

# Études sur la genèse des carotinoïdes

Autor(en): **Chodat, Fernand**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Archives des sciences physiques et naturelles**

Band (Jahr): **20 (1938)**

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-742934>

## **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.

ETUDES  
SUR  
**LA GENÈSE DES CAROTINOÏDES**<sup>1</sup>

PAR  
**Fernand CHODAT**

---

Les chimistes ont apporté ces dernières années des contributions définitives au problème de la structure des carotinoïdes. Les brillantes recherches des physiologistes sur la vitamine A montrent, d'autre part, comment les carotènes d'origine végétale se transforment dans l'économie animale et y assurent d'indispensables fonctions.

C'est au tour des botanistes de faire un effort pour élucider la genèse de ces pigments que seules les plantes sont capables de produire. De nombreuses observations et expériences ont été déjà faites dans ce domaine de la physiologie végétale; cette documentation a conservé longtemps un caractère approximatif à cause de l'imprécision avec laquelle les biologistes définissaient les pigments de ce groupe. La classification que la chimie a établie pour ces substances permet de reprendre le problème biologique d'une manière plus fructueuse. Nous limiterons cet exposé à celui des faits relatifs à la formation et l'accumulation de ces produits dans la cellule végétale.

<sup>1</sup> Conférence faite à l'assemblée générale de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève, le 20. I. 1938.

\* \* \*

#### PROBLÈMES DE RÉPARTITION ET DE LOCALISATION.

Les carotinoïdes sont des pigments liposolubles dont la couleur varie du jaune pâle au rouge foncé; les uns sont des hydrocarbures à 40 atomes de carbone dont on connaît plusieurs isomères, les carotènes  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  et le lycopène. D'autres sont des alcools dérivés par oxydation de ces hydrocarbures, qui constituent la grande famille des xanthophylles. Les esters de ces dernières, avec divers acides gras, forment enfin un groupe de composés dont un petit nombre seulement est connu. Parmi les carotinoïdes l'on comprend encore des substances comportant dans leur molécule moins de 40 atomes de carbone et présentant des fonctions acides.

Il n'y a plus lieu, semble-t-il, de poser le problème de la répartition des pigments carotinoïdes dans les divers groupes du règne végétal; les cas de lipochromie à tétraterpènes sont fréquents aussi bien chez les plantes à chlorophylles que chez celles qui en sont dépourvues (champignons, myxomycètes, bactéries). Ces cas ne correspondent, en définitive, qu'à l'*accumulation* de pigments dont la synthèse se fait assurément en petite quantité et pour une période fugace chez nombre de végétaux qui ne manifestent aucune pigmentation.

Cette dernière supposition n'est pas entièrement gratuite, car nous pensons que la lipochromie induite (=expérimentale), conséquence de conjonctures particulières du métabolisme, n'est rien d'autre que l'exagération manifeste d'une potentialité inexprimée.

Une question plus actuelle serait de savoir s'il existe des cellules végétales incapables de constituer des tétraterpènes, tant cette synthèse semble appartenir aux actes fondamentaux du métabolisme végétal.

La question de la répartition de ces pigmentations dans les classes systématiques doit être étudiée séparément pour les carotènes, les xanthophylles, etc. Les résultats de cette enquête

montrent chez les microbes, comme chez les angiospermes, la coexistence d'hydrocarbures, de leurs alcools et des esters de ces derniers.

*Où sont logés les carotinoïdes dans la cellule et sous quel état s'y présentent-ils ?* — Quelques faits précis permettent de répondre à ces deux questions. L'insolubilité des carotinoïdes dans l'eau exclut la possibilité de trouver ces substances dans la vacuole. Cette règle est confirmée par une exception, celle de la crocine, le glucoside qui colore les stigmates du *Crocus sativus*, connus sous le nom de safran. La puissance tinctoriale de cette drogue est même étonnante: elle peut colorer 100.000 fois son poids d'eau ! Cet hétéroside dissous dans le suc vacuolaire fournit par hydrolyse un aglucone, la crocétine, dont les deux fonctions acides s'estérifient chacune avec une molécule de gentiobiose. Quant à l'odeur caractéristique du safran, elle est due à une huile volatile distincte de la crocine.

Dans tous les autres cas connus, les carotinoïdes sont observables au niveau du protoplasme ou liés aux inclusions solides de ce dernier. Considérons tout d'abord, parmi les organites cellulaires, les chloroplastides.

Dans certains cas, le pigment carotinoïde précède la chlorophylle sur le chloroplastide et fournit ainsi une coloration rougeâtre au jeune tissu; des exemples de ce genre sont offerts par les *Selaginella*, *Aloe*, *Gasteria*, *Haworthia*, *Apicra*, *Potamogeton* et *Adoxa moschatellina*, comme l'ont montré MOLISCH, ILTIS, GEITLER<sup>1</sup>. Chez les *Adoxa*, on voit nettement la couleur rouge-orange des pétioles et pédicelles virer progressivement au rouge-brun, puis au vert sale, au fur et à mesure que la chlorophylle masque en se développant, la couleur primitive. Les *Chara* possèdent aussi dans leurs cellules initiales des chloroplastides presque incolores, porteurs de grains carotinoïdes.

