

# LES FLAVONOÏDES DES TIGES PRINCIPALES DE *PERIPLOCA GRAECA* CULTIVE EN CONDITIONS UNIFORMES

DANIEL MELIN

Laboratoire de Biologie Végétale, Faculté des Sciences, 25030 Besançon Cédex, France

(Reçu le 27 mars 1975)

**Key Word Index**—*Periploca graeca*; Asclepiadaceae; flavonoids; flavonols; proanthocyanins; phenolic acids; esculetin; morphogenesis; twining stems.

**Abstract**—The level of flavonoids does not change significantly when the main stem of plants cultivated in a controlled environment change from the short upright type to the twining type, but the quantity of cafeic acids derivatives is greater. The flavonoid content changes with temperature and light, with no correlation between the variation in elongation rate and stem type. Nevertheless, stems maintained in the short upright stage at a temperature of 15° are richer in derivatives of esculetin, ferulic acid and *p*-coumaric acid. The flavonoid content of these short upright main stems resemble that of short upright lateral stems grown under natural conditions. In the controlled environment, the axillary buds of the main stem give rise to short upright lateral stems and twining lateral stems which possess the same flavonoids as lateral stems under natural conditions. There is no evidence of any relationship between the stem type and the flavonol content and this group of compounds are not responsible for circumnutation in *Periploca graeca*.

## INTRODUCTION

Les résultats de l'étude conduite sur les rameaux latéraux polymorphes de *Periploca graeca* L. en conditions naturelles [1] nous laissaient supposer un rôle peut-être discret du contenu flavonoïdique dans la croissance et le port des axes. Nous avons poursuivi nos recherches sur du matériel développé en conditions contrôlées, constantes et réglables par l'expérimentateur. Nos conditions standard de culture comportent une lumière continue et une température constante ce qui homogénéise le milieu ambiant mais le fait différer profondément des conditions naturelles. Ainsi les variations biochimiques observées dépendent du matériel et peuvent être exploitées dans un but physiologique. Nous avons travaillé avec un éclairement constant fort (16000 lx) pour que l'énergie reçue en 24 hr soit voisine de celle reçue dans le même temps en conditions naturelles. Le

matériel est constitué par de jeunes plantes de *Periploca graeca* L. obtenues de germination de graines. La plantule développe une tige épicotylée que l'on appelle: "tige principale" ou "tige primaire". Cet axe s'allonge d'abord lentement selon une verticale rectiligne, c'est le *stade érigé* (port orthotrope, dressé, court) puis avec une brusque accélération de la croissance apparaissent les mouvements révolutionnels qui confèrent alors à la tige le port voluble, c'est le *stade volubile*. Si le stade érigé est transitoire, le stade volubile dure jusqu'à l'arrêt de croissance provoqué par la naissance des rameaux latéraux issus des bourgeons axillaires de la tige principale. La vitesse de croissance et la naissance du mouvement révolutionnel sont dépendants des conditions de culture; les facteurs physiques envisagés sont la lumière et la température; les facteurs chimiques sont des apports de régulateurs de croissance (acide gibberellique et retardateurs).

Utilisant comme point de repère le passage naturel du port érigé au port volubile et le décalage temporel que l'on peut induire sur ce changement par les facteurs cités nous conduisons l'analyse qualitative et quantitative du contenu flavonoïdique des tiges (et de leurs feuilles) en relation avec la morphogenèse de la plante.

## RESULTATS

### *Identification des flavonoides*

Les méthodes exposées précédemment [1] nous ont permis d'identifier dans les tiges principales et leurs feuilles les mêmes substances phénoliques que dans les rameaux végétatifs en conditions naturelles. Sous une température assez basse ( $15^{\circ}$ ) apparaissent deux autres hétérosides de flavonols, l'un de quercétol ( $H_1$ ) et l'autre de myricétol ( $H_2$ ).

