

Gradients physiques, chimiques et physiologiques des Fruits

par

R. ULRICH

Les organes végétaux sont souvent hétérogènes quant à la structure, à la composition chimique ou aux propriétés physiologiques. Lorsque ces hétérogénéités ne sont pas réparties au hasard, on peut être en présence de gradients. Un gradient correspond à la variation progressive d'une caractéristique morphologique, physique, chimique ou biologique dans les diverses régions d'un organe, suivant une direction déterminée.

PRAT a distingué des gradients physico-chimiques, physiologiques, anatomiques et histologiques et en a publié de nombreux exemples. Nous donnerons ici un tableau d'ensemble des gradients rencontrés à l'occasion de recherches faites sur les fruits.

I. — GRADIENTS PHYSIQUES

A. **Densité des fruits.** — Des observations faites par MARCELLIN sur des pommes ont montré que la densité des tissus décroît des régions voisines de l'axe vers celles qui sont situées sous la surface du fruit (fig. 1) ; ce gradient est très probablement en relation avec la répartition des espaces intercellulaires (porosité).

B. **Porosité des tissus.** — REEVE a observé que, dans les pommes, la porosité est faible dans le parenchyme compris entre les loges mais de plus en plus élevée lorsqu'on va vers les régions du voisinage du calice, du voisinage du pédoncule et vers la partie moyenne du fruit. Ces variations sont, sans doute, pour une part, en relation avec les gradients du volume cellulaire décrits par BAIN et ROBERTSON (fig. 2).

C. **Perméabilité des tissus aux gaz.** — De nombreuses expériences, australiennes en particulier (TROUT et coll.), il résulte que la perméabilité des tissus aux gaz diminue dans les régions superficielles du fruit, tout particulièrement au niveau de la cuticule.

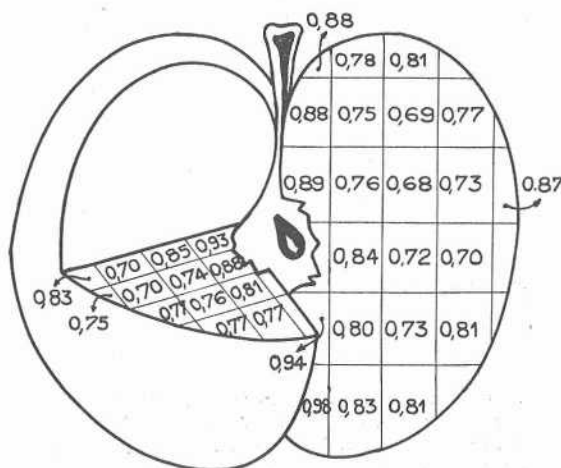
D. **Fermeté des tissus.** — Les mesures effectuées avec divers appareils à pression (pénétromètres) ont

montré que les parenchymes des fruits sont inégalement fermes. On trouve des valeurs élevées dans la région anthocyanique des pommes. KRUMBHOLZ et WOŁODKEWITSCH ont étudié les variations de résistance à l'écrasement ou au cisaillement des diverses parties de la poire. Des gradients très nets de résistance à la pression s'observent aux divers niveaux entre pédoncule et calice, et leur allure est fonction du degré de maturité du fruit (poire Alexander Lukas) (fig. 3). L'examen de nombreuses mesures faites à notre laboratoire sur la variété de poires Bergamote Esperen montre qu'à la surface du fruit la dureté est généralement plus élevée au voisinage du pédoncule qu'à mi-hauteur ou près du calice.

II. GRADIENTS CHIMIQUES

A. **Composition de l'atmosphère intercellulaire.** — En prélevant des échantillons de l'atmosphère des

FIG. 1. — Variation de la densité des diverses régions d'une pomme Red Delicious (Orig. ; d'après MARCELLIN).



