

Métabolisme des lipides dans le parenchyme externe de l'épiderme des pommes

II. ÉVOLUTION DE LA LIPOGENÈSE AU COURS DE LA CROISSANCE DES FRUITS ; RELATION AVEC LA MORPHOLOGIE DES PLASTES

par **P. MAZLIAK** et **A.-M. CATESSON**

Laboratoire de Physiologie végétale appliquée, Sorbonne ()
et Laboratoire de Botanique de l'École Normale supérieure, Paris (**).*

MÉTABOLISME DES LIPIDES
DANS LE PARENCHYME EXTERNE
DE L'ÉPIDERME DES POMMES

II. — ÉVOLUTION DE LA LIPOGENÈSE
AU COURS DE LA CROISSANCE DES FRUITS ;
RELATION AVEC LA MORPHOLOGIE DES PLASTES

par P. MAZLIAK et A. M. CATESSON

Fruits, vol. 23, n° 5, mai 1968, p. 247 à 257.

RÉSUMÉ. — 1. Pendant la première phase de la croissance des fruits sur l'arbre (phase de multiplication cellulaire), l'acide linoléique forme 25 % de la masse des acides gras de la pelure. La phase de grandissement cellulaire (2^e phase) voit la chute brutale du pourcentage de cet acide, l'augmentation très nette de l'acide linoléique (formant jusqu'à 40 % des acides totaux) puis l'augmentation plus tardive de l'acide oléique.

2. Des biosynthèses d'acides mono-insaturés ou di-insaturés sont obtenues en incubant, *in vitro*, des fragments de pelure avec de l'acétate 1 — ¹⁴C. On n'a pu obtenir la biosynthèse de l'acide linoléique, même pendant la première phase de la croissance.

3. Le précurseur radio-actif est essentiellement incorporé au niveau des phospholipides des pelures (notamment de la phosphatidylcholine). Au cours de la 1^{re} phase de croissance l'incorporation du précurseur n'augmente pas beaucoup, de 3 à 16 h d'incubation *in vitro* ; au cours de la 2^e phase, l'incorporation est 6 à 8 fois plus importante après 16 h qu'après 3 h et la différence est d'autant plus marquée que les fruits sont plus âgés.

4. Cette évolution biochimique concernant les lipides est mise en rapport avec l'évolution des chloroplastes dans les pelures. La microscopie électronique révèle une désorganisation progressive des lamelles des chloroplastes. Les organites se chargent de globules osmiophiles et d'inclusions non osmiophiles. La transformation débute dans l'assise épidermique et s'étend, au cours de la croissance, aux assises profondes du péricarpe.

Au cours d'une étude précédente (1) sur le métabolisme des lipides dans les cellules du péricarpe externe de pommes vertes, adultes, nous avons constaté que les tissus verts du fruit ne présentaient ni la composition typique, ni le métabolisme usuel des tissus verts, photosynthétiquement actifs (2, 3). Ces cellules sont en effet pauvres en acide linoléique et ne contiennent qu'un faible pourcentage de galactolipides, atypiques, parce que riches en acides

(*) Laboratoire de Physiologie végétale appliquée, 1, rue Victor-Cousin, Paris (5^e).

(**) Laboratoire de Botanique de l'École Normale supérieure, 24, rue Lhomond, Paris (5^e).

saturés. Par ailleurs ces tissus n'incorporent pratiquement pas l'acétate —¹⁴C dans leurs galactolipides mais l'utilisent très activement pour la synthèse des phospholipides. L'acétate marqué sert surtout, dans les tissus verts du fruit adulte, à la synthèse des acides saturés ou mono-insaturés et non à la synthèse des acides tri-insaturés.

Les feuilles vertes, au contraire, sont très riches en galactolipides comportant plus de 70 p. cent d'acides tri-insaturés.

Ces différences entre les tissus verts typiques et le tissu périphérique des fruits nous ont incité à suivre le métabolisme lipidique dans le péricarpe externe des fruits au cours de leur croissance sur l'arbre, en nous attachant avant tout aux lipides polaires. Cette étude a été entreprise pour voir si l'évolution du métabolisme lipidique au cours de la croissance et de la différenciation des fruits permettait d'expliquer les particularités de la composition et du métabolisme lipidiques du péricarpe externe des fruits adultes. Par ailleurs, il nous a semblé intéressant de coupler l'étude biochimique avec une étude morphologique sur l'évolution des plastes dans les cellules au cours du développement des fruits. On pouvait en effet *a priori* penser que toute modification des synthèses de lipides polaires (phospholipides et galactolipides) devait se faire sentir sur la morphologie des plastes, puisque ces lipides sont des constituants très importants des membranes plasmiques et plastidiales.

I. QUELQUES GRANDS TRAITIS PHYSIOLOGIQUES DE LA CROISSANCE DES POMMES

Toute la période de croissance des fruits sur l'arbre est marquée, au point de vue physiologique, par une diminution constante (et très importante) de l'intensité respiratoire de la matière vivante constituant les organes (4, 5). On distingue classiquement deux phases dans la chute de l'intensité respiratoire. La première couvre environ les quarante premiers jours suivant la nouaison. L'intensité respiratoire (rapportée à l'unité de matière fraîche) diminue très rapidement au cours

de cette période, tandis que le poids des fruits n'augmente que modérément : c'est une phase de *multiplication cellulaire*. La deuxième phase, couvrant tout le reste de la croissance, jusqu'au stade adulte, voit une diminution beaucoup plus lente de l'I. R. de la matière vivante et simultanément un accroissement très rapide du poids des fruits dans le cours des troisième et quatrième mois suivant la nouaison. Cet accroissement de poids correspond vraisemblablement à une massive

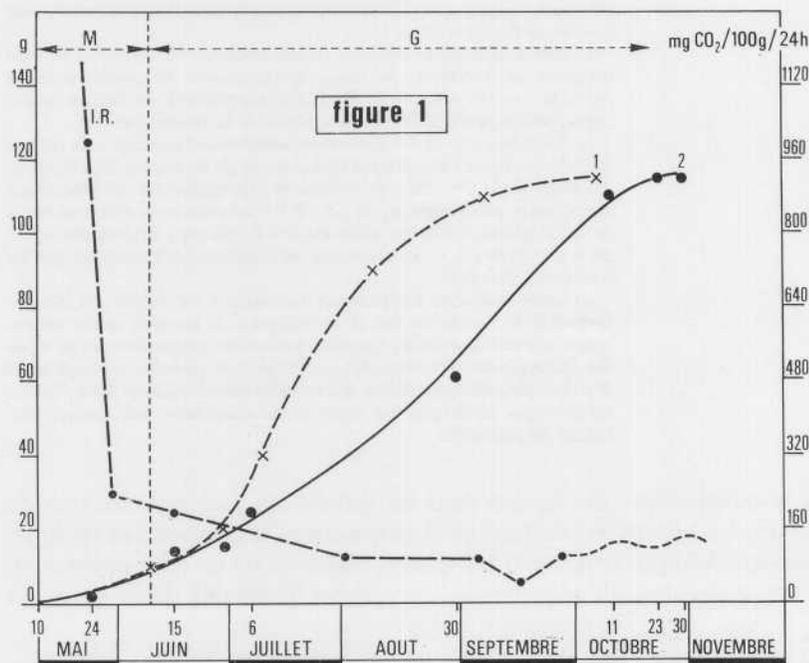


FIG. 1. — Les deux phases de la croissance des pommes : M : phase de multiplication cellulaire ; G : phase de grandissement cellulaire. I. R. : Variation de l'intensité respiratoire des fruits donnant la courbe 1 (emprunté à LEBLOND et ULRICH, 1959).

