

Annales des Sciences naturelles, Botanique, Paris.
12^e Série, Tome XIII, 1972, pp. 477-495.

LA RESPIRATION
DE L'ARUM MACULATUM
AU COURS DU DÉVELOPPEMENT
DE L'INFLORESCENCE

Par Claude LANCE

*Laboratoire de Biologie Végétale IV, Université de Paris VI,
12, rue Cuvier, F 75005 Paris.*

RÉSUMÉ

Le développement de l'inflorescence de l'*Arum maculatum* L. est caractérisé par une synthèse très importante d'amidon, qui s'accumule principalement dans la partie stérile du spadice. Au cours de la crise respiratoire associée à la pollinisation de la fleur, l'amidon est très rapidement utilisé. Les tissus du spadice présentent alors des intensités respiratoires extraordinairement élevées (jusqu'à 70 000 µl O₂/heure/g de tissu frais).

SUMMARY

The development of the inflorescence of *Arum maculatum* L. is characterized by a high level of starch synthesis. The starch is stored in the sterile part of the spadix. During the respiratory crisis associated with the pollination of the flowers, starch is rapidly metabolized. Respiratory rates in the spadix tissue are then excessively high (up to 70,000 µl O₂/hour/g fresh weight).

L'inflorescence des *Arum*, plantes très communes dans nos régions, a depuis longtemps retenu l'attention des botanistes et des physiologistes. Dès 1778, LAMARCK [25] signalait l'importante élévation de température qui accompagne la pollinisation chez l'*Arum italicum* et l'*Arum maculatum*. Par la suite, cette observation a été étendue à un assez grand nombre

d'espèces, appartenant pour la plupart à la famille des Aracées [28]. D'autre part, chez ces fleurs, qui sont protogynes, la pollinisation exige la coopération d'insectes, souvent très spécifiques, pour véhiculer le pollen d'une fleur à l'autre [11, 24, 31]. Les insectes pollinisateurs sont attirés par la violente odeur que les fleurs émettent lorsque se déclenchent les processus de thermogénèse. La libération de composés volatils, dont la plupart sont des amines [23, 34, 35, 37], est en effet provoquée par l'échauffement des tissus sous l'action de la respiration très intense que l'on peut observer au moment de la pollinisation. JAMES et BEEVERS [21], reprenant des travaux de VAN HERK [16, 17, 18] sur une autre Aracée, le *Sauromatum guttatum*, ont signalé le caractère remarquable de cette respiration, qui est de présenter une très grande résistance à l'action inhibitrice du cyanure. Depuis, on a pu montrer que la respiration de nombreux tissus végétaux manifeste souvent des degrés plus ou moins accusés de résistance au cyanure [4, 8, 20], mais c'est généralement dans la respiration de l'inflorescence des Aracées que le phénomène atteint son niveau le plus élevé.

Dans le cadre d'une étude sur les mécanismes de la résistance au cyanure, manifestée par les tissus — et les mitochondries — de l'inflorescence de l'*Arum maculatum*, il a paru intéressant d'essayer de relier le caractère de résistance à l'état de développement de l'inflorescence. Cette étude nous a ainsi conduit à examiner de près les modalités du développement de l'inflorescence de l'*Arum maculatum* dans ses rapports, notamment, avec l'intensité du métabolisme respiratoire. Cet article rapporte les résultats de ces observations.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Récolte du matériel : Les inflorescences d'*Arum maculatum* L. ont été récoltées à divers stades de leur développement, à la lisière de forêts de la région parisienne, durant une période s'étendant approximativement du 15 avril au 15 mai. Les inflorescences étaient utilisées immédiatement ou conservées, avant usage, pendant un jour ou deux, à une température relativement basse (4° C), sans que l'on observe de modification dans leur activité. Tous les lots expérimentaux comptaient au moins 50 échantillons.

Mesure de l'intensité respiratoire : Les intensités respiratoires ont été mesurées à 20° C par la méthode manométrique de Warburg, à l'aide de fioles cylindriques de grand volume (60 ml) [26]. Les diverses parties de l'inflorescence étaient soigneusement sectionnées et seules étaient utilisées les massues stériles ainsi que les fleurs ♂ et ♀ fertiles, à l'exclusion des fleurs ♂ et ♀ stériles. Une quantité de tissu (1 à 3 g) représentant, selon l'état de développement de l'inflorescence, un nombre variable d'organes floraux était disposée sur le fond de la fiole, et l'anhydride carbonique émis était absorbé par 0,2 ml de KOH à 10 % déposé sur un papier filtre placé au-dessus des tissus. Dans les cas de respiration très intense (massue à l'état de crise), le dispositif était inversé : à l'aide d'un support adéquat, une seule massue était placée au-dessus de 2 ml de KOH à 10 % et l'ensemble était vigoureusement agité (100 oscillations/minute) de manière à assurer une absorption rapide et efficace du CO₂ émis.

Dosage des protéines : Les tissus ont été desséchés à l'étuve à 102° C pendant plusieurs semaines, broyés et réduits en une poudre fine. La teneur en azote protéique

a été déterminée après élimination de l'azote soluble par des lavages exhaustifs de la poudre à l'aide d'acide trichloracétique 1 M. Après minéralisation, l'ammonium formé était dosé par le réactif de NESSLER [26].

Dosage des glucides : Les tissus frais ont été fixés à l'éthanol à 80° bouillant et épuisés ensuite par 4 à 5 extractions successives par l'éthanol à 80°. Les extraits, rassemblés, évaporés à sec, puis repris par l'eau à l'ébullition, ont servi, après défécation par le sulfate de zinc et la baryte, à la détermination des teneurs en sucres réducteurs et en saccharose, l'hydrolyse du saccharose étant réalisée par H₂SO₄ 0,5 M à l'ébullition durant 30 minutes.

Les tissus, débarrassés de leurs glucides solubles, étaient ensuite desséchés à température relativement basse (40° C), puis réduits en une poudre très fine. L'amidon était dosé après hydrolyse enzymatique (amyloglucosidase, Sigma), complétée par une hydrolyse acide par H₂SO₄ 0,5 M à l'ébullition pendant 30 minutes. Dans tous les cas, les quantités de sucres réducteurs étaient estimées selon la méthode de SOMOGYI [36].

RÉSULTATS

I. — Les phases de développement de l'inflorescence de l'*Arum maculatum*.

Dans leur publication originale, JAMES et BEEVERS [21] ont décrit les diverses phases de développement de l'inflorescence de l'*Arum maculatum* sous forme d'un diagramme reproduit dans la figure 1. Les différents stades de développement ont été symbolisés par des lettres grecques, créant ainsi une nomenclature descriptive qui, par la suite, a été largement utilisée