*

méats à l'aide d'aiguilles pénétrant plus ou moins profondément dans les tissus, SMITH a constaté l'existence d'un gradient de teneur en gaz carbonique et en oxygène, de la surface au centre d'une pomme (variété

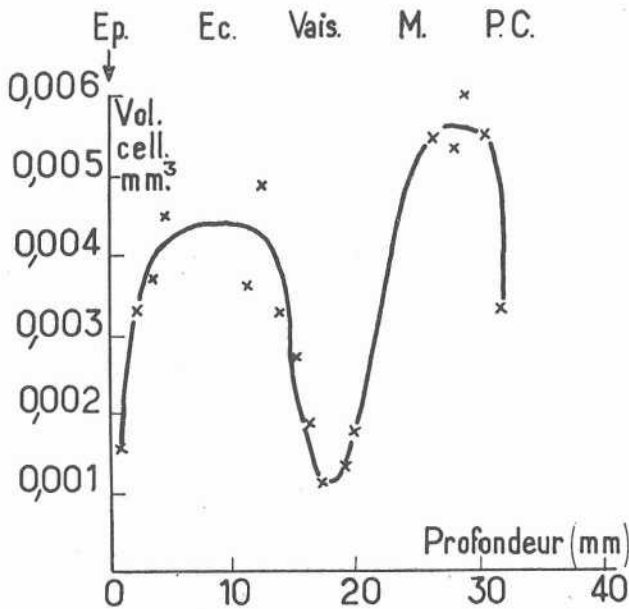


FIG. 2. — Gradients du volume cellulaire le long d'un rayon équatorial d'une pomme mûre; Ep. : épiderme, Ec. : région corticale, vais. : région vasculaire, M. : moelle, P. C. : paroi carpellaire (D'après BAIN et ROBERTSON, modifié).

Lord Derby). La richesse des tissus profonds en gaz carbonique les expose particulièrement au « cœur brun ».

B. Données sur la composition chimique des tissus. — L'examen microscopique (répartition de la chlorophylle, de l'amidon, des pigments anthocyaniques...) aussi bien que l'analyse chimique révèlent l'existence de gradients chimiques dans les fruits. Prenons quelques exemples :

a) *Eau* : la concentration moléculaire élevée des tissus de la pulpe de banane par rapport à ceux de l'enveloppe entraîne un transfert d'eau au cours de la maturation (BARNELL). Un gradient d'eau existe vraisemblablement dans les fruits entre les régions vasculaires (voies d'arrivée) et la surface transpirante. GAC a étudié dans des poires Passe-Crassane les gradients de teneur en eau des tissus superficiels et des paren-

FIG. 3. — Répartition de la résistance à la pression suivant la direction de l'axe longitudinal d'une poire Alexander Lukas, à divers degrés de maturité; fruits transportés le 3 janvier de - 0,5° à + 14° et observés les 3, 14 et 30 janvier (D'après KRUMBHOLZ et WOŁODKIEWITSCH).

chymes au cours de la conservation en chambre froide. On trouvera dans la figure 4 quelques-uns des résultats de ses expériences. Il résulte de ces observations que l'épiderme est toujours plus sec que les régions plus profondes et que celles-ci sont d'autant plus riches en eau qu'elles sont plus centrales; d'autre part, le gradient est en général plus accusé pour les fruits conservés en air sec que pour ceux conservés en air humide, ce qui est normal.

b) *Extrait sec soluble* : TUCKER a étudié les gradients de teneur en extrait sec des diverses régions de la pastèque; faible à la surface, cette teneur atteint un maximum au voisinage des graines. HARDING observe une teneur plus élevée à la surface qu'en profondeur dans les pommes. Dans l'ananas, la concentration est plus élevée à la base qu'à mi-hauteur et surtout qu'au sommet (MILLER et coll.).

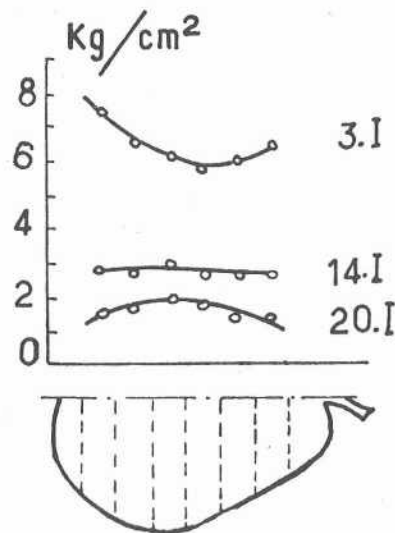
c) *Substances minérales* : citons comme exemple le cas du bore des pommes étudié par TAVERNIER et JACQUIN :

Exemple : variété *Reinette de Caux* (teneurs exprimées en mg de bore par kg de matière sèche) :

Épicarpe 7,2; mésocarpe 3,8; endocarpe 7,4.

