La forme de la plante : quelques facteurs chimiques de sa genèse et de son déterminisme

Autor(en): **Schopfer, W.-H.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **118 (1937)**

PDF erstellt am: **27.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-90414

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

La forme de la plante

Quelques facteurs chimiques de sa genèse et de son déterminisme

Par

W.-H. Schopfer (Berne)

Institut botanique

> Les raisons qui, étant vues de loin, paraissent borner notre vue, mais quand on y est arrivé, on commence à voir encore au delà.
>
> *Pascal.*

Le biologiste inspiré par Claude Bernard, cherchant à mettre en évidence les phénomènes de la vie, communs aux animaux et aux plantes n'est en aucune partie aussi embarrassé que lorsqu'il s'agit de manifestations morphologiques ou morphogénétiques.

Personne ne met en doute l'identité des phénomènes physiologiques fondamentaux de la vie cellulaire dans les deux règnes „le foie fait du sucre comme le fruit, la levure s'endort comme l'homme sous l'influence de vapeurs éthérées" (P. Bert). Mais, lorsqu'il s'agit d'une question de forme, les divergences apparentes s'imposent à l'esprit et l'on perd parfois de vue cette réconfortante certitude d'une unité de la vie dans les deux règnes; il semble que l'unité physiologique fondamentale est masquée par la diversité des morphologies.

En négligeant les différences d'ordre purement quantitatif (sensibilité, mouvement), on arrive à ramener les caractères généraux des deux règnes à quelques données fondamentales: le végétal, pourvu de chlorophylle, est doué d'un extraordinaire pouvoir de synthèse, qui manque à l'animal, l'autotrophie du premier s'opposant à l'hétérotrophie du second. Au niveau de la cellule, la

membrane de cellulose, dont la presque totalité des cellules végétales sont pourvues, impose à la plante une rigidité à laquelle l'animal échappe.

Du point de vue du développement, bien que la plante conserve d'une manière stricte sa forme spécifique, une labilité se manifeste qui parfois étonne. Dès la formation de l'embryon dans la graine, une polarité tige-racine se manifeste. Malgré la présence de tissus non différenciés, de cellules à caractère embryonnaire, les points végétatifs des feuilles et des racines secondaires sont déjà formés et visibles. En dépit de ceci et jusque très tard dans leur développement, beaucoup de plantes conservent la propriété de dédifférencier leurs tissus et de former — dans la nature — jusque sur les rameaux les plus élevés et les pétioles foliaires les plus éloignés du pôle inférieure de la plante, des racines caractéristiques. Sur l'axe hypocotylé et sur la racine, peuvent apparaître des bourgeons qui, s'ils n'arrivent pas à un complet développement, n'en sont pas moins une preuve de cette labilité, de cette pluripotentialité des tissus apparemment différenciés, ou, si l'on veut, de cette étonnante persistance de vitalité des cellules embryonnaires qui durant toute la vie, peuvent manifester leur activité. Qu'il s'agisse d'une dédifférenciation de tissus différenciés ou d'une persistance d'ilôts de cellules embryonnaires, le résultat est le même. Le pouvoir de régénération de certains végétaux confirme cette impression.

La localisation en des points déterminés des zônes d'accroissement (points végétatifs terminaux, cambium) confère encore à la morphogenèse végétale un caractère bien particulier.

L'absence d'un milieu intérieur circulant autonome, susceptible d'une régulation aussi précise que c'est le cas pour l'animal (constitution chimique et concentration moléculaire), la difficulté que l'on éprouve à produire dans une plante des réactions sérologiques spécifiques (Gäumann) contribue à donner l'impression, en réalité fausse, d'un manque de personnalité physiologique de la plante. On peut à bon droit s'étonner, lorsqu'on envisage le problème superficiellement, que malgré ces caractères purement négatifs, la spécificité de la forme soit conservée avec une telle rigueur.

Ces quelques données suffisent et constituent les bases du problème que je me propose de discuter ici.

Le phénomène hormonal

C'est un fait aujourd'hui classique que la cellule végétale, et par là la plante tout entière, peut échapper à la servitude imposée par sa membrane de cellulose.

Des substances présentes dans tout le règne végétal, formées même par les microorganismes, surtout dans les organes jeunes et les points végétatifs, sont là, qui vont modifier la plasticité de la membrane, et permettre, sous l'influence de la turgescence, une modification de la forme, un allongement de la cellule.

Les substances en question: auxine *a* et *b*, hétérauxine (acide β-indolylacétique, obtenu par synthèse), ainsi qu'un certain nombre de dérivés et de produits de substitution, sont capables, à l'état de trace, d'intervenir ici (Went); leur constitution chimique est connue (Kögl).

L'expérience classique de la courbure de la coléoptile d'avoine (Went), qui peut être reproduite avec d'autres plantes, et repose sur une action asymétrique de la substance active et par conséquent sur un allongement asymétrique de la coléoptile conduisant à une courbure, permet de se rendre compte de l'extraordinaire activité du produit en question: $^1/_{50.000.000}$ de mg provoque déjà, dans des conditions expérimentales définies, une courbure de 10°.

Cette dose constitue l'unité biologique utilisée partout aujourd'hui. Ces substances sont non seulement synthétisées par les points végétatifs (ou activées dans ceux-ci), mais se retrouvent dans le bois, dans les milieux de culture de certains champignons, de bactéries, dans l'urine. De l'extrémité de la coléoptile, la substance circule dans le sens basipète et exerce sur son passage son action spécifique. Une nouvelle explication se fait jour (Pohl): la substance serait simplement activée dans les pointes de coléoptile; elle se trouverait en réserve dans la graine, et, après son transport acropète dans les extrémités, subirait la transformation qui la rendrait active.

On admet (Bonner) que la modification de plasticité de la membrane repose sur une action de la substance sur les points de jonction des micelles constituant le revêtement de cellulose. Si l'on se rappelle que ces substances interviennent non seulement dans l'allongement de la membrane et la croissance, mais dans certains tropismes, que, circulant en direction basipète, elles inhibent le développement complet des bourgeons placés immédiatement au-

dessous des extrémités de rameaux, qu'elles conditionnent la longueur relative des pétioles foliaires, on admettra que la morphogenèse de la plante et le déterminisme de sa structure apparaissent, dans leur causalité, d'une manière singulièrement plus claire.

On serait presque tenté d'envisager le problème du point de vue strictement chimique et d'oublier le substrat sur lequel une action s'exerce. L'hétérauxine agit en accélérant l'allongement de la tige; utilisée aux mêmes concentrations, elle inhibe celui de la racine; les réactions des substrats sont donc spécifiques; cela apparaît encore plus nettement lorsqu'on observe (Geiger) qu'à une dilution extrême ($2{,}86.10^{-11}$), l'hétérauxine agit réellement d'une manière positive sur la racine coupée de maïs en milieu de culture liquide et en favorisant nettement l'allongement.

On voit donc que le problème n'est pas simplement d'ordre physico-chimique, mais que les potentialités et les réceptivités du substrat, données et définies, participent au déterminisme des réactions.

Une telle substance peut, sans contestations, être qualifiée d'hormone: elle agit d'une manière spécifique sur une structure, sur une forme. Initialement, elle est produite à l'intérieur de l'organisme sur lequel elle doit agir.

L'accroissement du végétal en épaisseur est l'un des phénomènes grâce auxquels le caractère particulier de la morphogenèse végétale est le mieux mis en évidence. Cet accroissement, dont le mécanisme, nous est bien connu depuis les travaux de Jost et de Jaccard, s'effectue pendant une durée indéterminée, centaines, voir milliers d'années. Il repose sur l'activité de quelques couches de cellules, le cambium, gardant indéfiniment son caractère embryonnaire. La raison de la périodicité de l'activité de cambium qui s'exprime par les couches annuelles est pendant longtemps restée obscure. Le fait qu'elle est calquée sur le rythme des saisons n'est pas une explication suffisante et ne nous explique en rien le mécanisme intime du phénomène.