### *Teneur en flavonoïdes et développement de la tige principale*

Les tiges principales développées en conditions standard sont analysées à divers stades physiologiques: avant l'apparition des mouvements révolutionnaires (15 jours), quelque temps après leur démarrage (30 jours) et enfin en pleine activité révolutionnaire (45 jours). Nous donnons les résultats pour les entre-noeuds en croissance dans le Tableau 1. La teneur en substances phénoliques est déjà importante à 15 jours; elle n'augmente pas sensiblement lors de l'acquisition des mouvements révolutionnaires. Néanmoins le changement de comportement s'accompagne d'une petite augmentation des teneurs en flavonolosides et en dérivés d'acide caféïque.

### *Teneur en flavonoïdes des rameaux latéraux portés par la tige principale*

Les rameaux latéraux développés en conditions uniformes prennent le port érigé ou le port volubile à l'exception de quelques-uns qui sont rampants. Nous avons analysé les extraits préparés à partir de telles pousses courtes et volubiles âgées de 30 jours. Nos analyses sur pousses rampantes sont trop peu nombreuses pour être considérées.

Les résultats sont rassemblés dans le Tableau 2. Les pousses volubiles sont plus pauvres en substances phénoliques que les pousses érigées. Mais les valeurs du rapport  $R$  (teneur d'un organe

Tableau 1. Teneurs en flavonoïdes des entre-noeuds en croissance des tiges principales en fonction de l'âge

Désignation des substances	Teneur mg/g matière fraîche			
	Age des plantes (jours)	15	30	45
Acide isochlorogénique ( $C_3$ )		0.06	0.1	0.08
Acide chlorogénique ( $C_1$ )		1.65	1.8	1.78
Acide néochlorogénique ( $C_2$ )		1	1.1	1.05
Caféyl-1 glucose ( $C_4$ )		0.17 (2.88)	0.25 (3.25)	0.27 (3.18)
Acides <i>p</i> -coumaryl quiniques ( $PC_1$ et $PC_2$ )		0.25	0.30	0.34
Dérivé de $PC_1$ (Bl)		0.47 (0.72)	0.30 (0.60)	0.28 (0.62)
Acides férulyl-quiniques ( $Fer_1$ et $Fer_2$ )		0.17	0.16	0.172
Férulyl-1 glucose ( $Fer_3$ )		0.15 (0.32)	0.12 (0.28)	0.08 (0.252)
Dérivé d'esculétine (BE)				
Esculétine (Esc)				
Isoquerçitrine (I.Q.)	traces		0.05	0.08
Rutine (R)		0.07 (0.07)	0.12 (0.17)	0.16 (0.24)
Totaux		3.99	4.30	4.292

Les conditions de culture sont:  $T^{\circ} = 25^{\circ}$ , lumière continue: 16000 lx. () Totaux partiels par aglycone ou type de substance. Moyenne de 10 analyses.

jeune/teneur de l'organe correspondant adulte) ne diffèrent qu'assez peu: pour les axes volubiles 1,62, pour les axes courts 1,47. L'évolution de la teneur en flavonoïdes en fonction de l'âge des tissus se déroule à peu près à la même vitesse dans les deux types de rameaux. Les conditions ambiantes uniformes peuvent intervenir pour régulariser la différenciation biochimique. Les pousses volubiles pauvres en dérivés d'acides *p*-coumarique et férulique, sont totalement dépourvues d'esculétine aux niveaux en croissance. Par contre elles sont plus riches en dérivés d'acide caféïque. Ces résultats rappellent ceux que nous avions obtenus pour des rameaux latéraux courts et volubiles en conditions naturelles [1]. Les différences, souvent non significatives, entre les valeurs du tableau 2 et celles du tableau 1 "plantes de 30 jours", s'expliquent, entre autres, par la différence morphogénétique et organogénétique des axes considérés (tige principale et rameaux axillaires).

