REVUES CRITIQUES

RAPPORTS PHYSIOLOGIQUES ENTRE DIVERSES SYNTHÈSES CHEZ LES CHAMPIGNONS (1)

Par Ph.-J. LUTERAAN

Etablir le mécanisme de la synthèse biochimique des corps gras, des pigments, des antibiotiques ou encore des toxines est un problème qui n'est pas près d'être résolu. Nous avons déjà exposé comment la tension partielle en oxygène d'une atmosphère agit sur une plus grande différenciation du métabolisme par une plus grande diversité d'actions diastasiques, par une dégradation plus complète du substrat, par une très grande variété des synthèses, beaucoup plus poussées qu'en anaérobiose chez les champignons. Ces synthèses, fait paradoxal, aboutissent souvent à la création de corps très réduits, notamment de corps gras, d'autant plus abondants que la tension en oxygène est plus importante et que le potentiel d'oxydo-réduction cellulaire est plus élevé ; ces corps très réduits sont fréquemment autoxydables ; enfin, la variété et le nombre des substances chimiques reconnues sont nettement plus grands en aérobiose.

Tout se passe, d'autre part, comme si les surfaces et interfaces cellulaires se multipliaient en aérobiose ; il suffit d'examiner l'extrémité d'un filament mycélien en pleine croissance pour le constater ; de très nombreux globules, notamment des globules lipidiques particulièrement réfringents, sont brassés dans la masse cytoplasmique avec une vitesse d'autant plus grande que l'activité métabolique est plus intense, que les conditions d'oxygénation, de température, etc... sont plus favorables (2).

(1) Introduction à l'étude du rôle de la lipogenèse dans la respiration cellulaire.

(2) Les films de Comandon et de de Fonbrune sur les champignons prédateurs sont particulièrement explicites à cet égard.

Finalement, quand les mouvements cytoplasmiques se ralentissent au niveau de la partie considérée, il y a constitution d'une vacuole unique de plus en plus importante en amont de la partie cytoplasmique active (Buller, 1933, Langeron, 1945) ; parallèlement, les globules lipidiques tendent à confluer en une masse unique plus ou moins volumineuse ; cette enclave lipidique peut être énorme dans les cellules de levure les plus âgées ou mortes, abondance de corps gras d'autant plus grande que l'oxygénation a été plus intense (Nægeli et Lœw, 1878 ; Smedley Mac Lean, 1922 ; Smedley Mac Lean et Hoffert, 1923). L'importance des phénomènes de surface, d'orientation moléculaire et d'adsorption-désorption au cours des réactions anaboliques et cataboliques, qui varient de façon concomitante *in vivo*, ne peut échapper à la suite de constatations aussi banales. On peut émettre l'hypothèse suivante : puisque l'intensité des dégradations et des synthèses évolue parallèlement, elles constitueraient des processus liés et simultanés que régissent les phénomènes d'adsorption-désorption au niveau des surfaces.

Enfin, l'aérobiose agit dans le sens d'une plus grande différenciation morphologique ; il y a parfois constitution de facteurs desmotiques, c'est-à-dire favorisant les liaisons cellulaires ; *Mucor racemosus* et bien d'autres champignons prennent un aspect levuriforme à éléments plus ou moins dissociés en anaérobiose ; on n'a pas songé apparemment à reconnaître ces facteurs desmotiques et à les isoler.

La production de pigments est, nous l'avons remarqué, constamment un phénomène aérobie chez les champignons. Molliard (1935), le premier, a étudié l'action d'atmosphères différant par leur teneur en oxygène sur la pigmentation des conidies de *Sterigmatocystis nigra* ; dans une atmosphère d'oxygène pur, ces conidies ont une coloration brune et non pas noire. Lorsque les pigments mélaniques ou caroténoïdes sont dominants, le potentiel d'oxydo-réduction cellulaire est toujours élevé ; chez de tels champignons, toute possibilité de vie anaérobie est exclue. Il en est ainsi pour les dématiées, hyphomycètes à pigment fuligineux, pour les rhodotorulacées à pigments caroténoïdes. Ces deux sortes de pigment coexistent d'ailleurs chez divers champignons. Il ne faut pas négliger non plus le fait que Fischer a trouvé de la coproporphyrine dans des cultures de levures rouges et d'*Endomyces javanensis* (Lutz 1942, p. 115).