On sait que le grand développement du bois à cellules larges coïncide avec le printemps, c. à d. avec l'épanouissement des bourgeons. Il existe, mise en évidence depuis longtemps, une relation de causalité, entre les deux phénomènes. Or, on découvre que la quantité d'hormone est plus grande à l'extrémité du rameau qu'à sa base

(comme c'est le cas pour la coléoptile d'avoine), qu'elle diminue au cours de l'année (Avery, Zimmermann, Söding) que la formation du bois au printemps est surtout active immédiatement sous le bourgeon et que de là, comme il est normal de l'attendre, elle va diminuant en direction basipète (Avery). On peut donc admettre que la relation entre les deux phénomènes est basée sur un courant matériel, qui correspond au stimulant depuis longtemps admis par la physiologie classique. Entre la production d'hormone au sommet du rameau et l'activité du cambium, la relation qui existe doit avoir une base chimique.

Nous en avons une preuve (Snow), lorsque, chez une jeune plantule de *Pisum* nous sectionnons une partie de la tige, interrompant ainsi le courant basipète partant de la feuille: lorsque la partie de la tige, séparée longitudinalement, reste en contact avec le sommet, on peut y observer une activité cambiale normale; lorsqu'elle est séparée du sommet, en contact avec la base, les cellules du cambium ne se divisent plus; si, par une expérience croisée on réunit la partie inférieure de la plantule de *Pisum,* à activité ralentie, avec la partie supérieure d'autre espèce, le cambium de la première, réuni artificiellement avec le sommet de la seconde, riche en hormone, se divise de nouveau normalement. Si, enfin, on se sert de solutions pures d'hormones, on peut encore déclancher les divisions après les avoir interrompues.

Il s'agit là de divisions cellulaires et non plus d'allongement de la cellule. Peut-on admettre que la même substance dont l'action spécifique sur la plasticité de la membrane est connue, soit en même temps capable d'accélérer la division des cellules?

Depuis longtemps, on parle de substances, d'hormones conditionnant les divisions cellulaires (Haberlandt). De nombreuses expériences ont montré que diverses substances étaient capables de déclancher des divisions cellulaires dans des tissus anormaux et pouvaient, par exemple, conduire à la formation de cals. Laibach crut pouvoir parler de méristines, substances qui auraient une action spécifique sur les divisions cellulaires des méristèmes, par conséquent différentes des auxines dans leur action. Il faut momentanément renoncer à ce concept du fait que l'hétérauxine pure, et non seulement une auxine impure ou suspecte de contenir des impuretés, peut être rendue responsable des divisions cellulaires observées. Les substances spécifiques de la division cellulaire ne sont donc pas connues.

Il faut cependant remarquer que lorsque l'hétérauxine agit artificiellement c'est à des doses de beaucoup supérieures à celles qui sont présentes dans la nature. Lorsque Söding injecte de l'hétérauxine dans le cambium d'arbres pour en observer les effets, c'est également à forte concentration; il trouve effectivement que dans les régions profondes, la formation du bois est accélérée.

En ce qui concerne la division cellulaire, nous nous trouvons donc en présence des faits suivants. Des substances diverses peuvent déclancher la division cellulaire et conduire à la formation de tissus anormaux, cals; l'hétérauxine se trouve parmi ces substances; son action s'exerce particulièrement sur certains tissus, parenchyme, p. ex.; les méristèmes primaires ne semblent pas spécialement sensibles. Il s'agit de déclanchements artificiels avec de l'hétérauxine introduite dans la plante.

C'est la croissance en épaisseur secondaire *normale* qui nous intéresse particulièrement. Constatant le parallélisme qui existe entre l'éclosion du bourgeon, la formation d'une hormone agissant comme l'auxine et le déclanchement de l'activité secondaire du cambium, d'une part, et d'autre part, les phénomènes produits, sous l'action « artificielle » de l'hétérauxine, nous sommes en droit de supposer que cette hormone intervient dans l'activité du cambium, mais, en aucun cas, nous n'avons la preuve qu'il s'agisse d'une action primaire: nous devons bien plutôt croire qu'elle agit comme une manière d'excitant (Söding), déclanchant la chaîne de réactions liée à la division cellulaire. La division cellulaire ne comprend pas seulement une production de cellules, mais aussi une augmentation de la masse de matière vivante et l'on est en droit de supposer que plusieurs substances, hormones, vitamines, interviennent ici.

Remarquons encore que dans la chaîne de causes à effet réunissant les deux phénomènes — épanouissement du bourgeon, formation d'hormone, activité du cambium — un anneau nous paraît plus visible; le problème est loin d'être résolu; il est simplement déplacé; il reste à expliquer la causalité du phénomène: production d'hormone qui devient cause immédiate.

Nous parlions de la faculté de la plante de former naturellement des racines, sur le parcours ou à l'extrémité de la tige; nous y voyons une preuve de la labilité du végétal. Les hormones dont nous venons de décrire quelques caractères entrent de nouveau en jeu.

Une plante intacte fournit les mêmes résultats qu'une bouture traitée; en appliquant sur la tige non lésée d'un *Coleus* une pâte contenant l'hormone ou simplement en badigeonnant la surface de la tige avec une solution d'hormone, on observe la formation de racines adventives (LAIBACH). Sur la coupe, on peut s'assurer de leur formation endogène, à partir du cylindre central. Si la pâte est appliquée sur la nervure centrale d'une feuille l'hormone absorbée circule et la genèse des racines est déclanchée un peu plus bas, sur le pétiole foliaire ou sur la tige.

On a montré qu'une bouture ne forme normalement des racines que lorsqu'un bourgeon foliaire ou une feuille est présente; si ce n'est pas le cas, l'apparition des racines est ralentie ou complètement inhibée. La feuille normale, présente à l'extrémité de la bouture, peut être remplacée par une feuille greffée ou mieux encore, par une application d'hormone (hétérauxine) au pôle supérieur de la bouture. C'est bien la preuve que la feuille produit des substances rhizogènes, capables, à faible dose, de déclancher la formation des racines; par un traitement approprié — injection dans les tissus de diverses substances: acide β indolylacétique, acide naphtalenacétique, acide indolylbutyrique — on peut stimuler également la formation des racines (ZIMMERMANN et WILCOXON); plus simplement, en ajoutant au sol une solution d'acide β-indolylacétique ou une substance analogue, on voit apparaître des racines en quantité sur les tiges de *Nicotiana* et de *Solanum Lycopersicum* (HITCHCOCK et ZIMMERMANN). Les premières recherches approfondies exécutées dans ce domaine (BOUILLENNE) avaient amené leurs auteurs à conclure à l'existence de substances rhizogènes spécifiques (rhizocaline). Cette spécificité n'est pas démontrée; il semble bien plutôt que l'hétérauxine, et la «rhizocaline», substance formatrice de racines, soient identiques (THIMANN).

Si réellement des substances rhizogènes spécifiques doivent exister, il faut admettre que leur action peut être substituée par celle d'une auxine, dont on sait qu'elle se forme à l'extrémité des axes et dans les feuilles.

Il ne s'agit d'ailleurs pas d'une action spécifique d'une substance déterminée: un nombre appréciable de composés sont capables de déclancher la genèse des racines.

La question — grosse d'importance — se pose de savoir de quelle manière agit l'hormone rhizogène, si son intervention est primaire.

Les auxines agissent d'une manière spécifique sur la plasticité des membranes. Le phénomène est ici infiniment plus complexe: il s'agit d'une formation de cellules, d'une augmentation de l'assimilation, de la formation d'un organe, de la naissance d'une organisation complexe avec corrélation entre les diverses parties. Peut-on attribuer tout ceci à l'action d'une substance? Il nous semble plus logique et prudent d'admettre que l'hormone en question ici produit une espèce d'excitation, plus exactement qu'elle constitue le premier élément d'une chaîne complexe de réactions, dont le détail nous échappe complètement, que son rôle est de déclancher et non de former. L'observation que des substances banales telles que l'oxyde de carbone, l'éthylène (qui est libéré par un grand nombre de fruits), l'acétylène et le propylène sont capables de produire une rhizogenèse intense chez *Tagetes* confirme cette supposition; il est difficile de leur attribuer une action spécifique; mais on peut sans difficulté admettre qu'elles agissent sur l'hormone rhizogène et sur la chaîne de réactions qui constitue la rhizogenèse.

