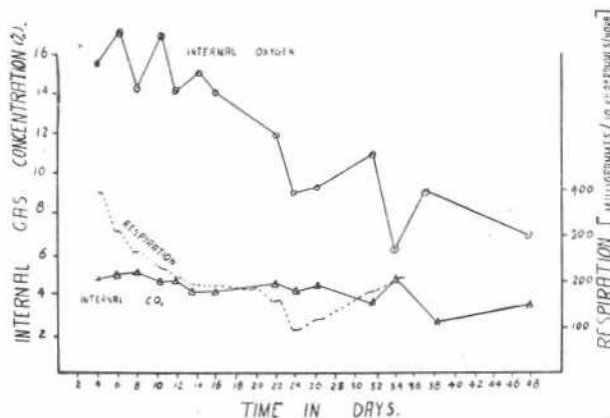


FIG. 3. — Variations de concentrations de l'oxygène et du gaz carbonique internes et variations de l'intensité de la respiration d'un fruit individuel à 21,1° C.



et à la sortie du gaz carbonique. Pendant le développement, le fruit grossit jusqu'à présenter un diamètre de 6-9 cm, de sorte qu'il y a une diminution considérable du rapport superficie/volume, depuis environ 4 cm⁻¹ en décembre (50 jours après pleine floraison) jusqu'à environ 2,2 cm⁻¹ à l'époque de la récolte en avril (180-190 jours après pleine floraison). Cela n'est qu'une explication partielle de la modification de la constitution de l'atmosphère interne ; pendant cette période, la valeur calculée de la résistance au passage du gaz carbonique et de l'oxygène à travers

la pelure devient à peu près quadruple (fig. 2).

Des expériences utilisant de l'oxygène pur ont montré que la respiration de fruits en cours de développement et dont la résistance reste encore relativement faible n'est pas limitée par la provision d'oxygène. A mesure que le fruit vieillit après avoir été enlevé de l'arbre, il se produit un accroissement considérable de la résistance au passage de l'oxygène et un accroissement moins fort de la résistance au gaz carbonique (fig. 2). Dans le cas de fruits mûrs et dont l'entreposage n'a pas duré plus de 4-5 mois, la respiration est vraisemblablement limitée par la provision d'oxygène ; pendant cette période une augmentation de la tension

En bas, à gauche :

FIG. 4. — Variations de la teneur en huile de la pelure des pommes « Granny Smith » au cours de la conservation à + 1,1° C.

En bas, à droite :

FIG. 5. — L'effet de l'augmentation de température sur les concentrations d'oxygène et de gaz carbonique à l'intérieur du fruit.

