

77. Recherches sur les chromatophores III.

Etude des cristaux, rubans et bâtonnets rouges de la carotte

par Werner Straus.

(9. V. 42.)

Dans le précédent mémoire¹⁾, nous avons montré que les sédiments purifiés des chromatophores des carottes et des feuilles d'épinards contiennent une série de grains colorés de plus en plus petits, allant du domaine microscopique au domaine ultramicroscopique. Les grains des carottes, porteurs de carotène, et les grains des feuilles, porteurs de chlorophylle, xanthophylle et de carotène, ont des propriétés chimiques et morphologiques semblables. Quant aux sédiments purifiés des feuilles, les grains verts de différentes grandeurs sont les seuls constituants des sédiments, tandis que les sédiments purifiés des carottes contiennent, à côté de petits grains, des particules rouges plus grandes: les cristaux, rubans et bâtonnets.

On doit se demander quel rapport existe entre ces différents constituants colorés qui composent les sédiments de chromatophores. Il sera utile de résumer brièvement certains faits déjà connus par les travaux des botanistes sur les petits grains des feuilles, constituants des chloroplastes.

Selon *A. Meyer*²⁾ (1883) et *A. F. W. Schimper*³⁾ (1885), les pigments des chloroplastes sont localisés dans des grains minuscules, « grana », dont les dimensions se trouvent à la limite du pouvoir séparateur d'un microscope. Pendant 50 ans, la théorie de *Meyer* et de *Schimper* est restée méconnue. Les chloroplastes ont été considérés comme homogènes et optiquement vides, et les granulations éventuelles comme des produits artificiels. Ces conceptions ne se modifièrent qu'en 1935 et 1936 lors des travaux de *E. Heitz*⁴⁾, *J. Doutré-ligne*⁵⁾, *L. Geitler*⁶⁾ et *A. Wieler*⁷⁾. Les recherches de ces auteurs, spécialement celles de *Heitz* avec des microphotographies des chloroplastes vivants, prouvèrent l'exactitude de la théorie de *Meyer* et *Schimper* sur la structure en grana des plastes. Selon *Heitz*, les grana sont seuls porteurs de pigments dans les chloroplastes et ne se présentent pas sous forme de petits globules, mais de petites plaquettes.

¹⁾ Helv. **25**, 489 (1942).

²⁾ *A. Meyer*, Das Chlorophyllkorn, Leipzig 1883.

³⁾ *A. F. W. Schimper*, Jb. Bot. **16**, 1 (1885).

⁴⁾ *E. Heitz*, Planta **26**, 134 (1936).

⁵⁾ *J. Doutré-ligne*, Proc. Acad. Amst. **38**, 886 (1935).

⁶⁾ *L. Geitler*, Planta **26**, 463 (1936).

⁷⁾ *A. Wieler*, Protoplasma **26**, 295 (1936).

La grandeur des grana varie selon *Heitz* entre 0,3 et 2 μ et serait spécifique pour chaque espèce. Pourtant *Heitz* observe sur *Lithops* et *Micania* que de petits grana se forment à partir des grands et qu'inversément les petits s'aggrègent pour en former de grands. Selon *Heitz*, la grandeur des grana varie aussi dans différents tissus d'une même plante. *Geitler*¹⁾ estime que la grandeur des grana peut diminuer jusqu'au domaine submicroscopique et que, de ce fait, les chloroplastes paraissent souvent homogènes.

Les petits grains verts de différentes grandeurs, que nous avons isolés des feuilles d'épinards, sont très probablement identiques avec ces constituants des chloroplastes décrits par les botanistes. Les chloroplastes eux-mêmes ne sont plus présents dans le sédiment purifié. La plus grande partie d'entre eux a été détruite lors de la préparation des feuilles, tout en laissant sortir les grana. Les chloroplastes intacts se trouvant encore dans le jus d'épinards sont éliminés lors de la centrifugation du jus à 3000 tours/minute qui précède le processus de purification. On peut les trouver dans ce premier sédiment, qui est jeté, sous forme d'une couche verte bien délimitée.

Selon le précédent mémoire, les grains des sédiments des carottes sont apparentés aux grana des sédiments des feuilles. Le présent travail démontrera que les autres constituants des sédiments des carottes: les cristaux et les rubans, sont à considérer comme des structures analogues aux chloroplastes des feuilles, et les bâtonnets rouges comme des formes intermédiaires entre les chromoplastes (cristaux et rubans) et les grana.