La seconde possibilité est réalisée par la présence simultanée sur le plastide de chlorophylle et de carotinoïdes. Les carotinoïdes peuvent, enfin, persister au niveau du chloroplastide

<sup>1</sup> Voir bibliographie à la fin de l'article.

après la destruction des chlorophylles, ou bien s'y accumuler à ce moment. Des cas analogues nous sont fournis par les tépales de *Lilium*, les cellules du mésocarpe de l'*Asparagus* ou de l'*Arum*.

Les leucoplastides sont aussi le siège d'accumulation de carotinoïdes; tel est le cas des cellules épidermiques de *Cucurbita*.

La localisation des carotinoïdes au niveau des microplastides pose d'intéressants problèmes. Parmi les éléments du chondriome, les mitochondries, formes granulaires, semblent, jusqu'à présent, dépourvues de carotinoïdes. Les chondriocontes, formes en bâtonnets, révèlent des dépôts de pigment. GUILLERMOND a observé la cavulation des chondriocontes dans des baies d'*Arum* et d'*Asparagus*; ces petits renflements vésiculeux renferment un liquide aqueux et l'on remarque la condensation de carotinoïdes en petits grains sur la paroi des vésicules; il arrive parfois qu'un grain d'amidon précède dans le chondrioconte la formation des tétraterpènes. La nature protido-lipoïdique des éléments du chondriome explique, à première vue, ces localisations; la phase lipoïdique des microplastides accueille les produits insolubles ou peu solubles dans le protoplasme qui les a engendrés.

Cette interprétation, un peu trop simpliste, réduirait le rôle du chondrioconte à celui d'un simple magasin et ferait croire que le protoplasme seul est responsable de la genèse de ces carotinoïdes. En adoptant cette hypothèse, on n'explique pas comment les mitochondries, elles aussi de nature lipoïdique, seraient exemptes de carotinoïdes! La préexistence de grains amylicés dans le chondrioconte fait au contraire penser qu'un métabolisme, propre à ces organites, y assure l'accumulation de polyènes. Le départ des rôles du protoplasme et de l'organite dans ces synthèses est encore impossible à faire.

L'identification de carotènes au niveau des chondriosomes a été récemment reprise par JOYET-LAVERGNE; en appliquant le réactif de CARR et PRICE (trichlorure d'antimoine) l'auteur a obtenu pour les chondriosomes de la lignée qui évolue en macroplastides, la coloration bleue qui décèle la vitamine A. Cette réaction positive persiste, dit l'auteur, au niveau des plastides évolués, qui paraissent alors bordés par un chapelet de granules.

JOYET-LAVERGNE déduit de cette observation l'hypothèse d'une persistance de l'état mitochondrial à l'intérieur du plaste; tout en réservant notre opinion sur cette hypothèse, reconnaissons l'intérêt de ces observations cytologiques faites sur *Elodea* et étendues à diverses plantes telles que *Iris*, *Crinum*, *Acer*, *Zygnema* et divers champignons.

La question de localisation est étroitement liée à celle de l'état sous lequel se présentent les carotinoïdes. Tant que le protoplasme et les plastides auront une teneur suffisante en lipoides, les chances d'observer un état cristallisé des carotinoïdes seront faibles. Certes, ici encore, il y a lieu de distinguer entre les xanthophylles qui sont généralement diffuses dans le substratum du plaste, et les carotènes, plus hydrophobes, disséminés à l'état de petits grains et très souvent de cristaux. Les xanthophylles sont plus lâchement attachées au plastide que les carotènes. DOUTRELIGNE a montré, en effet, que lorsqu'on extrait les pigments de plastides séchés, on n'obtient plus que les carotènes.

Des figures cristallisées *in situ* ne sont pourtant pas rares; nous en avons surtout observé dans des cellules vieilles, où l'élimination progressive des lipoides, par suite d'une utilisation de ces substances, a déterminé la cristallisation des carotinoïdes. La réaction de MOLISCH qui conduit à la cristallisation intracellulaire des carotinoïdes, se fonde, elle aussi, sur le principe de l'élimination des lipoides. Dans l'expérience c'est une lessive alcaline hydroalcoolique qui détruit par saponification le solvant naturel des tetraterpènes. Cette élimination se fait naturellement par les combustions du catabolisme. Dans le *Daucus carota* les cristaux de carotène sont en forme de tablettes rhombiques dichroïques; la lycopine des fruits de rosiers se présente au contraire sous forme d'aiguilles, etc. Il arrive que le cristal en croissant, donne au chromoplaste qui épouse son contour, les formes les plus variées. Parfois l'organite se rompt et le cristal se trouve libre dans le protoplasme cellulaire (*Daucus carota*). Un milieu propice à la cristallisation n'est pas offert exclusivement par des cellules vieilles; les cellules du tissu de la coronule du *Narcissus poeticus* fournissent de bonne heure de beaux cristaux de carotène. Il faut également tenir compte