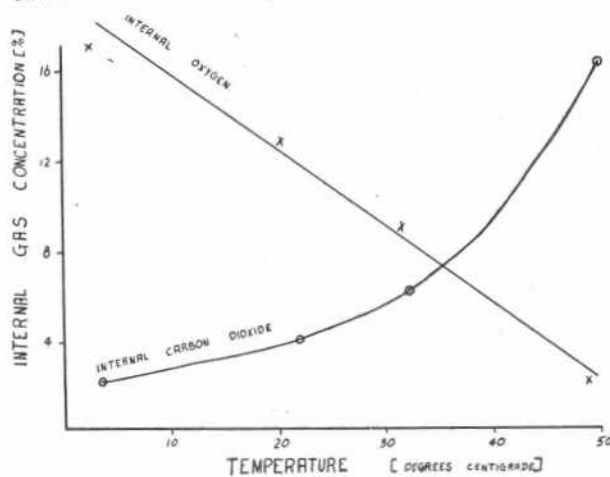
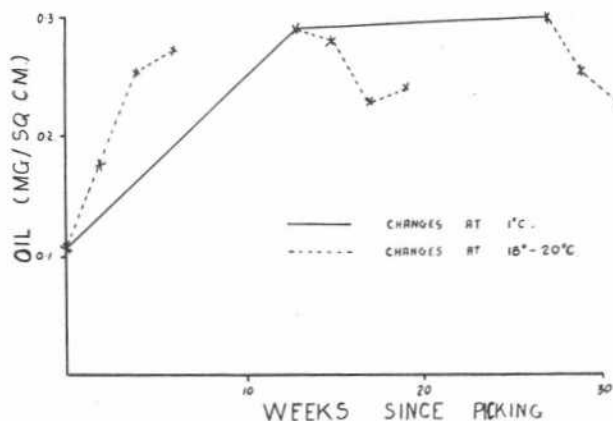
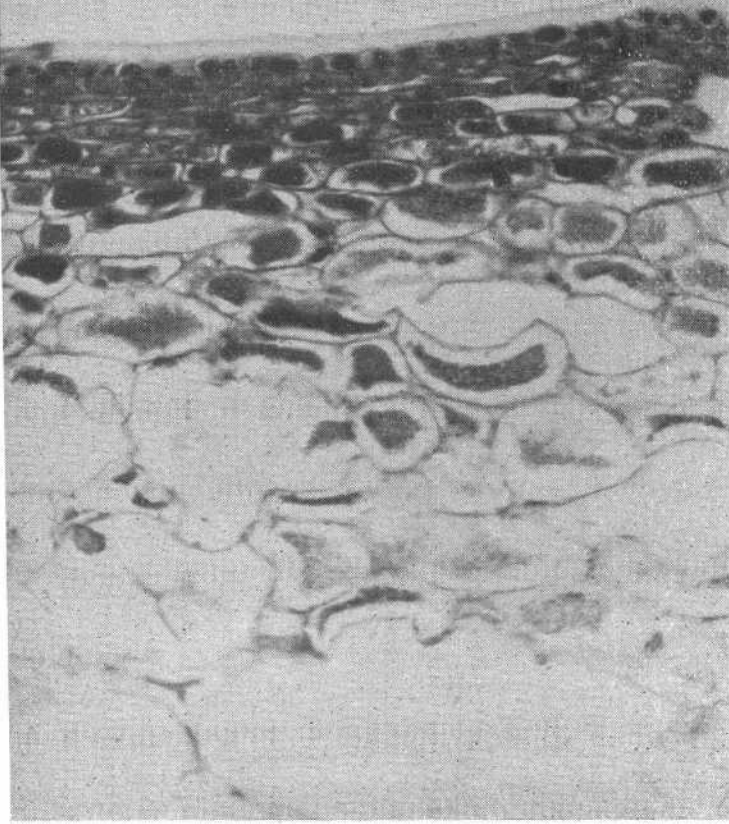


Photo 1. — Coupe à travers la pelure d'une pomme « Granny Smith » présentant la cuticule, la couche épidermique, la région hypodermique et, en bas, les cellules du cortex.

(Photo P. R. Maguire.)



d'oxygène externe entraîne une augmentation de la production du gaz carbonique. Après un entreposage de durée plus longue, des atmosphères d'oxygène pur sont de nouveau incapables d'augmenter la respiration, ce qui indique que la provision d'oxygène n'est plus un facteur limitatif, malgré la résistance élevée de la pelure.

Pendant la maturation à des températures de 18-21° C, il se produit une baisse générale de la concentration en oxygène interne et seulement des modifications faibles du gaz carbonique interne (fig. 3). Comme, normalement, le régime de respiration baisse, cela ne tient pas à une augmentation de la vitesse de consommation d'oxygène. Tous les indices suggèrent que cela tient probablement à une résistance croissante de la part de la pelure.

On sait que la pelure de beaucoup de variétés de pommes devient de plus en plus cireuse au cours de la maturation. Cela est particulièrement vrai pour la variété Granny Smith. Ces modifications pourraient

bien être la cause de l'augmentation de la résistance pelliculaire et nous les avons donc examinées.

L'anatomie de la pelure.