Séparation des cristaux, rubans et bâtonnets.

Les carottes que nous avons dû employer en mars et avril pour ce travail constituent une matière première particulièrement défavorable pour l'examen des grands chromatophores. En effet, tandis que les jus de carottes fraîches contiennent beaucoup de cristaux, de rubans et de bâtonnets, ceux des carottes qui ont été conservées plusieurs mois contiennent surtout des grains (grana). On peut le constater aussi bien à l'examen microscopique qu'à la couleur des jus déjà. Les carottes fraîches donnent un jus rouge-orangé, tandis que celui des vieilles carottes est rouge-brun. Le changement de couleur du rouge au brun correspond à la diminution de la grandeur des particules²⁾. Tant que les parties intérieures des carottes étaient encore jaune-clair, nous n'avons employé que l'extérieur (de coloration rouge) pour la préparation du jus. Les parties jaune-clair ne contiennent ni cristaux, ni rubans, ni bâtonnets, mais seulement des grains.

¹⁾ *L. Geitler*, *Planta* **26**, 463 (1936).

²⁾ *Helv.* **25**, 489 (1942).

Comme nous l'avons indiqué¹⁾, une augmentation progressive de l'acidité provoque une floculation par fractions des chromatophores de différentes grandeurs: en ajoutant goutte à goutte de l'acide dilué à une solution de chromatophores, on voit floculer tout d'abord les grands chromatophores (cristaux, rubans et bâtonnets), ensuite les plus gros grains (grana) et enfin les plus petits. Les particules d'une grandeur définie, correspondant à un certain p_H , entraînent des grana plus petits en floculant. Il est relativement aisé d'éliminer, suivant le procédé de séparation décrit¹⁾, les plus grandes particules d'une solution de chromatophores qui contient des particules de différentes grandeurs. Par contre, il est difficile d'écarter, par le même procédé, les plus petites particules qui ont été entraînées avec les grandes. Ainsi il a été assez facile de libérer les grains des cristaux, rubans et bâtonnets¹⁾. Il n'est nullement aisé toutefois de séparer les cristaux, rubans et bâtonnets (c'est-à-dire les plus grands chromatophores) des grains qui s'obstinent à les suivre. Nous entendons par là les grana qui accompagnent les grands chromatophores. Nous ne voudrions cependant pas exclure la possibilité que ces grains soient détachés des grands chromatophores par le traitement qu'ils subissent. (Nous en reparlerons plus loin.)

Pour séparer les cristaux, rubans et bâtonnets des grains qui les accompagnent, il faut répéter souvent la floculation par fractions; le rendement n'est guère abondant. C'est pourquoi nous avons complété la méthode de séparation par un procédé qu'on peut appeler de « dissolution fractionnée ». Il est basé sur l'observation que les cristaux, rubans et bâtonnets, après avoir été floculés à un p_H juste suffisant, peuvent être redissous ensuite partiellement par le traitement à l'eau distillée, tandis que les grains accompagnants restent, pour la plupart, non dissous.

On opère de la façon suivante: Le jus de carottes centrifugé est additionné d'acide acétique dilué jusqu'à diminution de la formation de volutes (début de la floculation). Il est bon de partir d'un jus centrifugé de carottes non encore traité, car avec ce milieu bien tamponné on peut aisément échelonner le degré d'acidité. Après 20 minutes de centrifugation à 3000 tours/minute, le sédiment contient les cristaux, rubans et bâtonnets, mais aussi de nombreux grains. Le liquide surnageant, brun, contenant surtout des grains, est jeté. Le sédiment est alors purifié par lavage et reprécipitation et l'on élimine en même temps encore une certaine quantité de grains par floculation fractionnée. Pour ce faire, on lave le sédiment sur la centrifuge, d'abord avec une solution d'acide acétique à 0,02 %, puis à l'eau distillée, en remuant le sédiment dans le tube à centrifuger avec le liquide, l'écrasant avec une baguette de verre contre la paroi du

¹⁾ Helv. 25, 489 (1942).