On peut modifier à son gré la pigmentation de divers champignons ou encore la faire apparaître en les cultivant sur différents milieux ; Heim (1942) montre l'intérêt de ces faits pour la détec-

mination des pigments et pour la classification. Pour donner un exemple de ces variations, si on cultive *Penicillium notatum* à 25°, sur un milieu peptoné et glycosé, il produit en trois jours son pigment normal ; sur milieu de Czapek-Dox, en cinq jours un pigment bleuâtre ; sur milieu peptoné sans glycose, le pigment n'apparaît pas ; enfin, sur un milieu contenant de l'huile de ricin par exemple, la pigmentation est tardive et discrète. De plus, il semble y avoir un rapport entre la durée de la phase de latence et de la constitution du pigment chez les aspergillacées et le taux de croissance maximum paraît varier avec l'intensité de la pigmentation ; ainsi, sur les milieux où le pigment n'apparaît pas, l'arrêt de développement a été précoce dans les cas étudiés ; mais le nombre des observations faites est encore insuffisant pour considérer que ces faits sont absolument généraux.

Avec un *Penicillium* sp., nous avons constaté, sur un milieu au glycérol-nitrate d'ammonium, qu'il se développait en profondeur un pigment caroténoïde abondant, tandis que le pigment normal est discret et d'apparition tardive ; le pigment caroténoïde est normalement invisible chez ce champignon ; tout se passe comme s'il y avait un précurseur de celui-ci ; d'autres *Penicillium*, cultivés sur ce même milieu, ne développent pas en effet de pigment caroténoïde (1).

Cette théorie des précurseurs est, à notre avis, fondamentale, car l'existence d'un précurseur serait, hypothèse solide mais hypothèse pour le moment, un caractère génotypique, ce qui expliquerait pourquoi les pigments ne peuvent être considérés comme simplement dérivés de glycérides ou autres substances, mais comme le produit d'une synthèse à partir d'un corps X, synthèse favorisée ou inhibée par une série de circonstances liées au mode et aux conditions de culture. On peut citer, en faveur de la précédente théorie, l'observation de Nadson et Philippov rapportée par Lutz (Lutz 1942, p. 43) : une irradiation à dose faible par les rayons X provoque le dédoublement du *Mucor genevensis* en deux races, dont l'une (race orangée) contient une quantité énorme de globules de graisse colorés en orangé vif, alors que, dans la race normale, la graisse est incolore et peu abondante. Cette race orangée, replacée dans des conditions normales, a conservé ses caractères constants.

Lutz (Lutz 1942, p. 321) rapporte que des pigments apparaissent assez fréquemment *post mortem* dans les hyphes oléifères de beaucoup d'agarics. Nous interprétons ce fait comme dû à une oxy-

(1) INGRAHAM et STEENBOCK (1935) ont observé que *Bacillus phlei*, cultivé sur un milieu au glycérol, produit un pigment caroténoïde.

dation d'un précurseur du pigment, protégé *in vivo* par l'action antioxygène des lipides.

Il y a donc, en toute vraisemblance et en raison des faits précédemment cités, un lien étroit entre la synthèse de nombreux pigments et celle de corps gras, cette dernière synthèse étant constante chez tous les champignons en aérobiose. Toutefois, la présence de certains corps gras semble nettement un caractère génotypique : l'abondance des carotènes est plus particulière aux *Rhodotorula* ; les cérébrosides n'ont été reconnus que chez quelques basidiomycètes, notamment *Psalliota campestris*, *Boletus edulis*, *Amanita muscaria*, etc... (in Wattiez et Sternon, 1942) ; par contre, divers stérols ont été trouvés dans des groupes aussi différents que les endomycétales, les hypocréales (*Claviceps purpurea*), les bolétales (*Boletus edulis*), etc...