Cet obstacle à l'échange de gaz qu'on appelle assez vaguement la pelure, on peut considérer qu'il est constitué, dans le cas de la pomme Granny Smith mûre, par la cuticule, la couche épidermique et la région hypodermique (photo 1). Dans une section transversale du fruit, la cuticule présente une épaisseur de 0,016 mm environ et recouvre la couche épidermique qui consiste en une couche simple de cellules rectangulaires et tangentiellement allongées ayant des dimensions approximatives de $0,017 \times 0,027$ mm. La continuité de l'épiderme est interrompue par des lenticelles. Cependant, dans le cas des fruits mûrs, les lenticelles sont non fonctionnelles; elles sont soit bouchées de débris, soit recouvertes par la cuticule, ou bien elles sont à la fois bouchées et recouvertes (photos 2 et 3). On a démontré qu'en enduisant soigneusement de cire les lenticelles on ne provoque aucune modification des concentrations de gaz intérieurs ni du régime de respiration. Cela suggère que l'échange des gaz est à peu près uniforme sur toute la surface.

L'hypoderme, qui se trouve immédiatement au-dessous de la couche épidermique, a une épaisseur de 0,146 mm environ et est constitué par 5-6 rangées de cellules qui, sur une section transversale du tissu, présentent des dimensions moyennes de $0,018 \times 0,054$ mm. Ces cellules contiennent de nombreux chloroplastes et forment le tissu photosynthétique principal. Elles ont des parois épaisses et sont très serrées, de sorte que les vides intercellulaires sont très rares et petits. Des gaz ne pourraient donc pas diffuser facilement à travers cette couche.

Au-dessous de l'hypoderme se trouve le cortex et au-dessous de celui-ci se trouve la moelle. Les cellules extérieures du cortex ont des parois quelque peu épaissies mais sont grosses et arrondies, ayant entre elles de nombreux méats. Le cortex et, à un degré moindre, la moelle, composent la chair de la pomme, et les tissus sont constitués par de grosses cellules aux parois minces entre lesquelles se trouvent de grandes lacunes continues. Les cellules du cortex sont arrondies et ont un diamètre moyen de 0,25 mm; celles de la moelle sont plus grosses que les cellules corticales et

sont allongées dans le sens du rayon du fruit. Les gaz peuvent diffuser facilement à travers ces tissus. Il est donc probable que la résistance aux échanges de gaz est due à la cuticule et aux petites cellules sous-jacentes, très serrées, qui composent la pelure. L'échange de gaz se produit probablement surtout en solution, ce qui est indiqué par le fait que la résistance à l'oxygène est beaucoup plus grande que la résistance au gaz carbonique. La solubilité du gaz carbonique dans l'eau et dans les lipides est à peu près vingt fois plus grande que celle de l'oxygène.

Modifications de la cuticule.

La cuticule des fruits mûrs frais cueillis présente la constitution suivante :

Cutine (acides-alcools condensés).....	33 %
Acide ursolique brut	33 %
Cire (hydrocarbures saturés et alcools).....	20 %
Huile (éthers non saturés).....	13 %

Il est probable que chaque fraction constitue une phase séparée dans la cuticule, puisque les fractions solides ne sont pas sensiblement solubles dans l'huile à des températures normales. Nous suggérons que l'huile réduit les échanges de gaz en comblant les vides se trouvant entre les constituants solides. Il est intéressant de noter que la cuticule permet quand même un échange de gaz relativement considérable par rapport à des revêtements artificiels beaucoup plus minces ayant une constitution chimique semblable.

Nous avons démontré qu'il se produit un grand accroissement de la résistance de la pelure au passage des gaz au cours de l'entreposage (fig. 2). Le tableau suivant indique aussi la grandeur de cette modification :

TABLEAU I.

DURÉE DE L'ENTREPOSAGE	RÉSISTANCE	
	r_c	r_o
2 mois à 1,1° C et 14 jours à 21,1° C.....	0,4	0,4
3 " " " "	2,3	2,3
6 " " " "	3,6	9,0

Nous avons trouvé que les diverses fractions de cuticule augmentent également, la cutine d'environ

15 %, l'acide ursolique de 30 %, les matières cireuses d'environ 25 % et l'huile de 200 %.