En envisageant, non plus les aspects chimiques mais morphologiques du problème, on en vient également à se demander s'il s'agit de la *naissance* d'une racine qui peut, sous l'influence de l'hormone, se former n'importe où sur la tige ou bien si nous avons affaire à un phénomène localisé, ne pouvant se manifester qu'en des endroits déterminés? En d'autres termes, chaque cellule possède-t-elle, quelle que soit sa situation le long de la tige les potentialités rhizogènes, ou bien cette propriété est-elle localisée dans des cellules ou des groupes de cellules déterminés, fonctionnant comme point végétatif prédéterminé présent en quelqu'endroit de la tige?

Remarquons tout d'abord que les expériences de formation des racines ne réussissent pas avec toutes les plantes; les meilleurs résultats sont obtenus avec des végétaux qui, naturellement, possèdent déjà la tendance de produire des racines adventives: *Coleus, Acalypha* p. ex., D'autre part, les concentrations d'hormones nécessaires à produire les racines sont de beaucoup supérieures à celles présentes dans la nature. Nous n'avons, sommes toutes, aucune preuve définitive qu'il s'agisse bien d'un véritable déclanchement de la genèse d'une racine à partir de cellules indifférenciées, possédant, où qu'elles se trouvent, le pouvoir de conduire à la formation des racines, à l'organisation des tissus. Jost relate une expérience par laquelle

il montre que chez *Lupinus,* on peut dans le péricycle, dans la région des tubes criblés, induire des divisions cellulaires avec l'hormone; cependant lorsque les parties rhizogènes situées devant les vaisseaux sont enlevées, il n'y a pas formation de racines. La division cellulaire, induite par l'hormone, ne peut donc pas, dans tous les cas conduire à la rhizogenèse; la présence d'un tissu déterminé est nécessaire.

Sur la base de ces expériences, il semble, en conséquence, préférable d'admettre, 1° que l'hormone agit comme une manière d'excitant en déclanchant l'un des actes du processus complexe de la formation des racines. 2° que cette action s'exerce en des endroits déterminés sur les cellules ou des groupes de cellules particuliers, plus sensibles à l'action de l'excitant chimique et qui n'attendent que ce dernier pour épanouir leurs potentialités. Si tel est réellement le cas, l'expérience, tout en restant intéressante, perd le caractère singulier qu'on a voulu lui conférer au début. On se trouve à nouveau devant ce caractère donné de *labilité* qui serait à la base des phénomènes observés et rendrait les expériences possibles. Nous tirerons plus loin quelques conclusions générales de ces faits.

Le phénomène vitaminique

Lorsque nous parlons de la forme d'un individu végétal, nous pensons avant tout au cas idéal de la plante verte, autotrophe, capable d'effectuer à partir des éléments, la synthèse de tous ses constituants chimiques, même les plus complexes. Or, nous savons, et c'est là l'intérêt de la physiologie végétale, que dans un grand nombre de cas ces facultés de synthèse sont perdues; au végétal autotrophe, on oppose brutalement l'hétérotrophe, celui à qui, à l'instar de l'animal, on doit offrir des composés préformés, déjà synthétisés.

Nous quittons pour un instant le problème de la forme et analysons cette nouvelle question qui va nous ouvrir d'autres voies.

Un microorganisme (champignon, du groupe des Mucorinées), *Phycomyces Blakesleeanus,* qui ne se trouve que rarement dans la nature et dans ce cas sur des substances organiques, va nous servir de point de départ.

Cultivé sur un milieu rigoureusement synthétique, c'est-à-dire constitué par des substances pures, chimiquement définies, il ne se

développe pas. La spore-germe forme un court boyau; un flocon submergé produit par l'enchevêtrement des boyaux de germination, peut prendre naissance; mais tout s'arrête là, le thalle aérien ne se forme pas. Il semble qu'il manque quelque chose, nous dirions presque un excitant, un stimulant, dont l'absence paralyse tout développement. Sur un milieu naturel, beaucoup plus riche que l'artificiel, la croissance est normale et l'on obtient, dans les conditions de nos expériences, environ 100 mg de matière vivante sèche.

Si avec quelques centaines de millions de spores on fait un extrait (ce nombre est beaucoup plus grand que celui des germes normalement inoculés dans un milieu) que l'on ajoute à un milieu inactif, le microorganisme croît presque normalement. Il ne s'agit donc pas d'un manque absolu, total d'une substance nécessaire à la croissance; celle-ci doit être présente dans chaque spore, mais en quantité insuffisante; elle peut tout au plus assurer la germination d'une spore; seul l'extrait de plusieurs millions de germes fournit en quantité suffisante la „substance indispensable" à la germination et à la croissance des 100,000 germes inoculés dans le milieu, leur permettant de franchir le stade critique et de conduire à la formation d'un thalle normal. S'agit-il vraiment d'une substance définie?

Des recherches approfondies dans le détail desquelles je ne puis entrer, ont conduit à cette conclusion que le phénomène a réellement une base matérielle et que la ou les substances nécessaires ici étaient répandues dans le règne végétal (germe de blé, racines, feuilles, pollen, tissus divers) ainsi que dans le règne animal. En dernière analyse, nous tombons sur une substance cristallisée, la seule dont on ait jusqu'à maintenant pu montrer le rôle dans ce phénomène: une vitamine, la vitamine Bl (aneurine) dont on connaît la vaste distribution chez les végétaux qui en font la synthèse et la transmettent aux animaux, auxquels elle est indispensable. Une trace, 0,5 γ dans un milieu de culture de 25 cc, suffit à assurer un complet développement dans des conditions données. Avec des cultures faites sur 1 cc de milieu synthétique, la dose de 0,4 microgamma (1 mγ = 1 milliardième de gramme) exerce déjà un effet: avec 10 mγ nous obtenons la culture maximum; l'unité biologique avec laquelle nous mesurons l'action de cette substance, l'unité-Phycomyces, c'est-à-dire la quantité de vitamine nécessaire, toutes les conditions étant optimales, pour obtenir 1 mg. de matière

vivante sèche, est de 5 mγ. Nous avons donc un nouveau cas, bien différent du précédent, avec lequel nous voyons que la croissance d'un être vivant (nous entendons son développement total) est liée à la présence d'une quantité infinitésimale d'une substance à action apparemment spécifique.

Comment agit cette vitamine? Quel est son rôle dans le métabolisme du microorganisme?

Nous constatons avec surprise que le thalle du microorganisme cultivé en présence de vitamine, ne semble plus contenir trace de celle-ci! Au cours de son utilisation, de son incorporation dans le métabolisme de l'organisme, elle semble disparaître comme individu chimique.

Les connaissances récemment acquises au sujet de la constitution chimique de l'aneurine, qui est non seulement isolée de produits naturels, mais aussi synthétisée, vont nous aider. On sait que l'aneurine ($C_{12}H_{17}ON_4SHClHCl$) est formée par deux constituants: le 4-méthyl-5-(β-oxyéthyl)-thiazol et la 2-méthyl-4-amino-5-amino-méthyl-pyrimidine. Elle n'est pas un simple produit d'addition. L'animal ne peut utiliser séparément les deux constituants séparés; il lui faut la molécule complète d'aneurine.

Si nous offrons à *Phycomyces* un seul des constituants, l'effet est nul; si les deux sont présents, la croissance se fait normalement, la quantité optimale étant, à peu de chose près, équimoléculaire avec la dose optimale d'aneurine (molécule complète). Que fait l'organisme avec ces substances? Plusieurs hypothèses sont possibles. On peut admettre que le microorganisme scinde par hydrolyse la molécule d'aneurine (rupture de la liaison $-CH_2-\underset{\parallel}{N}-$, entre le thiazol et la pyrimidine), et qu'il utilise à des fins diverses, les deux constituants libérés. Une seconde hypothèse a l'avantage d'être plus en accord avec ce que nous savons du rôle de l'aneurine: elle consisterait à admettre que *Phycomyces* resynthétise à l'aide des deux constituants offerts, la molécule complète d'aneurine; celle-ci, comme telle, lui serait indispensable et pourrait, comme c'est le cas chez l'animal, jouer le rôle d'une co-carboxylase, participant à la décarboxylation de l'acide pyruvique. En faveur de la première hypothèse, il faut relever le fait que nous ne retrouvons pas de l'aneurine dans le thalle de *Phycomyces,* développé en présence d'une grande quantité de ce facteur de croissance. La question est grosse d'importance, car elle se trouve au centre du

problème de la synthèse biologique de l'aneurine; il n'est pas possible de lui donner ici une solution définitive.