Signalons que les circonstances déterminantes d'une lipogénèse abondante sont souvent aussi celles qui renforcent la production de pigments caroténoïdes. Dès 1928, Schopfer démontre, sur *Mucor hiemalis*, que l'apparition du pigment caroténoïde est conditionnée par une certaine valeur du rapport carbone-azote et par un certain déséquilibre entre les constituants carboné et azoté : cette circonstance favorise aussi la lipogénèse, notamment chez des aspergillacées. Fromageot et Tchang constatent que *Rhodotorula sarniei*, cultivé sur milieu au glycérol, développe un pigment caroténoïde abondant et persistant ; or la lipogénèse est abondante sur milieu au glycérol.

Envisageons maintenant quels rapports peuvent exister entre la production de corps gras et celle des antibiotiques. Prenons comme exemple la pénicilline : sa production est favorisée, comme la lipogénèse elle-même, par une oxygénation intense ; dans les deux cas, cette oxygénation intense favorise la production de corps autoxydables ; enfin, l'homologie devient plus étroite, si on considère que dans les pénicillines, polypeptides, il peut y avoir un radical acide gras, qui n'est autre que l'acide caproïque dans le cas de la dihydro-pénicilline ou pénicilline F, et que les pénicillines sont autoxydables.

Evidemment, de tels exemples sont assez suggestifs pour évoquer une certaine parenté physiologique, entre des substances souvent très dissemblables : corps gras, pigments, antibiotiques ; pour toutes, la tension en oxygène est le facteur essentiel qui régit leur production et leur abondance. D'autres circonstances, liées au milieu et au mode de culture, favorisant ou inhibant leur synthèse, peuvent être analogues ou différentes. Mais toutes ces substances peuvent se présenter finalement comme des substances excrétées ; ainsi, les

antibiotiques sont franchement excrétés ; certains pigments, tels les mélanines, sont, chez certaines dématiées, plus abondants dans les parois membranaires des cellules âgées ou mortes ; les enclaves lipidiques sont, de même et très souvent, les plus considérables dans les cellules âgées ou mortes, où elles ne figurent plus que comme des substances d'excrétion.

Cette production, cette excrétion sont maxima pour des conditions d'oxygénation optima. D'autre part, il y a un lien entre le pouvoir d'assimilation et de synthèse qui sont maximum chez les organismes fongiques les plus aérobies, ceux qui ont le potentiel d'oxydo-réduction cellulaire le plus élevé. Ceci explique comment les *Penicillium* et les dématiées, dont les spores sont transportées par l'air, peuvent se développer sur des supports où il n'y a que des traces de substances organiques, ce qui confine presque à l'autotrophie.

Enfin, nous dirons que production de corps gras, de pigments et d'antibiotiques sont des « synthèses compensatrices », car, orientées par les conditions de milieu et de culture avec un déterminisme souvent étroit, elles répondent à la nécessité pour la cellule de maintenir son potentiel d'oxydo-réduction constant ; les « synthèses compensatrices » remplissent ce rôle en faisant pendant, en faisant équilibre aux diverses activités catabolique et desmolytique ; ceci ne préjuge d'ailleurs en rien du mécanisme réel des synthèses *in vivo*.

L'ensemble des considérations précédentes présente un certain intérêt pour la détermination d'espèces ou variétés de champignons cultivables, en vue de leur classification rationnelle, parfois très difficile. Heim a montré l'existence de rapports certains entre la pigmentation des champignons et leur systématique. Langeron a insisté sur les rapports entre la classification des aspergillacées et la production d'antibiotiques spécifiques. Il peut enfin y avoir intérêt à déceler certains caractères génotypiques latents, en faisant varier les conditions de milieu et de culture, non pas suivant une technique routinière, mais suivant des principes rationnels adaptés à chaque cas.

RÉSUMÉ

1° A la vie aérobie se trouve liée une très grande différenciation du métabolisme et de la morphogénèse. Les pouvoirs d'assimilation et de synthèse sont maxima chez les champignons les plus aérobies et qui ont par conséquent le potentiel d'oxydo-réduction cellulaire le plus élevé.

2° A un grand pouvoir d'assimilation correspond un grand pouvoir de synthèse ; les deux processus de catabolisme et de synthèse paraissent étroitement liés ; d'autre part, la multiplication des interfaces cellulaires au cours des processus métaboliques les plus intenses peut être une indication que les phénomènes d'orientation moléculaire et l'adsorption-désorption joueraient un rôle essentiel dans la dégradation des substrats comme dans les synthèses.