Des modifications typiques de la teneur en huile sont indiquées par la figure 4. Il est probable que l'augmentation considérable de la résistance à l'oxygène en fonction de l'âge est due dans une grande mesure au fort accroissement de la teneur en huile de la cuticule. A cause de la solubilité beaucoup plus grande du gaz carbonique, ces modifications de la cuticule n'entraîneraient pas une forte augmentation de la résistance au passage de ce gaz.

Couches pelliculaires artificielles.

De nombreuses études ont été effectuées sur les effets de couches pelliculaires artificielles, appliquées à la surface du fruit sous forme d'émulsions aqueuses ou de solutions, sur l'intensité de respiration, sur la constitution de l'atmosphère interne, sur la maturation et sur la résistance à la diffusion gazeuse (TROUT, HALL et SYKES, 1953 ; HALL et SYKES, 1954). Une couche pelliculaire artificielle (ou un revêtement pelliculaire) est, selon sa définition, une couche très mince (0,002 mm environ) de cire, d'huile ou de matière analogue, qui est appliquée artificiellement sur la pelure de la pomme pour augmenter, ou pour suppléer, la couche cireuse naturelle qui protège le fruit.

On a démontré (HACKNEY, 1943 ; HULME, 1949, 1951 ; TROUT, HALL et SYKES, 1953) que les revêtements pelliculaires produisent des effets marqués sur la constitution de l'atmosphère interne, sur le régime de respiration et sur la maturation du fruit. De même, ils influent à un degré considérable sur le comportement du fruit emmagasiné.

Ces effets tiennent à l'accroissement de la résistance à la diffusion de l'oxygène et du gaz carbonique. La grandeur de ces effets dépend de la constitution et de la concentration du revêtement, de la température, de la constitution de l'atmosphère externe, et de l'âge (maturité) du fruit. De plus, les effets se différencient selon les variétés de pommes. Quelques effets typiques produits sur des pommes « Granny Smith », entreposées à une température de 10° C, sont indiqués par le tableau II.

Comme l'a déjà indiqué HULME (1951), la constitution de l'atmosphère à l'intérieur de fruits normaux sans revêtement est variable. Nous avons constaté une variabilité analogue dans le cas de fruits enduits. Pour des échantillons de dix fruits, recouverts ou non, le coefficient moyen de variabilité était de 16 % relativement au gaz carbonique interne, et de 20 % rela-

tivement à l'oxygène. Cela tient à la fois aux variations du régime de la respiration et aux variations de la résistance au passage des gaz.

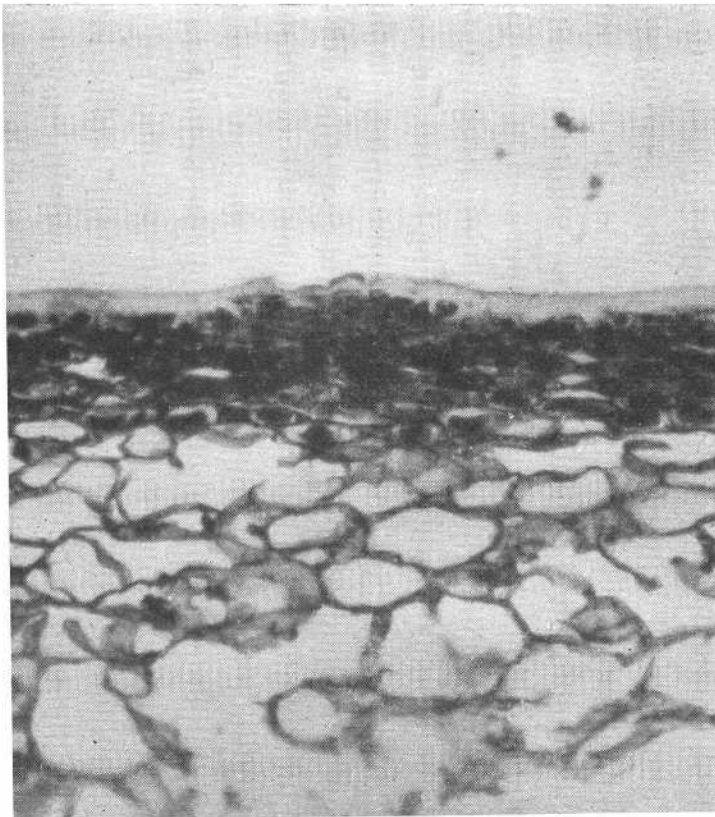
Parce que la solubilité de l'anhydride carbonique dans les huiles et dans les cires est beaucoup plus grande que celle de l'oxygène, des couches artificielles réduisent les concentrations d'oxygène interne beaucoup plus qu'elles n'augmentent celles du gaz carbonique. Ce phénomène de la production d'un effet plus grand sur l'oxygène se manifeste également dans le