Plusieurs éléments minéraux ont été dosés dans diverses régions des citrons par HAAS et KLOTZ par exemple; ici encore des gradients paraissent bien exister (d'après BARTHOLOMEW, 1951).

d) *Glucides* : dans les pommes, la teneur en sucres croît du pédoncule au calice, de l'intérieur vers l'extérieur du fruit et des parties vertes vers les parties rouges (ARCHBOLD et BARTER). En général, la région externe des fruits est la partie la plus riche en sucres (pommes, raisins...). DELOIRE a récemment retrouvé ces gradients sur les poires (fig. 5) : un gradient crois-



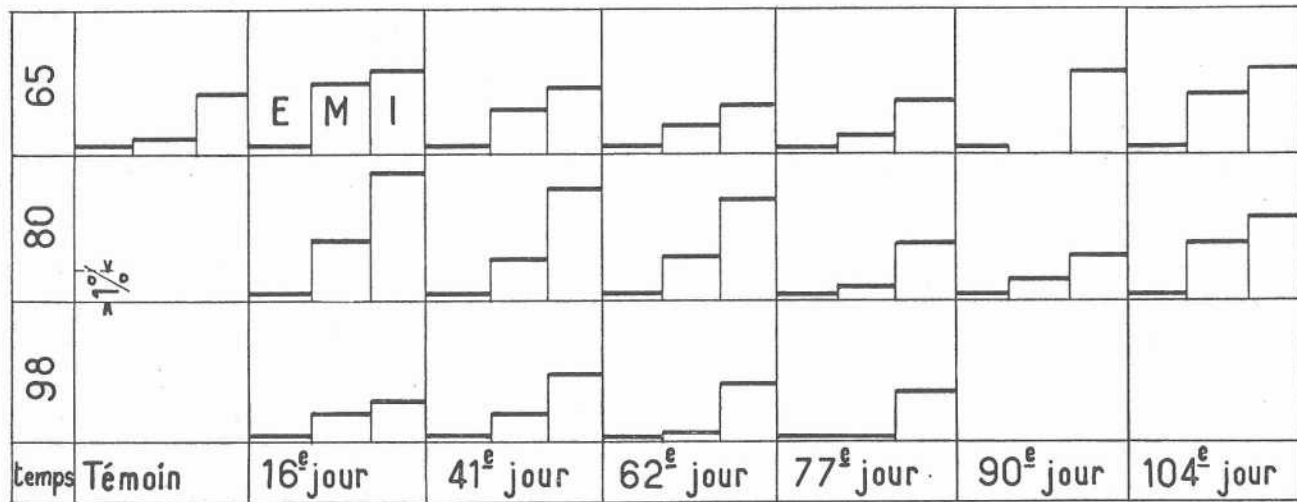


FIG. 4. — Gradients de teneur en eau de la pulpe de pommes Calville blanc en fonction du temps, à 10° et à 3 humidités relatives différentes (65, 80 et 98 %). E. M. I. indiquent que les prélèvements ont été faits dans les zones épidermique, moyenne et profonde du fruit (D'après GAC).

sant s'observe en surface, du pédoncule vers le calice ; un autre apparaît dans le plan équatorial, croissant du centre vers la surface.

Dans les oranges, la région stylaire est plus riche en sucres que la région pédonculaire et la région exposée au Sud moins riche que la partie exposée au Nord (DUPAIGNE). Dans l'ananas, la teneur en sucre peut diminuer de moitié lorsqu'on va de la base vers le sommet (DUPAIGNE).

S'il existe des gradients de glucides à l'intérieur d'un fruit, on en observe aussi dans les groupes de fruits ; ainsi PEYNAUD rapporte que dans une grappe de raisin les grains les plus sucrés sont les plus proches du sarment, et que les grappes les plus voisines de la souche sont plus sucrées que celles qui ont pris naissance aux extrémités des rameaux.

e) *Acide ascorbique*. Généralement, la teneur en acide ascorbique diminue de la périphérie du fruit vers le centre. D'autre part, les régions les plus colorées sont aussi les plus riches (BRACEWELL et coll. ; TAVERNIER, FELLERS et coll.). On trouve plus d'acide ascorbique au sommet qu'à la base d'un ananas (MILLER et coll.).

f) *Acétaldéhyde et alcool*. D'après MILLER, la « peau » des pommes est plus riche en acétaldéhyde et en alcool que le parenchyme profond.