tube, et le centrifugeant. Le sédiment ainsi lavé est ensuite transvasé avec une solution ammoniacale à 0,05 % dans un flacon rodé et secoué quelques minutes. La solution ammoniacale de chromatophores est alors centrifugée $\frac{1}{2}$ heure à 3000 tours/minute et le sédiment insignifiant, qui contient encore quelques matières incolores, est jeté. La solution ammoniacale de chromatophores est ensuite acidifiée avec une solution d'acide acétique jusqu'à diminution de la formation de volutes (début de floculation). Le précipité rouge est centrifugé et le liquide brun qui surnage est jeté. Le lavage, la redissolution et la précipitation par fractions sont répétés encore une fois exactement comme ci-dessus. On passe ensuite à une dissolution fractionnée. Pour cela, le sédiment est secoué énergiquement avec de l'eau distillée dans un flacon rodé. Après centrifugation pendant 20 minutes à 3000 tours/minute, le liquide surnageant contient les cristaux, rubans et bâtonnets à l'état concentré. On le constate à la coloration d'un rouge plus intense et à la formation prononcée de volutes. On poursuit la floculation et la dissolution fractionnée avec cette solution, jusqu'à ce que les cristaux, rubans et bâtonnets atteignent la concentration désirée.

On pourrait croire que les plus grands chromatophores sédimentent déjà par centrifugation prolongée à 3000 tours/minute. Nous n'avons pas pu le constater jusqu'ici. Il n'est cependant pas exclu que les cristaux et les rubans particulièrement grands, qui ne se trouvent que dans les jus de carottes fraîches, sédimentent avec le nombre de tours indiqué. Il faudra reprendre cette question lorsqu'il sera possible de se procurer de nouveau des carottes fraîches.

Lors de la floculation des grands chromatophores on peut observer une floculation « faible » et une floculation « forte », particularités d'ordre colloïdal. La floculation faible se fait lorsque le p_H nécessaire est juste atteint, tandis que la floculation forte se produit à une acidité un peu plus élevée. Le précipité de la floculation faible apparaît sous forme de petits flocons ayant la tendance à se redissoudre partiellement s'ils sont traités à l'eau. Le précipité obtenu lors de la floculation forte forme de gros flocons et peut être lavé souvent à l'eau. Nous avons fait précédemment usage de ces propriétés: la dissolution fractionnée a été opérée après une floculation faible, le lavage à l'eau après une coagulation forte. La floculation forte est obtenue dans le précédent exemple par lavage avec une solution d'acide acétique à 0,02 %. La faculté de redissolution dans l'ammoniaque n'est pas influencée par le genre de floculation.

Le fait que nous employons fréquemment des procédés de floculation et de dissolution pour l'isolement des chromatophores nous pousse à examiner de plus près les phénomènes qui sont à la base de ces propriétés. Nous pensons que les facteurs suivants y jouent un rôle: les groupes acides, qui causent la charge négative des chro-

matophores, attirent les molécules polaires de l'eau par suite de leur propre polarité, et cette hydratation est cause de la solubilité colloïdale des porteurs de pigments. En ajoutant de l'acide, on diminue la dissociation des groupes acides; les particules de chromatophores, déchargées, ne peuvent plus relier entre elles les molécules de l'eau au point isoélectrique; il en résulte une floculation. Le traitement à l'eau ne suffit pas, dans le cas des chromatophores plus acides, pour rétablir la charge. Ce n'est que par des alcalis faibles que les groupes acides sont amenés à une nouvelle dissociation: l'hydratation et la solubilité colloïdale sont rétablies. Comme l'augmentation de l'acidité et de la teneur en protides semble aller de pair, les groupes acides qui causent l'hydratation devraient être localisés dans les parties protidiques. Toutefois, la partie lipidique des chromatophores influencera également la solubilité: à l'état déchargé, les molécules hydrophobes des lipides contribueront à l'insolubilité, c'est-à-dire à la floculation. La floculation dite « faible » se produit peut-être par la décharge incomplète lorsque la partie lipidique considérable des grands chromatophores contribue à la floculation.

Teneur en protides, lipides et carotène.

Comme nous l'avons déjà dit, les carottes de mars et d'avril (conservées pendant plusieurs mois) ne donnent qu'un rendement faible de grands chromatophores. Pour pouvoir effectuer la séparation complète d'après le procédé exposé ci-dessus, il aurait fallu préparer 10—20 kg. de carottes, ce qui nous a été impossible pour des raisons techniques. Nous nous sommes donc contenté d'enrichir les cristaux, rubans et bâtonnets; la séparation totale devra être entreprise plus tard avec des carottes fraîches.

