

## INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE METABOLISME DES FLAVONOIDES CHEZ *ASPLENIUM TRICHOMANES*

B. VOIRIN et P. LEBRETON

Service de Phytochimie et de Phytobiologie, Département de Biologie Végétale, U.E.R.  
des Sciences de la Nature, Université Lyon I, 69-Villeurbanne, France

(Reçu le 18 juillet 1972. Accepté le 1<sup>er</sup> août 1972)

**Key Word Index**—*Asplenium trichomanes*; Aspleniaceae; fern; flavonols and leucoanthocyanins; physiology of biosynthesis; effect of temperature.

**Résumé**—La température agit sur l'évolution saisonnière de la teneur en leucoanthocyanes et flavonols chez *Asplenium trichomanes*. Plus que le mode de distribution diurne-nocturne de la température intervient la valeur moyenne du paramètre. Aux basses températures (12°), la biosynthèse des flavonols est favorisée par rapport à celle des leucoanthocyanes, apparemment moins sensibles à ce facteur de milieu.

**Abstract**—Temperature controls the seasonal variation in leucoanthocyanin and flavonol production in the fern *Asplenium trichomanes*. The mean temperature is a more important parameter than the diurnal variation. At low temperatures (12°), the biosynthesis of flavonols is favoured over that of Leucoanthocyanin, which is apparently less sensitive to this environmental factor.

### INTRODUCTION

Si l'INFLUENCE du facteur lumière sur la biosynthèse des flavonoïdes a fait l'objet de nombreux travaux, celle, par contre, du facteur température n'a été que fort peu abordée. Seule l'influence de la valeur absolue de la température sur la production d'une classe pigmentaire, les anthocyanines, a été en effet envisagée par différents auteurs.<sup>1,2</sup> Outre le fait que la biosynthèse d'autres flavonoïdes méritait également d'être étudiée à cet égard, il était intéressant, compte tenu de l'importance bien connue du thermopériodisme sur la croissance et le développement des végétaux,<sup>3</sup> d'envisager si la synthèse pigmentaire de plants soumis à des alternances thermiques, dépendait ou non du mode même de distribution du facteur température.

Nous avons donc entrepris une étude de l'action de la température—valeurs absolues et alternances—sur la synthèse des leucoanthocyanes et flavonols d'*Asplenium trichomanes* L.

### RESULTATS

#### *Influence de la Température à Valeurs Constantes*

*Sur les teneurs en flavonoïdes. Leucoanthocyanes.* La Fig. 1 *pro parte* (courbes 1A, 1D, 1G, 1J) traduit l'évolution des teneurs absolues (‰ poids sec). De ces résultats, on peut déduire que la température influe peu sur les teneurs absolues enregistrées en fin de saison; à mi-saison la température de 22° provoque la plus forte teneur. En ce qui concerne les teneurs relatives, le rapport des deux leucoanthocyanes présentes, leucodelphinidine et

<sup>1</sup> P. Y. GOLODRIGA et I. A. SUYATINOV, *Vinodelie i Vinogradarstvo SSSR* 26 (4), 29 (1966).

<sup>2</sup> M. PAYNOT et C. MARTIN, *Compt. Rend.* 266, 680 (1968).

<sup>3</sup> F. W. WENT, *Am. J. Bot.* 31, 135 (1944).

leucocyanidine, demeure constant (35/65) quelles que soient les conditions de culture.

*Teneurs en flavonols.* Les résultats des variations de teneurs absolues en flavonols (‰ poids sec), reportées dans la Fig. 1 (courbes 2A, 2D, 2G, 2J), montrent qu'à mi-saison comme en fin de saison, la teneur flavonique la plus élevée est enregistrée à 12° alors que la teneur la plus faible apparaît aux températures moyennes (17 et 22°).