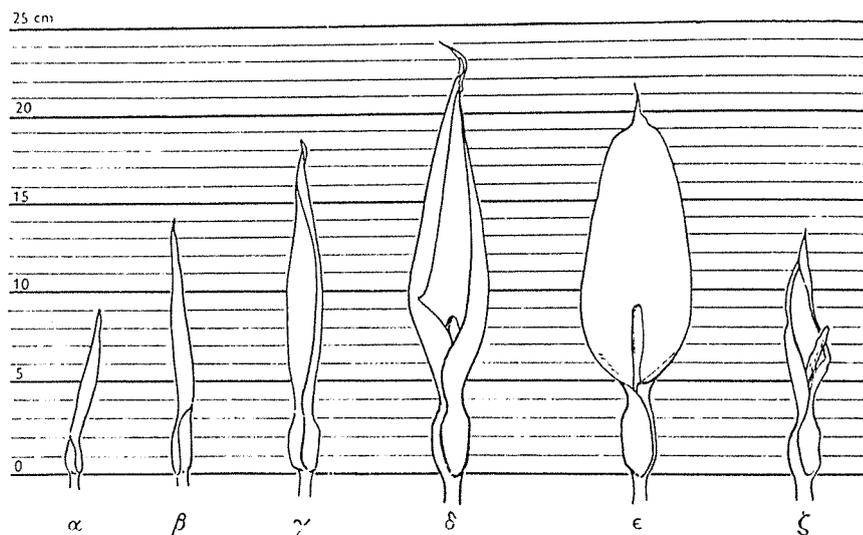


FIG. 1. — Différents stades de développement de l'inflorescence de l'*Arum maculatum*, selon JAMES et BEEVERS [21] (reproduit avec l'aimable autorisation des auteurs et de l'éditeur).

par les chercheurs travaillant sur ce matériel. Aux stades décrits dans la figure 1, JAMES et BEEVERS ont ajouté (fig. 2 de réf. [21]) un stade plus jeune que le stade α , le stade a , correspondant à une phase de développement où l'inflorescence est encore sous terre, enveloppée dans la gaine formée par le pétiole des feuilles.

Ces différents stades de développement sont illustrés plus concrètement dans la figure 2, qui montre à la fois l'aspect général de la fleur d'*Arum maculatum* (fig. 2 A) et une vue plus détaillée des diverses parties du spadice (fig. 2 B).

L'inflorescence de l'*Arum maculatum* présente une morphologie complexe. L'ensemble est enveloppé dans une bractée appelée *spathe*. L'inflorescence elle-même, souvent appelée *spadice*, bien que ce terme ne désigne, *sensu stricto*, que l'axe qui porte les diverses pièces florales [25], comprend une partie supérieure renflée, riche en amidon, la *massue*, sous laquelle se disposent successivement les fleurs δ stériles, les fleurs δ fertiles, les fleurs φ stériles et enfin les fleurs φ fertiles. En considérant un certain nombre de paramètres quantitatifs et de critères morphologiques (fig. 2 et 3 A), les divers stades de développement peuvent être caractérisés de la manière suivante (les caractères distinctifs de chaque stade figurent *en italique*) :

Stade a : longueur de la spathe ≈ 5 cm; poids du spadice ≈ 200 mg; inflorescence peu visible, *emprisonnée* dans la gaine; massue *jaune*; anthères *jaunes*; spathe *jaunâtre*.

Stade α : longueur ≈ 10 cm; poids ≈ 400 mg; inflorescence *apparente*, dégagée de la gaine foliaire; massue *jaune* ou légèrement pigmentée; anthères *jaunes*; spathe *verte*.

Stade β : longueur ≈ 15 cm; poids ≈ 750 mg; spathe *verte, très serrée*; massue très pigmentée (*violet*); anthères très pigmentées (*brunes*).

Stade γ : longueur ≈ 20 cm; poids $\approx 1\,500$ mg; spathe *verte, lâche*; massue et anthères très pigmentées.

Stade δ : longueur $\approx 20-25$ cm; poids $\approx 1\,500$ mg; spathe *ouverte*; massue *apparente*; anthères *non déhiscentes*; ovules *jaunâtres*; la fleur n'a pas d'odeur (*avant* la crise respiratoire).

Stade ϵ : spathe très largement *épanouie*; anthères *déhiscentes*; massues encore fermes, *brun grisâtre*; la fleur n'a plus d'odeur (*après* la crise respiratoire).

Stade ζ : spathe *flétrie*, massue *flétrie*, les ovules se développent et acquièrent une pigmentation *verdâtre*.

Cette caractérisation des stades de développement coïncide avec celle de JAMES et BEEVERS [21], à une seule exception près (qui sera justifiée plus loin). Pour JAMES et BEEVERS, l'intensité respiratoire maximale est

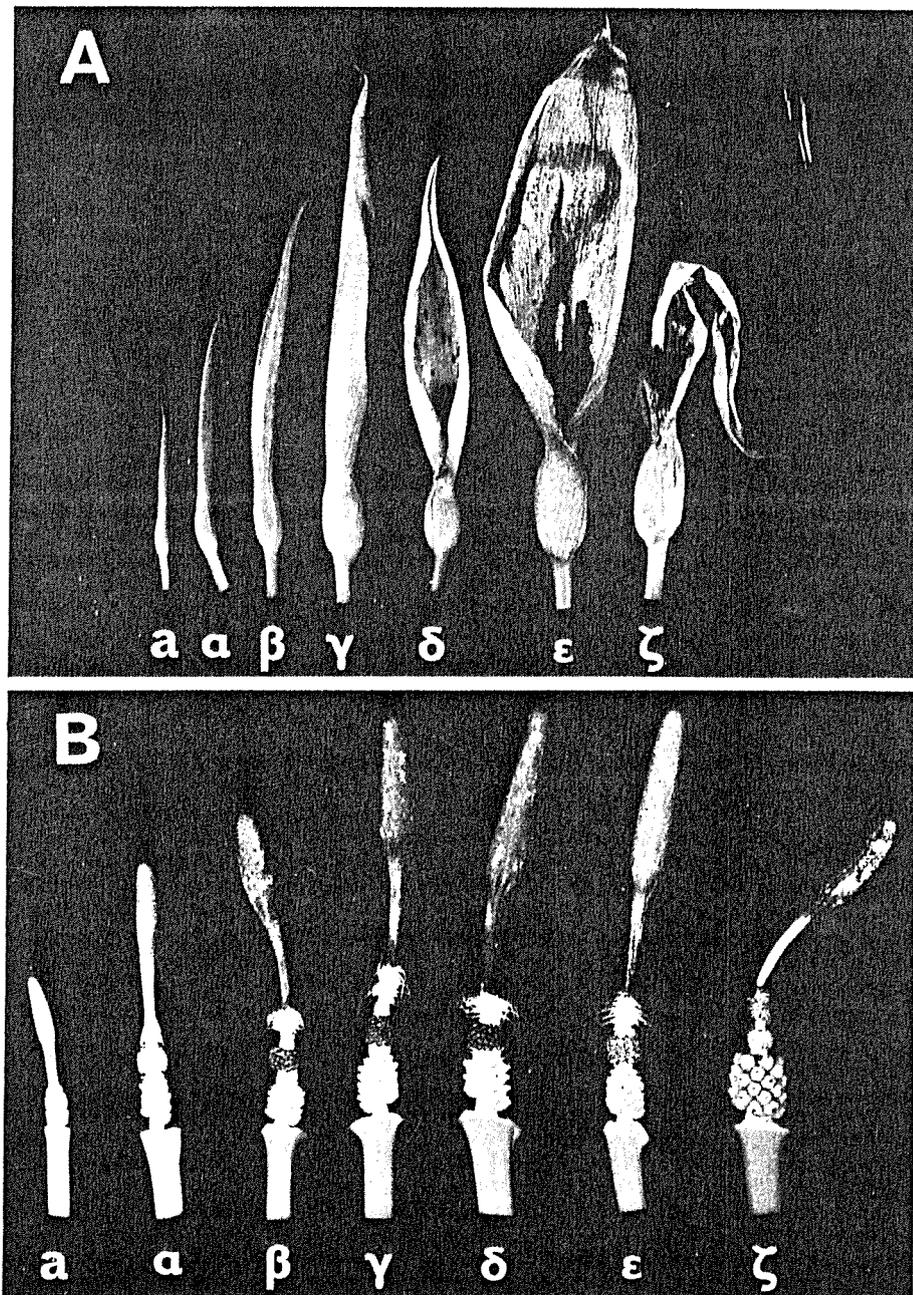


FIG. 2. — Différents aspects de l'*Arum maculatum* au cours de son développement. A, aspect général de l'inflorescence. B, aspect du spadice (débarressé de la spathe).

localisée sur les deux stades δ et ϵ alors que, dans le présent travail, elle est restreinte à une très courte période de temps située *entre* ces deux stades (cf. fig. 7). Enfin, il faut remarquer que les distributions dans le temps des divers stades de développement ne sont pas équivalentes. En effet, il faut approximativement deux semaines pour passer du stade α au stade γ . Le stade δ est très bref (1 jour), il en est de même du stade ϵ (2 ou 3 jours).