de ce que les pigments qui cristallisent dans les cellules âgées ne sont probablement pas les mêmes que ceux dont on voit les cristaux dans de jeunes éléments. Dans les cellules âgées se sont surtout les esters des xanthophylles qui sont présents et l'on ne sait encore que fort peu sur leur capacité de cristalliser *in vivo*. Parmi ces esters, le physaliène a donné lieu aux études les plus détaillées; on le trouve sous forme de bâtonnets rectilignes dans les cellules du *Physalis Alkekengi* et sous forme de gouttelettes dans les cellules de l'*Asparagus officinalis*. Le physaliène a été cristallisé *in vitro*. L'existence de formes naturelles dites « dégénérées » des carotinoïdes complique encore le problème; ces substances, qui prennent naissance dans la cellule au moment où la chlorophylle disparaît, perdent la faculté de cristalliser et manifestent progressivement une alcalisolubilité.

Le terme de lipochromie a été parfois utilisé pour désigner les pigmentations dues à des tétraterpènes émulsionnés dans le protoplasme. C'est donc sous forme de gouttelettes que l'on trouve des carotinoïdes dans les cellules de champignons, dans l'huile jaune d'*Elaeis*, dans le latex d'*Hevea*, chez des algues et dans les cellules animales.

L'état émulsionné des carotinoïdes, certes bien distinct de l'état adsorbé, ne constitue toutefois pas, à notre avis, une variante significative pour le métabolisme cellulaire. Là encore, il ne sera permis de trancher que le jour où l'on aura reconnu la nature exacte des carotinoïdes émulsionnés pour les comparer aux carotinoïdes attachés aux plastides. Rappelons pour terminer que les plastides, petits et grands, constituent au sein du protoplasme, par leur nature colloïdale et les substances chimiques qui les composent, de véritables colonnes d'absorption, comparables aux systèmes analogues, mais plus grossiers, que nous utilisons dans les laboratoires. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que nous observions au niveau des plastides, des phénomènes de condensation et de séparation chromatographiques. Cette fonction attribuée aux inclusions solides du protoplasme n'exclut pas nécessairement une activité enzymatique complémentaire. Ces quelques propos montreront bien l'insuffisance de nos études et l'étendue des recherches à accomplir dans le domaine de la cytologie des carotinoïdes.

\* \* \*

## PROBLÈMES DE GENÈSE.

Nous résumons sous ce titre ce que l'on sait aujourd'hui des conditions générales et trophiques propres à faciliter l'accumulation des carotinoïdes. Cette question comporte un cas simple, celui de leur genèse chez les plantes sans chlorophylles et un cas apparemment plus complexe, réalisé chez les plantes vertes. Si cette distinction ne correspond pas à une différence physiologique fondamentale, elle a du moins l'avantage d'ordonner en série croissante, les difficultés du problème.

*Plantes sans chlorophylle.* — Les pigments jaunes, oranges, etc., non diffusibles dans le milieu de culture, que montrent diverses colonies microbiennes, sont des carotinoïdes. C'est à CHARGAFF que l'on doit une des premières analyses de ce type. *Sarcina lutea*, *Sarcina aurantiaca*, *Mycobacterium phlei* (INGRAHAM et STEENBOCK), *Staphylococcus aureus*, doivent leurs propriétés chromogènes à des mélanges en proportions variables de carotènes, de xanthophylles et d'esters de ces dernières. N'ayant pu identifier le carotène trouvé dans *Sarcina lutea*, CHARGAFF l'a nommé sarcinine ! On sait que le nombre des isomères possibles est très grand chez les carotènes. Si le nombre des isomères justifie parfois l'établissement d'un nom nouveau pour définir un composé non identifiable à l'un des carotènes connus, il faut pourtant rappeler que le nombre de ces hydrocarbures aptes à fournir par une scission ultérieure de la vitamine A, est limité en raison de la position précise que doit occuper la double liaison nucléaire pour conférer au produit de scission son activité physiologique. *Sarcina aurantiaca* fournirait du carotène  $\beta$  et de la zeaxanthine; le microbe paratuberculeux posséderait lui, en plus des carotènes  $\beta$  et  $\gamma$ , de la lutéine. La zeaxanthine constitue enfin le pigment principal du staphylocoque doré. D'autres germes microbiens sont carotinogènes: le *Spirillum rubrum* doit sa couleur à un polyène inconnu et un



alcool, la spirilloxanthine. Chez les Rhodobactériacées on a découvert des carotènes plus ou moins bien définis et associés à leurs xanthophylles spécifiques (SCHNEIDER, E.: bactériopurpurine du *Rhodobacillus palustris*).

