

NOTICE

SUR LA VIE ET LES TRAVAUX

DE

RAOUL COMBES

(1883 - 1964)

Membre de la section de botanique

déposée en la séance du 17 janvier 1972

PAR

M. ROGER BUVAT
Membre de l'Académie des sciences.

Alors qu'il était élève au collège de Clermont de l'Oise, le jeune Raoul Combes fut très tôt attiré par les recherches de physiologie végétale, probablement sous l'influence du Pharmacien - chef de l'Hôpital psychiatrique de cette ville, dont il fréquentait le laboratoire, à l'époque où son père travaillait dans les services administratifs de l'établissement.

Il s'engagea dès que possible dans les études pharmaceutiques et, avant même le terme de ces études, entreprit des recherches de biochimie végétale, en liaison avec Brismoret, chef du laboratoire de Pharmacologie de la Faculté de Médecine de Paris. En collaboration avec ce dernier, il publie, dès 1905, les résultats de travaux sur les oxyquinones végétales, qu'il avait isolées de diverses plantes carnivores, et pour lesquelles il avait établi une technique de purification. Sa première Note à l'Académie, en 1905, porte sur une oxynaphtoquinone du Noyer, le juglon.

Il complète alors sa formation scientifique par des études de licence au cours desquelles son ardeur au travail le fait apprécier de ses maîtres Gaston Bonnier et Marin Molliard. Licencié en 1908, il avait déjà signé 15 publications.

Parmi ces dernières se trouve une méthode de détection et de localisation cyto-logique des *oxyquinones*, utilisant leur propriété de former des combinaisons colorées avec l'acétate de nickel (bleues avec les benzoquinones, violettes avec les naphthoquinones, rouges avec les anthraquinones).

Une méthode d'extraction et de purification des oxyquinones, maintenant classique, lui vaut, en 1907, un prix de la Société Chimique de France.

D'autres techniques, précieuses en histo-chimie végétale, ont été publiées dès cette époque, concernant la détection des saponines et la caractérisation de la lignine.

Dès l'achèvement de sa licence, Raoul Combes s'engage dans deux séries de travaux qui seront parmi les plus marquants de toute sa carrière scientifique.

D'une part, l'orientation de ses premières recherches le conduit à étudier le déterminisme biochimique de la formation des pigments anthocyaniques.

D'autre part, en physiologiste averti de la vie des plantes, il entreprend une étude de l'intensité lumineuse optimale pour le développement des plantes et de ses variations au cours de leur ontogenèse. Ces travaux feront l'objet de sa thèse de Doctorat, soutenue en 1910.

Dans la première série de recherches, Raoul Combes démontra que les anthocyanosides sont synthétisés dans des cellules enrichies en glucides (ils sont favorisés par les opérations de décortication annulaire) et sont précédés par la formation de pigments jaunes oxyflavoniques. A partir d'*oxyflavonols* extraits de feuilles de Vigne vierge, il réussit à obtenir, par réduction au moyen d'hydrogène naissant, une anthocyane artificielle. Inversement, par oxydation en présence de peroxyde d'hydrogène, il obtint un oxyflavonol à partir d'anthocyane de la même plante. De plus il devait soupçonner, dès cette époque, que le pouvoir réducteur, créé dans la vacuole où naît l'anthocyane, devait provenir de couplages qui devaient devenir classiques, quelque vingt ans plus tard, sous le terme de réactions d'oxydoréduction.

Ces résultats, bientôt confirmés en Angleterre et en Allemagne, valurent à Raoul Combes, de la part de l'Académie des Sciences, le prix Montyon de Physiologie expérimentale en 1911 et le prix Ruzf de Lavison, de Physiologie végétale, en 1919.

Dans ces recherches, la biochimie venait avant tout éclairer un problème *physiologique*, et permettait de comprendre la fréquence accrue des anthocyanes dans les organes comme les fleurs et les fruits, où se produisent des afflux ou des transits importants de glucides.

La thèse de Doctorat de Raoul Combes (1910) démontre que l'intensité lumineuse la plus favorable au développement des Végétaux varie au cours même de ce développement et que chaque espèce peut être caractérisée par la courbe qui exprime ces variations de l'optimum, en même temps qu'elle traduit l'adaptation de

l'espèce à la lumière. Il en déduisit la tendance générale des fortes intensités lumineuses à favoriser la formation des organes de durée ou de reproduction (rhizomes, tubercules, fruits et graines) alors que les faibles éclaircissements favorisent le développement d'organes végétatifs à forte activité biochimique (tiges feuillées surtout). Une médaille d'or de l'Académie d'Agriculture couronna ce travail.