Cette action est très spécifique et liée à une constitution chimique définie. Des essais effectués avec divers produits de substitution de la pyrimidine et du thiazol de l'aneurine montrent qu'une très faible modification de constitution suffit à annuler l'effet auxogène.

Nous voyons là sur le vif en quoi peut consister un facteur de croissance et son action sur un microorganisme; celui-ci a perdu le pouvoir de faire la synthèse d'un constituant important; il est devenu, par une sorte de mutation physiologique dont l'origine est inconnue, hétérotrophe du point de vue de cette substance. Même si toutes les autres conditions sont requises, ce mécanisme compliqué et délicat qu'est un être vivant ne peut entrer en jeu; il manque l'un des rouages, l'un des plus fins, dont l'absence paralyse tout; seulement lorsque cette substance est ajoutée au régime et incorporée à l'organisme qui ne peut plus la synthétiser, la croissance s'effectue.

Fait singulier, à l'intérieur d'un groupe homogène, les Mucorinées, toutes les espèces n'ont pas les mêmes exigences en ce qui concerne les facteurs de croissance; quelques-unes (certains *Rhizopus, Absidia, Mucor)* ne les requièrent pas. Logiquement, nous avons pensé que ces dernières espèces, moins dégradées que *Phycomyces,* pouvaient en faire la synthèse (1934); des extraits de ces dernières doivent donc pouvoir activer le développement de *Phycomyces*, ce qui est effectivement le cas. On peut donc supposer que soit l'aneurine (elle est présente chez les champignons, *Aspergillus,* p. ex), soit ses constituants sont effectivement synthétisés par les espèces qui, apparemment, semblent pouvoir s'en passer. [1]

Nous avons admis que du point de vue des facteurs de croissance, certaines espèces étaient plus libres, plus indépendantes que d'autres, les premières étant auxo-autotrophes, les autres auxo-hétérotrophes.

Nous voyons donc comment à l'intérieur d'un groupe relativement restreint et homogène, l'hétérotrophie, la perte du pouvoir de synthèse (les pertes de fonctions, comme les a appelées Lwoff)

[1] Une espèce auxo-hétérotrophe *(Mucor Ramannianus)* qui requiert l'aneurine pour son développement, se contente du thiazol seul: elle doit pouvoir synthétiser la pyrimidine (M. Müller).

progressent par degrés insensibles, presque imperceptibles, décelables seulement par l'expérience (hétérotrophie fractionnée).

Un cas, particulièrement favorable, étudié par LWOFF, permet de se faire une idée du rôle précis d'un facteur de croissance.

Certaines bactéries *(Haemophilus parainfluenzae)* nécessitent pour leur développement un facteur thermostable, qui fut appelé facteur V; il agit à faible dose et semble bien jouer le rôle de substance auxogène. Or, LWOFF vient de démontrer que ce facteur V n'est pas autre chose qu'un co-ferment à structure compliquée.

Il est vrai que ce facteur de croissance n'est pas rigoureusement pur; malgré cela, une préparation de co-zymase de levure agit à une dilution de $^{1}/_{270.000.000}$ environ. Aucun exemple n'illustre mieux l'un des mécanismes d'action possible d'une substance auxogène. Il constitue dans tout l'édifice de la matière vivante un constituant fondamental qui, au même titre que les autres composés, doit être ou synthétisé ou fourni par le régime alimentaire.

Le cas du facteur V nous montre une incorporation directe du facteur de croissance à la matière vivante de l'organisme; il existe certainement des cas plus compliqués, dans lesquels la substance auxogène doit subir des transformations plus ou moins complexes avant de pouvoir jouer son rôle dans le métabolisme de l'individu qui la requiert; c'est le cas pour la vitamine Bl, qui semble devoir subir une hydrolyse préalable. Il n'est pas impossible qu'elle participe à la constitution d'un système enzymatique. Il existe encore peu de données précises dans ce domaine.

De nombreuses bactéries, ainsi que des protozoaires, requièrent pour leur développement, un facteur X; on sait aujourd'hui (LWOFF) que ce facteur n'est pas autre chose que l'hématine; l'action de celle-ci est spécifique; tout changement de structure conduit à une inactivation; la plupart des bactéries synthétisent l'hématine; la nécessité du facteur X est déterminée par la perte du pouvoir de synthèse de ce composé, jouant un rôle capital dans le système catalytique respiratoire de ces microorganismes.

Staphylococcus aureus requiert également un facteur de croissance (KNIGHT); de patientes recherches ont montré qu'il s'agissait d'acide nicotinique (ou de son amide) et de vitamine Bl; la vitamine Bl peut être remplacée par ses constituants, pyrimidine et thiazol.

Nous possédons donc un certain nombre de faits grâce auxquels la notion de facteur de croissance perd sa signification mystérieuse; les mécanismes deviennent compréhensibles et s'incorporent dans les données et les théories connues.

La levure nous fournira, grâce aux importants travaux de Kögl, des faits tout aussi importants et généraux. Certaines espèces *(Saccharomyces cerevisiae)* requièrent pour leur developpement une substance qui fut appelée bios. Une longue série de travaux chimiques a fait passer ce bios hypothétique dans le domaine des réalités. *Saccharomyces cerevisiae* cultivé en milieu synthétique produit un maximum de matière vivante, lorsque trois bios au moins sont présents (Kögl), le bios I qui n'est autre que le mésoinositol, peut-être aliment banal, le bios II (biotine) isolé à partir du jaune d'œuf et qui agit déjà à une dilution de $^1/_{400.000.000.000}$, ainsi qu'un bios III représenté par l'aneurine. La nature chimique du principal de ces facteurs, le bios II n'est pas connue et le mode d'action de ces trois substances est loin d'être éclairci. Leur nécessité est une preuve de la dégradation physiologique de cette espèce.

Toutes les levures n'ont pas les mêmes exigences en bios; les espèces sauvages, respirant bien et ne fermentant pas, non dégradées par la culture, semblent pouvoir se passer de substances auxogènes, c'est-à-dire qu'elles possèdent le pouvoir de les synthétiser. (Copping.) En étudiant en détail quelques-unes de ces espèces, *Rhodotorula rubra* et *flava*, nous constatons que dans un milieu synthétique elles se développent d'une manière appréciable, sans cependant atteindre le stade que l'on serait en droit d'espérer. Une adjonction d'inositol (bios I) et d'acide pantothénique de R. J. Williams (contenant le bios II) est sans effet alors que dans une expérience parallèle, ces substances agissent très fortement sur une souche de *Saccharomyces cerevisiae.* Mais si l'on ajoute au milieu une trace d'aneurine cristallisée, il se produit une accélération notable des divisions cellulaires et de la quantité de matière produite (jusqu'à 200 %); seul le constituant pyrimidique de l'aneurine, la 2-méthyl-4-amino-méthyl-pyrimidine, joue le rôle de bios chez *Rhodotorula rubra* (0,2 γ pour 25 ccm.); le thiazol, 4-méthyl-5-(β-oxyéthyl)-thiazol ne produit ni accélération, ni inhibition. Il en est de même pour *Rhodotorula flava,* sauf que chez cette espèce, le thiazol produit déjà une faible accélération de la croissance.

A l'intérieur de ce groupe de levures, nous avons donc des types extrêmes, les uns auxo-hétérotrophes *(Saccharomyces)*, les autres presque complètement auxo-autotrophes *(Rhodotorula rubra)*. Fait curieux, l'extrait de *Rhodotorula rubra* n'accélère que très peu la croissance de *Saccharomyces cerevisiae*, contrairement aux prévisions, ce qui peut s'expliquer par la présence de substances inhibitrices.