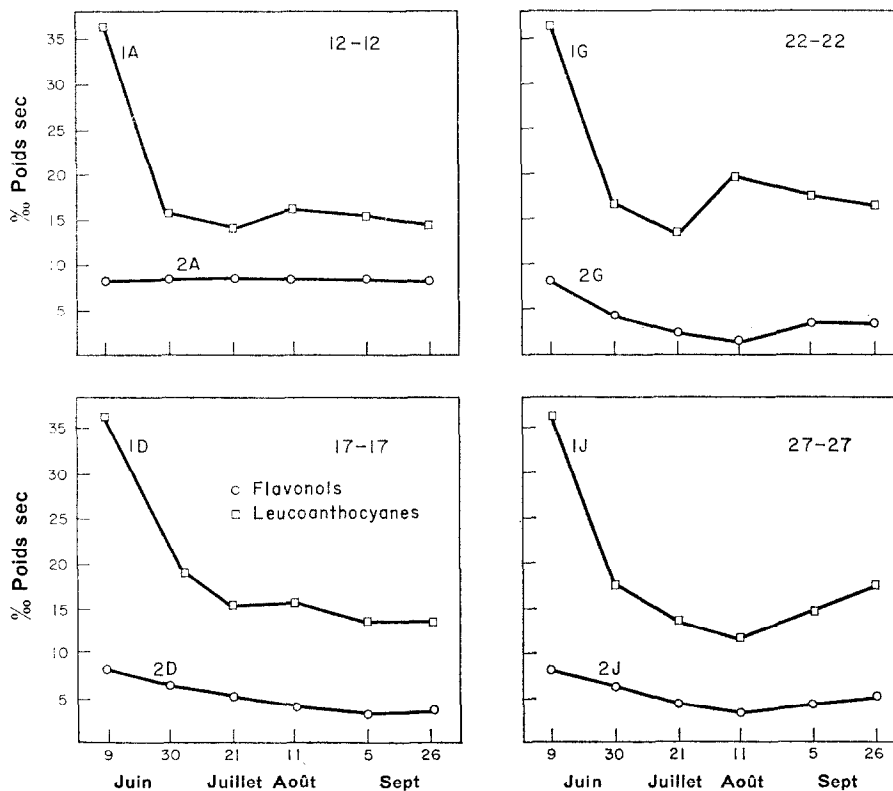


FIG. 1. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LES TENEURS EN FLAVONOÏDES.

La quercétine et le kaempférol, qui sont les deux flavonols majeurs, existent en teneurs comparables (35/65) sous les diverses conditions de culture.

#### *Sur les Quantités de Végétal et de Flavonoïdes*

*Unité morphologique.* Les courbes 3A, 3D, 3G, 3J de la Fig. 2 résument les résultats de la croissance pondérale par unité morphologique (pot). De la comparaison de ces résultats, il apparaît nettement que les températures extrêmes freinent fortement la croissance alors que les températures moyennes la favorisent; ceci ne semble pas surprenant compte-tenu de la plante choisie.

Il est remarquable de constater également que les lots placés soit à 12°, soit à 27° présentent un aspect jaunâtre, déficient; ils s'opposent en cela aux lots cultivés aux températures moyennes dont l'aspect est tout à fait comparable à celui des pousses naturelles (taille, forme et couleur des frondes ou des pennes).

**Leucoanthocyanes.** Les quantités de leucoanthocyanes sont transcrites sur les courbes 4A, 4D, 4G et 4J de la Fig. 2. Comme cette quantité résulte du produit de la teneur en leucoanthocyanes par le poids de matériel végétal sec, on constate que celui-ci joue ici le rôle de facteur dominant: toutes les courbes de quantité présentent des profils identiques à ceux des courbes de poids correspondantes, avec quantités maximales aux températures moyennes.