Tableau 2. Teneur en flavonoïdes des tiges et feuilles de ramifications développées en salles conditionnées

Désignation des substances	Teneurs mg/g matière fraîche							
	Ramifications volubiles				Ramifications érigées			
	E-N 1-3	E-N 5-6	Fles juvéniles	Fles adultes	E-N 1-3	E-N 5-6	Fles juvéniles	Fles adultes
Acide isochlorogénique (C <sub>1</sub> )	0,1	0,08	1,48	0,255	0,34	0,25	1,6	0,108
Acide chlorogénique (C <sub>2</sub> )	1,6	1	8,1	1,9	1,6	0,6	10	1,8
Acide néochlorogénique (C <sub>3</sub> )	1	0,57	2,4	2,8	2	0,4	4,1	3,4
Cafeyl-1 glucose (C <sub>4</sub> )	0,47 (3,17)	0 (1,65)	0,1 (12,08)	0,86 (5,815)	1,2 (5,14)	0,8 (2,05)	0,5 (16,2)	0,70 (6,008)
Acides p-coumaryl-quiniques (PC <sub>1</sub> et PC <sub>2</sub> )	0,35	0,155	0,33	0,96	0,9	0,71	0,25	0,80
Dérivé de PC <sub>1</sub> (Bl)	0,03 (0,38)	0,03 (0,185)	0,152 (0,482)	0,07 (1,03)	0,5 (1,4)	0,63 (1,34)	0,17 (0,42)	0,07 (0,87)
Acides ferulyl quiniques (Fer <sub>1</sub> et Fer <sub>2</sub> )	0,15	0,19	0,13	0,32	0,40	0,45	0,15	0,37
Féryl-1 glucose (Fer <sub>3</sub> )	0,5 (0,65)	0,126 (0,316)	0,128 (0,258)	0,75 (1,07)	0,56 (0,96)	0,57 (1,02)	0,20 (0,35)	0,37 (0,37)
Dérivé d'esculétine (BE)	—	0,2	0,1	0,08	0,4	0,6	0,20	0,08
Esculétine (Esc)	—	0,21 (0,41)	0,24 (0,34)	0,32 (0,40)	0,228 (0,628)	0,5 (1,1)	0,35 (0,55)	0,7 (0,78)
Isoquercitrine (I.Q.)	0,07	0,03	0,74	0,12	0,12	0,05	0,76	0,18
Rutine (R)	0,13 (0,2)	0,11 (0,14)	1 (1,74)	0,37	0,253 (0,373)	0,24 (0,29)	1,12 (1,88)	0,5
Astragaline (A)				0,16				0,18
Nicotiflorine (N)				0,14 (0,79)				0,15 (1,01)
Anthocyanes (Ant)				0,1				0,17
Totaux	4,40	2,701	14,90	9,205	8,501	5,80	19,40	9,208
R		1,62		1,62		1,47		2,1

T° = 25°; lumière continue 16000 lx. Age des pousses: 30 jours. Moyenne de 10 analyses. Les chiffres entre parenthèses sont les totaux des dérivés par aglycone ou type de substance.

### Variation de la teneur en flavonoïdes en fonction de la lumière et de la température

L'éclairement et la température influencent la croissance et le mouvement révolutif. Comment varient la répartition et la teneur des substances phénoliques de notre matériel en fonction de ces deux paramètres?

### Flavonoïdes et lumière

Nous considérons le facteur lumière de deux manières différentes: dans son intensité et dans sa répartition par rapport à l'obscurité. Nous avons envisagé 6 éclairements continus (16000, 12000, 8000, 6000, 4000 et 1000 lx) avec une température de 25°. En comparaison à l'effet de la

lumière continue, nous avons réalisé l'analyse de matériel développé sous une alternance de 16 hr de lumière (16000 lx) et 8 heures d'obscurité.

*Flavonoïdes et niveau de l'éclairement.* La répartition des flavonoïdes est la même pour les éclairages allant de 16000 à 6000 lx; elle est alors semblable à ce qu'elle est en conditions naturelles [1]. Mais en dessous de cette valeur (à 4000 ou 1000 lx) le contenu flavonoïdique se réduit aux acides chlorogénique et néochlorogénique et aux dérivés d'acide p-coumarique. Pour la tige principale au stade volubile les résultats des dosages sont portés dans le Tableau 3. La teneur en flavonoïdes totaux, ou uniquement en flavonolosides, diminue avec l'intensité de l'éclairage.