L'intensité de la pigmentation de ces colonies microbiennes varie avec le milieu où elles se sont développées. Un de nos élèves, Auguste a MARCA, a montré que la coloration des sarcines jaunes dépend de la concentration du sucre dans le milieu; le cas de *Sarcina nitens* est particulièrement précis: sur le milieu de triage sans sucre, la colonie est blanche; en présence de glucides la colonie jaunit et prend en vieillissant une teinte orangée. *Sarcina flava*, qui donne une colonie jaune sur le milieu minéral de Detmer (variante de la solution de Knopp), devient jaune de chrome sur pomme de terre. Nous avons remarqué que ces bactéries sont parmi les plus riches en catalase des microbes aquatiques. La coïncidence d'une forte activité catalasique et de pigments carotinoïdes, n'est pas purement fortuite et nous aurons l'occasion d'y revenir plus tard. De nombreux champignons produisent des carotinoïdes. Parmi les Myxomycètes, citons le *Stemonitis fusca*, parmi les Archimycètes, le *Synchytrium endobioticum*, parmi les Zygomycètes, les Mucorinées, parmi les Ascomycètes, les *Peziza* où cristallisent même les carotènes, les *Nectria* aux vives couleurs briques, les levures rouges, parmi les Basidiomycètes, les rouilles qui doivent leur nom aux carotinoïdes si abondants chez les *Puccinia*, *Melampsora*, *Gymnosporangium*, etc. Pour les Phycomycètes, SCHOPFER a montré, à propos du *Mucor hiemalis*, puis plus tard pour le *Phycomyces Blakesleanus*, l'importance des ressources glucidiques pour l'accumulation du carotène; sa formation augmente parallèlement à la teneur en matière grasse et est liée, dans une certaine mesure à la présence de lumière. Dans un groupe très voisin, les Mortierellacées, le genre *Pilobolus* offre de très curieuses particularités; le sporangiophore épais se dilate sous le sporange en une vésicule translucide; le pigment doré qui s'y trouve et que ZOPF avait déjà assimilé aux carotines, absorbe une partie des radiations lumineuses et participe de ce fait au mécanisme des courbures phototropiques du champignon.

La présence de carotinoïdes est si constante chez certaines levures, que LODDER n'a pas hésité dans sa récente classification des levures anascosporogènes, à créer une famille, les *Rhodotorulaceae*, qui réunit les espèces anciennement appelées *Torula* rouges! LEDERER a défini quatre pigments carotinoïdes différents, constituant la matière colorante d'une *Torula* rouge de l'Institut Pasteur. Les trois premiers présentent les caractères de solubilité des hydrocarbures; il s'agit du carotène  $\beta$ , d'un nouvel hydrocarbure, le torulène, et, enfin, d'un carotène trop décomposable pour pouvoir être identifié. Quant au quatrième pigment de cette levure, il colore en rouge foncé l'alcool alcalin dans lequel il est soluble; cette propriété apparente ce pigment à l'astacine, une oxylactone qui constitue sous forme de différents composés, le pigment des crustacés. L'auteur n'indique rien en ce qui concerne les conditions optimales pour la formation et l'accumulation de ces pigments. Un de nos élèves, Emile PRIVAT, apporte dans les conclusions de son étude des levures colorées du lac de Genève, d'utiles informations; la présence du glucose, dit-il en substance, est un facteur très important de la pigmentation des levures roses et rouges. L'auteur ajoute que pour les levures étudiées, les sels de magnésium n'interviennent pas dans la genèse du pigment, comme c'est le cas chez une bactérie *Micrococcus prodigosus*. L'effet du magnésium sur la pigmentation peut être indirect; dans de récentes expériences, HAHN vient de montrer que l'addition de sulfate de magnésium au milieu de culture, jusqu'à la concentration 0,4 moléculaire, élève l'activité catalasique d'une *Torula* rouge. Or, cet auteur a montré dans la même recherche les relations existant entre la fonction catalasique et la faculté d'accumuler des pigments carotinoïdes; dès que la fonction catalasique disparaît, le peroxyde d'hydrogène détruit le pigment polyénique.

Le ferment catalase garantit l'élimination de l'eau oxygénée dont les faibles traces s'opposeraient au maintient des pigments polyéniques. Cette remarque judicieuse doit être appliquée aux phénomènes de décoloration des cultures âgées de certaines Chlorophycées capables de concentrer des carotinoïdes jusqu'au point d'offrir des colonies rouge-vermillon.

Pour achever cette revue sommaire des cas de pigmentation à carotinoïdes chez les végétaux sans chlorophylle, signalons encore les plantes qui ont naturellement perdu la propriété de produire des chlorophylles; ces végétaux ont été appelés *apochlorotiques* (PRINGSHEIM) ou encore *leucophytes* (LWOFF). Bien que ces deux désignations ne correspondent pas exactement à la même catégorie d'organismes, en raison des définitions propres à chacun de ces auteurs, ces termes s'appliquent essentiellement à des types de la série des flagellates: *Chrysoomonadines*, *Phytomonadines*, *Euglénines* et *Dinoflagellates*. *Polytoma uvella*, un Flagellé incolore, produit des carotinoïdes; Lwoff a montré qu'*Astasia* et *Euglena gracilis* accumulent des pigments polyéniques en culture à l'obscurité.