1 x - - - x : évolution pondérale de pommes « Reinette du Canada » (d'après LEBLOND et ULRICH, 1959).

2 : évolution pondérale des pommes « Golden » utilisées dans la présente étude.

entrée d'eau dans les cellules : cette deuxième période est une phase de *grandissement cellulaire*.

Dans l'étude que nous avons entreprise sur des fruits de la variété Golden, seule l'évolution pondérale des pommes a été suivie. Nous obtenons en portant le poids moyen sur un graphique en fonction du temps, la courbe sigmoïde classique (fig. 1) que nous pouvons fort bien comparer à une courbe similaire obtenue en 1959 par LEBLOND et ULRICH (4) sur des fruits d'une autre variété (Reinette du Canada). Compte tenu des nombreux travaux sur la physiologie globale des petits fruits (voir ULRICH, 6), on peut valablement faire correspondre la première partie de la courbe sigmoïde à la phase de multiplication cellulaire (jusqu'à mi-juin, environ) ; la seconde (de mi-juin à octobre) correspondant à la forte augmentation de poids des fruits, est la phase de grandissement cellulaire. Le grandissement

est apparemment plus lent sur les pommes Golden que nous avons utilisées que sur les pommes Reinette du Canada utilisées par LEBLOND et ULRICH, mais cette différence n'a pas grande signification physiologique.

Comme on peut le vérifier sur la figure 1, la phase initiale de faible augmentation du poids des fruits coïncide avec la phase de diminution brutale de l'intensité respiratoire : pour les pommes Reinettes du Canada le fait est indiscutable puisque les mesures de poids et d'intensité respiratoire ont été conduites parallèlement par LEBLOND et ULRICH (4). Nous étendons cette conclusion aux pommes Golden de notre étude, bien que les mesures d'intensité respiratoire n'aient pas été faites sur notre matériel : 1° compte tenu de la similitude d'évolution pondérale entre les fruits des deux variétés et 2° compte tenu, aussi, des généralisations antérieures de KIDD (5).

II. ÉVOLUTION DE LA COMPOSITION EN ACIDES GRAS DES LIPIDES DU PARENCHYME EXTERNE

TABLEAU I

Evolution de la composition en acides gras des lipides totaux du péricarpe externe, au cours de la croissance.
p. cent des acides gras totaux

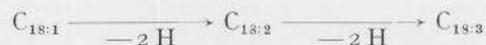
Acides gras	30.4 gynécée	dates des prélèvements							30.11 fruits cueillis
		10.5	24.5	15.6	6.7	30.8	13.10	30.10	
C _{8:0}		2,80	-	1,37	-	-	4,73	4,04	0,6
C _{10:0}		0,94	-	1,37	-	-	1,19	0,43	0,6
C _{11:0}	24,5	-	-	1,33	-	-	-	-	traces
C _{12:0}		0,51	-	0,23	1,37	traces	1,19	2,89	1,9
C _{13:0}		0,78	1,65	0,43	-	-	0,70	0,43	0,6
C _{14:0}		1,47	4,60	1,16	1,70	traces	1,61	1,07	1,9
C _{15:0}		-	-	1,35	-	-	-	-	0,6
C _{16:0}	18,9	34,00	42,00	21,60	23,60	26,80	17,01	15,57	30,0
C _{16:1}	-	traces	-	-	traces	traces	0,33	0,54	1,00
C _{18:0}	2,75	2,75	4,40	4,80	5,20	9,55	4,90	7,23	10,4
C _{18:1}	2,64	2,80	2,90	7,40	8,80	11,50	17,17	14,18	15,8
C _{18:2}	25,9	25,00	25,00	33,40	33,00	44,50	40,64	31,27	26,4
C _{18:3}	25,1	22,60	18,00	25,80	26,40	8,00	7,32	4,73	6,1
C _{20:0}	-	-	-	-	-	-	-	3,63	1,5
C _{21:0 (?)}	-	3,20	-	-	-	-	-	5,07	-

M : phase de multiplication cellulaire
G : phase de grandissement cellulaire

Aux diverses dates de prélèvement nous avons déterminé la composition en acides gras des lipides totaux de la pelure, par chromatographie en phase gazeuse, selon les techniques précédemment décrites (1). Les résultats sont portés dans le tableau I. Nous avons ajouté, sur ce tableau, pour comparaison, les résultats d'analyse portant sur le gynécée (calice et ovaire) des fleurs de pommier au moment de la fécondation (7) et ceux portant sur les pelures de fruits cueillis et conser-

vés à 0° C. Les faits suivants, concernant les acides insaturés du tissu, se dégagent nettement de l'examen du tableau : 1° Tout au long de la phase de multiplication cellulaire, le pourcentage de l'acide linoléique (C_{18:2}) est relativement élevé (25 pour cent en moyenne) par rapport aux acides gras totaux ; puis après le 15 juin, ce pourcentage diminue brusquement pour atteindre d'emblée les faibles valeurs observées dans les fruits adultes verts ou jaunes ; 2° Pendant la première phase de la croissance, le pourcentage de l'acide linoléique (C_{18:2}) est pratiquement aussi important que celui de l'acide linoléique, mais après le 15 juin ce pourcentage s'élève nettement pour atteindre un maximum vers les mois d'août et septembre. Ensuite la part de l'acide linoléique diminue parmi les acides gras totaux ; 3° On note que l'acide oléique (C_{18:1}) présente un pourcentage très faible au début de la croissance (2 à 3 %) et que ce pourcentage va croissant tout au long du développement de l'organe.

Ces trois évolutions particulières se regroupent fort bien si l'on envisage la chaîne de biosynthèse déjà suggérée par une étude précédente sur le parenchyme de pomme (8) :



Dans la première phase de la croissance, au cours des multiplications cellulaires, la chaîne considérée fonctionnerait normalement et le produit final serait

naturellement synthétisé ; puis, au fur et à mesure que l'activité métabolique générale se ralentit dans les fruits (notamment au cours de la phase de grandissement cellulaire), la chaîne de biosynthèse se trouverait progressivement bloquée, les produits intermédiaires s'accumulant, d'abord le C_{18:2}, ensuite le C_{18:1}.

L'évolution des pourcentages concernant les acides saturés est moins aisément interprétable : on note qu'une très grande proportion des acides gras du gynécée des fleurs est formée de chaînes moléculaires très

courtes (de C₈ à C₁₄). Après la fécondation, les chaînes courtes disparaissent pratiquement des cellules et, d'abord, de l'acide palmitique (en C₁₆) se forme en grande quantité ; en fin de croissance, c'est plutôt de l'acide stéarique (en C₁₈) qui s'accumule. Cela suggère qu'au début de la croissance fonctionneraient surtout les systèmes cytoplasmiques de synthèse totale des acides saturés (dont les produits normaux sont les molécules en C₁₆) puis les systèmes d'élongation (mitochondriaux, par exemple) prendraient progressivement le pas sur les systèmes précédents.

III. ÉVOLUTION DU POUVOIR DE SYNTHÈSE DES DIFFÉRENTS ACIDES GRAS AU COURS DE LA CROISSANCE

On peut contrôler les hypothèses suggérées par les variations de la composition en acides gras des tissus en suivant la biosynthèse des acides à partir d'un précurseur marqué (l'acétate-1-¹⁴C, par exemple), aux diverses dates de prélèvement.