En partant de 5 kg. de carottes, nous avons obtenu 2 kg. de matière râpée, dont nous avons tiré environ 1,5 litres de jus. Nous en avons séparé, d'après le procédé décrit, 100 à 200 mg. de substance consistant principalement en cristaux, rubans et bâtonnets, mais qui contenait encore des grains.

Trois expériences ont été effectuées. Dans la première, on a entrepris la séparation des cristaux, rubans et bâtonnets par floculation partielle répétée cinq fois, dans les deux autres, par floculation fractionnée trois fois répétée et une dissolution fractionnée.

Les teneurs en azote, lipides et carotène des fractions obtenues finalement ont été les suivantes:

	N	protides (N × 6,25)	lipides	carotène
1 ^{ère} expérience . .	7,7%	48,1%	44,8%	—
2 ^e „ . .	7,1%	44,4%	46,4%	4,7%
3 ^e „ . .	6,6%	41,2%	—	4,9%

Etant donné le rendement minime, le taux de carotène n'a pas été déterminé lors de la première expérience, non plus que le taux des lipides dans la troisième. La teneur en azote et en lipides a été déterminée selon nos précédentes indications¹⁾. Pour doser le carotène, nous nous sommes servis du photomètre de *Pulfrich*. Nous avons trouvé les coefficients d'extinction suivants (mesurés dans la benzine) pour du carotène recristallisé deux fois dans le benzène-méthanol: $E_{1\text{ cm}}^{1\%}$ avec filtre S 47: 2290; filtre S 45: 2390; filtre S 43: 1890. Le filtre S 47 a été employé de préférence. — La facilité avec laquelle le carotène peut être extrait des sédiments secs de chromatophores est remarquable. L'extraction à la benzine est faite en quelques minutes. — Le taux en carotène des carottes est peut-être diminué pendant la conservation de celles-ci. C'est pourquoi les valeurs trouvées pour le carotène ne doivent être admises qu'avec réserve et devront être comparées avec des résultats d'analyses de carottes fraîches.

Examen morphologique.

En suivant simplement au microscope les modifications morphologiques qui apparaissent lors de la déshydratation, on trouvera des indications intéressantes sur la morphologie des cristaux, rubans et bâtonnets. On laisse sécher une goutte de la solution de chromatophores sur un porte-objet, sous une lamelle. Aux endroits où l'eau s'est évaporée, on peut observer les phénomènes suivants:

1^o Formation de vacuoles: à l'intérieur des cristaux et des rubans, on voit apparaître une ou plusieurs vacuoles. Souvent le cristal a l'air troué par de nombreuses vacuoles. Ou bien, une grosse vacuole, s'étendant parallèlement à un côté, provoque finalement la scission du cristal (fig. 1).

2^o Rayures: les cristaux sont traversés d'une ou plusieurs raies foncées parallèles à un côté (fig. 2). On a souvent l'impression que de nombreuses raies très fines traversent le cristal parallèlement à un côté. Le pouvoir séparateur de notre microscope n'est toutefois pas suffisant pour les reconnaître avec certitude.

3^o Désagrégation: les cristaux et les rubans tombent en fragments. La coupure commence souvent par une fente parallèle à un côté et l'on voit se former ensuite de plus grands fragments aux contours réguliers (fig. 3). Les grands fragments continuent à se désagréger en de plus petits (fig. 4). Parmi ces fragments on trouve aussi des bâtonnets qui ont l'aspect des bâtonnets de chromatophores décrits précédemment. Les figures les plus intéressantes sont celles qui permettent de supposer que les bâtonnets sont disposés parallèlement dans les rubans et les cristaux. C'est ainsi que, par exemple, on voit apparaître dans des longs rubans de chromatophores plusieurs fois

¹⁾ Helv. 25, 179 (1942).

recourbés, des faisceaux de bâtonnets qui présentent les mêmes courbures (fig. 5). On voit aussi saillir quelques bâtonnets de certains fragments qui s'alignent parallèlement les uns aux autres.

4° Granulation: Après dessiccation prolongée les surfaces précédemment lisses des bâtonnets se chiffonnent. Finalement tous les bâtonnets présentent des granulations (fig. 6). On peut voir aussi des cristaux et de plus grands fragments comblés de fines granulations.