Chez la plupart des Flagellophyccées existe à l'avant de la cellule une tache colorée en rouge, le *stigma* ou point oculiforme, imprégné de carotène. La fonction de cet organite semble être d'orienter la cellule vers la lumière. Chez les Volvocales dont les *Gonium* et les *Pandorina* présentent des manifestations connues de phototactisme, on retrouve également des points oculiformes imprégnés de carotinoïdes. Nous ne pouvons nous empêcher d'établir un rapprochement entre cette fonction visuelle tant de fois discutée chez les Flagellés et les découvertes signalées par KARRER dans une conférence donnée à Genève en mars 1938. Des carotinoïdes logés au niveau de la rétine de certains poissons d'eau douce sont transformés, sous l'influence de la lumière, et fournissent de la vitamine A; celle-ci, reprise à l'obscurité par le métabolisme cellulaire, serait ramenée à la substance de départ, la rhodopsine. Cette participation des carotinoïdes à l'acte visuel, constitue un argument sérieux pour attribuer au *stigma* des Flagellés une véritable photosensibilité.

*Les plantes vertes.* — Passons maintenant au cas de l'accumulation de carotinoïdes chez les plantes vertes. Un bref résumé des observations faites sur les relations des genèses de la chlorophylle et des carotinoïdes servira d'introduction à ce chapitre.

Considérons pour débiter les arguments énoncés pour soutenir l'hypothèse d'une *liaison* entre les processus biochimiques qui

aboutissent à la formation de la chlorophylle et ceux qui conduisent à la production des carotinoïdes.

Les xanthophylles accompagnent toujours les chlorophylles. Toutes les analyses faites sur les extraits verts des plantes révèlent cette concomitance; cette multiple pigmentation est d'ailleurs précoce ainsi que l'ont montré GODNEW et KORSCHENIEWSKI en découvrant dans des bourgeons non éclos de la chlorophylle, des xanthophylles et des carotènes.

L'idée d'association est renforcée par le fait que l'analyse des parties chlorotiques d'un végétal vert indique pour la partie blanche une teneur moindre en carotinoïdes que pour la partie verte. Dans le cas des choux-fleurs les tissus incolores ne contiennent que le quart des carotinoïdes des tissus verts.

Un autre argument fait appel à l'ordre dans lequel se succèdent les pigments; dans les feuilles, les couleurs jaunes de l'automne prennent naissance à la suite de la destruction de la chlorophylle. Ainsi que beaucoup d'autres fruits, la tomate qui est verte au début, rougit ensuite.

Il faut ajouter à ces remarques un peu sommaires de la physiologie des constatations plus précises, tirées de la chimie comparée des carotinoïdes et de la chlorophylle. Sans entrer dans les détails de la parenté limitée de constitution de ces deux groupes de pigments, rappelons que le tiers de la molécule de chlorophylle est constitué par un alcool supérieur, le phytol. La longue chaîne d'atomes de carbone de ce corps donne à la chlorophylle son caractère de liposolubilité; à d'autres égards, le phytol ressemble aux tétraterpènes: s'il n'a que 20 atomes de carbone au lieu de 40 comme les carotènes, il possède comme eux des groupes méthyle latéraux. Bien que plus hydrogéné que les carotinoïdes, le phytol présente une grande analogie de structure avec eux, analogie que confirment en particulier les études chimiques sur la synthèse de ces polyènes.

L'ensemble de ces arguments a permis de supposer, pendant une certaine période, que le phytol de la chlorophylle servait de matière première à l'élaboration des carotinoïdes.

Cette notion de dérivation directe est infirmée par plusieurs arguments dont voici les principaux:

Les plantes naturellement dépourvues de chlorophylle

forment dans leurs cellules tous les types de carotinoïdes énumérés plus haut. Les leucophytes, que nous venons de rappeler, sont encore capables de constituer des carotinoïdes sans former de chlorophylle ! LOESECKE a, d'autre part, attiré l'attention sur la phase incolore qui s'intercale entre la disparition de la chlorophylle et l'apparition de pigments carotinoïdes qui se reforment *de novo*. Les carotinoïdes se forment enfin, aussi bien chez les algues que chez les tomates (lycopène) à l'obscurité, condition où les tissus ne verdissent pas. Il est vrai, que ce dernier argument, ainsi que celui de LOESECKE, ne prouvent point qu'un précurseur incolore de la chlorophylle n'ait pu se constituer et servir de substance première pour la formation de carotinoïdes. Beaucoup plus convaincantes sont les preuves apportées par KUHN et BROCKMANN, dont les dosages chimiques faits sur le *Physalis*, prouvent que la quantité préexistante de chlorophylle est nettement insuffisante pour expliquer la concentration ultérieure de carotinoïdes.

Cet ensemble de faits engage les biologistes à adopter l'hypothèse biochimique suivante: l'isoprène, que l'on considère pour de bonnes raisons comme l'unité fondamentale de tous ces polyterpènes, donne naissance à un composé, à vrai dire inconnu, le protophytol. C'est à partir de cette étape qu'une bifurcation est possible, soit vers le phytol proprement dit pour aboutir, si les conditions le permettent, à la chlorophylle, soit du côté des carotinoïdes. Toutes les possibilités sont ainsi réservées et conviennent aux divers cas réels: orientation du métabolisme dans l'unique voie des carotinoïdes (plantes leucophytes), double orientation simultanée vers les carotinoïdes et les chlorophylles; seul, le cas des synthèses chlorophylliennes, à l'exclusion *complète* des tétraterpènes, semble inconnu jusqu'à ce jour dans le monde végétal.