Pour cela nous avons incubé des lots de 5 g de fragments de pelures découpés à la lame de rasoir en fines tranches de 2 mm d'épaisseur environ) dans une solution glucosée d'acétate-1-¹⁴C, contenant divers cofacteurs. A chaque date nous avons réalisé deux séries d'incubation, durant, les unes, 3 h, les autres, 16 h, sous courant d'oxygène. Après l'expérience, les fragments de tissus sont rincés, saponifiés par la potasse alcoolique ; les acides gras sont extraits et méthylés. Les esters sont séparés sur couche mince de SiO₂-NO₃ Ag ; les spots sont grattés, après autoradiographie, ver-

sés dans des flacons de scintillateur et la radio-activité de chaque spot est comptée. Toutes ces techniques ont été décrites en détail dans un précédent article (1). On constate, sur le tableau II, que les diverses catégories d'acides gras sont inégalement marquées.

Pendant la première phase de la croissance (jusqu'au 15 juin) les temps d'incubation courts permettent une incorporation importante de l'acétate-1-¹⁴C dans les acides mono-insaturés qui renferment après 3 h d'expérience entre 50 et 65 p. cent de la radio-activité totale ; les temps d'incubation plus longs, 16 h, voient les acides di-insaturés devenir les composés les plus radio-actifs. Ces résultats s'accordent bien avec la chaîne proposée (C_{18:1} $\xrightarrow{-2H}$ C_{18:2}), l'ensemble des réactions se dérou-

lant sans doute assez lentement ; par contre le fait que les acides triéthyléniques ne soient jamais fortement marqués peut être interprété de différentes façons : 1° ou bien nos conditions d'incubation ne conviennent pas à la biosynthèse de l'acide linoléique (les temps d'incubation étant par exemple trop courts) ; 2° ou bien dès le 10 mai, date du premier prélèvement, toute la quantité d'acide linoléique présente dans les chloroplastes des fruits, a déjà été synthétisée ; les chloroplastes, déjà formés à cette époque, ne se chargeraient plus ultérieurement en acides tri-insaturés et ne renouvelleraient pas ce constituant dans leurs membranes.

Pendant la phase de grandissement cellulaire, le fait le plus marquant est l'augmentation de la biosynthèse de l'acide linoléique. Après les longues périodes d'incubation, le

TABLEAU II

Incorporation de l'acétate-1-¹⁴C dans les acides gras du péricarpe externe des pommes, aux diverses époques de la croissance, p. cent de la radioactivité totale des acides gras

Acides gras	dates de prélèvements							30.11 fruits cueillis
	10.5	24.5	15.6	6.7	30.8	13.10	30.10	
a) Incubation des fragments de "pelures" pendant trois heures								
acides saturés	39,80	24,61	18,40	17,35	14,40	11,35	19,95	4,62
acides monoéthyléniques	30,79	56,33	62,96	74,75	74,69	33,33	41,81	40,64
acides diéthyléniques	24,00	16,23	12,66	5,67	9,55	46,14	35,96	32,47
acides triéthyléniques	2,83	0,89	0,77	0,66	1,01	4,38	1,25	8,47
hydroxyacides	2,58	1,93	5,22	1,57	0,34	4,09	0,65	15,0
b) Incubation des fragments de "pelures" pendant seize heures								
acides saturés		26,94	14,76	19,60	11,74	3,28	28,65	32
acides monoéthyléniques		18,49	33,47	29,76	50,80	19,15	16,24	39,64
acides diéthyléniques		47,69	42,73	42,82	34,82	65,13	49,52	11,38
acides triéthyléniques		4,70	3,99	4,68	1,50	18,56	2,85	6,16
hydroxyacides		2,18	5,05	3,14	1,13	3,04	1,85	-

M : phase de multiplication cellulaire

G : phase de grandissement cellulaire

maximum de radio-activité se retrouve dans les acides di-insaturés, comme précédemment ; mais cette distribution du ^{14}C parmi les acides gras peut être observée au cours du grandissement cellulaire dès 3 h d'incubation : cela prouve que les synthèses d'acide linoléique s'accroissent pendant la fin de la croissance

des fruits. Cette « crise » de production de l'acide linoléique correspond bien à l'augmentation considérable du pourcentage de cet acide dans les lipides totaux du tissu, mise en évidence au tableau I. Cette biosynthèse intense de l'acide linoléique se ralentit après cueillette et entreposage au froid des fruits.

IV. ÉVOLUTION DU POUVOIR DE SYNTHÈSE DES LIPIDES BRUTS AU COURS DE LA CROISSANCE

Les expériences précédentes ne concernent que les acides gras et ne permettent d'apprécier les intensités des diverses biosynthèses que relativement, les unes par rapport aux autres. D'autres résultats permettent de suivre les intensités absolues des biosynthèses : pour cela, après incubation des pelures dans une solution d'acétate marqué, les lipides totaux des tissus ont été extraits, analysés chromatographiquement et la radio-activité des diverses catégories a été mesurée par scintillation liquide (I).

La figure 2 permet de suivre l'évolution du pouvoir de synthèse des lipides au cours de la croissance des fruits sur l'arbre. On constate que, d'après les expériences d'incubation de courte durée (3 h), le pouvoir de synthèse des lipides diminue très brusquement au cours de la phase de multiplication cellulaire ; cette diminution est tout à fait parallèle à la chute de l'activité métabolique générale de la matière vivante des fruits dans le mois suivant la nouaison, chute illustrée par la diminution très brusque de l'I. R. Ensuite, au cours de la phase de grandissement cellulaire, les synthèses lipidiques, comme l'intensité respiratoire, se maintiennent à faible niveau. Les synthèses, tout au long de la croissance, intéressent principalement les *phospholipides* qui incorporent 60 à 70 % de la radio-activité totale des lipides (tableau III) et parmi les phospholipides, c'est de loin la phosphatidylcholine qui est le plus activement synthétisée et renouvelée dans les tissus. Il est remarquable que les galactolipides, constituants majeurs des chloroplastes, n'incorporent qu'une très faible part de la radio-activité (6 p. cent au maximum) même au tout début de la croissance : cela suggère encore que l'édification des chloroplastes dans les cellules du parenchyme externe cesse pratiquement dès les premiers stades de la croissance.

L'examen des composés radio-actifs obtenus après 16 h d'incubation des tissus, aux différentes dates de la croissance, suggère quelques retouches au tableau précédent. Si au cours de la première phase de la crois-

sance, les incorporations d'acétate marqué ne sont pas plus élevées après 16 h qu'après 3 h d'incubation, au cours de la deuxième phase (après le 15 juin) les synthèses lipidiques ont considérablement augmenté après le long séjour des tissus dans l'acétate. La radio-activité totale incorporée après 16 h d'incubation peut

TABLEAU III

Incorporation de l'acétate- ^{14}C dans les lipides du péricarpe externe des pommes, aux diverses époques de la croissance.