L'action de cette triade de facteurs ne se limite pas à la levure. En reprenant d'anciens travaux, dans lesquels divers auteurs mirent en évidence la nécessité de facteurs de croissance pour certains microorganismes, sans cependant parvenir à les isoler, on constate aujourd'hui que ces organismes réagissent précisément aux facteurs auxogènes chimiquement identifiés.

Un parasite du coton, *Nematospora Gossypii*, requiert selon Buston et Pramanik un ou plusieurs facteurs de croissance; l'un d'eux peut être concentré à partir de la lentille. Kögl montre effectivement que la triade inositol, biotine, aneurine, produit, par rapport au contrôle, une augmentation du poids de la récolte de 2500 % les doses de biotine et d'aneurine ne dépassant pas 1 γ pour 25 cc de milieu nutritif.

Staphylococcus aureus, déjà cité, demandant pour sa croissance de l'acide nicotinique et de l'aneurine (ou les constituants de l'aneurine) voit également son dépeloppement amélioré par une adjonction supplémentaire de biotine (Kögl).

Ces exemples suffisent pour notre démonstration; il est réconfortant de retrouver partout les mêmes facteurs intervenant chez des organismes très différents.

La répartition très large de l'aneurine chez les plantes (nous avons montré qu'un grand nombre d'extraits végétaux étaient capables d'activer le milieu de culture de *Phycomyces*) ainsi que celle de la biotine, attestent que nous avons affaire à des phénomènes très généraux.

On a voulu d'une manière quelque peu prématurée, voir dans la biotine (bios II) une hormome de la division cellulaire, en se basant sur les observations effectuées avec la levure. Rien n'est moins certain; parallèlement à la division cellulaire se produit une augmentation de la masse de matière vivante produite, c.-à-d. une intensification de l'assimilation; il est difficile de préciser le sens

des relations de causalité existant entre les deux phénomènes; il semble cependant logique d'admettre que l'action primaire s'exerce sur la production de matière et non sur la division cellulaire.

On relèvera que dans toutes ces actions il s'agit avant tout d'un problème du métabolisme et non de forme et que de plus, ces résultats sont obtenus avec des organismes simples, parfois des microorganismes qui n'ont pas la structure cellulaire (chez lesquels, par conséquent, le problème de la division cellulaire ne se pose pas). Il est impossible de séparer les deux ordres de problèmes; on peut simplement convenir que dans le cas du phénomène vitaminique, il ne s'agit pas d'une action spécifique s'exerçant sur la forme mais d'un phénomène général, relevant du domaine de la nutrition, contribuant à fournir la base matérielle sur laquelle s'édifiera la forme spécifique.

D'autre part, il paraît assuré que la plante verte, qui synthétise ses facteurs de croissance puisqu'on les retrouve dans les tissus et qui, à l'état d'embryon et de plantule, les retire des cotylédons et de l'albumen où ils sont mis en réserve, doit aussi les utiliser pour ses fins propres. Le grain de blé, la semence de pois, contiennent effectivement des doses élevées de biotine et d'aneurine. La nécessité de ces substances n'apparaît pas au premier abord, puisqu'ils n'ont pas besoin d'être fournis du dehors; cependant si l'on cultive en milieu aseptique, des embryons privés de cotylédons (pois) dont les besoins nutritifs sont couverts par le sucre, l'azote et les éléments minéraux du milieu, on constate que le développement normal ne s'effectue pas si l'on n'adjoint pas au liquide de culture des facteurs de croissance, là encore il ne s'agit pas d'autre chose que de la biotine et de l'aneurine (Kögl).

Il en serait de même pour l'acide ascorbique (vitamine C) (Virtanen) qui manque dans certaines graines sèches, mais qui est synthétisé dès les premiers stades de développement; sa nécessité, dans une culture aseptique, est encore discutée.

Il y a là une justification d'un principe de finalité biochimique (Cl. Bernard) dangereux lorsqu'on le pousse trop loin, mais capable de nous orienter; toute substance présente dans un tissu doit y jouer un rôle, même si celui-ci ne peut être immédiatement mis en évidence; les vitamines en particulier, dont le rôle certain n'apparaissait que chez les animaux, semblent devoir jouer chez les plantes qui les synthétisent un rôle insoupçonné.

Un principe analogue peut être établi lorsque nous observons qu'un, deux ou trois facteurs d'un même groupe interviennent dans le métabolisme de toute une série d'organismes, des bactéries aux plantes supérieures. On est en droit de supposer que l'espèce qui les synthétise tous, doit pouvoir les fournir à l'espèce qui ne les fabrique que partiellement; le fait se vérifie dans certains cas, et pas dans d'autres; tant que l'on n'est pas mieux renseigné sur le mécanisme d'action des plus importants d'entre eux, il est difficile de tirer des conclusions valables pour tous les cas. Il s'agit là d'une généralisation anticipée d'un principe nécessitant de nombreuses vérifications encore et qu'il importe d'appliquer avec prudence.

Le phénomène vitaminique — nous entendons par là l'action d'une trace de substance organique sur l'assimilabilité des aliments banaux — paraît nette lorsque la quantité de la première est infiniment plus petite que les doses des derniers; nous avons alors affaire à un facteur de croissance au sens propre du mot, selon notre définition. Il semble cependant que dans certains cas où les différences quantitatives ne sont pas aussi tranchées, on ait tendance à définir comme facteur de croissance une action qui se rapproche plutôt de celle d'un aliment banal plastique ou énergétique. Il est, à notre avis, indispensable de connaître exactement le poids de matière formée grâce à la présence d'une quantité donnée de facteur de croissance; pour les microorganismes, cela est parfois difficile et l'opération n'est pas toujours effectuée. Lorsqu'une culture de microorganismes livre une récolte sèche de quelques milligrammes et que l'on a affaire à un facteur de croissance non identifié, non complètement purifié, dont il est nécessaire d'utiliser une assez forte quantité, il est bien difficile de conclure sans autre que nous avons affaire à une action de facteur de croissance.

Par leur intervention à l'état de trace, à la manière d'un catalyseur, l'action de ces substances organiques touche de près à celle des éléments minéraux. On connaît, p. ex., l'effet extrêmement délicat du Molybdène sur *Aspergillus* (on croyait avoir affaire à une impureté organique), celle du Molybdène sur l'assimilation de l'azote par *Azotobacter*, celle du Vanadium sur l'assimilation de l'asparagine par le même organisme; celles du Zinc et du Manganèse *(Aspergillus)* relèvent de la physiologie classique du métabolisme. Sur la base de ces données on peut se demander si certains facteurs de

croissance considérés comme authentiques ne sont pas en réalité des ions métalliques, dont il est parfois bien difficile de s'assurer s'ils ne sont pas présents dans le milieu nutritif, ou n'accompagnent pas la substance organique considérée comme substance auxogène.

L'importance de ces pseudo-facteurs de croissance n'est pas à sous-estimer. Le fait que certains facteurs de croissance agissant sur *Aspergillus* (facteur B de NIELSEN) voient leur action amplifiée par un co-facteur de nature minérale extrait du papier filtre nous le montre; l'observation que ce co-facteur extrait peut être remplacé par un mélange en proportions convenables de Ba, Be, Hg, Cr, Ca, Zn, Cd, Cu, Mn, Co, Li, nous ouvre des voies nouvelles.

D'autre part, nous connaissons l'action olygodynamique de certains ions, tels que le cuivre, l'argent qui, à l'état de trace, peuvent inhiber complètement le développement d'un microorganisme. L'empêchement, l'inhibition que nous avons tendance à attribuer à l'absence d'un facteur de croissance de nature organique ne pourrait-elle pas être due, en réalité, à un phénomène de toxicité produit par un tel ion? Dans ce cas, le facteur de croissance aurait simplement comme but de neutraliser cette action toxique permettant par là la croissance de l'organisme? La question de l'eau distillée n'est pas de nature à simplifier le problème; il est presque impossible de l'obtenir absolument privée d'impuretés; elle introduit donc dans l'expérience une inconnue avec laquelle il faut compter.

Nous avons à maintes reprises, insisté sur ces faits, en montrant de quelle manière ils contribuent à rendre instable la base même du problème.