Pour terminer ce préambule, séparons les concepts biochimiques et les physiologiques. Les carotinoïdes peuvent se constituer et remplir leur rôle ignoré en toute indépendance des chlorophylles. La proposition inverse ne paraît pas conforme à la réalité: les chlorophylles ne se constituent et ne fonctionnent qu'en présence de traces de xanthophylles pour le moins.

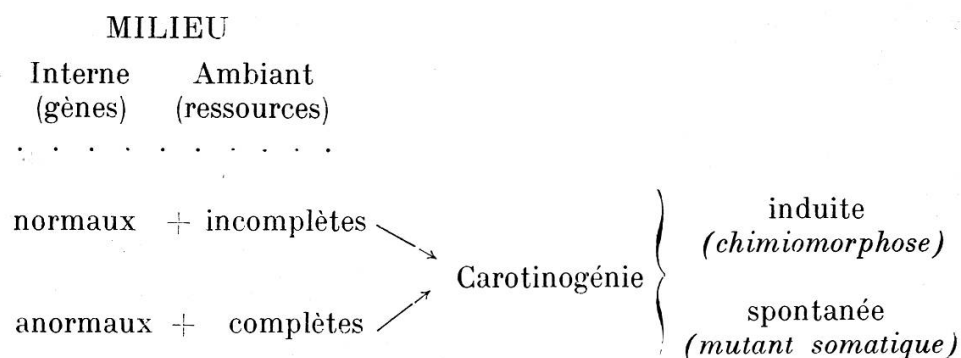
Il faut savoir gré à la chimie des lumières qu'elle nous apporte,

mais il faut se garder toutefois de penser que cette clarté suffise actuellement pour dissiper les obscurités du problème physiologique des relations des carotinoïdes et des chlorophylles.

Nous étudierons chez les plantes vertes tout d'abord, le cas restreint d'une Chlorophycée qui a fait à l'Algothèque de Genève l'objet de nombreuses recherches: *Chlorella rubescens* Chod. Chez cette algue cultivée à l'état pur, deux possibilités se présentent:

- 1° La lipochromie *spontanée*, c'est-à-dire l'accumulation de carotinoïdes dans les cellules de colonies âgées et développées sur des milieux normaux;
- 2° La lipochromie *induite*, c'est-à-dire l'accumulation prématurée et excessive dans des cellules jeunes, résultant de conditions trophiques spéciales.

Certes, nous l'avons déjà dit, la carotinogénie expérimentale n'est point autre chose que l'exagération d'une tendance particulière à l'espèce étudiée. Des études sur la sélection monosporee et répétée de cette souche ont permis à R. CHODAT d'obtenir toute une série de clones distincts, possédant à des degrés très divers et d'une façon durable la faculté d'accumuler peu ou beaucoup de carotinoïdes. La description de ces races ou mutants somatiques suscite des problèmes particuliers que nous ne voulons pas exposer dans cet article. Le schéma ci-dessous résumera l'origine et la portée de ces deux phénomènes:



La carotinogénie peut donc résulter de deux mécanismes distincts; l'un a pour base une carence de matière, l'autre une carence d'utilisation. Ne retenons pour l'instant que la chimio-

morphose. Les conditions qui en assurent la réalisation chez diverses Chlorophycées ont été étudiées par R. CHODAT et son élève F. MEIER, puis par F. CHODAT et ses élèves C. VREEDE et F. WENZINGER. Pour la commodité du sujet nous distinguerons des conditions nutritives et des conditions générales.

Le régime alimentaire propice à la formation excessive des carotinoïdes chez *Chlorella rubescens* et diverses autres Chlorophycées comporte: 1<sup>o</sup> des ressources abondantes en glucides, fait que nous avons déjà relevé pour les plantes dépourvues de chlorophylles; 2<sup>o</sup> de faibles ressources en azote assimilable, sans égard d'ailleurs à la nature de ces dernières; 3<sup>o</sup> une carence du milieu en fer.

La signification de ces trois conditions est facile à saisir: la pauvreté du milieu en fer entrave la formation de la chlorophylle; concomitamment l'insuffisance des réserves azotées contribue à la chlorose de l'algue. Dans ces conditions, l'orientation biochimique vers la formation du phytol et de la chlorophylle est moins réalisable; les glucides ne manquant pas, la voie aboutissant aux carotinoïdes est adoptée. Sans doute le mécanisme est-il, dans ses détails, plus compliqué; cette manière d'envisager le problème comme une alternance physiologique a l'avantage de dissocier les facteurs relatifs à la chlorose de ceux relatifs à la genèse des tétraterpènes.