A - Incubation des fragments de "pelures" pendant trois heures

Catégories	dates de prélèvements							30.11 fruits cueillis
	10.5	24.5	15.6	6.7	30.8	13.10	30.10	
p. cent de la radioactivité totale des lipides								
Lipides neutres	13,6	13,72	18,83	24,01	14,5	--	39,29	10,42
Acide ursolique	24,6	10,65	13,07	12,0	17,0	--	2,93	17,60
MGDG	5,36	0,85	1,20	0,56	0,8	--	0,38	2,26
DGDG	0,67	0,35	0,19	0,00	0,00	--	0,12	--
Phospholipides	55,76	72,41	66,9	65,30	68,5	--	57,28	69,72
p. cent de la radioactivité totale des phospholipides								
Lysophospholipides	--	--	3,67	1,36	--	--	--	1,9
PI	1,42	3,22	7,22	1,70	2,04	--	1,88	5,1
PC	81,94	79,60	74,12	77,48	53,32	--	66,11	64,0
PG	6,85	6,5	8,56	7,22	8,39	--	7,28	3,3
PS	--	--	--	--	--	--	4,43	--
PE	8,67	8,20	5,24	8,42	6,26	--	13,98	77,1
PGP	0,27	0,40	--	2,63	6,29	--	4,25	4,3
PA	0,83	2,10	1,19	1,19	3,30	--	2,07	15,6

B - Incubation des fragments de "pelures" pendant seize heures

Catégories	dates de prélèvements							
	10.5	24.5	15.6	6.7	30.8	13.10	30.10	30.11 fruits cueillis
p. cent de la radioactivité totale des lipides								
Lipides neutres	--	3,13	22,70	15,78	22,43	39,72	43,31	30,43
Acide ursolique	--	17,91	26,38	57,54	26,41	17,90	5,25	23,35
MGDG	--	0,16	0,95	0,43	0,95	0,00	1,31	3,88
DGDG	--	1,09	0,22	0,53	0,34	0,0	0,75	--
Phospholipides	--	77,70	49,74	25,73	49,87	42,38	49,37	42,35
p. cent de la radioactivité totale des phospholipides								
lysophospholipides	--	--	1,23	2,14	1,40	--	0,26	0,55
PI	--	3,64	2,30	3,69	3,81	4,48	1,14	4,6
PC	--	65,95	67,96	58,76	65,35	26,45	62,54	38,5
PG	--	7,05	7,15	11,33	11,85	7,92	7,29	7,20
PS	--	--	--	--	--	2,22	1,11	1,15
PE	--	19,46	18,24	21,20	12,29	42,74	22,95	11,1
PGP	--	1,58	1,10	--	1,42	6,51	1,50	5,6
PA	--	2,32	2,02	2,88	3,38	9,67	3,19	32,0

Abréviations utilisées :

MGDG = monogalactosyldiglycérides

DGDG = digalactosyldiglycérides

PI = phosphatidylinositol

PC = phosphatidylcholine

PG = phosphatidylglycérol

PS = phosphatidylsérine

PE = phosphatidyléthanolamine

PGP = diphosphatidylglycérol

PA = acide phosphatidique.

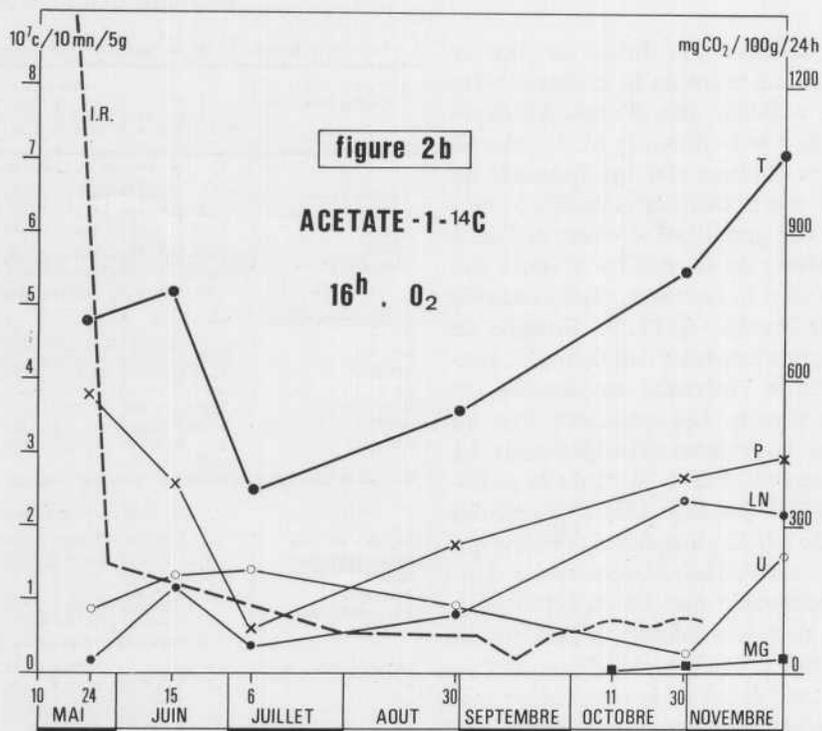
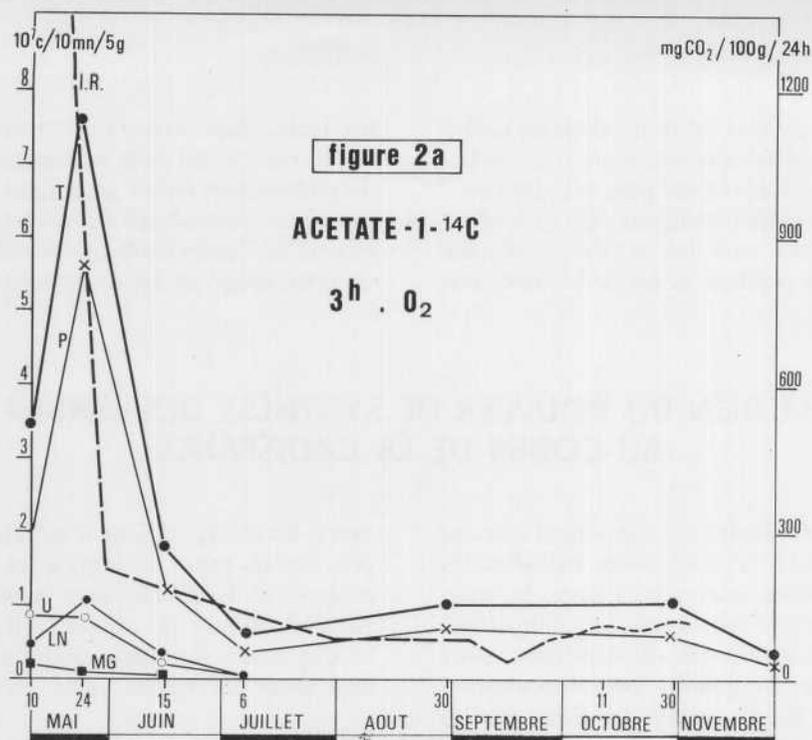


FIG. 2. — Évolution du pouvoir de synthèses des lipides au cours de la croissance. (On a porté en pointillé sur les graphiques la courbe d'évolution de l'intensité respiratoire de petits fruits, mesurée par LEBLOND et ULRICH (I.R.). Le précurseur utilisé est l'acétate-1-¹⁴C; à chaque date de prélèvement, les incubations ont duré soit 3 h (courbes de gauche), soit 16 h (courbes de droite). Radio-activité totale pour 5 g de matière fraîche :

T : des lipides totaux U : de l'acide ursolique. MG : du monogalactosyldiglycérade.
 P : des phospholipides. L. N. : des lipides neutres.

être, au cours de cette deuxième phase de la croissance, de 6 à 8 fois plus importante qu'après 3 h d'expérience, et ce fait est d'autant plus marqué que le tissu est plus âgé. (Pour les fruits adultes cueillis, la radio-activité incorporée dans les lipides après 16 h d'incubation est 14 fois plus importante que celle incorporée après 3 h d'expérience.) Il n'y a donc plus, dans ces expériences de longue durée, parallélisme entre l'activité métabolique générale des organes (sur l'arbre), activité traduite par la courbe d'I. R., et le pouvoir de synthèse des lipides.