5° Apparition de particules plus fortement colorées et réfringentes: on voit apparaître des grains et des bâtonnets qui frappent par leur coloration d'un rouge intense et leur forte réfringence. On les trouve aussi à l'intérieur des cristaux et des rubans, et là parfois en disposition régulière (fig. 7). Ce phénomène pourrait résulter d'une



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

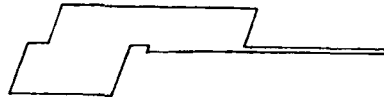


Fig. 4a.



Fig. 4b.

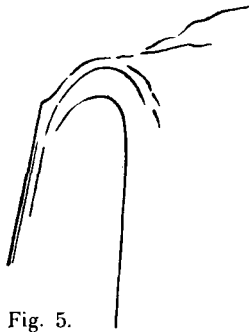


Fig. 5.



Fig. 6.

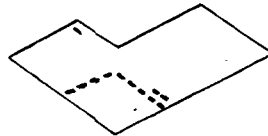


Fig. 7.

Fig. 1: formation de vacuoles; fig. 2: rayures; fig. 3: division d'un petit cristal en fragments réguliers; fig. 4: fragment (fig. 4a) donnant naissance à un bâtonnet (fig. 4b); fig. 5: faisceau de bâtonnets, naissant d'un ruban de chromatophores; fig. 6: granulations; fig. 7: fragment contenant de petits bâtonnets fortement colorés en rouge en disposition régulière.

séparation des phases lipidiques et protidiques, car d'après les observations précédentes, les particules riches en carotène sont également riches en lipides.

Il faut insister sur le fait que les propriétés morphologiques décrites peuvent être observées — quoique beaucoup plus rarement — aussi sur les cristaux, rubans et bâtonnets qui se trouvent à l'état de solution colloïdale. Nous croyons donc que la dessiccation ne fait apparaître que des caractères structuraux existant dans les chromoplastes intacts déjà.

Discussion.

L'opinion très répandue, d'après laquelle les petits cristaux rouges des carottes sont des cristaux de carotène, ne peut pas être maintenue. Lors de la dessiccation, on peut observer au microscope la désagrégation en fragments des cristaux et des rubans rouges. Parmi les fragments, on trouve des bâtonnets qui ne se distinguent pas des bâtonnets décrits précédemment¹⁾. Les formes des fragments provenant de la désagrégation des cristaux et des rubans permettent de supposer que les bâtonnets sont contenus sous forme de fibrilles parallèles dans les cristaux et dans les rubans intacts. Lorsqu'on poursuit l'assèchement de la substance, on voit apparaître des granulations dans tous les bâtonnets. Nous croyons que les grains qui apparaissent dans les bâtonnets sont apparentés ou identiques aux grana.

Par les travaux d'autres auteurs, on connaît des constituants des cellules dont la morphologie rappelle beaucoup la structure esquissée pour les chromoplastes des carottes. Il nous paraît intéressant de comparer les chromoplastes avec ces structures cellulaires, en particulier avec les chloroplastes.

D'après *B. Hubert*²⁾, les chloroplastes sont formés de couches superposées consistant en lamelles alternantes de protides et de lipides. Se basant sur des études de polarisation optique, *W. Menke*³⁾ confirme la structure lamellaire et peut même observer directement au microscope la décomposition par couches, pour certains chloroplastes⁴⁾. *Menke* considère l'apparition des grana comme due à une distribution non homogène de certains constituants à l'intérieur des lamelles⁵⁾. D'après *A. Frey-Wyssling*⁶⁾ la structure en couches est propre aux grana eux-mêmes, qui sont disposés, eux aussi, en couches superposées.

¹⁾ Helv. **25**, 179 (1942).

²⁾ *B. Hubert*, Rec. Trav. Bot. Néerl. **32**, 323 (1935).

³⁾ *W. Menke*, Koll. Z. **85**, 256 (1938).

⁴⁾ *W. Menke, E. Koydl*, Naturw. **27**, 29 (1939).

⁵⁾ *W. Menke*, Naturw. **28**, 158 (1940).

⁶⁾ *A. Frey-Wyssling*, Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate, Protoplasma Monogr. **15** (1938).

Nous résumons ci-après les propriétés morphologiques jusqu'ici connues qui sont communes aux cristaux et aux rubans des carottes ainsi qu'aux chloroplastes :

1^o Grana: Les grana des chloroplastes ont été décrits par les auteurs mentionnés dans l'introduction. — On peut également provoquer des fines granulations dans les cristaux, rubans et bâtonnets des carottes. On peut supposer qu'il s'agit là d'une structure déjà préformée dans les chromoplastes intacts.