Un milieu de culture caractérisé par les trois conditions sus-énoncées est qualifié de carotinogène. Par opposition, les milieux anticarotinogènes seront ceux où les réserves de fer sont normales les ressources en azote considérables et la balance azote-carbone normale. Sur ces milieux anticarotinogènes, les colonies demeurent vertes, même en vieillissant et même lorsqu'on choisit les clones qui sont les plus enclins à fournir des pigments rouges. Les conditions trophiques peuvent donc aussi bien exalter que réduire à rien la carotinogénie d'une souche.

Les conditions qui assurent la chimiomorphose étant maintenant connues, il convient de préciser l'analyse du phénomène et de se demander quels sont les pigments accumulés par l'algue. Les recherches d'un de nos élèves, F. WENZINGER, viennent d'apporter une première réponse à cette question. On trouvera dans ce mémoire, actuellement en impression, la description de

l'évolution des pigments au cours de la vie coloniale. Parmi les résultats de cette recherche, je signalerai la transformation rapide des xanthophylles libres en xanthophylles estérifiées. Dans des cultures âgées de plus d'un mois, on ne trouve plus de xanthophylle libre. Ce problème de l'estérification des xanthophylles a déjà fait l'objet d'observations dont quelques-unes sont contradictoires. Les fameuses «Herbstxanthophylle» de TSWETT ne seraient, suivant KUHN et BROCKMANN, que des esters. Ces mêmes auteurs prétendent que les xanthophylles sont présentes, presque en totalité, à l'état libre en été dans les feuilles. Le début de l'automne se marque par une estérification. Peut-être est-il prématuré de généraliser, car les analyses faites par KARRER et WALKER sur des feuilles d'automne ne révèlent que de faibles quantités de ces esters. La genèse de l'un de ces esters a été étudiée avec soin par KUHN et BROCKMANN dans les calices verts des *Physalis* dont les cellules contiennent, à côté de la chlorophylle, de la lutéine et des carotènes. En mûrissant, le calice devient jaune; à ce moment on y trouve déjà l'ester, le physaliène, à raison de 0,1% du poids sec. Ce titre s'élève à 1% lorsque le calice est rouge. Plus tard l'ester disparaît progressivement pour ne constituer, au bout d'un an, que le 0,1% du poids sec.

Ces observations ont été complétées par une série de mesures faites sur des calices mûris artificiellement. Des calices encore verts, sont placés durant 3 jours à la température de 35° dans une atmosphère d'oxygène. Ce traitement fait jaunir le calice et détermine une augmentation appréciable des carotènes; simultanément le titre des xanthophylles libres passe de 5 à 1 et la synthèse du physaliène s'effectue. Cette maturation artificielle résulte d'une respiration exagérée. L'estérification des xanthophylles qui apparaît à un moment précis de la vie de la cellule doit avoir une signification physiologique. Un certain nombre de fonctions acides sont accaparées par ce processus; à cet assainissement de l'équilibre ionique, s'ajoute l'insolubilisation plus marquée du pigment estérifié: il est littéralement évacué par sa faible miscibilité avec les colloïdes cellulaires. Les documents sont encore trop peu nombreux pour donner à cette importante question la solution définitive.



Considérons pour terminer le jaunissement des feuilles en automne. La chlorophylle disparaît progressivement des plastides; le mécanisme complet de cette destruction n'est pas encore élucidé en dépit de recherches déjà nombreuses. WIESNER a montré que les acides organiques détruisent la chlorophylle. KRAUS a vérifié *in vitro* cette destruction. WIELER signale une désamination par libération d'ammoniac aux dépens des noyaux pyrrol. Quel que puisse être le biochimisme de cette décoloration, il semble établi que l'abaissement de la température y contribue activement. Les températures nécessaires à cette décoloration varient sans doute avec les espèces; chez les Conifères, plantes d'hiver par excellence, de très basses températures sont nécessaires pour décolorer les feuilles.

Les teintes des carotinoïdes se révèlent après le départ de la chlorophylle qui les masquait. Elles ne tardent pas à s'accroître en raison de la formation de nouvelles quantités de carotinoïdes. Une température élevée ne convient pas à la formation des carotinoïdes; la preuve en a été fournie par DUGGAR, pour les fruits des tomates qui ne rougissent pas à la température de 30°. Dans ces conditions, le fruit produit un pigment jaune que l'on a considéré comme un flavone, en raison de sa solubilité dans les alcalis. Ces tomates jaunes qui ont mûri à la chaleur, rougiront après un séjour à plus basse température. Pour revenir au sujet, disons que la température plus fraîche de l'automne favorise la destruction de la chlorophylle et n'entrave pas la genèse des carotinoïdes.

L'état actuel de nos connaissances dans le domaine des transformations qui ont lieu au cours du jaunissement, réclame une grande prudence; dire que la chlorophylle disparaît et que des carotinoïdes surgissent, c'est résumer la situation telle qu'elle nous apparaît à la fin du processus. On sait, par exemple, que la destruction de la chlorophylle est accompagnée d'une démolition, moins accentuée il est vrai, des carotinoïdes et tout particulièrement du carotène. Ajournons par conséquent tout jugement sur la question de concomitance exacte des destructions de la chlorophylle et de la synthèse des carotinoïdes!