Une autre série de recherches, longuement poursuivies par Raoul Combes, concerne les migrations de métabolites dans les organismes végétaux et particulièrement les mouvements de substances qui accompagnent la chute des feuilles des arbres, à l'automne. L'auteur montra que ces migrations sont de toute autre ampleur que celles qui se produisent continuellement au cours du fonctionnement physiologique des Végétaux. Elles représentent une véritable « évacuation récupératrice », vers les organes pérennants, des substances produites par la lyse des constituants protoplasmiques des feuilles jaunissantes. Ce jaunissement lui-même provient de la destruction de la chlorophylle, cas particulier d'un processus général de simplification moléculaire. Des migrations inverses ont lieu au printemps, vers les feuilles naissantes, et ces deux mouvements doivent être considérés comme des traits fondamentaux de la biologie des arbres.

Les variations saisonnières de l'anabolisme, du catabolisme et des migrations de substances dans les arbres, l'évolution de l'optimum d'éclaircissement au cours du développement des Végétaux menaient naturellement Raoul Combes à étudier l'action du milieu sur le fonctionnement de ces organismes. Une série de travaux concernent effectivement cette action du milieu, soit dans des conditions artificielles, soit dans des conditions naturelles (action des climats).

Dans ce dernier ordre, l'auteur a montré que le climat des hautes montagnes favorise l'accumulation de glucides dans les tissus et que c'est principalement l'alternance de températures basses et élevées qui est déterminante.

Le forçage, notamment par la chaleur humide, était un moyen d'étudier une action de milieu artificiel. Raoul Combes montra que ce traitement produit une accumulation de substances azotées solubles dans les tiges du Hêtre. L'efficacité de ce forçage dépend de l'aptitude de la plante à assimiler ces substances, aptitude qui est fonction du cycle saisonnier annuel et qui, en cas de forçage prématuré, peut être améliorée par un traitement préalable aux basses températures.

L'auteur montra, en outre, que des Hêtres maintenus en serre chaude et humide, sous un éclaircissement relativement faible, présentent quatre périodes annuelles de protéogenèse au lieu d'une, chez les témoins soumis au climat normal. Les feuilles de ces Hêtres ont une longévité presque doublée (13 mois au lieu de 7); elles passent l'hiver et ne tombent qu'au printemps suivant.

Ces recherches, s'ajoutant à une somme d'observations effectuées par de nombreux botanistes, depuis la fin du 19^{ème} siècle, permettaient de préciser des liens entre la *morphologie* des Végétaux et les conditions du milieu où ils se développent. Restaient à expliquer les mécanismes de ces actions morphogènes. Pour cela,

Raoul Combes et ses élèves entreprirent d'analyser les modifications biochimiques et physiologiques (nutrition minérale, respiration, métabolismes azoté, phosphoré et glucidique, photosynthèse, pression osmotique), entraînées par des variations de l'éclairement ou par le milieu aquatique.

Ainsi se développa une École de « Biochimie expérimentale » dont les successeurs du Maître ont poursuivi l'étude et recherché les applications pratiques, sur lesquelles nous reviendrons.

L'étude de Végétaux susceptibles de mener une vie aérienne ou aquatique a fourni à Raoul Combes et à ses collaborateurs un moyen de déceler un cas de déterminisme chimique de morphogenèse. La *Veronica anagallis* peut croître soit dans l'atmosphère, soit immergée dans l'eau. Les sujets aquatiques ont des feuilles beaucoup plus grandes que les sujets terrestres, et dont l'épiderme inférieur est formé de cellules lobées également plus longues. Leurs tissus conducteurs sont plus réduits que dans les sujets « atmosphériques ». Mais, en cultivant des plants de *Veronica anagallis* dans un milieu liquide aseptique renfermant 10% de glucose, l'auteur a obtenu des plantes morphologiquement et histologiquement semblables à celles qui se développent dans l'air. La faible teneur des organes immergés en substances organiques, telles que les glucides, semble donc responsable de leur forme et de leur histologie.

Pour préciser ce résultat, Raoul Combes entreprit, en collaboration avec trois de ses élèves, de suivre les variations de teneur de cette même plante en glucides réducteurs, en holosides, en hétérosides, en azote protéique, en azote soluble et en matières minérales, selon les conditions de l'éclairement, de l'altitude ou de l'immersion. Les résultats sont spectaculaires: suivant le milieu, une même espèce végétale, telle que *V. anagallis*, peut renfermer une teneur en glucides réducteurs variant dans le rapport de 1 à 13, dans celui de 1 à 20 pour les holosides solubles, de 1 à 9,6 pour les substances azotées solubles. Cette plasticité biochimique n'est-elle pas remarquable? Ce n'est pas tout: les auteurs ont précisé que les substances azotées solubles des sujets aquatiques et de ceux développés en lumière atténuée sont surtout des nitrates, alors qu'en lumière intense, ce sont essentiellement des amides. Cette teneur en nitrates va de pair avec l'accumulation des autres substances minérales et l'auteur fait remarquer que les tissus présentant ces doses maximales ont en commun des caractères physico-chimiques favorables à la fixation des sels minéraux.