g) *Acides organiques*. Les régions externes des fruits et les plus exposées au rayonnement solaire sont généralement moins riches en acides que les parties centrales (GERBER). Dans l'ananas, la teneur en acides peut doubler lorsqu'on passe de la partie inférieure à la partie supérieure du fruit (DUPAIGNE).

h) *Tanins*. Les tanins sont souvent concentrés dans les régions superficielles des fruits et au voisinage des faisceaux.

i) *Substances azotées*. Des différences de teneur en substances azotées ont été notées entre l'écorce et la pulpe de l'ananas (SIDERIS et coll.).

j) *Diastases*. Des gradients d'activité ont été signalés dans les diverses régions des fruits : oxydase (WOKES et coll., tomate), broméline (MILLER et coll., ananas).

k) *Hormones*. GUSTAFSON a montré combien les jeunes graines sont riches en hormones par rapport au péricarpe. Les expériences de NITSCH, de LUCKWILL, ont confirmé et étendu ces observations.

III. GRADIENTS PHYSIOLOGIQUES

A. **Croissance**. — Si l'on étudie la croissance, on s'aperçoit que le potentiel d'accroissement d'un fruit jeune n'est pas équivalent en tout point. Les changements de forme des poires ou des siliques de *Lunaria biennis* au cours de la croissance sont bien connus, et nous avons eu l'occasion de montrer que dans divers fruits allongés, secs à maturité, il existe de nets gradients de croissance (croissance surtout intercalaire chez *Cheiranthus*, *Matthiola*, *Glaucium*, plutôt basilaire chez *Eschscholtzia*). Les gradients de croissance des pommes et poires viennent d'être précisés par ROSPER.

B. **Maturité**. — Dans de nombreux fruits, on observe des gradients de maturité. Il arrive fréquemment que

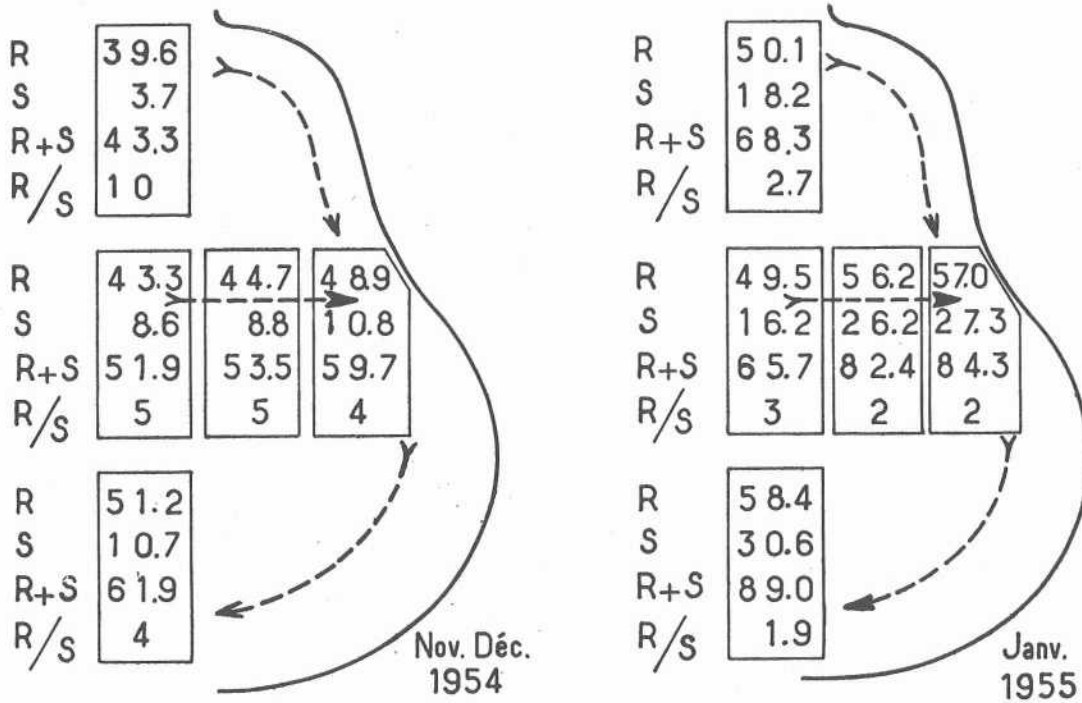


FIG. 5. — Gradients de teneur en sucres réducteurs (R), en saccharose (S), en sucres totaux (R + S) et du rapport R/S dans deux poires (var. Passé-Crassane) en novembre-décembre et en janvier : teneurs rapportées au poids sec (les flèches correspondent au sens des gradients). (D'après DELOIRE).

le fruit soit plus mûr, à un moment donné, au voisinage des graines qu'en surface. Dans l'ananas dit mûr, la partie basale est plus mûre que la région médiane et celle-ci plus évoluée que le sommet (MILLER et coll. ; DUPAIGNE). Lorsque les oranges Navel renferment un petit fruit supplémentaire à l'ombilic, celui-ci est plus mûr que le fruit principal (DUPAIGNE).