cas des fruits sans revêtement et dont la pelure devient naturellement cireuse à mesure qu'ils vieillissent (fig. 3). L'application de revêtements pelliculaires à des fruits fraîchement cueillis peut produire des atmosphères internes analogues à celles qu'on observe dans des fruits sénescents et sans couche artificielle. Il est évident que les effets des revêtements artificiels sont analogues à ceux que produit la modification naturelle de la couche cireuse (naturelle), tout en étant plus rapides et plus marqués.

TABLEAU II

Effets typiques produits sur des pommes « Granny Smith » par des revêtements pelliculaires à une température de 10° C.

REVÊTEMENT	INTENSITÉ RESPIRATOIRE CO ² (mg/10kg/heure)	ATMOSPHÈRE INTÉRIEURE		RÉSISTANCE	
		CO ²	O ²	r _c	r _o
Sans revêtement	116	2,2	18,2	1,9	2,2
10 % de cire	95	2,8	10,1	2,9	9,6
10 % d'huile	86	3,3	7,0	3,8	13,6
67 % d'huile et 3,3 % Shellac.	86	3,7	6,1	4,3	14,5



Effets de la température.

Nous avons étudié, pour l'intervalle de 7 à 47° C, les effets de la température sur la constitution de l'atmosphère interne. Ils sont représentés par la fig. 5. A mesure que la température s'élève, les taux de gaz carbonique montent et ceux de l'oxygène baissent. Jusqu'à des températures d'environ 25° C, le quotient respiratoire reste voisin de 1, mais à des températures plus élevées, la respiration anaérobie devient de plus en plus importante, et des concentrations élevées de gaz carbonique se produisent. Cependant, il est très vraisemblable que l'effet de la température sur la résistance, si effet il y a, doit être faible, et que les effets marqués de la température tiennent presque entièrement à des modifications de l'intensité respiratoire.

Conclusion.

Bien que les données expérimentales soient loin d'être complètes, celles que nous avons pu relever

Photo 2. — Section transversale de la pelure d'une pomme « Granny Smith » présentant le développement d'une couche de cuticule au-dessus d'une lenticelle. (Photo P. R. Maguire.)