II. — *Modifications physiologiques associées au développement de l'inflorescence.*

Les changements morphologiques décrits ci-dessus s'accompagnent de modifications dans la physiologie de l'inflorescence, les principales se situant au niveau des phénomènes respiratoires et, notamment, des mitochondries que l'on peut extraire de ces tissus [1, 27, 33].

A. — *Variations des constituants cellulaires.*

L'évolution pondérale des diverses parties de l'inflorescence est traduite dans la figure 3 A. La massue est l'organe floral dont la variation de poids à l'état frais (PF) est la plus importante. Son poids moyen, aux stades γ - δ , est de l'ordre du gramme, mais peut atteindre plusieurs grammes chez certains individus. L'accroissement de poids de la massue s'observe jusqu'au stade δ . Ensuite, on assiste à une diminution sensible, correspondant à l'épuisement des réserves *après* la crise respiratoire. Les fleurs δ subissent une évolution similaire, quoique plus discrète. Enfin, seul, le poids des fleurs η est continuellement croissant, cet accroissement étant lié au développement des ovules suivant la fécondation (stades ϵ et ζ). Les variations de poids sont encore plus accusées si l'on considère le poids de matière sèche (PS) des organes floraux, mesuré après dessiccation des tissus (fig. 3 B). Dans ce cas, on peut noter que la perte de poids, après la crise respiratoire (stade ϵ), est particulièrement spectaculaire dans la massue.

L'évolution de la teneur en eau dans les différentes parties du spadice est représentée dans la figure 4 par l'évolution du rapport poids de tissu frais/poids de tissu sec. Pour tous les organes floraux, au cours du développement, on observe d'abord une diminution de la teneur en eau jusqu'au stade γ . Ensuite se produit une augmentation générale, qui concerne plus spécialement la massue et les fleurs δ . En fait, la diminution de la teneur en eau jusqu'au stade γ s'explique par l'accumulation d'amidon dans les différents organes floraux (cf. fig. 6). Le volume cellulaire se remplit de grains d'amidon, restreignant ainsi le volume normalement occupé par la vacuole. Lors de la disparition de l'amidon, à partir du stade δ , les vacuoles envahissent de nouveau le volume cellulaire, causant une augmentation relativement importante de la teneur en eau. On doit aussi observer que



FIG. 3.

Evolution pondérale des différentes parties du spadice d'*Arum maculatum* en fonction des stades de développement de l'inflorescence. Croissance exprimée en poids de tissu frais (A) et en poids de tissu sec (B).

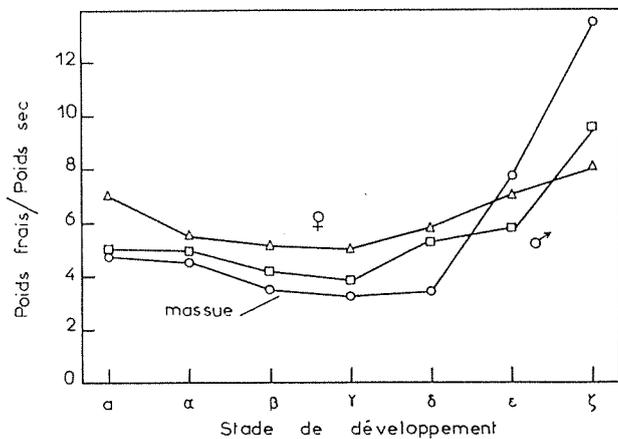
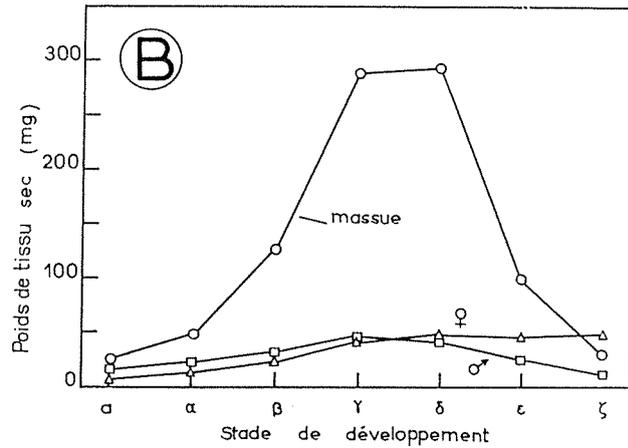
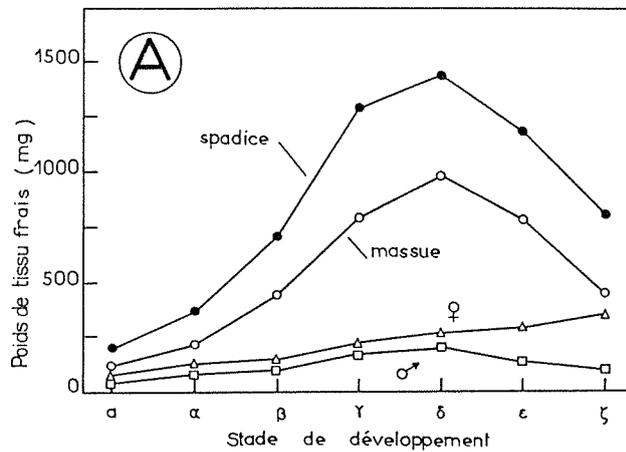


FIG. 4.

Evolution de l'hydratation des tissus des différentes parties du spadice d'*Arum maculatum* en fonction des stades de développement de l'inflorescence. L'hydratation a été appréciée par la valeur du rapport PF/PS (masse du tissu frais/masse du tissu sec).

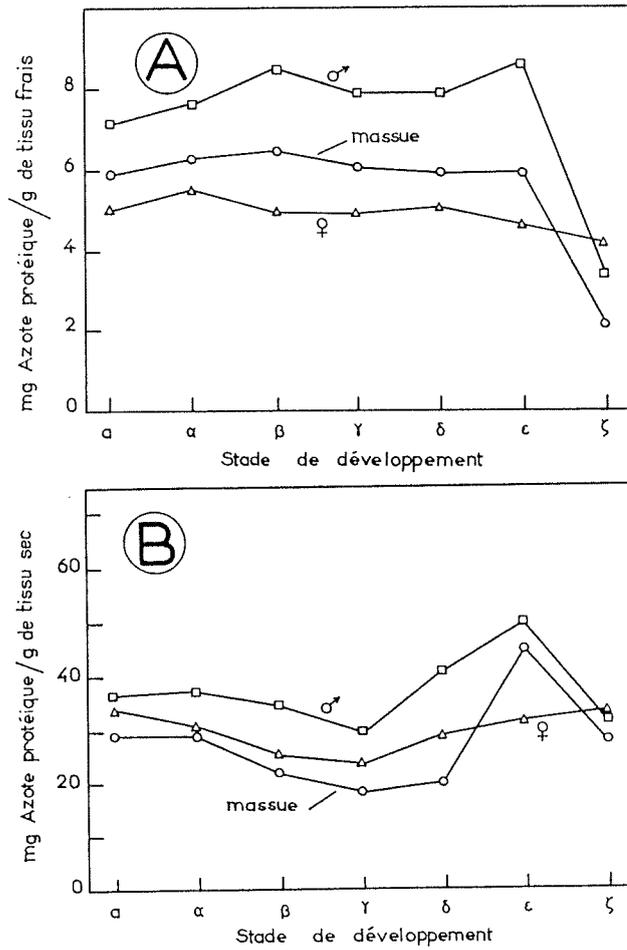


FIG. 5.