C. Respiration. — La respiration des diverses régions d'une pomme ou d'une poire peut être suivie sur des fragments ainsi que l'a fait déjà HACKNEY. On trouve alors de grandes variations ; la respiration très intensifiée de l'épiderme est particulièrement remarquable. On sait que l'épiderme est physiologiquement le tissu le plus jeune du fruit développé, car il est encore tardivement le siège de divisions cellulaires.

D. Échanges gazeux. — L'examen de certains fruits, les pommes par exemple, montre un gradient très net de répartition et de forme des lenticelles en surface ; or ces lenticelles interviennent dans les échanges gazeux, les échanges d'oxygène et de vapeur d'eau en particulier (MARCELLIN, fig. 6).

Dans les poires, on peut mettre en évidence un gradient relatif à la concentration de gaz carbonique. Dans une expérience sur des poires Williams, le gaz en équilibre avec l'anhydride carbonique dissous du suc cellulaire correspondait à une concentration d'environ 9 % ; dans les méats ont été décelés 2 % de gaz carbonique, et enfin l'atmosphère ambiante en renfermait 0,03 % (ULRICH). Ce gradient explique le cheminement et le dégagement du gaz carbonique des cellules de la profondeur vers le milieu ambiant.

E. Sensibilité à divers agents pathogènes. — Une inégale sensibilité des différentes parties du fruit au froid, à l'éthylène, au gaz carbonique, aux essences, etc..., explique probablement en partie la localisation des brunissements pathologiques qu'on observe souvent sur les fruits (scald des lenticelles, brunissement des faisceaux, cœur brun, etc...) ; il est cependant probable que les gradients de concentration des substances nocives interviennent aussi.

F. Cicatrisation des blessures. — La division des cellules qui représente l'une des réactions les plus caractéristiques des tissus des fruits jeunes aux blessures n'est pas partout également active ; c'est au voisinage de l'épicarpe et des vaisseaux qu'elle est la plus nette (ULRICH).

IV. ORIGINE DES GRADIENTS PRÉCÉDENTS

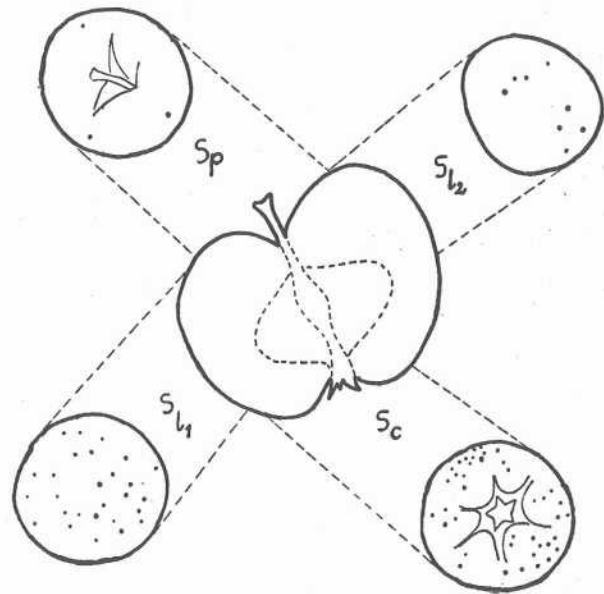
Trois facteurs apparaissent immédiatement à l'origine de ces divers gradients :

FIG. 6. — Répartition des lenticelles dans quatre régions de surface égale d'une pomme (var. Calville) : région du pédoncule (Sp), face latérales (Sl₁ et Sl₂), région du calice (Sc) (D'après MARCELLIN).

1° Le contact plus ou moins direct avec le milieu ambiant : air, lumière (ex. : accumulation de la chlorophylle à la surface des fruits, du gaz carbonique en profondeur, etc...).