Il semble que l'on puisse comparer cette exaltation des synthèses lipidiques observée après de longues périodes d'incubation à la stimulation des synthèses due à l'«aging» (la survie *in vitro*) de certains tissus de pomme de terre (9). Il est à noter que les longues périodes d'incubation, à toutes les dates de la phase de grandissement cellulaire, favorisent la synthèse des lipides neutres au détriment des phospholipides (tableau III) et parmi les phospholipides, la biosynthèse de la phosphatidyléthanolamine ou de l'acide phosphatidique aux dépens de la phosphatidylcholine.

V. ÉVOLUTION DE LA MORPHOLOGIE DES PLASTES AU COURS DE LA CROISSANCE

Le développement des fruits s'accompagne d'une évolution progressive des plastes du péricarpe. Les mo-

difications ultrastructurales que l'on observe sont plus profondes et plus rapides pour les assises externes (épi-

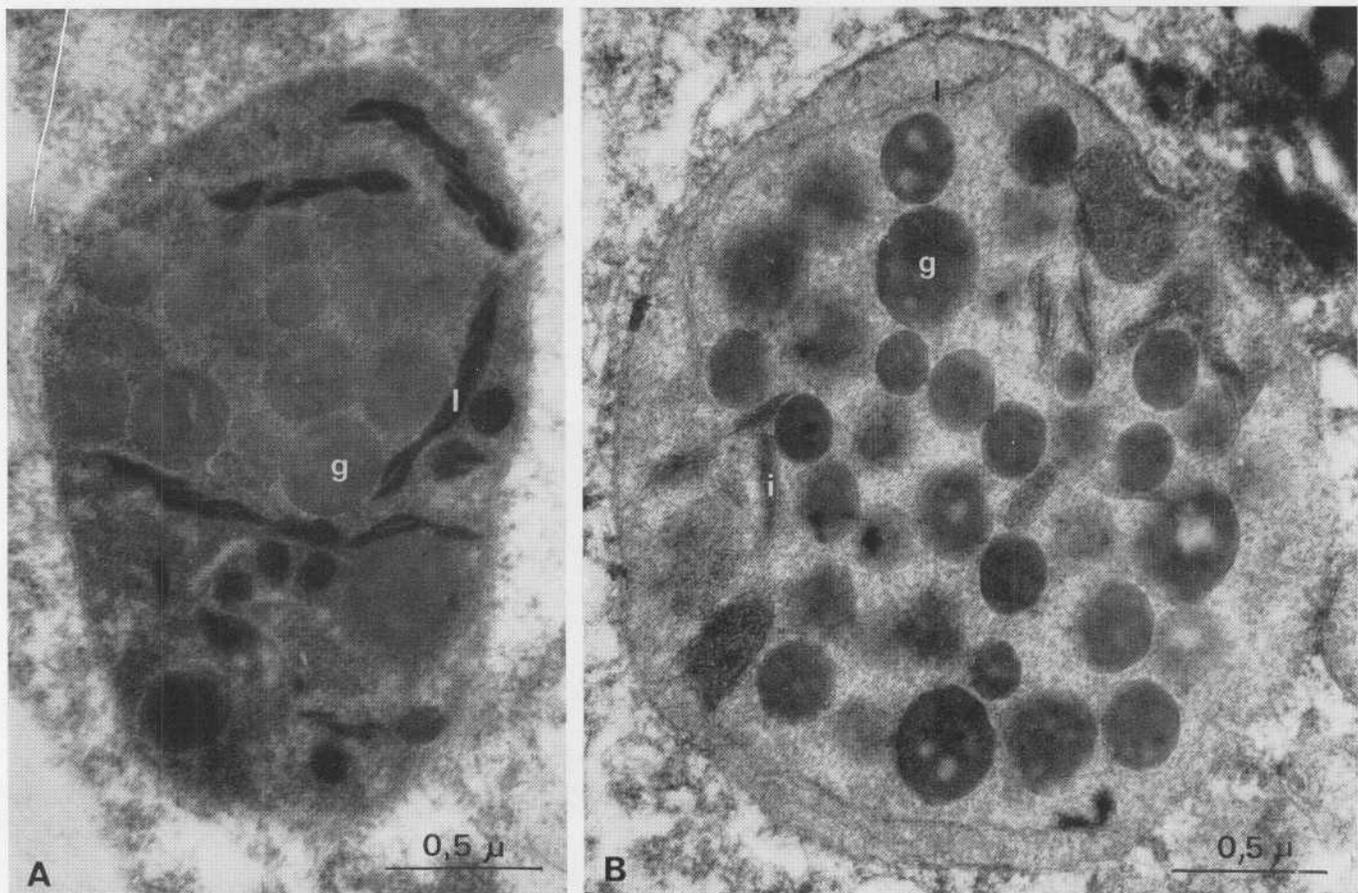


FIG. 3. — Évolution des plastes de l'épiderme de pomme au cours de la maturation du fruit : premières étapes (mai-juin). Fixation au glutaraldéhyde postosmié; contraste au permanganate de potassium. $\times 42\ 000$. A, mai : le plaste montre déjà de nombreux globules osmiophiles g et des lamelles granaires épaissies, l; B, juin : il existe de petites inclusions feuilletées i; quelques lamelles l s'observent à la périphérie du plaste.