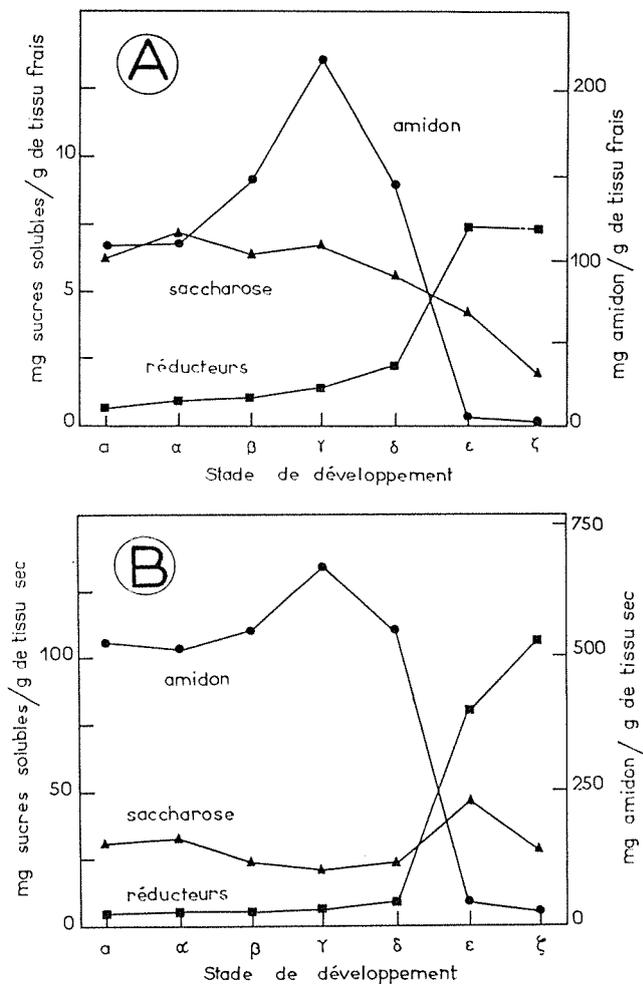
Teneurs en azote protéique des différentes parties du spadice d'*Arum maculatum* en fonction des stades de développement de l'inflorescence. Teneurs exprimées par rapport au poids de tissu frais (A) et au poids de tissu sec (B).

L'augmentation de l'hydratation est moins sensible chez la fleur ♀, seul organe floral qui poursuive ultérieurement un processus de croissance normale, alors que les massues et les fleurs ♂ entrent en sénescence et finalement disparaissent (stades ε et ζ) (cf. fig. 2 B).

La teneur en azote protéique (NP) des organes du spadice est représentée dans la figure 5. Sur la base du poids de tissu frais (fig. 5 A), on remarque que les teneurs en protéines ne présentent pas de grandes variations au cours du développement de l'inflorescence mais que, par contre, elles sont significativement différentes d'un organe à l'autre. De plus, dans les phases ultimes de développement, les massues et les fleurs ♂ subissent une protéolyse intense, alors que la teneur en protéines des fleurs ♀ conserve une valeur normale. L'évolution des différentes formes d'azote

FIG. 6.

Evolution des teneurs en amidon et en sucres solubles dans la massue du spadice d'*Arum maculatum* en fonction des stades de développement de l'inflorescence. Teneurs exprimées par rapport au poids de tissu frais (A) et au poids de tissu sec (B).



dans la massue de l'*Arum maculatum* a d'ailleurs été analysée en détail très récemment [13]. Sur la base du poids de tissu sec (fig. 5 B), les mêmes conclusions peuvent être formulées. En effet, la diminution générale des teneurs en azote protéique que l'on observe d'abord, puis la remontée qui se manifeste ensuite traduisent en fait, comme pour la teneur en eau (fig. 4), l'influence de l'accumulation, puis de la brusque disparition de l'amidon dans les tissus (cf. fig. 6).

On doit également noter que les tissus de l'inflorescence de l'*Arum maculatum* sont exceptionnellement riches en protéines. En affectant du coefficient 6,25 la teneur en azote protéique, on peut voir que les teneurs moyennes en protéines représentent respectivement environ 5,0 %, 3,8 % et 3,1 % du poids de tissu frais des fleurs δ, des massues et des fleurs ♀.

Ces valeurs sont très supérieures aux teneurs en protéines observées dans la plupart des tissus végétaux, qui sont en général de l'ordre de 1 % du poids de tissu frais [26, 29]. L'explication d'un métabolisme actif trouvera ainsi partiellement sa justification dans l'existence de teneurs en protéines très élevées.

En fait, le constituant cellulaire qui présente les plus fortes variations et influe notablement sur les variations des autres paramètres (hydratation, teneur en protéines) est l'amidon. En ne considérant que la massue qui, dans le spadice d'*Arum*, est le tissu le plus utilisé pour l'expérimentation et dont le rôle principal semble être celui d'un organe de réserve destiné à assurer une respiration très intense au moment de la pollinisation, on remarque que l'amidon est synthétisé en abondance jusqu'au stade γ , où sa teneur finit par représenter jusqu'à 20 % du poids de tissu frais et 65 % du poids de tissu sec (fig. 6 A et B). A partir du stade δ , l'amidon est rapidement utilisé par la respiration très intense qui caractérise ce stade de développement. Il a complètement disparu au stade ϵ , après la crise respiratoire. Les sucres solubles (saccharose, sucres réducteurs) sont présents en très faibles quantités, ce qui indique qu'ils sont immédiatement utilisés par les cellules. Ce n'est que lorsque la massue devient sénescente que la teneur en sucres réducteurs (glucose + fructose) augmente, vraisemblablement en relation avec une diminution très importante de leur utilisation au niveau du catabolisme respiratoire.

Compte tenu du parallélisme observé entre les variations des teneurs en eau et en azote protéique dans les trois organes du spadice (fig. 4 et 5), il est vraisemblable que les fleurs δ et φ sont également le siège de phénomènes identiques en ce qui concerne la synthèse et l'utilisation de l'amidon. C'est ce qui a d'ailleurs été observé dans une espèce voisine, l'*Arum italicum* [5].

B. — Intensité respiratoire.

a) Intensité respiratoire au cours du développement de l'inflorescence.