2^o Rayures: Les chloroplastes peuvent présenter des rayures. *Heitz*¹⁾ explique ce phénomène par le renversement en série des plaquettes de grana qui, vue de côté, ont l'apparence de raies. — Il est probable que les raies des chromoplastes décrites ci-dessus aient la même origine que les raies des chloroplastes.

3^o Apparition de grains plus colorés et réfringents: Dans les chloroplastes il se produit facilement des changements de nature encore inconnue qui font apparaître plus distinctement les grana: les grains acquièrent une forte réfringence et une coloration d'un vert intense (*Heitz*¹⁾). Nous avons décrit plus haut des phénomènes analogues pour les cristaux et les rubans des carottes.

4^o Formation de couches: On peut vérifier dans certains cas au microscope la structure lamellaire des chloroplastes par la formation de couches (*Menke*²⁾³⁾). Les cristaux et les rubans des carottes peuvent également être considérés comme lamelles. Les couches des chloroplastes ne sont pas stables, elles se désagrègent facilement en grana. Par contre, l'adhésion des cristaux et des rubans des carottes est plus forte: leur désagrégation ne se produit qu'à la suite d'une intervention plus énergique, par exemple de la dessiccation. Comme stade intermédiaire de la désagrégation on observe des structures fibrillaires, les bâtonnets des chromatophores. Mais là aussi, l'analogie avec les chloroplastes ne semble pas manquer: dans les chloroplastes également les grana s'agrègent facilement en bâtonnets (*Doutreligne*⁴⁾).

Citons encore ici une particularité des chromatophores qui est en rapport avec leur structure. D'après *E. Küster*⁵⁾, les chloroplastes présentent le phénomène de la formation de fibres (« Fadenziehen »). On pourra faire la même observation dans les solutions colloïdales des cristaux et des bâtonnets. Lorsque les solutions sont vieilles, il se forme souvent une coagulation spontanée de la matière colorée dont on peut tirer des fils rouges d'une longueur étonnante.

1) *E. Heitz*, *Planta* **26**, 134 (1936).

2) *W. Menke*, *E. Koydl*, *Naturw.* **27**, 29 (1939).

3) *W. Menke*, *Naturw.* **28**, 158 (1940).

4) *J. Doutreligne*, *Proc. Acad. Amst.* **38**, 886 (1935).

5) *E. Küster*, *Ber. dtsch. bot. Ges.* **53**, 834 (1935).

Des structures semblables à celles que *Frey-Wyssling*, *Menke* et *Hubert* reconnaissent pour les chloroplastes, existent d'après *W. J. Schmidt*¹⁾ dans la myéline des fibres nerveuses et dans les articles externes des bâtonnets des cellules visuelles. D'après *Schmidt*, ces structures cellulaires se composeraient de lamelles de protides alternant avec de doubles couches de molécules de lipides. La structure des articles externes des bâtonnets de la rétine paraît ici particulièrement intéressante, puisque ce sont eux qui renferment le pourpre visuel. D'après *Schmidt* le pourpre visuel est disposé de façon régulière à l'intérieur des lamelles de protides: ses molécules sont placées perpendiculairement aux molécules de protides et orientées dans le même sens que les molécules de lipides dans les couches lipidiques. Nous constatons ici une nouvelle analogie entre le pourpre visuel et les chromatophores des carottes dans le fait que le pigment se trouve disposé de façon régulière dans une formation par couches composée de protides et de lipides. Nous avons déjà cité une autre analogie: la concordance des points isoélectriques²⁾.

Dans le précédent résumé nous avons indiqué des ressemblances entre les chromatophores des carottes et les inclusions des cellules atteintes de virose. Cette comparaison peut être complétée maintenant par deux particularités de ces inclusions. Les mêmes raies et vacuoles décrites plus haut pour les chloroplastes des carottes caractérisent aussi les inclusions des cellules atteintes de virose³⁾. Ainsi les corpuscules dits « cristallisés » des cellules atteintes de virose sont appelés corpuscules rayés et les corpuscules X corpuscules vacuolisés. Nous avons comparé les cristaux et les rubans rouges des carottes aux corpuscules cristallisés (rayés) et les bâtonnets rouges des carottes aux corpuscules X (vacuolisés). Il est plus exact de comparer les corpuscules X aux grands fragments qui se forment lors de la désagrégation des cristaux et des rubans des carottes et qui contiennent souvent des vacuoles; les bâtonnets sont trop minces pour former des vacuoles. Citons encore ici un travail de *G. A. Kausche* et *H. Ruska*⁴⁾. Ces auteurs découvrent que les molécules du virus de la mosaïque du tabac sont localisées dans les grana des feuilles contaminées et que cette substance chloroplastique isolée se révèle comme très active à l'épreuve biologique. Les auteurs supposent en conséquence une parenté chimique entre les fractions protidiques des virus et des grana.