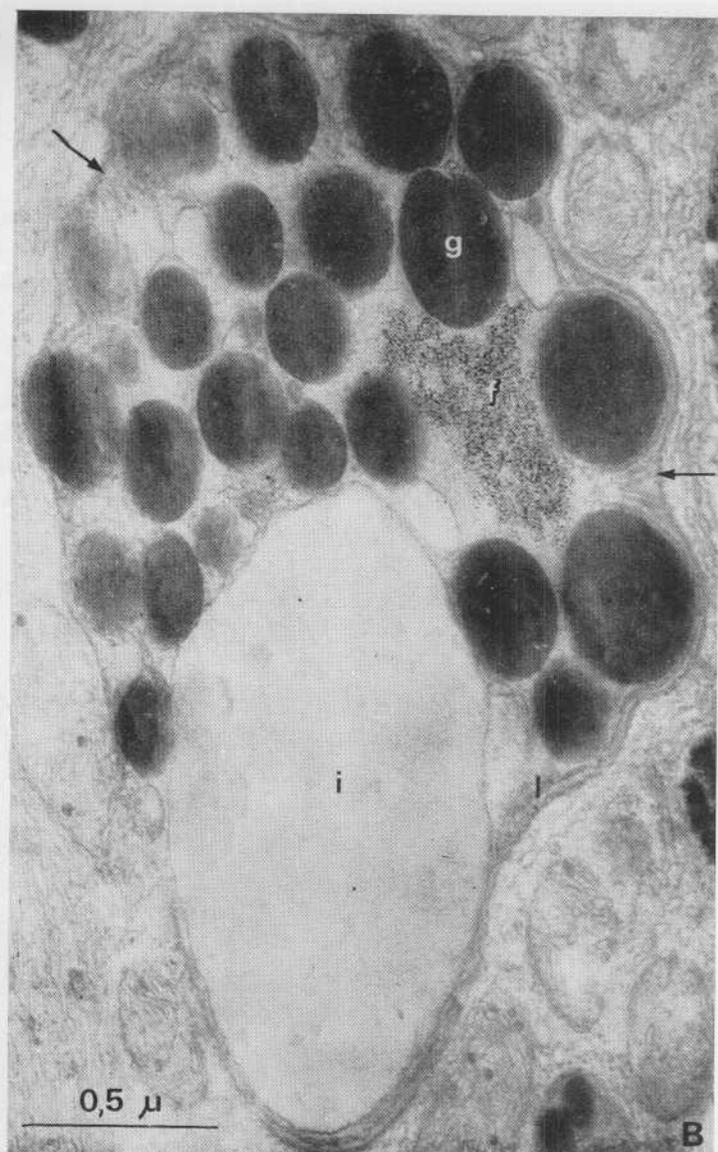
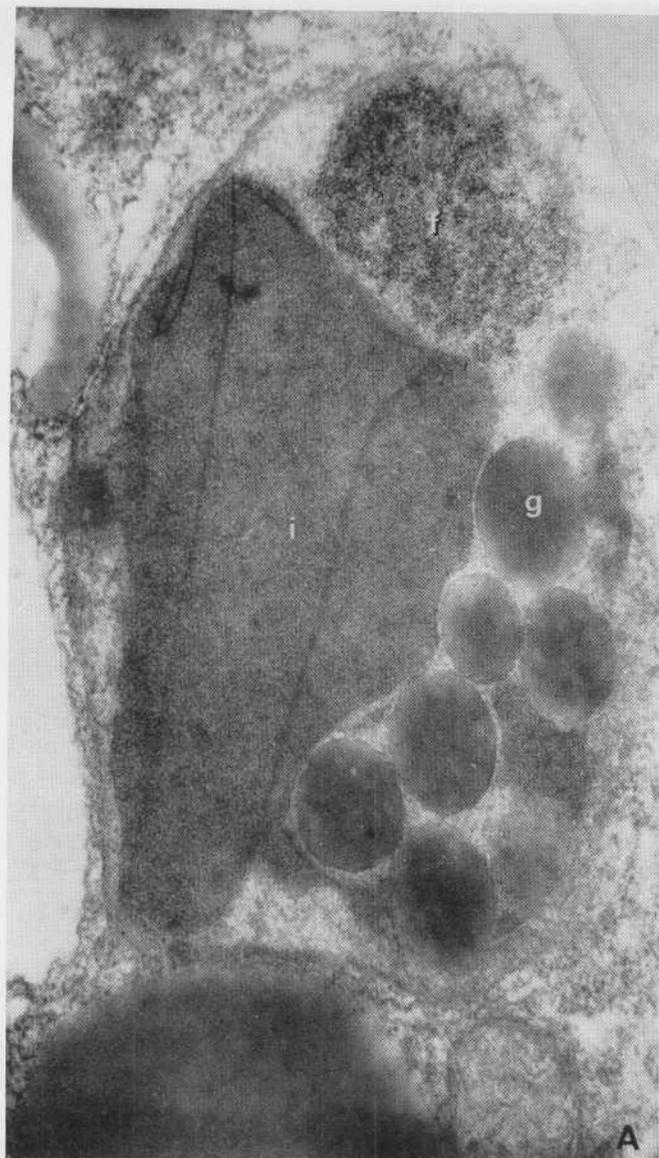


FIG.

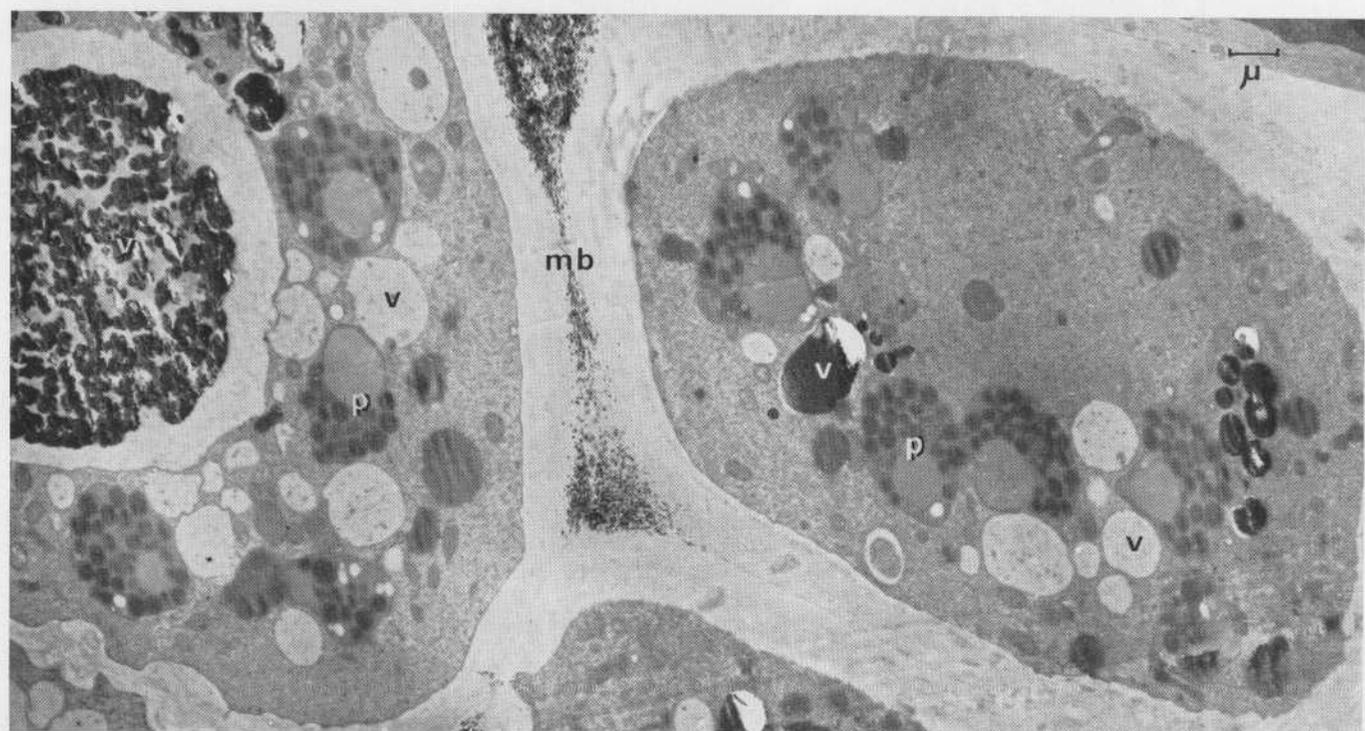


FIG.