— L'intensité respiratoire des différentes parties de l'inflorescence de l'*Arum maculatum* se situe à un niveau relativement élevé dans le domaine de la respiration végétale (fig. 7). Le Q_{O_2} (PF) des fleurs δ s'élève en effet jusqu'à une valeur supérieure à 3 000 $\mu\text{l}/\text{heure}$, au stade δ . Les intensités respiratoires des fleurs φ et des massues sont beaucoup moins élevées, mais atteignent néanmoins le niveau de 1 000 $\mu\text{l}/\text{heure}$ vers le stade δ . Enfin, il est à remarquer qu'à tout moment, le Q_{O_2} (PF) est supérieur à 500 μl , ce qui est largement au-dessus de l'intensité respiratoire moyenne d'un tissu végétal, même pris à l'état de croissance active [26, 29], ou de celle des organes floraux en général [12].

Lorsqu'on exprime l'intensité respiratoire par rapport au poids de tissu sec (fig. 8 A) ou à l'azote protéique (fig. 8 B), on aboutit à des conclusions similaires. Sur la base du poids de tissu sec, les massues ont la plus

Fig. 7.
Intensité respiratoire des différentes parties du spadice d'*Arum maculatum* en fonction des stades de développement de l'inflorescence.

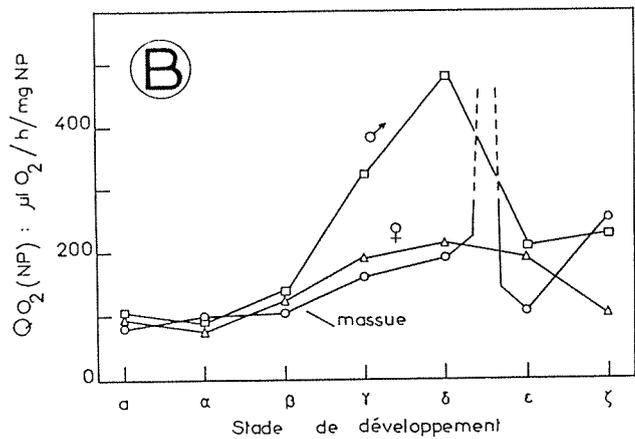
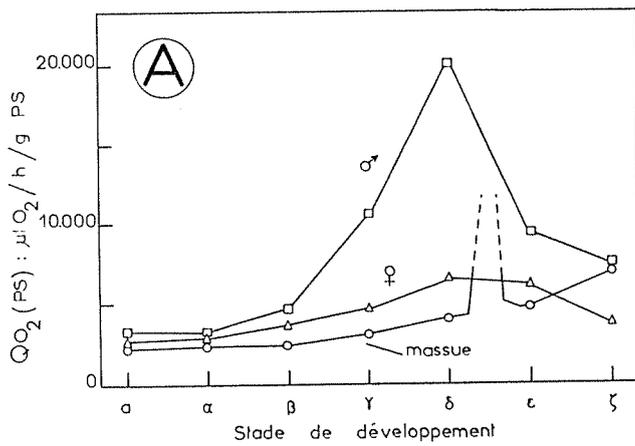
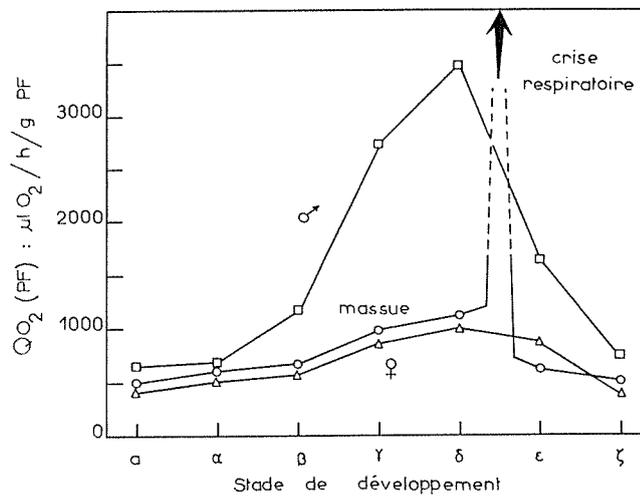


Fig. 8.
Intensité respiratoire des différentes parties du spadice d'*Arum maculatum* en fonction des stades de développement de l'inflorescence. Intensité respiratoire exprimée par rapport au poids de tissu sec (A) et à l'azote protéique (B).

faible respiration, mais cela est dû au fait que les cellules ont accumulé de grandes quantités d'amidon. C'est également la disparition de l'amidon qui explique, chez les massues, la remontée que l'on observe aux stades ϵ et ζ . Sur la base de l'azote protéique, compte tenu des différences de teneurs entre les différents organes floraux (fig. 5), l'intensité respiratoire du protoplasme est la même dans tous les organes jusqu'au stade β . Elle s'accroît ensuite très significativement dans les anthères. L'augmentation que l'on observe dans les massues au stade ζ est sans signification, car cette intensité, apparemment très élevée, résulte du fait que l'intensité respiratoire, relativement faible, du tissu frais (fig. 7) concerne un organe qui ne contient plus de réserves (fig. 6) et qui, de surcroît, a subi une protéolyse intense (fig. 5). Il apparaît ainsi qu'au stade ζ la protéolyse a affecté préférentiellement les protéines cellulaires qui ne jouent pas de rôle dans la respiration. D'autre part, le fait que l'intensité respiratoire des fleurs φ diminue au stade ζ , par rapport aux stades précédents, alors que les ovules commencent à se développer pour évoluer vers la formation de graines (fig. 2 B), indique simplement qu'à ces stades, la respiration des fleurs φ était anormalement élevée, participant à la crise générale qui affecte le spadice (cf. tableau II). Du reste, même au stade ζ , le Q_{O_2} (PF), encore très élevé pour un tissu végétal, est caractéristique d'un tissu en voie de croissance active.

Dans l'ensemble, compte tenu des fortes teneurs en protéines des tissus, les intensités respiratoires, exprimées par rapport à l'azote protéique, sont, dans les premiers stades de développement ($\alpha \rightarrow \beta$), comparables à celles que l'on observe dans la plupart des tissus végétaux [26, 29]. Par contre, au moment de la pollinisation (stade δ), elles sont nettement supérieures à la normale.

b) La crise respiratoire. — On sait depuis longtemps que les inflorescences des Aracées peuvent présenter une respiration si intense qu'elle se traduit par un échauffement des tissus, dont la température s'élève à une dizaine de degrés au-dessus de la température ambiante [3, 14, 25, 28]. En fait, cette crise respiratoire ne se déclenche avec toute son intensité que dans des conditions bien définies [30, 31, 32]. Chez l'*Arum maculatum*, elle a lieu généralement en fin d'après-midi de journées ensoleillées. On peut voir, alors, que la massue est recouverte de fines gouttelettes d'eau, en même temps que l'on peut percevoir, même au simple toucher, l'élévation de température des tissus. Simultanément, la fleur émet une odeur fétide, très intense, qui attire les insectes. Ceux-ci, s'ils ont déjà visité d'autres fleurs, apportent le pollen et fécondent les ovules. Lorsqu'ils peuvent en repartir (car un dispositif les maintient temporairement prisonniers), la déhiscence des anthères a eu lieu. Ils emportent alors le pollen nouvellement libéré et vont féconder de nouvelles fleurs. Cependant, lorsque les conditions météorologiques sont défavorables (temps nuageux, température fraîche), il est probable que la crise respiratoire se manifeste beaucoup plus discrètement [31] et ne dépasse guère en intensité les valeurs rapportées dans la figure 7.