On comprend le scepticisme avec lequel on est en droit d'envisager les expériences selon lesquelles des facteurs auxogènes de nature organique sont indispensables à la plante supérieure; un ion minéral est difficile à exclure.

Pour qu'on puisse invoquer l'intervention d'un facteur de croissance organique véritable, il faut démontrer qu'une impureté minérale n'est pas en jeu; que le dit facteur est réellement absorbé, qu'il s'incorpore dans un des actes du métabolisme de l'organisme considéré et que son action n'est pas simplement externe. Bien peu de recherches satisfont à ces conditions. En insistant ainsi sur les limites du problème, nous n'entendons pas jeter un discrédit sur les recherches effectuées jusqu'à maintenant, mais simplement montrer avec quelle prudence il faut interpréter les résultats.

D'autre part, nous devons nous rappeler qu'une simple modification des caractéristiques physico-chimiques du milieu peut agir favorablement sur l'évolution d'une culture; une variation de la viscosité, de la tension superficielle, de la concentration en ions d'hydrogène, peuvent contribuer à déclancher la croissance d'une culture, ou favoriser l'absorption des éléments nutritifs du milieu; ces modifications peuvent être provoquées par de petites quantités de substances ou par un matériel quelconque dans lequel on supposait exister un facteur auxogène.

Résumant les faits généraux exposés ici, nous arrivons à la conclusion que le développement du végétal se réalise grâce à l'action de deux catégories de facteurs correspondant à deux actions bien différentes: 1° des facteurs qui agissent directement sur la plasticité des membranes et la forme des cellules et indirectement règlent les corrélations et interviennent dans la genèse des organes; en un mot, ils participent à la naissance et au conditionnement de la forme; 2° des facteurs qui ne semblent pas avoir une action morphogénétique spécifique, qui n'agissent pas directement sur une forme, sur une structure, mais d'une manière générale sur l'assimilation en contribuant ainsi à fournir le substrat matériel grâce auquel la forme spécifique se construira. Il est délicat de faire une classification logique et rationnelle de ces substances; il règne entre les termes facteur de croissance, hormone, vitamine, une certaine confusion provenant du fait que ces concepts ont été empruntés à la physiologie animale; la difficulté réside surtout dans la nécessité dans laquelle nous croyons nous trouver de prendre comme critère le mode de formation (endogène ou exogène) de la substance active. Il tombe sous le sens que l'acide ascorbique, vitamine chez l'animal, formé dans la plante et intervenant dans son métabolisme, y devient hormone.

Si l'on élimine ce critère, et si, comme nous l'avons proposé, on prend comme base les deux actions fondamentales que nous avons décrites, on arrive à y faire entrer les principales substances de croissance étudiées. Nous parlons d'une action vitaminique chaque fois qu'une substance, qu'elle soit endogène ou exogène, agira principalement sur l'assimilabilité, sans avoir forcément une action morphogénétique spécifique, d'une action hormonale, chaque fois qu'une substance, qu'elle soit endogène ou exogène, agira en dernière analyse d'une manière spécifique sur une forme, une structure.

L'acide ascorbique, l'aneurine, qui sont formés dans la plante y ont une action vitaminique et non hormonale. Le bios, qui est formé dans la plante et qui y règle avant tout la production de matière, c.-à-d. l'assimilation aura à ce même titre, une action vitaminique et non hormonale.

Nous ne nous dissimulons pas ce qu'une telle classification a actuellement d'artificiel, car ces deux groupes de phénomènes sont naturellement liés; mais, en considérant surtout les cas extrêmes, on peut apporter une certaine clarté dans des phénomènes disparates.

Essai de classification

Substances actives (Wirkstoffe) jusqu'à un certain point (Reizstoffe) Catalyseurs biologiques du développement	1° Pseudofacteurs de croissance, de nature minérale. 2° Substances à action vitaminique. Facteurs de croissance s. str. Wachstumsfaktoren s. str. Vitamines s. lat. 3° Substances à action hormonale. Hormones s. lat. Wuchsstoffe.

1° Pseudofacteurs de croissance de nature minérale

Ca. sur Azotobacter, Zn, Mo, Mn sur Aspergillus. Action de divers cations sur les plantes supérieures.

2° Substances à action vitaminique — action sur le métabolisme

Végétaux hétérotrophes:

Aneurine	*Phycomyces*, autres Mucorinées. Bact. propionique. *Polyporus.*
2-méthyl-4-amino-5-amino-méthyl-pyrimidine 4-méthyl-5-oxyéthyl-thiazol	*Phycomyces*
2-méthyl-4-amino-5-amino-méthyl-pyrimidine	*Rhodotorula rubra*
Aneurine Biotine (Mésoinositol) en combinaison	*Saccharomyces cerevisiae* *Nematospora Gossypii*

Aneurine (ses constituants), acide nicotinique, biotine	*Staphylococcus aureus*
Hématine . . . :	*Flagellés*
Facteur V (co-zymase)	*Haemophilus parainfluenzae*
Substances B. de Nielsen ?	
Acides pyruvique, glycolique et glyoxylique	*Aspergillus niger*
Végétaux autotrophes:	
Biotine, Aneurine } en combinaison	*Pisum*
Acide ascorbique ?	*Pisum*

3° Substance à action hormonale — action sur la croissance, la forme et le mouvement

a) Hormones spécifiques de la division cellulaire (non isolées).	
b) Croissance et forme. Auxine, hétérauxine et dérivés	Plasticité des membranes. Forme de la cellule. Divisions cellulaires des méristèmes. Rhizogenèse. Certains tropismes.
c) Mouvements. l-histidine	Mouvements protoplasmiques de *Valisneria.* Hormone de *Mimosa.*

On voit que l'intérêt de cette classification réside dans le fait que les phénomènes de même nature, vitaminiques ou hormonaux, seront, chez les animaux et les plantes, désignés par les mêmes termes; on peut, sans inconvénient, conserver les termes phyto et zoohormones, ou phyto et zoovitamine, selon la catégorie d'organismes chez laquelle la substance exerce l'action principale;[1] là encore, on ne prendra plus comme critère le fait que la substance

[1] Nous conservons, pour des raisons historiques, le terme: facteur de croissance, en lui donnant un sens restreint (fact. accessoire de croissance) rendu familier par la vitaminologie.

est formée chez l'animal ou chez la plante; cette distinction devient d'ailleurs de plus en plus imprécise, si l'on se rappelle que certaines hormones agissant avant tout chez la plante sont formées en grande quantité chez l'animal. Malgré leur origine différente, les auxines, s. str. et l'hétérauxine seront réunies dans le même groupe; la plante supérieure chez laquelle l'auxine agit, synthétise cette auxine a ou b; l'hétérauxine qui agit avec la même intensité ne semble pas être fabriquée par le végétal supérieur autotrophe, mais par des microorganismes hétérotrophes (rhizopine chez *Rhizopus suinus* = hétérauxine) chez lesquels on ignore le rôle qu'elle peut jouer, ainsi que par l'animal, dans l'urine duquel on peut l'extraire. Il serait singulier de séparer ces deux substances qui agissent de la même manière, l'auxine étant une hormone (endogène), l'hétérauxine, si singulier que cela paraisse, une vitamine (exogène).

D'autre part, on retrouve dans cette classification les trois chapitres fondamentaux de la physiologie: métabolisme, croissance et mouvement.

Les hormones *spécifiques* de la division cellulaire, qui ne sont pas connues chimiquement, représentent un cas intermédiaire; nous les classons provisoirement dans les hormones véritables.

Les hormones de la croissance — forme et mouvement — sont naturellement, dans certains cas, en relation étroite; l'auxine intervient aussi bien sur la croissance que sur les tropismes qui relèvent du mouvement.

On trouvera certainement des faits qui ne cadreront pas avec la classification, particulièrement dans les groupes de substances dont on ne sait si elles interviennent d'une manière primaire dans le phénomène de division cellulaire ou dans celui de l'assimilation.

On signale une Bactérie *(Bactérium auxinophilum)* (Jacobs) dont la croissance est favorisée par une auxine; le fait est inattendu, mais dans ce cas il s'agit probablement d'une action nutritive banale, l'auxine étant utilisée comme aliment, et non d'une action hormonale.