2° L'hétérogénéité des conditions régnant autour du fruit. La pigmentation la plus intense, la plus grande concentration cellulaire s'observent dans la région la plus ensoleillée. CURTIS et CLARK ont signalé que quand deux faces opposées d'une pomme sont à des températures différentes, un gradient de tension de vapeur d'eau s'établit, car on observe un mouvement d'eau de la face chaude vers la face froide.

3° Les relations des tissus du fruit avec l'appareil végétatif de la plante par l'intermédiaire des vaisseaux : l'eau, les acides paraissent devoir à ce fait leur concentration élevée à proximité de l'appareil vasculaire. Toutefois, les matières premières apportées par les vaisseaux sont souvent remaniées par les cellules et leur répartition finale peut n'être plus centrée sur l'appareil vasculaire. Ajoutons que lorsqu'un phénomène dépend plus ou moins directement de la présence d'une



substance, si celle-ci se répartit selon un gradient, le phénomène considéré risque bien, lui aussi, de varier d'intensité aux divers points (ex. : croissance et hormones ; fermentation et teneur en oxygène des tissus, etc...).

BIBLIOGRAPHIE

- ARCHBOLD (H. K.) et BARTER (A. M.). — Chemical studies in the physiology of apples. *Ann. Bot.*, 1934, 48, 957.
- BAIN (J. M.) et ROBERTSON (R. N.). — The physiology of growth in apple fruit. I. *Austral. J. of Scient. Res.*, 1951, 4, 75-91.
- BARNELL (H. R.). — Studies in tropical fruits. XIV. *Ann. Bot.*, 1943, 7, 1-22.
- BARTHOLOMEW (E. T.) et SINCLAIR (W. B.). — Unequal distribution of soluble solids in the pulp of Citrus fruit. *Plant Physiol.*, 1941, 16, 293. Également : The Lemon Fruit, 163 p., 1951 (Berkeley et Los Angeles).
- BRACEWELL (M. F.), KIDD (F.), WEST (C.) et ZILVA (S. S.). — The antiscorbutic potency of apples. II. *Biochem. Journ.*, 1931, 25, 138.
- CURTIS (O. F.) et CLARK (A. K.). — The effect of a temperature gradient on the distribution of water in apples, tomatoes, oranges and potatoes. *Proceed. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1937, 35, 160.
- DELOIRE (R.). — Gradients de la teneur en sucres solubles de quelques organes de végétaux supérieurs et leur variation au cours du temps. *Diplôme d'Études supérieures*, Fac. des Sciences de Paris, 1955.
- DUPAIGNE. — Les différences d'indice de maturité entre les diverses parties des fruits (oranges et ananas). *C. R. Ac. Agric.*, 1953, 39, 737-40.
- FELLERS (C. R.), CLEVELAND (M. M.) et CLAGUE (J. A.). — *Proceed. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1932, 29, 93 (cité par SMOCK, Apples and apple products, p. 123).
- GAC (A.). — Contribution à l'étude de l'influence de l'humidité relative et de la vitesse de circulation de l'air sur le comportement de fruits cueillis. *Thèse Ingénieur-Docteur*, Paris, 1955, 201 p.
- GERBER (C.). — Recherches sur la maturation des fruits charnus. *Thèse Sciences naturelles*, Paris, 1897, 279 p.
- GUSTAFSON (F. G.). — Auxin distribution in fruits and its significance in fruit development. *Amer. Journ. of Bot.*, 1939, 26, 189-94.
- HACKNEY (M. V.). — Studies in the metabolism of apples. VI. Respiration of sliced apple tissue. *Proceed. Linn. Soc. N. S. Wales*, 1945, 70, 333-45.
- HARDING (P. L.). — Distribution of total soluble solids and catalase in different parts of Jonathan apples. *Journ. Agric. Res.*, 1936, 53, 43-8.
- KRUMBHOLZ (G.) et WOŁODKIEWITSCH (N.). — Festigkeitsmessungen an Früchten und ihre Anwendungsmöglichkeiten. *Gartenbauwiss.*, 1942-43, 17, 543-90.
- LUCKWILL (L. C.). — The auxins of the apple seed and their role in fruit development. *C. R. Congr. Intern. Bot.*, Paris, 1954, 377-9.
- MARCELLIN (P.). — Le rôle respectif de la cuticule et des discontinuités de la surface des pommes dans les échanges de gaz carbonique avec l'atmosphère ambiante. *Rev. Gén. Bot.* 1956, 63, 193-202.
- MILLER (E. V.). Distribution of acetaldehyde and alcohol in the apple fruit. *Journ. Agric. Res.*, 1936, 53, 49.
- MILLER (E. V.) et HALL (G. D.). — Distribution of total soluble solids, ascorbic acid, total acid and bromelin activity in the