Ultérieurement, Raoul Combes démontra par l'expérience que l'accumulation des nitrates ne se produit que dans les organes en cours d'édification: une plante développée dans l'air et pauvre en nitrate étant ensuite immergée n'accumule cet anion que dans les organes qu'elle construit sous l'eau. Inversement, un sujet développé en vie aquatique et riche en nitrate ne produit, après émergence, que des organes nouveaux qui en contiennent peu.

D'autre part, des recherches effectuées après la seconde guerre mondiale ont

attiré l'attention sur l'importance du facteur « température » dans les effets des milieux aérien et aquatique, le second étant caractérisé par des températures généralement plus basses, en moyenne, et moins variables. Ainsi l'auteur obtint un développement de type morphologique « aérien » avec des plantes cultivées dans l'eau à température élevée (25-29°). Réciproquement, on peut obtenir une morphogenèse de type « aquatique » avec des plantes cultivées dans l'air en faisant intervenir des températures nocturnes artificiellement abaissées (2 à 5°).

Ainsi, peu à peu, se trouvent disséquée l'action complexe du milieu, et séparés ses facteurs les plus déterminants.

De 1935 à 1939, Raoul Combes consacra une partie de son activité de chercheur à des études biochimiques sur les migrations de substances dans les pièces florales, notamment dans la corolle du *Lilium croceum*, au cours de l'épanouissement et de la fanaison des fleurs, et dans diverses conditions de milieux. Il précisa l'importance de l'afflux de glucides et de substances azotées puis la brusque inversion de ces mouvements, au moment de l'épanouissement du périanthe. Il montra les différences radicales de réaction des pétales et des feuilles aux actions du milieu, leur indépendance par rapport à la photosynthèse, et l'action accélératrice des traumatismes dans l'évacuation finale des substances azotées du périanthe, avant qu'il se flétrisse. Il reconnut en outre que les produits qui s'échappent ainsi du périanthe ne se rendent pas dans le gynécée, où les protéosynthèses continuent, mais sont essentiellement récupérés par les pédoncules floraux et les axes végétatifs. Ces résultats, notamment ceux concernant l'afflux de glucides, s'accordent bien avec la forte tendance des pièces périanthaires à élaborer des pigments anthocyaniques ou d'autres hétérosides.

Le domaine des recherches physiologiques de Raoul Combes, à savoir les conséquences biochimiques et physiologiques des variations du milieu, ne pouvait le laisser indifférent aux problèmes pratiques que ses travaux devaient aider à résoudre. Dans l'un d'eux, celui de la *conservation des fruits*, il apporta un début très substantiel de contribution, avant que ses élèves, dont le professeur R. Ulrich, y consacre des travaux importants et qui se poursuivent encore aujourd'hui.

On doit en effet à Raoul Combes une technique de conservation de fruits en cellules étanches et la détermination, pour plusieurs espèces et variétés, de l'atmosphère et de la température optimales pour augmenter la durée de cette conservation. Par exemple, il établit que les poires de la variété « Passe - Crassane » qui, en chambre froide et sous atmosphère normale, mûrissent en mars ou avril, peuvent être conservées sans début de maturation jusqu'en Juillet à la température de + 1° et dans une atmosphère comportant 5 à 10 % de gaz carbonique, 5 % seulement d'oxygène, et 85 à 90 % d'azote. Depuis la guerre, d'autres variétés (poires William, Pommes Calville, Chataignes) ont été étudiées de même.

Tandis qu'il menait à bien ces divers travaux, Raoul Combes s'intéressait parallèlement à des questions d'Histoire de la Biologie végétale. L'auteur de ces lignes

se souvient encore de cours, suivis à la Sorbonne, où lui fut révélée l'importance de l'œuvre de Dutrochet, et la passionnante mais laborieuse genèse de nos conceptions actuelles sur les faits généraux de l'assimilation chlorophyllienne. Dans un ouvrage publié en 1933, il brosse une « Histoire de la Biologie végétale en France », où le rôle des Biologistes français du 19^{ème} siècle est relié à la part qu'ont prise ensuite leurs compatriotes du début de notre siècle. Cet ouvrage valut à Raoul Combes le prix Binoux en 1934. Il s'ajoute à une série de manuels dont ceux qui étudièrent la Biologie cellulaire au cours des années 30 et 40 ont grandement apprécié la commodité, la clarté, la concision et pour tout dire les remarquables qualités pédagogiques. Les trois tomes de « La Vie de la Cellule végétale » furent pour beaucoup d'entre nous, candidats à la licence, aux concours d'entrée dans les grandes Écoles biologiques ou à l'agrégation, un livre d'un inoubliable secours. Les deux premiers volumes avaient été couronnés, en 1930, par le prix Henri de Parville, de l'Académie des Sciences.