Lorsqu'elle est intense, la crise est de très courte durée. En prélevant en forêt des fleurs émettant une violente odeur et en mesurant les intensités respiratoires des massues dès le retour au laboratoire (*moins d'une heure* après le prélèvement), on a pu constater que la respiration de ces fleurs est anormalement élevée. Le tableau I résume, groupées en ordre décroissant,

TABLEAU I. — INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES MASSUES DE FLEURS D'*Arum maculatum* AU MOMENT DE LA CRISE RESPIRATOIRE. LES SYMBOLES Q_{O_2} (PF), Q_{O_2} (PS), Q_{O_2} (NP) REPRÉSENTENT RESPECTIVEMENT LES INTENSITÉS RESPIRATOIRES EXPRIMÉES EN μ l D'OXYGÈNE PAR HEURE ET PAR G DE TISSU FRAIS (PF), PAR G DE TISSU SEC (PS) ET PAR MG D'AZOTE PROTÉIQUE (NP).

Q_{O_2} (PF)	Q_{O_2} (PS)	Q_{O_2} (NP)	PF/PS	mg NP/g PS
71 800	332 000		4,63	
65 000	426 000	10 600	6,55	40,0
62 000	233 000	9 700	3,74	24,0
59 000	230 000		3,90	
58 500	225 000		3,85	
48 800	234 000		4,80	
47 800	251 000		5,25	
46 000	214 000		4,66	
42 800	203 000		4,75	
41 800	165 000		3,94	
40 500	209 000	5 400	5,15	39,0
39 600	212 000	6 400	5,35	33,0
38 400	179 000		4,66	
35 000	153 000		4,37	
35 000	180 000	5 000	5,15	36,0
33 000	129 000		3,90	
32 800	287 000		8,75	
29 000	164 000		5,65	
28 100	209 000		7,45	
25 000	100 000		4,00	
24 200	130 000	2 300	5,37	56,0
23 600	214 000		9,05	
19 300	80 000		4,12	
19 000	114 000		6,00	
16 200	65 000		4,00	

les intensités respiratoires de 25 fleurs qui ont pu être étudiées dans les conditions définies ci-dessus. Pour les valeurs situées au-dessous de la valeur maximale, il n'est pas possible de préciser avec certitude si la crise respiratoire était dans sa phase ascendante ou descendante. Cependant, lorsque la teneur en eau des tissus est considérablement plus élevée que la moyenne (cf. fig. 4), on peut supposer que l'on est sur la phase décroissante de la crise (stade ϵ), tandis que, lorsque le rapport PF/PS n'est que légèrement supérieur à 4, on peut alors penser qu'il s'agit de la phase ascendante (stade δ). Dans certains cas, des dosages de protéines ont été réalisés afin de pouvoir exprimer l'intensité respiratoire sur une base d'azote protéique.

Le tableau I montre que les intensités respiratoires sont extraordinairement élevées, quels que soient le critère considéré et le niveau de respi-

ration observé. Même les plus faibles valeurs (Q_{O_2} (FP) = 16 200) sont déjà excessivement élevées par rapport à l'intensité respiratoire normale des massues de stade δ (fig. 7). En fait, les données du tableau I sont les valeurs d'intensités respiratoires les plus élevées qui aient jamais été signalées pour un tissu végétal. Ces intensités sont très supérieures à celles présentées par des organismes à croissance rapide tels que levures ou mycéliums de champignons; seules, quelques bactéries manifestent des activités de même ordre de grandeur [15]. D'autre part, il est remarquable que ces intensités respiratoires si élevées se rencontrent dans un tissu de texture assez compacte (analogue à celui de la Pomme de terre) dans lequel les obstacles opposés à la diffusion de l'oxygène doivent être assez considérables.

Dans certains cas, au moment de la crise respiratoire, les mesures ont pu être effectuées sur les différents organes floraux du spadice (tableau II). Dans ce cas, et toujours par comparaison avec les valeurs des intensités respiratoires de la figure 7, on peut voir que les différentes parties du spadice participent à l'élévation générale de la respiration. Cependant, d'après le peu de mesures qui ont pu être effectuées, on note, ainsi que l'avait déjà fait BLARINGHEM [3], que les maximums des intensités ne sont pas simultanés dans les trois organes considérés. Le tableau II montre en effet que dans certaines inflorescences, c'est la massue (spadice A), la fleur δ (spadice B) ou la fleur φ (spadice D) qui présente, en valeur absolue ou relativement aux

TABLEAU II. — INTENSITÉ RESPIRATOIRE DES DIFFÉRENTES PARTIES DU SPADICE D'*Arum maculatum* AU MOMENT DE LA CRISE RESPIRATOIRE

Q_{O_2} (PF) : μ l O_2 /h/g PF; Q_{O_2} (PS) : μ l O_2 /h/g PS.

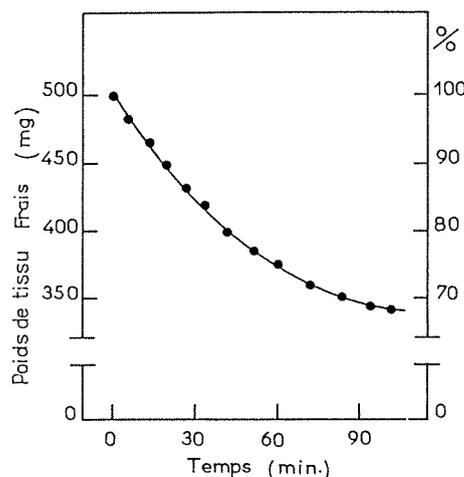
SPADICE	Q_{O_2} (PF)			Q_{O_2} (PS)		
	Massue	Fleur δ	Fleur φ	Massue	Fleur δ	Fleur φ
A	34 200	9 700	760	128 000	45 200	4 650
B	16 300	29 200	5 450	42 000	141 000	29 500
C	14 300	12 150	7 200	49 500	59 000	38 000
D	6 300	17 200	11 700	23 600	88 000	58 500

données de la figure 7, l'intensité respiratoire la plus élevée. Dans certains cas, le niveau des échanges gazeux des différents organes floraux est uniformément élevé (spadice C). Sachant que l'inflorescence de l'*Arum maculatum* est normalement protogyne [31], les valeurs du tableau II pourraient facilement être disposées dans l'ordre C D B A, traduisant ainsi l'évolution d'une crise qui intéresserait d'abord le niveau général des oxydations respiratoires, puis atteindrait, plus spécifiquement et dans l'ordre, les fleurs φ , les fleurs δ et, enfin, la massue.

Les échanges gazeux très intenses, qui caractérisent la crise respiratoire,

provoquent une élévation très importante de la température de la fleur. En même temps, on note que la massue présente une abondante sudation. La perte d'eau, mesurée sur des massues isolées, est considérable (fig. 9). On peut voir en effet que la perte de poids, due à la déperdition d'eau, représente 30 % du poids initial en une heure et demie. Dans les conditions natu-

Fig. 9.
Perte d'eau par la massue du spadice d'*Arum maculatum* au cours de la crise respiratoire.



relles, l'eau évaporée est évidemment compensée par l'eau affluant avec la sève brute. Il est cependant permis d'imaginer que la vaporisation intense de l'eau des tissus, durant la crise respiratoire, sert à lutter contre l'élévation de température de la massue.

DISCUSSION

Dans ce travail, on a principalement cherché à caractériser de la manière la plus précise possible les différents stades de développement de l'inflorescence de l'*Arum maculatum* à l'aide d'un certain nombre de critères morphologiques et physiologiques. D'après les observations rapportées ci-dessus, il apparaît que, dans la vie de l'inflorescence, qui s'étend sur trois semaines en moyenne, on peut distinguer deux phases: d'abord, une phase durant laquelle l'amidon s'accumule dans le spadice, et notamment dans la partie stérile de cet organe, c'est-à-dire la massue; dans une seconde phase, cette réserve d'amidon est très rapidement utilisée, au cours d'une série d'événements associés à la fécondation des ovules ainsi qu'à la déhiscence des anthères.