Tableau 3. Evolution des teneurs en flavonoïdes et en flavonolosides des différents niveaux pris sur les tiges principales volubiles en fonction de l'éclairement

Eclaircement (lx)	Teneur en	Tige principale volubile*			
		E-N 1-3	E-N 5-6	Fles juvéniles	Fles adultes
16000	flavonoïdes	4,292	2,83	16,01	9,33
	flavonolosides	0,24	0,151	1,82	0,9
12000	flavonoïdes	4	2,75	14,98	9,32
	flavonolosides	0,237	0,147	1,7	0,9
8000	flavonoïdes	3,72	2,58	14,4	9,07
	flavonolosides	0,217	0,14	1,52	0,83
6000	flavonoïdes	3,6	2,31	13,5	8,79
	flavonolosides	0,2	0,12	1,05	0,6
4000	flavonoïdes	2	1,07	9,89	6,78
	flavonolosides	0	0	0	0
1000	flavonoïdes	0,83	0,043	7,77	5,98
	flavonolosides	00	0	traces	0

\* Teneur en mg/g matière fraîche; plantes âgées de 45 jours.

Les valeurs sont les moyennes de 10 analyses. Coefficient de variation = 7%.

La biosynthèse phénolique serait dépendante qualitativement et quantitativement de la valeur de l'éclaircement.

*Flavonoïdes et alternance nuit-jour.* Développées sous un rythme de jours longs (16 hr par 24 hr) avec 16000 lx et 25° continus, les tiges principales montrent aussi bien dans l'axe que dans les limbes foliaires les mêmes substances phénoliques que ce même matériel sous lumière continue. L'alternance nuit-jour est favorable à la biosynthèse puisque les teneurs sont toujours un peu plus élevées que celles du Tableau 1; la différence est plus grande dans les tissus jeunes. Ce sont les teneurs en dérivés d'acide caféïque et d'acide *p*-coumarique qui augmentent le plus. Signalons que la vitesse de croissance est un peu plus grande dans ces conditions de lumière qu'en lumière con-

tinuée et que les mouvements révolutifs se déroulent semblablement dans les deux cas.

#### Flavonoïdes et température

*En jours longs de 16 hr (16000 lx).* Le matériel végétal est cultivé sous les températures de 15, 20, 25, 31 et 34°. Comme l'indiquent les résultats portés dans le Tableau 4, pour des plantes âgées de 45 jours, les teneurs en flavonoïdes et en flavonolosides croissent alors que la température décroît. Or la croissance diminue de part et d'autre de 25° et les tiges deviennent volubiles à toutes ces températures. Les variations de la teneur en flavonoïdes ne correspondent pas à celles de la croissance.

L'augmentation de la teneur en flavonoïdes est régulière entre 34° et 15°. Celle de la teneur en

Tableau 4. Teneurs en flavonoïdes et en flavonolosides pour les tiges volubiles développées à différentes températures en jours longs

Temp (°C)	Teneur en	E-N 1-3	E-N 5-6	Feuilles juvéniles	Feuilles adultes
34	Flavonoïdes	5	2,78	12,89	8,43
	Flavonolosides	0,27	0,11	0,89	0,65
31	Flavonoïdes	5,3	2,96	15,3	8,9
	Flavonolosides	0,3	0,147	0,98	0,6
25	Flavonoïdes	9,28	3,41	21,39	11,38
	Flavonolosides	0,36	0,18	1,33	0,89
20	Flavonoïdes	10,4	3,84	24,1	22,05
	Flavonolosides	0,62	0,25	2,68	1,07
15	Flavonoïdes	11,6	4,41	26,39	12,54
	Flavonolosides	0,86	0,28	4,03	1,27

Plantes âgées de 45 jours. Teneurs exprimées en mg par g de matière fraîche. Moyenne de 10 analyses.

flavonosides est brutale dans les organes jeunes entre 25 et 15° (+240% dans les tiges et +300% dans les feuilles). Entre ces températures la teneur en acides-phénols et coumarines ne change pas beaucoup. Comme l'anthocyanogenèse [2], la flavonogenèse serait très stimulée par l'abaissement de température.