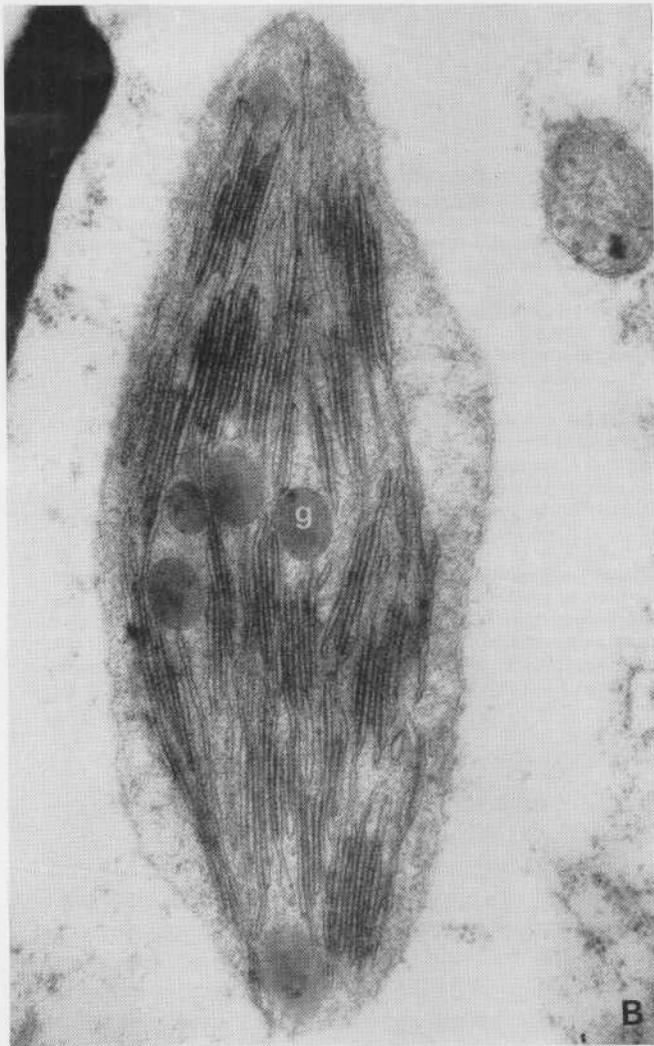
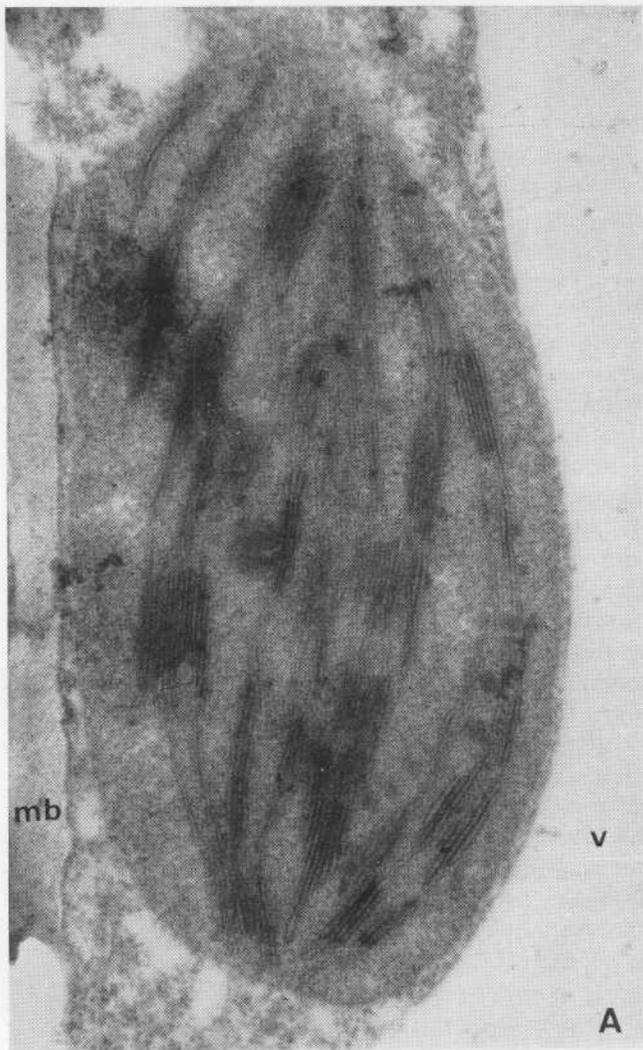


FIG. 6.

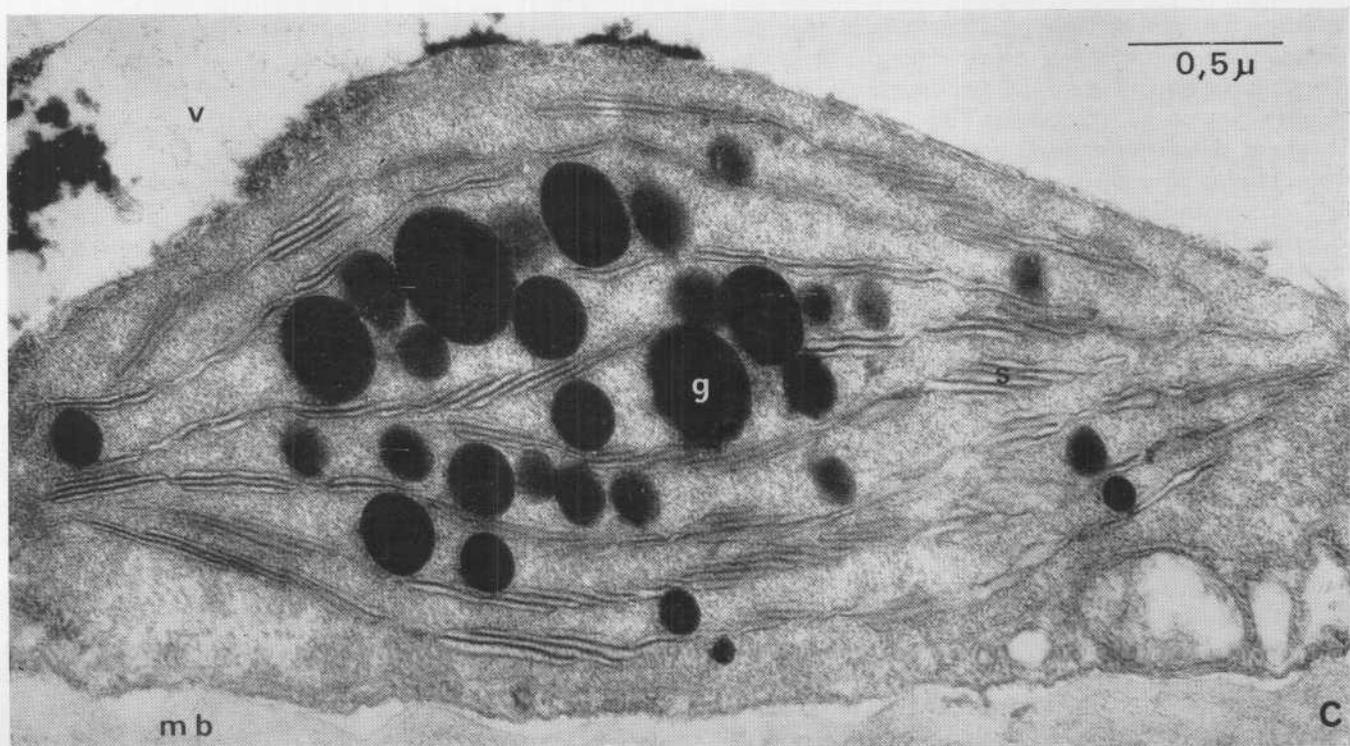


FIG. 4. — Évolution des plastes de l'épiderme de pomme au cours de la maturation du fruit : chromoplastes différenciés (août-novembre). Fixation au glutaraldéhyde postosmié. La micrographie A correspond à une coupe contrastée au permanganate de potassium, la micrographie B à une coupe non contrastée : on voit ainsi que l'inclusion feuilletée *i*, de grande taille, est formée de matériel non osmiophile. *g* : globules osmiophiles ; *f* : accumulations de phytoferritine ; *l* : lamelles plastidales périphériques. $\times 42\ 000$. A, août : les chromoplastes épidermiques sont déjà bien différenciés ; B, octobre : remarquer les lamelles courtes qui apparaissent comme des invaginations de la membrane plastidale externe (flèches).