- fruit of the Natal pineapple (*Ananas comosus*). *Plant physiol.*, 1953, 28, 532-4.
- NITSCH (J. P.). — Auxines et croissance des fruits. *C. R. Congr. Intern. Bot.*, Paris, 1954, sect. 12, p. 360-7.
- PEYNAUD (E.). — Contribution à l'étude biochimique de la maturation du raisin et de la composition des vins. *Thèse d'ingénieur-docteur*, Bordeaux, 1946, 93 p.
- PRAT (H.). — Histo-physiological gradients and plant organogenesis. *Botan. Rev.*, 1948, 19, 603-40.
- REEVE (R. M.) et LEINBACH (L. R.). — Histological investigations of texture in apples. *Food Res.*, 1953, 18, 592-603 et 604-17.
- ROSPER. — *Thèse de Doctorat* (en préparation).
- SIDERIS (C. P.), KRAUSS (B. H.) et YOUNG (H. Y.). — Distribution of nitrogenous fractions, sugars and other substances in *Ananas* grown in darkness versus daylight. *Plant physiol.*, 1939, 14, 647.
- SMITH (W. H.). — A new method for the determination of the composition of the internal atmosphere of fleshy plant organs. *Ann. Bot.*, 1947, 11, 363-8.
- TAVERNIER (J.). — La teneur en vitamine C des pommes de table. *Rev. hort.*, janv. 1948, 5-9.
- TAVERNIER (J.) et JACQUIN (P.). — Assimilation et fixation du bore par le pommier ; fumure boratée appliquée par pulvérisation. *C. R. Ac. Agric.*, 1949, 35, 275-289.
- TROUT (S. A.), HALL (E. G.), ROBERTSON (R. N.), HACKNEY (F. M. V.) et SYKES (S. M.). — *Austral. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, 1942, 20, 219.
- TUCKER (L. R.). — Soluble solids in the watermelon. *Plant Physiol.*, 1934, 9, 181.
- ULRICH (R.). — Réactions des fruits aux blessures expérimentales. *Thèse Sc. Nat.*, Paris, 1936, 190 p.
- ULRICH (R.). — Influence des blessures sur la croissance des fruits. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1938, 85, 586-97.
- ULRICH (R.) et M^{lle} THALER (O.). — Mesure du gaz carbonique total des tissus des fruits. Application à un cas particulier. *C. R. Ac. Sc.*, 1952, 235, 1417-9.
- WOKES (F.) et ORGAN (J. G.). — Oxidizing enzymes and vitamin C in tomatoes. *Biochem. Journ.*, 1943, 37, 259.



CATERPILLAR

Tracteurs - Moteurs
Matériels Agricoles
et tous Matériels de terrassement

DISTRIBUTEUR EXCLUSIF :

MANUTENTION AFRICAINE

AGENCES A

DAKAR

Boîte Postale N° 173

ABIDJAN

Boîte Postale N° 1299

BAMAKO

Boîte Postale N° 33

CONAKRY

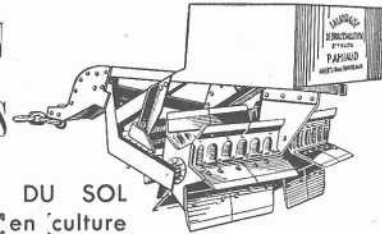
Boîte Postale N° 336

NIAMEY

Boîte Postale N° 49

“ LA LANDAISE ” DÉBROUSSAILLEUSE

ENTRETIEN
des
PLANTATIONS



PRÉPARATION DU SOL
avant la mise en culture

“ LA LANDAISE ” S.A.R.L. 22, r. Péroni, Bordeaux

Agences Maritimes

Henry LESAGE

Siège social : 7, Cité Paradis, PARIS

Succursales : DUNKERQUE, LE HAVRE, NANTES
BORDEAUX, MARSEILLE, ANVERS, GAND, CONAKRY

EXPÉDITIONS — ASSURANCES — CONSIGNATION
TRANSPORTS de FRUITS par NAVIRES SPÉCIALISÉS