En lumière continue (16000 lx). Les résultats sont dans l'ensemble comparables à ceux que nous avons décrits en alternance nuit-jour. Nous rapportons dans le Tableau 5 les résultats obtenus sur les tiges principales âgées de 60 jours à 15° en lumière continue (16000 lx). Dans ces conditions la croissance se trouve extrêmement ralentie

Tableau 5. Teneur en flavonoides des tiges entières et des feuilles jeunes et adultes développées à 15°, lumière continue à 16000 lx

Désignation des substances	Teneur mg/g matière fraîche	
	Tiges	Feuilles
Acide isochlorogénique (C <sub>3</sub> )	traces	traces
Acide chlorogénique (C <sub>1</sub> )	6,30	6,64
Acide néochlorogénique (C <sub>2</sub> )	0,512	1,184
Caféyl-1 glucose (C <sub>4</sub> )	0 (6,812)	0,306 (8,13)
Acides p-coumaryl-quiniques (PC <sub>1</sub> et PC <sub>2</sub> )	0,20	0,232
Dérivé de PC <sub>1</sub> (Bl)	0,20 (0,40)	0,21 (0,442)
Acides férulyl-quiniques (Fér <sub>1</sub> et Fér <sub>2</sub> )	0,42	0,53
Férulyl-1 glucose (Fér <sub>3</sub> )	0,96 (1,38)	0,612 (1,142)
Dérivé d'esculétine (BE)	0,80	0,282
Esculétine (Esc)	0,23 (1,03)	0,73 (1,012)
Isoquercitrine (I.Q.)	0,10	1,28
Rutine (R)	1	3,84
Astragaline (A)	0,18	0,528
Nicotiflorine (N)	0,232	0,28
Dérivé de myricétol (H <sub>1</sub> )	traces	0,128
Dérivé de quercétol (H <sub>2</sub> )	traces (1,512)	0,488 (6,544)
Anthocyanes	0,416	0,756
Totaux	11,560	18,026

Plantes âgées de 60 jours. Moyenne de 10 analyses. Les valeurs entre parenthèses sont les totaux des dérivés par aglycone ou par type de substance.

et il n'y a pas de mouvement réolutif. Ainsi le développement très réduit des plantes nous oblige à faire seulement deux extraits: l'un avec les axes presque entiers (moins les 2 entre-noeuds de base) et l'autre avec l'ensemble des feuilles. Compte tenu de cette restriction, les teneurs en substances phénoliques sont plus élevées que dans le même matériel cultivé en jours longs. De plus nous remarquons l'importance relativement des dérivés de flavonols. Leur teneur atteint 36% du total dans les feuilles et 13% du total dans les tiges contre respectivement 10-15 et 5-7%. Ces tiges, à port érigé, contiennent de l'esculétine et de l'acide férulique en assez grande quantité.

Donc ces tiges maintenues au stade érigé ont un contenu en flavonoides qui ressemble à celui des rameaux érigés développés en conditions naturelles [1]. Néanmoins le schéma de distribution des teneurs des diverses catégories de dérivés est différent puisque les flavonolosides y prennent une place prépondérante et que les anthocyanes y sont relativement abondantes. Les effets de la température basse et du fort éclairage continu s'ajoutent pour accroître dans des proportions considérables la teneur en flavonolosides de notre matériel. S'agit-il d'une flavonogenèse accrue ou d'une accumulation par ralentissement du catabolisme? Puisque le nombre de dérivés de flavonols augmente il est logique d'envisager plutôt une stimulation de la synthèse. Voirin et Lebreton [3] ont publié des résultats semblables sur *Asplenium trichomanes* à 12°.