3° L'importance de la production des corps gras, pigments, antibiotiques est régie par un facteur commun : la tension partielle en oxygène d'une atmosphère déterminée. L'oxygénation intense favorise la lipogénèse comme elle favorise la production de pénicilline.

4° La synthèse de certains corps gras ou pigments ou antibiotiques peut être considérée comme un caractère génotypique ; il demande parfois à être mis en évidence ; d'ailleurs, leur mode de formation pour des conditions bien déterminées indique que certains de ces corps se synthétisent à partir d'un précurseur X.

5° Les synthèses biologiques sont des synthèses orientées par les conditions de milieu et de culture, avec un déterminisme souvent étroit ; il est facile de le reconnaître sur les organismes fongiques en raison de leur plasticité. *Mais on ne peut déduire de la disparition d'une substance et de la constitution d'une autre que la synthèse de l'une s'effectue aux dépens de l'autre.* On peut tout au plus présumer que la synthèse de l'une ou des unes vient compenser le catabolisme de l'autre ou des autres. Les deux processus peuvent paraître simultanés et liés. D'ailleurs il y a nécessité de « synthèses compensatrices » pour maintenir constant le potentiel d'oxydo-réduction cellulaire dans les conditions de milieu et de culture où se trouvent les organismes fungiques étudiés ; ainsi, lipogénèse, pigmentogénèse, production d'antibiotiques sont autant de formes d'activité synthétique compensatrice.

6° Enfin, la recherche de caractères biologiques précis est d'un grand appoint pour la classification des espèces et variétés.

BIBLIOGRAPHIE

- BÉRAUD (P.). — La lipogénèse dans le monde des microbes et des végétaux inférieurs. *Cours conférence du Centre de perfectionnement technique.* Fasc. n° 729. Editions de la Maison de la Chimie, Paris, 1941.
- BULLER (R.). — *Researches on Fungi*, V, 1933, p. 1-167.
- COMBES (R.). — La forme des végétaux et le milieu. Paris, *Collection Armand Colin*, 1947, N° 240.

- FROMAGEOT et TCHANG-JOUE. — I. Sur les pigments caroténoïdes de *Rhodotorula sanniei* ; II. Sur la synthèse des pigments caroténoïdes par *Rhodotorula sanniei*. *Archiv für Mikrobiologie*, IX, 1938, p. 424 et p. 434.
- HEIM (R.). — Les pigments des champignons. Leurs rapports avec la systématique. *Bull. Soc. Ch. biol.*, XXIX, 1942, p. 48.
- INGRAHAM et STEENBOCK. — I. The relation of microorganism to carotenoid and vitamin A ; II. The production of carotenoid by *Mycobacterium phlei*. *Bioch. J.*, XXIX, 1935, p. 2553.
- LANGERON (M.). — *Précis de mycologie*, 1945, Masson et Cie, Paris.
- LUTERAAN (Ph. J.). — Remarques sur les antibiotiques d'origine fongique. *Ann. de parasit.*, XXII, 1947, p. 110-124.
- LUTZ (L.). — *Traité de cryptogamie*, 1942, Masson et Cie, Paris.
- MOLLIARD (M.). — Action d'un enrichissement de l'atmosphère en oxygène sur le développement des plantes. *C.R. Acad. Sc.*, CCI, 1935, 1160.
- MONOD (J.). — Recherches sur la croissance des cultures bactériennes. *Actualités scientifiques et industrielles*, N° 911, 1942. Hermann et Cie, Paris.
- SCHOPFER (W. H.). — Etude et identification d'un caroténoïde de champignon. *C.R. Soc. Biol.*, CXVIII, 1935, p. 3.
- SMEDLEY MAC LEAN (I.). — The conditions influencing the formation of fat in the yeast cell. *Bioch. J.*, XVI, 1922, p. 370.
- SMEDLEY MAC LEAN (I.) et HOFFERT (D.). — The carbohydrate and fat metabolism in the yeast. *Bioch. J.*, XVII, 1923, p. 720.
- WATTIEZ et STERNON. — *Éléments de chimie végétale*, 1942, 2^e éd. Masson et Cie, Paris.

Institut de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris

(Directeur : Prof. E. Brumpt).

Section de mycologie (Chef de service : Dr M. Langeron).