Cycle de substances actives

Le fait que les quelques facteurs que nous connaissons et qui interviennent dans un nombre appréciable de cas, sont répandus chez un très grand nombre d'organismes, mettent en évidence les

dépendances, qui, à ce point de vue, doivent exister entre les diverses catégories d'êtres vivants.

Si, dans une culture de *Phycomyces* non activée, ne formant qu'un faible thalle submergé, une infection, un *Aspergillus* p. ex., se développe à l'endroit où cette dernière agit, *Phycomyces* croît d'une manière luxuriante, *Aspergillus* livre un facteur de croissance (probablement la vitamine Bl, dont nous savons qu'elle existe dans le thalle de quelques *Aspergillus* [1931]).

Dans une même culture de *Phycomyces* une levure peut s'introduire comme infection; dans le milieu synthétique non activé, la levure elle-même se développe souvent mal; avec *Phycomyces,* les deux croissent très bien; la levure riche en aneurine, en fournit certainement à *Phycomyces* qui en requiert; celui-ci, à son tour, livre quelque chose à la levure du bios probablement; nous avons montré que les extraits de *Phycomyces* sont effectivement capables d'accélérer la croissance de la levure en milieu synthétique. M. Müller, étudiant dans notre laboratoire, une Mucorinée du sol *(Mucor Ramannianus)* qui pour sa croissance requiert au moins un facteur de croissance, l'aneurine, montre que les extraits concentrés de sol, les décoctions de feuilles fraîches ou en décomposition, possèdent la propriété d'activer notablement le développement de la Mucorinée. Dans le sol se trouvent toutes les substances libérées par la décomposition des matières organiques, ou produites par les microorganismes, ou diffusant des racines; c'est certainement à elles qu'est redevable l'action observée. La staphylocoque est stimulée par un filtrat de culture de *Proteus* (1889). On connaît un grand nombre de cas de ce genre étudiés à l'aide de cultures mixtes. Cette stimulation unilatérale ou réciproque, qui fréquemment doit reposer sur une action de facteurs de croissance, conduit à une sorte d'écologie des microorganismes et ouvre des aperçus nouveaux aux problèmes de la symbiose et du parasitisme. Il n'est pas exagéré de penser que les plantes supérieures profitent également des substances auxogènes libérées par les microorganismes.

On peut imaginer, dans la nature, un vaste cycle dont nous ne connaissons que quelques étapes à l'aide d'expériences de laboratoire, maintenant les organismes en état de dépendance réciproque, aussi sûrement que le Carbone ou l'Azote, et se déroulant à un niveau insoupçonné, peu accessible à l'expérience. Boas a, à d'autres points de vue, insisté sur ce fait et montré les aspects pratiques du problème.

La notion d'excitant

Les substances du premier groupe, de nature hormonale, par leur action sur la plasticité de la membrane, interviennent également dans certains tropismes. Les facteurs externes (lumière, pesanteur), jouant le rôle d'excitant (Reiz), sont remplacés ici par une substance définie, l'hormone; où nous ne voyions autrefois qu'un phénomène, en soi incompréhensible, l'action d'un excitant, sa conduction, nous avons maintenant une manifestation matérielle; la conduction d'une excitation devient conduction d'une substance, déplacement d'une substance qui, par son action, assymétrique, détermine un allongement assymétrique et provoque une courbure. Un examen superficiel du problème semble nous autoriser à éliminer la notion d'excitation dans le sens que lui donne la physiologie classique. Ce serait être un peu simpliste; l'action de l'hormone, en supposant que nous connaissions exactement son mécanisme d'action, ce qui est loin d'être le cas — représente un stade, qui est précédé par une autre étape: celle de la formation de l'hormone (ou activation de l'hormone), à propos de laquelle nous ne savons rien. Si le déclanchement de l'excitation motrice peut, jusqu'à un certain point, être expliqué sans faire intervenir la notion d'excitant, il n'en est pas de même pour la genèse de l'hormone. Celle-ci se produit à un moment défini, en parfait accord avec les autres actes physiologues de la plante — nous ne pouvons échapper au mot — sous l'influence d'excitants internes et externes! Nous devons, jusqu'à l'extrême limite, tendre à repousser la notion d'excitant qui porte en soi un finalisme que l'on voudrait pouvoir éviter; mais, pour l'instant, cette limite est rapidement atteinte et nous ne pouvons, sans inconvénient, nous séparer de cette notion de la physiologie classique; à cette dernière, toutes les données actuelles, nouvelles doivent être intégrées (cf. Fitting et Jost). Lorsqu'en dernière analyse, nous disons que la formation de l'hormone est un résultat de la croissance, nous confessons notre ignorance en ce qui concerne le mécanisme de sa genèse.

Si l'on essaie de faire le point et de situer dans la biologie végétale le nouveau chapitre qui vient d'être esquissé, on peut dire que celui-ci constitue à la fois un grand progrès et une grande désillusion. Partant d'une hypothèse géniale de Sachs qui supposait que la plante était redevable de ses organes à des substances organo-formatrices spécifiques, on arrive à isoler quelques-unes

de ces substances, qui, en vérité, jouent un rôle dans la morphogenèse.

Le titre de cet exposé était la genèse de la forme; avec le recul que nous avons maintenant, nous pouvons constater, en revenant sur la question posée au début, que tous les phénomènes observés chez les plantes ne sont pas fondamentalement différents de ceux que l'on retrouve chez les animaux, en ce qui concerne les hormones et les vitamines. L'identité même des phénomènes contribue a corriger les effets des divergences de la morphologie. Dans un alignement étonnant, quelques années de recherches assidues ont permis à la physiologie végétale de rejoindre celles des animaux, et de compenser un retard de plus d'un siècle, au cours duquel l'étude des hormones et des vitamines s'est lentement développée en physiologie animale. Nous pouvons dire sans exagération que ce nouveau chapitre a renouvelé complètement les principaux problèmes de la morphogenèse et de la physiologie végétale; des relations insoupçonnées ont été découvertes entre des phénomènes très différents; la causalité immédiate de ces derniers apparaît plus clairement. Ce pas accompli, en sommes-nous beaucoup plus avancés? L'expérimentateur, qui se rend compte de la fragilité des explications purement biologiques, tend de toutes ses forces à leur donner une base chimique; il se rend compte que les phénomènes les plus compliqués et les plus incompréhensibles de la vie ont une base matérielle et qu'une chaîne de réactions ininterrompue, une suite de réactions que l'on voudrait pouvoir saisir sans solution de continuité, relie le phénomène biologique à son substrat matériel. Mais une substance une fois trouvée — le problème devenant pour un instant purement chimique — se pose la question de savoir quand, pourquoi et comment cette substance naît, comment il se fait que son action s'agence si bien dans la chaîne infiniment complexe des autres actes vitaux; cela nous rappelle que pour l'instant, notre science existe telle que nous la connaissons, parce que le biologique a la primauté sur le chimique, que la biochimie, sorte de Biologie provisoire, est un moyen et non une fin, que la vie, comme l'a exprimé Flourens dans une belle image, *est une forme servie par la matière.*

Par le fait même de la rapidité avec laquelle les recherches se sont développées dans ce domaine, nous pouvons une fois de plus nous rendre compte du fossé infranchissable qui sépare la biologie pure de la physico-chimie et de la biochimie.

L'étude de ces questions nous conduit sans détours au problème constituant le centre de nos préoccupations théoriques: celui des rapports entre la matière et la vie; il y a là une raison théorique, qui, par avance, devait nous inciter à la prudence en nous montrant que les causes véritables de la formation d'un organe sont et doivent nous rester cachées.

C'est une banalité que de dire: la forme d'un être vivant, visible, macroscopique, est la résultante de forces et de structures internes, la spécificité de celle-ci déterminant la spécificité de celle-là. Nous sommes dans ce domaine, ébloui par l'idéal du physicien qui ne peut être le nôtre; partant de structures macroscopiques, il arrive, jusqu'à la limite où le conduit le pouvoir séparateur de ses instruments, à retrouver des structures microscopiques qui sont la réduction homothétique des premières; au-delà, il construit des structures ultra-microscopiques, qui sont encore de nouvelles réductions des précédentes. C'est, pour le biologiste aussi, une satisfaction de l'esprit que d'apprendre qu'au cristal cubique de chlorure de sodium correspond une molécule dont les atomes sont également disposées dans l'espace selon un cube. Mais c'est une nouvelle satisfaction, et non moindre, d'apprendre avec la physique d'aujourd'hui que l'infiniment petit n'est pas la réduction homotéthique de l'infiniment grand et qu'à l'origine, se trouve quelque chose d'iréductible.