#### Teneur en flavonols, croissance et port de la tige principale

A la suite des résultats rapportés et commentés plus haut il semble bien difficile de préciser le rôle des flavonoides, en particulier des flavonols dans les processus de croissance et d'élaboration du port des tiges. Nous avons réalisé une étude des variations de teneurs en flavonols en fonction de divers stades précis du développement de la tige témoin et traitée par des substances stimulatrices et inhibitrices de la croissance ou du mouvement réolutif.

Teneur en flavonols et port des tiges principales en conditions uniformes. Sur des plantes développées à 25°, lumière continue de 16000 lx, nous effectuons trois récoltes échelonnées: (a) avant l'apparition du mouvement réolutif (plantes

Tableau 6. Evolution de la teneur en flavonols en fonction de stades précis du développement des tiges principales en conditions uniformes\*

Stades du développement	Longueur moyenne (mm)	Accroissement journalier moyen (mm)	Teneur en flavonols exprimée en mg/g de matière sèche	
			Feuilles	Tiges
1er prélèvement (avant mouvements)	91 (2.4)†	3 (1)	5.1 (0.3)	0.32 (0.025)
Plantes de 20 jours				
2e prélèvement (début mouvements)	273 (5)	17 (2.2)	4.62 (0.3)	0.33 (0.03)
Plantes de 30 jours				
3e prélèvement (toutes les plantes sont volubiles)	512 (7.8)	31 (3)	4.45 (0.35)	0.22 (0.02)
Plantes de 35 jours				

\* 16000 lx, 25°, lumière continue.

† Ecart-type de la moyenne =  $s_{de} \bar{M}$ .

âgées de 20 jours); (b) au moment où l'extrémité de la tige commence à ce courber (plantes de 30 jours); et (c) en pleine activité révolutionne (plantes de 45 jours).

Lors du prélèvement (a) nous conservons la tige épicotylée et l'ensemble des feuilles; lors du prélèvement (b) nous n'analysons que la moitié supérieure des plantes et lors du prélèvement (c) seulement le quart supérieur. De cette manière les tissus examinés sont comparables en ce qui concerne l'âge et la différenciation.

Les résultats des dosages sont donnés dans le Tableau 6. Au niveau des tiges, pour les deux premiers prélèvements, la teneur en flavonols est sensiblement égale; ensuite elle s'abaisse. Pour les feuilles la teneur décroît au cours de l'expérimentation. Il est donc logique de penser que le mouvement révolutionnaire et la croissance intense existent (prélèvement c) conjointement à un état physiologique dans lequel la teneur des tissus en flavonols est plus faible qu'aux stades précédents (prélèvements a et b). Mais on peut aussi se demander si la légère baisse de teneur ne serait pas une conséquence du vieillissement de la plante. Les expériences suivantes vont nous fournir la réponse.

*Influence d'un traitement gibbérellique sur la teneur en flavonols.* L'application quotidienne d'une solution d'acide gibbérellique sur des jeunes plantes accélère leur croissance et rend plus précoce l'apparition du mouvement révolutionnaire. Ainsi nous obtenons des tiges principales volu-

biles (traitées) de même âge que des tiges érigées (témoins). Prolongé au-delà de 30 jours le traitement gibbérellique se montre alors néfaste pour la croissance. Nos dosages ont porté sur des individus issus de trois expériences dans lesquelles les plantes sont âgées de 11 jours, 22 jours et 45 jours et ont reçu respectivement 11, 22 et 45 applications d'acide gibbérellique. Les résultats des dosages sont données dans le Tableau 7.