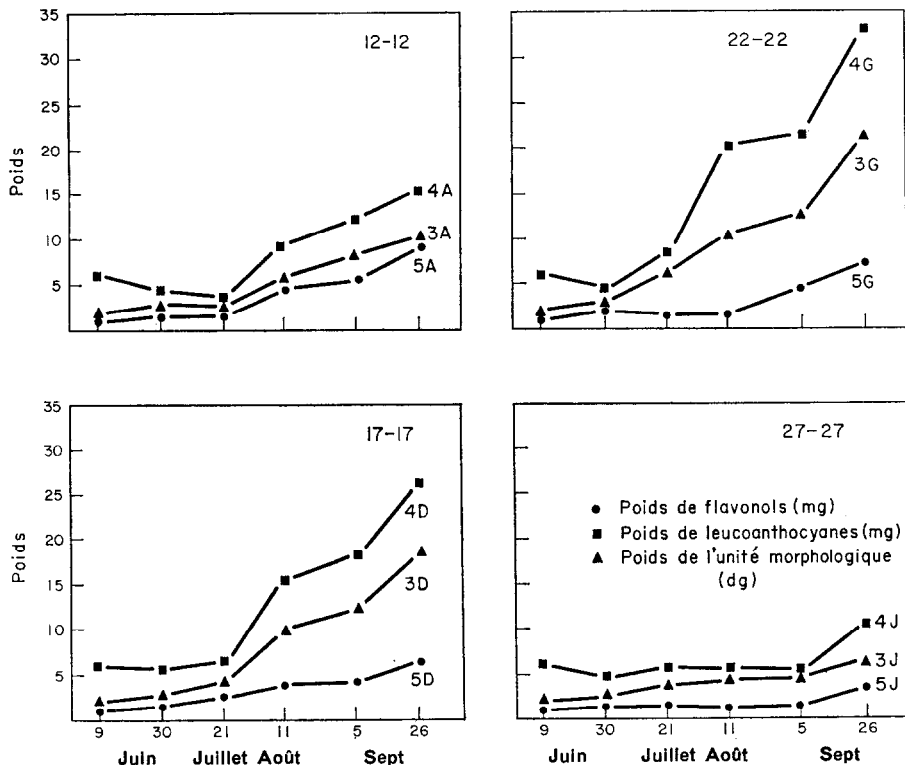


FIG. 2. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LES QUANTITÉS DE VÉGÉTAL ET DE FLAVONOÏDES.

**Flavonols.** Les variations des quantités de flavonols sont traduites par les courbes 5A, 5D, 5G et 5J de la Fig. 2. On constate que les plantes déficientes maintenues à 12° contiennent toujours plus de flavonols que celles cultivées aux températures plus élevées; en d'autres termes, des deux facteurs dont dépend la quantité de flavonoïdes, teneur absolue de pigment et poids de matériel végétal, le second ne constitue plus ici le facteur prépondérant.

#### Influence de la Température à Valeurs Alternées

Comme le montrent nettement les résultats consignés dans le Tableau 1, le mode de distribution de la température n'a dans le cas précis aucune influence sensible sur la croissance; de même n'entrerons-nous pas dans le détail des expériences<sup>4</sup> qui nous permettent également de conclure à l'absence d'une influence de la température sur l'évolution des pigments (exprimés en teneurs ou en quantités) d'*Asplenium* lorsque cette plante subit des alternances rythmées de température; seule intervient dans ces diverses expériences la

<sup>4</sup> B. VOIRIN, Thèse Doct., Lyon, 648, 235, (1970).

valeur moyenne héméro-nycti-périodique du paramètre, conformément aux résultats acquis à température constante.

TABLEAU 1. RESULTATS OBTENUS LORS DU DERNIER PRELEVEMENT (21-9-69) PAR UNITE MORPHOLOGIQUE

Température diurne-nocturne en°	Croissance pondérale g poids sec	Teneur LA‰ poids sec	Teneur Fols‰ poids sec	Quantité LA mg	Quantité Fols mg
12-17	2,13	15,8 ± 0,4	6,6 ± 0,1	33,7 ± 1,5	14,0 ± 0,3
17-12	2,44	14,4 ± 0,5	5,1 ± 0,5	35,2 ± 1,3	12,5 ± 1,1
17-22	1,85	15,1 ± 0,7	3,8 ± 0,2	27,9 ± 1,3	7,0 ± 0,4
22-17	1,90	14,5 ± 0,5	3,7 ± 0,3	27,6 ± 1,5	7,0 ± 0,6
22-27	0,90	17,0 ± 0,4	5,1 ± 0,5	15,3 ± 0,3	4,6 ± 0,4
27-22	0,70	17,1 ± 0,2	5,4 ± 0,2	12,0 ± 0,1	3,8 ± 0,1