1) *W. J. Schmidt*, Die Doppelbrechung von Karyoplasma, Zytoplasma und Metaplasma, Protopl. Monogr. 11 (1937).

2) *Helv.* **25**, 179 (1942).

3) *Methoden der Virusforschung*, bearbeitet von *H. da Rocha-Lima*, *J. Reiss*, *K. Silberschmidt*, Handbch. d. biol. Arb. Meth. Abt. XII, Teil 2, II (1939).

4) *G. A. Kausche*, *H. Ruska*, *Naturw.* **28**, 303 (1940).

On peut se demander si les ressemblances morphologiques mentionnées entre les différents constituants des cellules ne sont pas davantage que l'expression d'un principe morphologique semblable. Si, comme nous le pensons, tel est le cas, nous devrions trouver encore d'autres concordances, en particulier dans la composition chimique. Une comparaison des propriétés chimiques n'a été jusqu'ici possible qu'entre les chromoplastes des carottes et les chloroplastes des feuilles. D'après *Menke*¹⁾ la teneur en protides des chloroplastes est de 45 % et la teneur en lipides de 30—39 %. Nous avons trouvé ci-dessus pour les fractions riches en cristaux, rubans et bâtonnets des carottes des teneurs en protides et en lipides d'environ 40—45 % chacune. Les valeurs des chloroplastes et des chromoplastes sont donc du même ordre de grandeur.

Reprenant maintenant la question posée dans l'introduction, concernant le rapport des chromatophores de différentes grandeurs, la réponse à formuler pourrait être très simple: les petits chromatophores sont les constituants des grands et tous les grands chromatophores (chloroplastes et chromoplastes) ainsi que tous les petits chromatophores (grana) sont analogues entre eux au point de vue chimique et morphologique. Nous n'avons cependant nullement l'intention de chercher une interprétation simpliste d'un problème qui peut être très compliqué. Pour avoir une vue d'ensemble du problème, il est nécessaire d'examiner les rapports des chromatophores avec le chondriome. On appelle chondriome une structure cellulaire de caractère lipido-protidique qu'un examen histochimique spécial révèle dans la plupart des cellules animales et végétales. Les formes propres au chondriome (chondriosomes ou plastosomes) forment des grains (mitochondries), des petits bâtonnets et des longs filaments souvent onduleux (chondriocontes). Ces diverses formes peuvent passer de l'une à l'autre: Le grain peut s'allonger en bâtonnet, puis en filament et le filament peut à son tour se dissocier en grains²⁾. Les chondriosomes ne sont pas issus de la cellule, mais se multiplient par division des formes préexistant dans les toutes jeunes cellules. *A. Guillermond*²⁾ a démontré que les chloroplastes et les chromoplastes peuvent se développer à partir des chondriosomes. La différenciation des chloroplastes à partir des chondriosomes est réversible: les chloroplastes peuvent se reformer de nouveau en chondriosomes (grains et bâtonnets)²⁾. Selon *Guillermond*, il y a lieu de distinguer parmi les chondriosomes ceux qui sont capables de se transformer en chloroplastes et en chromoplastes et d'autres qui ne le sont pas. Toutefois, ces deux catégories de chondriosomes ne diffèrent pas dans leurs propriétés

¹⁾ *W. Menke*, Z. physiol. Ch. **263**, 100 (1940).

²⁾ *A. Guillermond*, *G. Mangenot*, *L. Plantefol*, Traité de Cytologie Végétale, Paris 1933.

histochimiques et morphologiques, mais seulement dans leur développement.