L'examen de l'intensité respiratoire du spadice d'*Arum maculatum* a

été reconsidéré dans cette étude parce que, dans le travail de JAMES et BEEVERS [21], les échanges gazeux ont été mesurés sur des tranches de tissus très minces (40μ d'épaisseur), immergées dans un tampon. On a préféré utiliser ici un dispositif expérimental qui n'introduise qu'un traumatisme léger et respecte l'intégrité des différents organes du spadice.

A l'aide de leur méthode, JAMES et BEEVERS sont parvenus à caractériser l'intensité respiratoire de la massue au cours du développement d'une manière sensiblement analogue à celle décrite dans la figure 7. Les maximums d'intensité se localisent respectivement aux stades δ et ϵ , le Q_{O_2} (PS) atteignant une valeur de l'ordre de $32\,000 \mu\text{l/h}$ (fig. 2 de JAMES et BEEVERS [21]). Cette valeur est relativement faible par rapport à celles figurant dans le tableau I, mais elle est supérieure à celles rapportées dans la figure 8 A, ce qui indique que les tissus étudiés étaient déjà dans une des phases de la crise respiratoire. Il est vraisemblable que les écarts entre les résultats de ce travail et ceux de JAMES et BEEVERS [21] tiennent, d'une part, au fait que la diffusion de l'oxygène de l'atmosphère à l'intérieur du milieu de suspension des tranches de tissus était un facteur limitant. En effet, en remplaçant l'air par une atmosphère d'oxygène pur, JAMES et BEEVERS ont montré que le Q_{O_2} (PS) des tissus de la massue pouvait atteindre une valeur de $100\,000 \mu\text{l/h}$, qui se situerait, par conséquent, parmi celles figurant dans le tableau I. D'autre part, l'extrême minceur des tranches (40μ) devait faire que, sur les deux faces de la tranche, les cellules sectionnées, et par conséquent métaboliquement inertes, représentaient vraisemblablement une fraction non négligeable de la masse totale des tissus.

Des valeurs d'intensité respiratoire du même ordre de grandeur (Q_{O_2} (PF) = $22\,000 \mu\text{l}$) ont également été obtenues par SIMON [33] avec des tranches de tissus d'*Arum maculatum* (1 mm d'épaisseur, stade δ) respirant dans une atmosphère d'air humide. Néanmoins, par la comparaison de ces résultats avec les valeurs du tableau I, il ne semble pas que ces auteurs soient parvenus à saisir la crise respiratoire à son maximum d'intensité, ainsi qu'il a été possible de le faire dans ce travail en prélevant, sur le terrain, des inflorescences à l'état de crise et en mesurant *immédiatement* l'intensité respiratoire des massues.

Dans les meilleures conditions naturelles, la crise respiratoire ne peut être que de très courte durée, comme l'ont signalé nombre d'observateurs [3, 14, 25]. En effet, si l'on retient une valeur moyenne de Q_{O_2} (PF) égale à $40\,000$ (moyenne du tableau I), on peut aisément calculer qu'une telle intensité respiratoire correspond à l'utilisation de 48 mg d'amidon par heure et par gramme de tissu frais. Or, le stock d'amidon n'est au maximum que de 220 mg par gramme de tissu frais (fig. 6 A). On voit donc que, dans des conditions favorables, la crise respiratoire ne peut durer que quelques heures, ainsi que l'avait déjà noté LAMARCK [25]. Cependant, lorsque les conditions météorologiques sont défavorables, elle est vraisemblablement beaucoup plus discrète [31].

Dans ce travail, les intensités respiratoires des différentes parties du

spadice d'*Arum maculatum* ont été considérées séparément. Comme on l'a vu, à tous les stades de développement, ces intensités sont très élevées. Elles sont attribuables à l'extrême richesse en protéines des tissus du spadice, et il est remarquable que dans les premiers stades de développement ($\alpha \rightarrow \beta$), l'intensité de la respiration des différents organes ne reflète simplement que la teneur en protéines de ces organes (comparer fig. 5 A, 7 et 8 B). Par la suite, l'activité respiratoire du protoplasme s'élève de manière différentielle pour les différents organes. On doit alors noter que, mesurée sur une période de temps assez étendue (stades γ et δ), ce sont les fleurs δ qui présentent la respiration la plus intense [3], quel que soit le critère considéré. De toute évidence, ce niveau respiratoire est en relation avec les remaniements cytologiques conduisant à la formation des grains de pollen.

Cependant, se superposant à ce niveau de base, survient à l'époque de l'anthèse une exaltation de la respiration qui intéresse toutes les parties du spadice. Il apparaît que la crise respiratoire intéresse successivement les fleurs φ , les fleurs δ et enfin la massue; le paroxysme étant atteint dans la massue, au moment de la déhiscence des anthères.

Dans la biologie de la fleur d'*Arum maculatum*, la crise respiratoire joue un rôle essentiel. En effet, comme GARREAU l'a établi clairement pour la première fois, il y a plus de 120 ans, dans un article publié dans cette *Revue* [14], cette respiration intense a pour conséquence de provoquer un échauffement des tissus. Ceux-ci libèrent alors de nombreux composés volatils, dont le rôle est d'attirer les insectes pollinisateurs. Le déclenchement de la crise, au niveau de la massue, serait sous contrôle hormonal. Des expériences anciennes [17, 18] et récentes [7, 10], réalisées principalement sur le *Sauromatum*, mais aussi sur l'*Arum maculatum* [10], impliqueraient l'intervention d'une substance, le « calorigène », qui prendrait naissance dans les fleurs δ et serait transportée dans la massue, déclenchant l'emballement de machinerie respiratoire et la production de chaleur qui l'accompagne, vraisemblablement par découplage des oxydations respiratoires [38]. Sous l'action de cette élévation de température, des amines volatiles, résultant de la dégradation des protéines [6, 13, 35], sont alors libérées.

L'existence d'une respiration aussi intense pose un certain nombre de problèmes concernant la régulation de cette activité. Il est évident que l'activité des enzymes qui hydrolysent l'amidon, amylases et phosphorylases, doit être considérablement exaltée, de même que celle des enzymes de la voie glycolytique. Aucune recherche approfondie n'a encore été entreprise sur ces mécanismes de régulation, pour l'étude desquels les inflorescences d'Aracées devraient constituer un matériel expérimental de choix [19, 21].

Au niveau mitochondrial, on observe également une exaltation des activités enzymatiques [1, 27, 33], résultant à la fois de l'augmentation du nombre de mitochondries et de l'accroissement de l'activité spécifique des enzymes. Cependant, le caractère le plus remarquable de la respiration de cette inflorescence, tout au long de son développement, réside dans sa capacité de résistance à l'égard des inhibiteurs de la cytochrome oxydase (cya-

nure, CO), ainsi que l'ont montré JAMES et BEEVERS [21]. Cette particularité est d'un grand intérêt pour les physiologistes, car elle illustre d'une manière très spectaculaire une situation qui se rencontre, avec des degrés divers, dans un grand nombre de tissus végétaux et dans les mitochondries que l'on peut en extraire [4, 8, 20]. C'est la raison pour laquelle la massue de l'inflorescence de l'*Arum maculatum* (ou de son homologue : l'*Arum italicum*) est un matériel particulièrement apprécié pour l'étude de la chaîne respiratoire des mitochondries végétales et, notamment, pour celle des mécanismes d'insensibilité au cyanure [1, 2, 9, 27, 33].