### DISCUSSION

La température a donc une influence, non seulement sur l'évolution morphologique d'*Asplenium trichomanes*, mais aussi sur son évolution pigmentaire. Cette influence est liée à la valeur absolue du paramètre et non à la manière dont il est rythmé: il n'y a pas de thermo-périodisme, qu'il s'agisse de la croissance morphologique ou de la 'croissance pigmentaire' des leucoanthocyanes et des flavonols, ces pigments étant exprimés en teneurs ou en quantités.

La biosynthèse des deux classes de flavonoïdes étudiés diffère par contre selon la température à laquelle la plante est soumise: aux basses températures, celle des flavonols se trouve nettement favorisée tandis que celle des leucoanthocyanes est peu sensible à ce facteur de milieu; aux températures plus élevées, on note toutefois une légère reprise de production des flavonols, les plus basses valeurs étant toujours obtenues à la fin août. Par le fait, le maximum du rapport leucoanthocyanes/flavonols est observé à 22° en milieu de cycle (ce qui est conforme aux résultats observés dans la nature, comme nous le verrons ci-dessous).

Comme, dans la gamme de températures considérées, on ne connaît pas de réaction biochimique de Q<sub>10</sub> inférieur à l'unité, on est amené à penser que: l'anabolisme des flavonols est déjà intense à 12° tandis que leur catabolisme est alors bien plus lent; à 22°, il faut admettre au contraire une vitesse de dégradation supérieure à celle de synthèse.

Par rapport aux résultats de Paynot et Martin,<sup>2</sup> il est intéressant de souligner que les anthocyanes et les flavonols, formes oxydées de l'hétérocycle, varient de manière comparable sous l'action de la température, les basses températures favorisant la production de ces flavonoïdes chez *Begonia gracilis*.

Si l'on compare de plus près les résultats obtenus *in natura* (courbes 1N, 2N Fig. 3) à ceux enregistrés au Phytotron, on constate que la plus grande similitude s'observe en effet pour la température moyenne de 22°. Toutefois, il paraît indispensable de tenir compte également du facteur lumière, dont on connaît, par ailleurs, l'influence favorable sur la teneur leucoanthocyanique.<sup>5</sup>

De la comparaison des courbes 1N et 1G, on constate que, si l'allure générale des graphiques est semblable, les teneurs atteintes par les leucoanthocyanes, aux mêmes dates après la quarantaine, varient du simple au double; cette différence de teneurs semble en

<sup>5</sup> M. JAY et PH. LEBRETON, *Physiol. Vég.* 8 (3), 489 (1970).

rapport avec les quantités d'énergie lumineuse reçues respectivement par les plants maintenus dans leur biotope naturel et par ceux placés en conditions contrôlées; ces derniers recevant 12 000 lx pendant 16 hr au cours de la quarantaine (12 mai–2 juin) ont bénéficié d'une quantité d'énergie nettement supérieure à celle dispensée aux premiers (10 000 lx au maximum d'ensoleillement, et ce, au plus, pendant 3 hr).