Les constituants cellulaires colorés que nous avons isolés appartiennent sans doute au chondriome. La question soulevée ci-dessus quant au rapport entre les grands et les petits chromatophores de nos sédiments peut être maintenant exprimée de la manière suivante: quel rapport existe-t-il entre les chondriosomes donnant naissance (d'après *Guillermond*) aux chloroplastes, et les grana, constituants des chloroplastes eux-mêmes. Les recherches de *Ph. Joyet-Lavergne*¹⁾ apportent une précieuse contribution à ce problème. Cet auteur a établi que le chondriome de toutes les cellules végétales et animales examinées possède une propriété commune: Tous les chondriosomes donnent une réaction positive de *Carr* et *Price* (coloration en bleu avec le trichlorure d'antimoine dans le chloroforme), qui est la réaction caractéristique des carotinoïdes et de la vitamine A. *Ph. Joyet-Lavergne* croit donc se trouver en présence d'un phénomène d'ordre général, d'après lequel les carotinoïdes ou la vitamine A seraient des constituants caractéristiques de tous les chondriosomes — la vitamine A constituant des chondriosomes animaux et le carotène des chondriosomes végétaux. (Il admet du reste que la transformation du carotène en vitamine A se fait dans les chondriosomes.) *Joyet-Lavergne* poursuit au moyen de la réaction de *Carr* et *Price* le développement des chondriosomes en chloroplastes. Comme il retrouve à tous les stades du développement la coloration en bleu d'éléments granuleux, il suppose que le stade mitochondrial existe encore dans les chloroplastes. La question concernant le rapport des mitochondries et des grana que nous avons posée ci-dessus se résoudrait d'après *Joyet-Lavergne* dans le sens d'une étroite parenté.

Etant donné qu'il est dorénavant possible de séparer et de purifier les chromatophores, les problèmes posés ci-dessus pourront être examinés au moyen des méthodes chimiques. Nous ne voudrions pas encore tirer des conclusions des analyses chimiques communiquées précédemment (dosage de protides et de lipides), ces analyses n'ayant qu'un caractère préliminaire. Nous ne savons pas encore quel degré de pureté peut être obtenu par notre méthode. Les analyses chimiques n'auront toute leur valeur que lorsque l'homogénéité des fractions aura été établie, éventuellement à l'aide de l'électrophorèse ou par ultra-centrifugation.

Les observations faites par *R. W. G. Wyckoff*²⁾ à l'occasion de l'isolement des virus donnent une indication sur l'homogénéité des macromolécules colorées qui accompagnent les virus. D'après cet auteur, toutes les macromolécules obtenues par ultracentrifugation à

¹⁾ *Ph. Joyet-Lavergne*, C. r. **200**, 346 (1935); **201**, 1042 (1935).

²⁾ *R. W. G. Wyckoff*, *Ergebn. Enzymforschung* **8**, 11 (1939).

partir des jus de plantes sont colorées en vert ou jaune et possèdent un haut degré d'homogénéité moléculaire. Et il est particulièrement intéressant que, selon *Wyckoff*, ces molécules colorées fournissent souvent des produits de décomposition homogènes. Ceci semble se rapporter aux grana de différentes grandeurs.

Etant donné que les chondriosomes sont répartis d'une façon générale dans toutes les cellules et qu'ils contiennent toujours des carotinoïdes (*Joyet-Lavergne*), il est probable qu'on puisse isoler des chromatophores des cellules animales par les mêmes méthodes que des cellules végétales.

RÉSUMÉ.

1° Un procédé de séparation des cristaux, rubans et bâtonnets rouges des carottes est décrit.

2° La teneur en lipides et en protides des fractions riches en cristaux, rubans et bâtonnets est trouvée de 40—45 % pour les lipides comme pour les protides.

3° Les cristaux et rubans rouges des carottes peuvent se désagréger d'une manière caractéristique lors de la déshydratation: Ils tombent en fragments. Parmi ces fragments, on trouve des bâtonnets qui présentent le même aspect que les bâtonnets de chromatophores décrits précédemment. Après dessiccation prolongée, une granulation apparaît dans tous les bâtonnets. Lors de la déshydratation, les cristaux et les rubans peuvent donner lieu à la formation de raies et de vacuoles.

4° Etant donné leurs propriétés morphologiques et chimiques analogues, les cristaux et les rubans des carottes peuvent être rapprochés des chloroplastes.

5° Les rapports des différents chromatophores entre eux-mêmes et avec d'autres structures cellulaires sont discutés.

Genève, Institut de Botanique de l'Université.
Laboratoire de Chimie et de Microbiologie.