Parallèlement à ce travail, les propriétés oxydatives et phosphorylantes des mitochondries de l'*Arum maculatum*, ainsi que leur sensibilité à l'égard d'une grande variété d'inhibiteurs, ont également été étudiées [9, 27].

Ce travail a bénéficié d'une aide du Centre National de la Recherche Scientifique (RCP 223).

BIBLIOGRAPHIE

1. BENDALL (D. S.), 1958. — Cytochromes and some respiratory enzymes in mitochondria from the spadix of *Arum maculatum*. *Biochem. J.*, **70**, p. 381-390.
2. BENDALL (D. S.) et HILL (R.), 1956. — Cytochrome components in the spadix of *Arum maculatum*. *New Phytol.*, **55**, p. 206-212.
3. BLARINGHEM (L.), 1933. — La fièvre des *Arum*. *C. R. Ac. Sc.*, **197**, p. 1551-1554.
4. BONNER (W. D.), 1965. — Mitochondria and electron transport. *Plant Biochemistry*. Academic Press, New York, p. 89-123.
5. BOURDU (R.), 1959. — L'amidon et les sucres solubles chez *Arum italicum*. *Mill. Rev. Gén. Bot.*, **66**, p. 209-224.
6. BRUNEL-CAPELLE (G.), 1967. — Sur le métabolisme azoté d'*Arum italicum*. *Mill. Physiol. Vég.*, **5**, p. 139-153.
7. BUGGELN (R. G.) et MEEUSE (B. J. D.), 1971. — Hormonal control of the respiratory climatic in *Sauromatum guttatum* (Araceae). *Can. J. Bot.*, **49**, p. 1373-1377.
8. CHANGE (B.), BONNER (W. D.) et STOREY (B.), 1968. — Electron transport in respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **19**, p. 295-320.
9. CHAUVEAU (M.), 1973. — Action des inhibiteurs respiratoires sur les mitochondries de l'*Arum maculatum* (en préparation).
10. CHEN (J.) et MEEUSE (B. J. D.), 1972. — Induction of indole synthesis in the appendix of *Sauromatum guttatum*. *Schott. Plant Cell Physiol.*, **13**, p. 831-841.
11. DORMER (K. J.), 1960. — The truth about pollination in *Arum*. *New Phytol.*, **59**, p. 298-301.
12. FISCHER (H.), 1960. — Atmung von Blüten und Blütenständen. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, XII, 2. Springer-Verlag, Berlin, p. 520-535.
13. FISCHER (H.), SPECHT-JÜRGENSEN (I.) et FLECK-GERNDT (G.), 1972. — Zum Stickstoffhaushalt des Appendix von *Arum maculatum* L. *Beitr. Biol. Pflanzen*, **48**, p. 243-253.
14. GARREAU (M.), 1851. — Mémoire sur les relations qui existent entre l'oxygène consommé par le spadice de l'*Arum italicum*, en état de paroxysme, et la chaleur qui se produit. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 3^e série, **16**, p. 250-256.
15. GODDARD (D. R.) et BONNER (W. D.), 1960. — Cellular respiration. *Plant Physiology*, I A. Academic Press, New York et Londres, p. 209-312.

16. HERR (A. W. H. VAN), 1937. — Die chemischen Vorgänge in *Sauromatum*-Kolben. *Rec. Trav. Bot. Néerland.*, **34**, p. 69-156.
17. HERR (A. W. H. VAN), 1937. — Die chemischen Vorgänge in *Sauromatum*-Kolben. II. *Mitt. Proc. Kon. Akad. Wetensch.*, **40**, p. 607-614.
18. HERR (A. W. H. VAN), 1937. — Die chemischen Vorgänge in *Sauromatum*-Kolben. III. *Mitt. Proc. Kon. Akad. Wetensch.*, **40**, p. 709-719.
19. HESS (C. M.) et MEEUSE (B. J. D.), 1968. — Factors contributing to the respiratory flare-up in the appendix of *Sauromatum* (Araceae). II. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch.*, **71**, p. 456-471.
20. IRUMA (H.), 1972. — Electron transport in plant respiration. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **23**, p. 419-436.
21. JAMES (W. O.) et BEEVERS (H.), 1950. — The respiration of *Arum* spadix. A rapid respiration resistant to cyanide. *New Phytol.*, **49**, p. 353-374.
22. JAMES (W. O.) et ELLIOTT (D. C.), 1955. — Cyanide-resistant mitochondria from the spadix of an *Arum*. *Nature*, **175**, p. 89.
23. KLEIN (G.) et STEINER (M.), 1928. — Stickstoffbasen in Eiweissabbau höherer Pflanzen. I. Ammoniak und flüchtige Amine. *Jahrb. Wiss. Bot.*, **68**, p. 602-710.
24. KNOLL (F.), 1926. — Die *Arum*-Blütenstände und ihre Besucher. *Abh. Zool. Bot. Ges. Wien.*, **12**, p. 383-481.
25. LAMARCK (J. B. DE), 1778. — *Flore française*, vol. 3, p. 538.
26. LANGE (C.), 1958. — Recherches sur la croissance et le métabolisme respiratoire de tissus végétaux normaux et tumoraux cultivés *in vitro*. *Ann. Sc. Nat., Botanique*, 12^e série, **4**, p. 1-158.
27. LANGE (C.) et CHAUVEAU (M.), 1973. — Evolution des propriétés oxydatives et phosphorylantes des mitochondries de l'*Arum maculatum* au cours du développement de l'inflorescence (en préparation).
28. LEICK (E.), 1915. — Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung. *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **33**, p. 518-536.
29. LIORET (C.), 1958. — Recherches sur le métabolisme de deux tissus végétaux cultivés *in vitro*. Thèse (Paris). Lib. Gén. Enseign., Paris.
30. MATILE (P.), 1958. — Ueber die Lichtabhängigkeit der Blütenwärme von *Arum italicum*. *Ber. schweiz. bot. Ges.*, **68**, p. 295-306.
31. PRIME (G. T.), 1960. — *Lords and Ladies*. Collins, Londres.
32. SCHMUCKER (T.), 1925. — Beiträge zur Biologie und Physiologie von *Arum maculatum*. *Flora*, **118**, p. 460-475.
33. SIMON (E. W.), 1959. — Respiration rate and mitochondrial oxidase activity in *Arum* spadix. *J. Exp. Bot.*, **10**, p. 125-133.
34. SIMON (E. W.), 1962. — Valine decarboxylation in *Arum* spadix. *J. Exp. Bot.*, **13**, p. 1-4.
35. SMITH (B. N.) et MEEUSE (B. J. D.), 1966. — Production of volatile amines and skatole at anthesis in some arum lily species. *Plant Physiol.*, **41**, 343-347.
36. SOMOGYI (M.), 1945. — A new reagent for the determination of sugars. *J. Biol. Chem.*, **160**, p. 61-68.
37. STEINER (M.) et STEIN VON KAMIENSKI (E.), 1957. — Der papierchromatographische Nachweis primärer, sekundärer und tertiärer Alkylamine in Pflanzen. *Naturwiss.*, **40**, p. 483.
38. WILSON (R. H.) et SMITH (B. N.), 1970. — Uncoupling of *Sauromatum* spadix mitochondria as a mechanism of thermogenesis. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.*, **65**, p. 124-129.