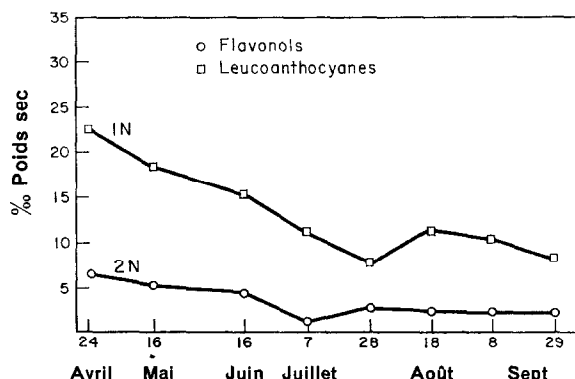


FIG. 3. VARIATION SUR LES TENEURS DE EN FLAVONOÏDES *in natura*.

Pour les flavonols par contre (courbes 2N et 2G), les différences entre la courbe naturelle et celle obtenue au laboratoire sont moins accusées, ce qui souligne à nouveau pour le moins les différences de comportement métabolique des deux classes pigmentaires.

#### EXPERIMENTALE

**Conditions pré-expérimentales.** Afin d'éliminer les frondes résiduelles de l'année précédente, les plants d'*Asplenium* ont été 'arrasés' avant reprise effective de leur cycle (février); les échantillons, récoltés au mois de mai (Monts du Forez, 42, Renaison, France) et transportés aussitôt au Phytotron de Gif-sur-Yvette, subissent une 'quarantaine' de 27 jours dans une chambre climatisée à 17° le jour, et 12° la nuit, sous un éclairage de 12 000 lx (9 mJ cm<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup>) selon un mode héméro-nyctipériodique de 16–8 hr.

**Conditions expérimentales.** Notre étude a été réalisée en plaçant 10 lots de 50 plants dans les conditions suivantes: *Humidité relative*. 70%. *Lumière*. Qualité. Tubes fluorescents 'Lux day light' (additionnés de lampes à incandescence); niveau d'éclairage 10 000 lx (7,6 mJ cm<sup>-2</sup> sec<sup>-1</sup>); durée de l'éclairage journalier 9 hr.

Paramètre	Température										
	A*	b	c	D	e	f	G	h	i	J	
Température diurne en°	12	12	17	17	17	22	22	22	27	27	
Température nocturne en°	12	17	12	17	22	17	22	27	22	27	

**Nutrition minérale.** Les plants repiqués sur laine de verre dans des pots de 8 cm de diamètre ont été arrosés deux fois par semaine avec une solution nutritive dont la composition est la suivante (en millimoles par litre): KNO<sub>3</sub>; 2,7; Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, 4H<sub>2</sub>O; 4,6; MnSO<sub>4</sub>, H<sub>2</sub>O; 0,01; KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>; 1,1; EDTA 2 Na, Fe; 0,1; ZnSO<sub>4</sub>, 7H<sub>2</sub>O; 0,9 × 10<sup>-3</sup>; MgSO<sub>4</sub>, 7H<sub>2</sub>O; 1,1; KCl; 0,04; (NH<sub>4</sub>)<sub>6</sub>Mo<sub>7</sub>O<sub>24</sub>; 7H<sub>2</sub>O; 0,2 × 10<sup>-3</sup>; (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>; 1,0; H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>; 0,05; CuSO<sub>4</sub>, 5H<sub>2</sub>O; 0,5 × 10<sup>-3</sup>; H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>; 2,5 × 10<sup>-6</sup>. *Technique d'analyse flavonique.* L'étude a porté sur quatre mois (début juin, fin septembre 1969). Six dosages des leucoanthocyanes et flavonols, espacés de trois semaines, ont été effectués suivant une méthode antérieurement décrite.<sup>6</sup>

Les déterminations de teneurs (chaque point est la moyenne de trois analyses réalisées chacune sur trois grammes de matériel végétal frais) ont toujours eu lieu en fin de période obscure. Les premières mesures ont été conduites à la fin de la quarantaine sur des frondes d'*Asplenium* encore enroulées en crosse et ne présentant pas de sporogénèse visible.

\* Les paramètres majuscules correspondent à une température constante.

<sup>6</sup> PH. LEBRETON, M. JAY et B. VOIRIN, *Chim. Anal. Fr.* 49, 375 (1967).