Plus tard, en 1947, Raoul Combes rassembla, dans un autre ouvrage, également de la collection Armand Colin, les fruits de quarante années de recherches sur les actions des facteurs du milieu dans le fonctionnement physiologique des Végétaux. Cet ouvrage: « La forme des Végétaux et le milieu » reste une base fondamentale pour les chercheurs qui poursuivent leurs travaux dans cette voie.

Après avoir ainsi transmis sa pensée et ses méthodes, et lancé dans la recherche un sérieux groupe d'élèves, Raoul Combes fut amené à sacrifier une partie du temps qu'il vouait à ses recherches, pour se consacrer à des activités d'un domaine bien différent, et dont les difficultés et le poids ne le cédaient en rien à ceux de la Biochimie expérimentale. En 1944, il fut appelé au poste de Directeur de l'Office de la Recherche Scientifique Coloniale. Ce fut un très rude labeur, que celui d'organiser et de mettre en fonctionnement cette grande œuvre administrative et scientifique. Il fallait posséder à la fois la puissance de travail, l'expérience, l'équilibre intellectuel et les talents d'organisation de Raoul Combes pour mener à bien, parallèlement aux tâches de son métier de professeur, une entreprise de pareille ampleur.

Je ne crois pouvoir faire mieux que rappeler ici ce qu'écrivait à ce sujet, en 1948, notre confrère le président Roger Heim: « Il est heureux que le pays ait trouvé un homme de science et de conscience qui ait su mettre en route, obstinément, peu à peu, à travers toute l'Union française, ce réseau de stations d'études alimenté par les chercheurs dont il poursuit inlassablement le recrutement et qu'il soumet à un rude programme d'enseignement. Missions nombreuses qu'il contrôle, laboratoires qu'il édifie, instituts de recherches à Abidjan, à Tananarive, à Nouméa, à Brazzaville, grâce à lui un important mécanisme de recherches s'est mis en marche. Il lui apporte toute sa conviction ».

Raoul Combes a laissé le souvenir d'un professeur remarquable par la concision et la clarté de ses leçons. Il savait ordonner les faits dans les questions les

plus complexes ou les plus controversées, il avait le don d'exposer avec un minimum de mots et de phrases et l'étudiant consciencieux n'avait aucune peine à fixer dans ses notes l'essentiel de ce qu'il devait retenir.

Il enseigna à la Faculté des Sciences de Paris à partir de 1919 et fut successivement préparateur, Chef de Travaux (1921), Maître de Conférences (1931), Professeur sans chaire (1932) puis titulaire de la chaire de Physiologie végétale où il succéda, en 1937, à Marin Molliard. Il fut aussi professeur à l'École Normale Supérieure de Saint-Cloud.

Raoul Combes assumait en outre les charges de directeur du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau (1937) et de directeur du laboratoire de Biologie de la Station du froid du CNRS (1943) en même temps qu'il prenait la charge de l'Office de la Recherche Scientifique coloniale.

De nombreux prix l'ont récompensé de son œuvre scientifique, émanant de la Société chimique de France, de l'Académie Nationale d'Agriculture, de la Faculté des Sciences de Paris, et de notre Académie.

Il entra à l'Académie des Sciences en 1948. Il fut également membre de l'Académie d'Agriculture de France (1949), et de l'Académie des Sciences coloniales (1953).

Le professeur Raoul Combes a laissé le souvenir d'un chercheur efficace et discret, d'une exemplaire droiture et d'une grande puissance de travail, dont le bon sens et l'équilibre exerçaient un attrait considérable sur son entourage, malgré la sobriété bien connue de ses propos. Il était de ceux qui préfèrent se taire, plutôt que de ne pas exprimer sincèrement leur pensée. Aussi pouvait-on faire parfaitement confiance à sa parole.

Les principaux résultats de son œuvre scientifique demeurent classiques. Pour certains chapitres de la physiologie végétale, c'est à lui seul que l'on doit ce que l'on sait, dans ses seules publications que l'on trouve les documents souhaités, solides et précis. Quant à son œuvre administrative majeure, l'Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer, souhaitons que son avenir soit à la mesure de l'activité et de l'intérêt qui ont marqué ses vingt-cinq premières années.