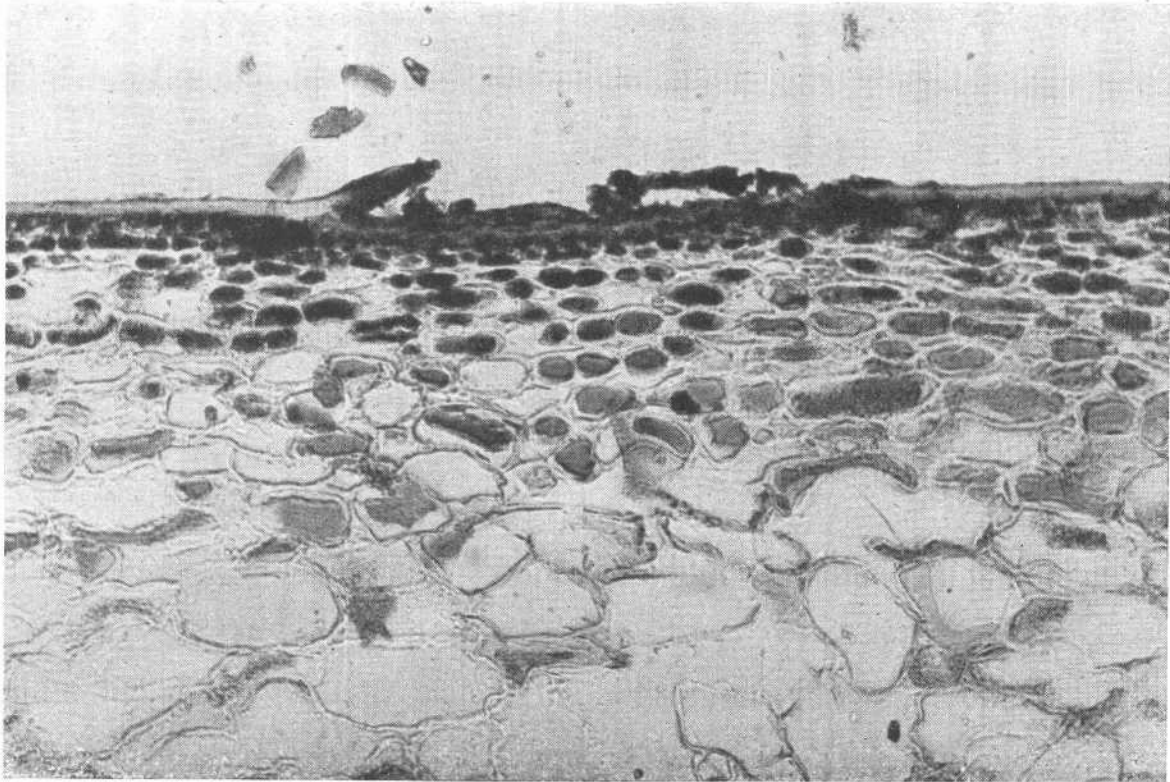


Photo 3. — Section transversale à travers la pelure d'une pomme « Granny Smith » présentant le développement d'une couche subérifiée au-dessous d'une lenticelle. (Photo P. R. Maguire.)

nous amènent à croire que, du moins dans le cas de la variété « Granny Smith », la résistance de la pomme à la diffusion des gaz se trouve dans la pelure et dépend essentiellement de son revêtement cireux, que celui-ci soit naturel ou artificiel. Des épreuves portant sur la variété « Delicious » viennent appuyer cette conclusion. Dans un fruit normal de cette variété l'atmosphère interne reste analogue à l'air du dehors, mais si l'on bouche de cire le calice et les lenticelles, l'atmosphère interne se modifie rapidement et devient analogue à celle de la pomme Granny Smith. Donc, si la chair oppose de la résistance à la diffusion gazeuse, cette résistance doit être bien faible par rapport à celle qu'oppose la pelure.

OUVRAGES CITÉS

HACKNEY, F. M. V. (1943). — Studies in the metabolism of apples. III. Preliminary investigations on the effects of artificial coatings on the respiratory mechanism of Granny Smith

apples after varying periods of cool storage. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 68 : 47-56.

- HALL, E. G. and SYKES, S. M. (1954). — Effects of skin coatings on the behaviour of apples in storage. IV. Comparisons of skin coatings and gas (controlled atmosphere) storage. *Aust. J. Agric. Res.*, 5 : 626-48.
- HULME, A. C. (1949). — The storage of apples. Interim report on skin coatings. *Dep. Sci. Industr. Res. G. Brit. Food Investigation Tech. Paper*, n° 1 : 28.
- HULME, A. C. (1951). — Apparatus for measurement of gaseous conditions made on apple fruit. *J. Expt. Bot.*, 2 : 65-85.
- SMITH, W. H. (1947). — A new method for the determination of the composition of the internal atmosphere of fleshy plant organs. *Ann. Bot. N. S.*, 11 : 363-368.
- TROUT, S. A. *et al.* (1942). — Studies in the metabolism of apples. I. Preliminary investigations on internal gas composition and its relation to changes in stored Granny Smith apples. *Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, 20 : 219-31.
- TROUT, S. A., HALL, E. G., and SYKES, S. M. (1953). — Effects of skin coatings on the behaviour of apples in storage. I. Physiological and General Investigations. *Aust. J. Agric. Res.*, 4 : 57-81.