Les teneurs en flavonols ne sont pas suffisamment différentes entre les lots témoin et gibbérelliné de chacune des expériences pour qu'il en soit mathématiquement tenu compte. Les tiges ayant reçu de l'acide gibbérellique lors de l'expérience de courte durée sont animées d'amples mouvements révolutionnaires; leur teneur en flavonols est 0,185%. Au contraire les tiges témoins sont encore loin du début des mouvements, pourtant elles

Tableau 7. Teneurs en flavonols de tiges principales de plantes témoins et de plantes traitées par l'acide gibbérellique

Durée de l'expérience (jours)	Teneur de flavonols			
	Feuilles		Tiges	
	TEM	GIB	TEM	GIB
11	1,11	1,1	0,172	0,185
22	3,2	3,33	0,210	0,214
45	6,6	7,75	0,43	0,43

Conditions contrôlées: 16000 lx, lumière continue, 25°. Teneurs exprimées en mg par g de matière sèche. Moyenne de 10 analyses. Coefficient de variation: 10%. La durée de l'expérience correspond à la durée du traitement et à l'âge des plantes.

contiennent 0,172% de flavonols. Ce faible écart diminue puis s'annule lorsque toutes les plantes sont volubiles (3e expérience). La faible différence constatée dans la première expérience correspond-t-elle à un fait physiologique? Il nous semble prématûr de répondre à cette question.

*Influence des retardateurs de croissance sur la teneur en flavonols.* Nous avons utilisé les trois retardateurs: acide abscissique (ABA), CCC et AMO-1618; ces deux derniers inhibent la croissance des tiges volubiles alors que le premier est peu efficace. Après un mois de traitement le matériel végétal prélevé est analysé: extrait de l'ensemble des feuilles et extrait de tiges auxquelles sont retirés les entre-noeuds de la base.

Les teneurs en flavonols ne sont pas différentes dans les plantes traitées et dans les plantes témoins (Tableau 8). Le ralentissement de croissance (plus ou moins intense) et le retard dans l'apparition des mouvements révolutionnels provoqués par ces trois retardateurs ne s'accompagnent donc pas de modification sensible de la teneur en flavonols.

#### RESUME—DISCUSSION

Lors du passage du stade érigé au stade voluble, la teneur en flavonoïdes de la tige principale ne change pas sensiblement, mais la quantité relative de flavonolosides et de dérivés de l'acide caféïque augmente. En conditions uniformes les différences entre le contenu des axes volubiles et celui des axes érigés se situent dans la teneur globale et les teneurs en dérivés d'esculétine, d'acide férulique et d'acide *p*-coumarique. Les axes courts sont plus riches que les volubiles. Ces différences sont tout à fait semblables à celles que nous

Tableau 8. Teneurs en flavonols des tiges principales des plantes témoins et traitées par des retardateurs de croissance

	Teneur de flavonols			
	Témoin	Acide abscissique	CCC	AMO-1618
Feuilles	2,55	2,6	2,52	2,59
Tiges	0,35	0,31	0,35	0,292

Conditions contrôlées: 16000 lx, lumière continue, 25°C. Teneurs exprimées en mg par g de matière sèche. Moyenne de 10 analyses. Coefficient de variation: 10%. Durée du traitement: 30 jours. Âge des plantes: 30 jours.

avions observées entre les rameaux latéraux en conditions naturelles.

Les flavonols ne varient pas, ni qualitativement, ni quantitativement avec les divers comportements des axes, ou avec l'acquisition plus ou moins précoce des mouvements révolutionnels ou encore avec une vitesse de croissance plus ou moins grande. Il n'existe pas dans notre matériel de relation directe entre la quantité de flavonols ou l'existence d'un hétéroside précis et le port de l'axe.

L'étude de la relation entre le comportement des axes développés en conditions uniformes et le contenu flavonoïdique met en évidence une variation d'équilibre entre les différentes catégories de substances, les axes à port érigé montrant une plus forte quantité de dérivés d'esculétine, d'acide férulique et d'acide *p*-coumarique que les axes à port voluble. C'est dans le domaine des dérivés d'acides-phénols que nous poursuivrons nos recherches. Nous pensons nécessaire d'envisager d'abord de connaître la biosynthèse de ces molécules dans notre matériel.

La teneur et la répartition des flavonoïdes sont sensibles aux conditions de température ou de lumière sous lesquelles les plantes sont cultivées. Le sens de ces variations ne correspond pas toujours au sens dans lequel est modifiée la vitesse de croissance ou le mouvement révolutionnel.