FIG. 5. — Cellules épidermiques de pomme en octobre. Fixation au glutaraldéhyde postosmié et contraste au permanganate. Les chromoplastes *p* renferment tous de nombreux globules osmiophiles et une importante inclusion. *v* : vacuoles, renfermant souvent un précipité vacuolaire qui apparaît dense aux électrons sur cette préparation ; *mb* : membrane cellulosique épaisse. $\times 6\ 500$.

FIG. 6. — Évolution des plastes des cellules profondes du péricarpe de pomme pendant la maturation du fruit. Fixation au glutaraldéhyde postosmié et contraste au permanganate. *v* : vacuole ; *mb* : membrane cellulosique ; *g* : globules osmiophiles. $\times 42\ 000$. A : mai et B : août ; les chloroplastes conservent des disques granaires importants ; C : novembre ; le stroma du plaste est envahi de globules lipidiques ; les disques granaires sont réduits à quelques saccules *s*, irrégulièrement empilés.

derme et assises sous-épidermiques) que pour les cellules internes de la pelure.

Dans l'épiderme, dès le premier prélèvement effectué au mois de mai, après la nouaison, les plastes n'ont déjà plus de granums typiques : le stroma contient de nombreux globules osmiophiles et les lamelles paraissent épaissies (fig. 3 A). En juin (fig. 3 B) seules quelques lamelles demeurent reconnaissables, tandis que l'on voit se former des inclusions d'aspect feuilleté. L'importance de ces inclusions augmente au cours des semaines qui suivent et dès le mois d'août les plastes épidermiques présentent leur aspect définitif. Du mois d'août jusqu'au mois de novembre, les plastes épidermiques (fig. 4 et 5), devenus des chromoplastes, montrent dans leur stroma, outre de nombreux globules osmiophiles, une grosse inclusion d'aspect feuilleté, accompagnée parfois de plusieurs petites. Ces inclusions, dont nous n'avons pas encore élucidé la nature ne sont pas osmiophiles, et n'apparaissent denses aux électrons qu'après contraste de la préparation au per-

manganate, comme le montre la comparaison des figures 4 A et 4 B.

Très fréquemment, à côté de ces inclusions on voit des amas pseudocristallins, plus ou moins importants, de *phytoferritine*. Une ou deux lamelles assez longues sont encore visibles à la périphérie des chromoplastes. En certains endroits quelques lamelles ou tubules assez courts semblent formés par des invaginations de la membrane externe du plaste (fig. 4 B).

Dans les deux ou trois assises de cellules situées immédiatement sous l'épiderme, a lieu une transformation analogue des chloroplastes en chromoplastes, mais elle ne débute qu'en juin ou juillet et s'achève seulement en octobre, au moment où les fruits sont mûrs.

Dans les assises plus profondes de la pelure, les chloroplastes conservent des granums bien nets jusqu'en août (fig. 6 A et B). A cette époque, les granums se désorganisent peu à peu, en même temps que se forment des globules osmiophiles dans le stroma. Cette évolution commence dans les quatrième et cinquième assises sous-épidermiques et gagne progressivement les cellules plus internes. La fig. 6 C montre l'aspect d'un plaste d'une cellule profonde, en novembre ; l'architecture lamellaire est devenue irrégulière, distendue par les globules osmiophiles et les granums encore reconnaissables sont réduits à deux ou trois saccules.

L'évolution des plastes de la pelure de pomme, au cours de la maturation du fruit se traduit donc par les transformations morphologiques suivantes :

- 1° une régression progressive des lamelles chlorophylliennes ;
- 2° la synthèse de globules osmiophiles renfermant vraisemblablement des lipides ;
- 3° la formation, dans les plastes des cellules les plus externes, d'une inclusion non osmiophile, de nature encore indéterminée.

L'évolution ultrastructurale des chromoplastes de l'épiderme et de l'assise sous-épidermique, chez la pomme apparaît donc relativement originale, par rapport à ce qui a été décrit jusqu'ici dans d'autres fruits comme le poivron (10, 11) ou l'orange (12).

CONCLUSIONS

Il est frappant de constater que la diminution brutale de la teneur en acide linoléique en août semble correspondre au moment où la dégénérescence lamellaire atteint la majeure partie des plastes de la pelure. Il est tentant de relier le changement de composition en acides gras aux changements morphologiques observés. On peut penser qu'au fur et à mesure que les enzymes assurant la synthèse de l'acide linoléique ne fonctionnent plus, l'entretien de l'appareil photosynthétique cesse d'être assuré. Ceci entraînerait la désorganisation progressive des

lamelles par suite de la disparition, sans renouvellement, des galactolipides des chloroplastes, très riches en acide linoléique.

Les biosynthèses qui demeurent actives dans le tissu en fin de croissance (biosynthèses d'acide linoléique et de phosphatidylcholine) fournissent des lipides ne convenant plus à l'édification des chloroplastes.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) MAZLIAK (P.) et JUSTIN (A. M.). — Métabolisme des lipides dans le parenchyme externe et l'épiderme des pommes. Comparaison avec le parenchyme central. *Fruits*, 22, 9, p. 413-432 (1967).
- (2) NICHOLS (B. W.), STUBBS (J. M.) et JAMES (A. T.). — The lipid composition and ultrastructure of normal developing and degenerating chloroplasts, p. 677 in *Biochemistry of the chloroplasts*, vol. II, edited by T. W. GOODWIN, Acad. Press, Londres 776 p.
- (3) TRÉMOLIÈRES (A.) et MAZLIAK (P.). — Biosynthèse de l'acide α -linoléique au cours du verdissement des cotylédons étiolés de trèfle. *C. R. Ac. Sc.*, 265, p. 1936-1939 (1967).
- (4) LEBLOND (C.) et ULRICH (R.). — Évolution de l'intensité respiratoire de fruits restés sur pied, depuis leur formation jusqu'à leur chute naturelle. *C. R. Ac. Sc.*, 249, p. 754-756 (1959).
- (5) KIDD (F.). — Respiration of fruits. *Nature*, 135, p. 326 (1935).
- (6) ULRICH (R.). — *La Vie des Fruits*, Masson éd. Paris, 369 p. (1952).
- (7) THIBAUDIN (A.) et MAZLIAK (P.). — Évolution des lipides au cours du développement des organes reproducteurs du pommier (*Pirus malus* L.). *Fruits*, 22, 1, p. 3-18 (1967).
- (8) MAZLIAK (P.). — Un matériel biologique intéressant pour étudier la biosynthèse des acides gras insaturés : le parenchyme de pomme. *C. R. Ac. Sc.*, 261, p. 2716-2719 (1965).
- (9) WILLEMOT (C.) et STUMPF (P. K.). — Fat metabolism in higher plants, XXXIII. Development of fatty acid synthetase during the « aging » of storage tissue slices. *Can. J. Bot.*, 45, p. 579-586 (1967).
- (10) FREY-WYSSLING (A.) et KREUTZER (E.). — 1958. The submicroscopic development of chromoplasts in the fruit of *Capsicum annuum*. *J. Ultrastructure Res.*, 1, 397-411.
- (11) KIRK (J. T. O.) et JUNIPER (B. E.). — 1965. The ultrastructure of chromoplasts of different colour varieties of *Capsicum* in *Biochemistry of chloroplasts*, T. W. Goodwin ed., Academic Press, London, p. 691-702.
- (12) THOMPSON (W. W.). — 1965. The ultrastructural development of chromoplasts in navel oranges. *Amer. J. Bot.*, 52, 622.