Nous faisons alors le raisonnement suivant: si la forme de l'être vivant et son organisation sont le résultat d'une force vitale toute autre recherche est inutile; nous ne pouvons l'admettre. Nous nous demandons, en éliminant cette explication vitaliste: à quel niveau de l'être vivant la matière acquiert-elle les propriétés qui la font participer à la vie; comme le dit L. de Broglie:[1] quand se font ces mystérieuses jonctions de la matière et de la vie? Ce n'est pas au niveau du tissu ou de la cellule, qui représente un tout fini, organisé et irréductible. Ce n'est pas au niveau des molécules qui constituent la matière vivante; ils ne diffèrent pas de ce que nous offre le monde non vivant; ce doit être avant encore et dans des éléments plus petits.

Partant d'un point de vue différent, sur la base d'un raisonnement de physique théorique, C.-E. Guye exprime une idée

[1] L. de Broglie: Matière et Lumière. Paris, 1936. A. Michel.

de même nature lorsqu'il dit: « C'est aux actions statistiques qu'est due l'évolution physico-chimique régie par le principe de Carnot, mais c'est dans les actions individuelles que l'on peut chercher la cause et l'origine de l'organisation de la vie et de la pensée. »[1]

L'impossibilité absolue dans laquelle nous nous trouvons de discuter ce problème nous montre avec une évidence indiscutable pourquoi il est vain de parler du rôle réellement formateur d'une substance et pourquoi nous ne pouvons connaître que le conditionnement chimique de la forme et non sa création.

Ce ne sont pas seulement les biologistes qui sont obligés de s'arrêter devant ce hiatus infranchissable séparant la biologie de la physico-chimie. Lorsqu'un physicien[2] nous dit: «... il y a dans l'évolution physico-chimique vitale quelque chose, sinon de totalement différent, du moins de plus compliqué et de plus général que ce que nous observons dans le monde inorganique», ou encore: « La physico-chimie au sein des organismes, que l'on a coutume d'appeler physiologie, serait donc une physico-chimie plus générale que celle qui résulte de nos expériences habituelles de physique et de chimie ...», il émet des idées auxquelles nous souscrivons sans peine et qui cadrent avec notre intuition profonde.

Malgré des succès partiels, nous constatons la difficulté qu'il y a à appliquer les schémas physico-chimiques aux phénomènes de l'ordre vital et la déception que l'on éprouve chaque fois que par cette transposition, on croît atteindre quelque cause première, ou simplement plus profonde et plus générale. On a l'impression que deux équipes d'ouvriers, chacune au flanc d'une montagne, travaillent laborieusement au percement d'un tunnel; mais, partis à des niveaux différents, ils ne se rencontreront jamais. Il semble que tout le malentendu naît de l'impossibilité dans laquelle nous nous trouvons de prévoir et de calculer ce niveau initial; nous voyons où se trouve la difficulté et qu'elle n'est pas simplement d'ordre technique, mais nous ne pouvons rien de plus que d'avouer notre impuissance.

---

[1] C.-E. Guye: Les frontières de la physique et de la biologie. Genève, 1936, Kündig.

[2] C.-E. Guye: L'évolution physico-chimique. Paris, 1922, Chiron.

Travaux cités

FRIEDRICH BOAS. Untersuchungen über Biokatalysatoren in Wiesen- und Weidenpflanzen. Zeitschr. f. Pflanzenernährung und Düngung. 1927, 8, p. 164—176.

— Dynamische Botanik. Berlin, Lehmann, 1937.

JAMMES BONNER. Zum Mechanismus der Zellstreckung auf Grund der Mizellarlehre. Jahrb. wiss. Bot., 1935, 82, p. 377—412.

HANS FITTING. Die Hormone als physiologische Reizstoffe. Biol. Centralbl., 1936, 56, p. 169—186.

ERNST GÄUMANN. Immunitätsprobleme bei Pflanzen. Schweiz. med. Wochenschr., 1937, 67, p. 10.

MAX GEIGER-HUBER. Über den hormonalen Einfluss der β-Indolylessigsäure auf das Wachstum isolierter Wurzeln in keimfreier Organkultur. Jahrb. wiss. Bot., 1936, 84, p. 233 - 253.

B. C. J. G. KNIGHT. The Nutrition of Staphylococcus aureus. Nicotinic acid and vitamin B1. Biochem. Journ., 1937, 31, p. 731 - 737.

— The activities of nicotinic acid, aneurin (vitamin Bl) and related Compounds. Biochem. Journ., 1937, 31, p. 966—973.

FRITZ KÖGL. Über Wuchsstoffe der Auxin- und der Biosgruppe. Ber. d. chem. Ges., 1935, 68, p. 16—28.

— Biotin und Aneurin als Phytohormon. Zeitschr. physiol. Chemie, 1936, 243, p. 209—226.

— Wirkstoffprinzip und Pflanzenwachstum. Die Naturwiss., 1937, 25, p. 465 - 470.

LUDWIG JOST. Über Wuchsstoffe. Zweiter zusammenfassender Bericht. Zeitschr. f. Bot., 1937, 31, p. 95 - 121. (Exposé critique des travaux récents.)

FRIEDRICH LAIBACH. Über die Auslösung von Kallus und Wurzelbildung durch Indolylessigsäure. Ber. d. bot. Ges., 1935, 53, p. 359—364.

— , GÜNTER MAI und A. MÜLLER. Über ein Zellteilungshormon. Die Naturwiss., 1934, 22, p 288.

ANDRÉ et MARG. LWOFF. Sur la nature du facteur V. C. R. Acad. Sc. Paris, 1936, 203, p. 503.

— Studies on Co-dehydrogenases. Proc. Roy. Soc. London, 1937, B, 122, p. 352—373.

ANDRÉ LWOFF. Etude sur les fonctions perdues. Ann. fermentations, 1936, 2, p. 419—427.

R. POHL. Über den Endospermwuchsstoff und die Wuchsstoffproduktion der Koleoptilspitze. Planta, 1935, 53, p. 661—668.

WILLIAM-HENRI SCHOPFER. Etude sur les facteurs de croissance. Action de la vitamine B1 et de l'extrait de germes de blé sur Rhizopus et d'autres Mucorinées. Zeitschr. f. Vitam.-Forsch. 1935, 4, p. 187—206.

— et ALBERT JUNG. L'action des produits de désintégration de l'aneurine sur Phycomyces. Le second facteur de croissance de Mucorinées. C. R. Ac. Sc. Paris, 1937, 204, p. 1950.

R. SNOW. Activation of cambial Growth by pure hormones. The New Phytologist. 1935, 34, p. 347—360.

R. Snow and B. Le Fanu. Activation of cambial Growth by pure hormones. Nature, 1935, 135, p. 876.

Hans Söding. Über den Einfluss von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. Ber. d. bot. Ges., 1936, 54, p. 291—304.

— Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. Jahrb. wiss. Bot., 1937, 84, p. 639—670.

K. V. Thimann and J. B. Köpfli. Identity of the Growth promoting and root forming substances of Plants. Nature, 1935, 135, p. 101—102.

— and Went. On the chemical nature of root forming hormone. Proc. Kon. Acad. Wetensch. Amsterdam, 1934, 37, p. 456—459.

P. W. Zimmermann and F. Wilcoxon. Several chemical growth Substances which cause inhibition of roots and other responses in plants. Contr. Boy. Thomps. Inst. Plant Res., 1935, 7, p. 439—445.

W. A. Zimmermann. Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. Zeitschr. f. Bot., 1936, 30, p. 209—252.

F. W. Went. Wuchsstoff und Wachstum. Rec. Trav. bot. néerl., 1928, 25, p. 1—116.