Depuis la comparaison des plantes qui croissent au soleil ou à l'ombre [4-6] en passant par l'influence du niveau de l'éclairement [7,8] jusqu'à la variation de teneur en fonction de la longueur d'onde [9-12], tous les résultats marquent la stimulation de la synthèse flavonique par la lumière chez les végétaux. *Periploca graeca* L. n'échappe pas à cette règle, que ce soit sous une lumière continue ou sous une alternance nuit-jour (rythme de jours longs de 16 hr). Mais pour un même niveau d'éclairement (16000 lx par exemple) la teneur en flavonoïdes est plus élevée dans le cas de l'alternance nuit-jour que dans celui de la lumière continue. L'influence du mode de distribution de la lumière sur le contenu flavonoïdique est certaine. C'est une manière, jusqu'alors négligée par les chercheurs, d'envisager le rôle de la lumière dans le métabolisme de ces substances.

Il est certain aussi que dans notre matériel les basses températures provoquent une augmentation de la teneur et favorisent la synthèse,

au moins en diversifiant les voies possibles puisque le nombre de flavonols (et d'hétérosides) est plus grand à 15°C qu'à toutes les températures supérieures. Le développement des axes principaux de *Periploca graeca* L. sous des températures basses provoque une flavonogenèse et une anthocyanogenèse accrues.

#### PARTIE EXPERIMENTALE

*Matériel.* Des graines triées (poids supérieur à 3 mg) sont mises à germer. Les jeunes plants sont repiqués lorsque l'hypocotyle (germination épigée) a terminé son allongement. Chaque plant est mis dans un pot rempli de mélange terreux stérilisé. Les lots expérimentaux sont constitués de plantes égales au stade un entre-noeud de l'épicotyle complètement développé. Les mesures de croissance débutent à l'apparition du deuxième entre-noeud (=  $t_0$ ). L'âge des plantes est compté à partir de  $t_0$ .

*Conditions de culture.* Les lots de plantes sont mis en place dans des salles climatisées. Nos conditions standard sont: lumière continue de 16000 lx au niveau des apex, 25° continus et 70% ( $\pm 5\%$ ) d'humidité relative. Nous faisons varier la lumière dans son intensité et dans sa répartition dans le cycle de 24 hr (voir Résultats).

*Mesure du mouvement révolutif.* Deux méthodes ont été utilisées: l'enregistrement cinématographique, et la méthode des projections orthogonales de Tronchet [13].

*Etude des flavonoïdes.* Les extraits portent soit uniquement sur les entre-noeuds en croissance soit à la fois sur la tige et les feuilles (4 extraits définis précédemment). Les méthodes d'extraction, séparation, caractérisation et de dosage des flavonoïdes ont été décrites [1].

#### BIBLIOGRAPHIE

1. Melin, D. (1975) *Phytochemistry* **14**, 2193.
2. Paynot, M. et Martin, C. (1969) *Bull. Soc. Fr. Physiol. vég.* **15**, 47.
3. Voirin, B. et Lebreton, P. (1972) *Phytochemistry* **11**, 3435.
4. Urban, R. (1959) *Planta* **52**, 565.
5. Phouphas, C. (1963) *C. R. Acad. Sci. Fr.* **257**, 4207.
6. Tronchet, J. (1966) *C. R. Acad. Sci. Fr.* **263**, 1216.
7. Delaveau, P. F. (1967) *Physiol. Vég.* **5**, 357.
8. Jay, M. et Lebreton, P. (1970) *Physiol. Vég.* **8**, 489.
9. Furuya, M. et Gaston, A. (1965) *Phytochemistry* **4**, 285.
10. Bottomley, W., Smith, H. et Galston, A. W. (1965) *Nature* **207**, 1311.
11. Bottomley, W., Smith, H. et Galston, A. W. (1966) *Phytochemistry* **5**, 117.
12. Stafford, H. A. (1965) *Plant Physiol.* **40**, 130.
13. Tronchet, A. (1942) *Ann. Univ. Lyon* **3**, 1.