Examinons plutôt les conditions trophiques qui règnent à

cette période du jaunissement dans les cellules des tissus palissadiques.

DELEANO et ANDREESCO nous apprennent, en développant des études inaugurées à Genève avec CHODAT et MONNIER, qu'à l'époque du jaunissement le 53% de la quantité absolue de l'azote des feuilles de *Salix fragilis* disparaît de ces organes. Cette migration, dite négative, de l'azote caractérise donc une période de la végétation. La destination de cet azote migrateur a été précisée par COMBES, puis par son élève A. MÉROP; les recherches sur le *Quercus* et le *Fagus* montrent une accumulation automnale de l'azote dans l'écorce de la tige et de la racine et dans le bois de celle-ci.

D'autre part, l'apport des substances minérales dans les feuilles est diminué, pour des causes diverses, en cette saison. La concentration du fer disponible doit donc s'abaisser. Toutes les feuilles d'une plante ne jaunissent pas en même temps; la synthèse des sucres se poursuit, d'autre part, même à des températures très basses. Les circonstances que nous venons de décrire réalisent pour un certain temps un déséquilibre des ressources nutritives de la plante. Les conjonctures où se trouvent placées les cellules des feuilles, rappellent d'une manière frappante celles où se trouvent les cellules d'algues croissant sur un milieu carotinogène.

Si nous constatons que des causes semblables entraînent des conséquences analogues chez les Thallophytes et les Angiospermes, nous sommes peut-être autorisés à penser que le mécanisme physiologique de la carotinogénie est commun à ces groupes, systématiquement si distants.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BUNNING, E., Phototropismus und Carotinoïde. *Planta*, 26, 719 (1937).
- CHARGAFF, E., Sur les carotinoïdes des Bactéries. *C. R. Acad. Sci. Paris.*, 197, 946 (1932).
- CHODAT, F. et WENZINGER, F., Sur les pigments carotinoïdes des algues vertes. *Actes Soc. helvét. Sc. nat.*, Genève, 144 (1937).
- CHODAT, F. et VREEDE, C., Carotène et oxytrophie. *Actes Soc. helvét. Sc. nat.*, Solothurn, 321 (1936).

- CHODAT, F. et KOL, E., Etudes sur le développement des algues unicellulaires dans le vide. *Bull. Soc. bot. de Genève*, 25, 225 (1934).
- CHODAT, R. et MEIER, FL., Sur les conditions de la formation de la carotène. *C. R. des séances Soc. Phys. et Hist. nat. Genève*, 44, 107 (1927).
- COMBES, R., Emigration des substances azotées des feuilles vers les tiges et les racines des arbres au cours du jaunissement automnal. *Revue générale de Botanique*, 38 (1927).
- DELEANO, N. T. et ANDRESCO, M., L'absorption et la migration négative de l'azote dans les feuilles de *Salix fragilis* L. *Buletinul Societatii de Stiinta din Cluj*, 6, 209 (1931).
- DOUTRELIGNE, *Proc. Royal Acad. Amsterdam*, 38, 886 (1935).
- DUGGAR, B. J., Lycopersicin, the red pigment of the tomato, and the effect of conditions upon its development. *Washington Univ. Stud.*, 1, 22 (1913).
- FREY-WYSSLING, *Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen*. Berlin (1935).
- GEITLER, L., Ueber das Auftreten von Karotin bei Algen und die Abgrenzung der Heterokonten. *Oesterr. Botan. Zeitschr.*, 79 (1930).
- GEITLER, L., Ueber die Karotinfärbung der Laubblätter von *Adoxa* und über andere « Karotinpflanzen ». *Oesterr. Botan. Zsch.*, 86, 297 (1937).
- GODNEW, T. N. und KORSCHENEWSKY, S. K., Ueber die gelben Begleitstoffe des Protochlorophylls. *Planta*, 10, 811 (1930).
- GUILLERMOND, A., *Le Chondriome*, Hermann, Paris (1934).
- HAHN, M., Beiträge zur Physiologie einer roten Torulaart. *Dissertation, Technische Hochschule, München* (1934).
- HUBERT, B., The physical state of chlorophyll in the living plastid. *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, 32, 229 (1935).
- INGRAHAM, M. and STEENBOCK, H., The relation of micro-organisms to carotenoids and vitamin A. *Biochemic. J.*, 29, 2553 (1935).
- JOYET-LAVERGNE, Sur les rapports entre la vitamine A et les plastes. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1042 (1935).
- JOYET-LAVERGNE, *Protoplasma*, 28, 131 (1937).
- KARRER, P. et WALKER, O., Untersuchungen über die herbstlichen Färbungen der Blätter. *Helvet. chim. Acta*, 17, 43 (1934).
- KARRER, P., Conférence présentée à l'Association des Chimistes de Genève le 18 mars 1938.
- KRAUS, G., *Zur Kenntnis der Chlorophyllfarbstoffe und ihrer Verwandten*, Stuttgart (1872).
- KUHN, R. et BROCKMANN, H., Bestimmung von Carotinoïden. *Z. physiol. Chem.*, 206, 41 (1932).
- LODDER, J., *Kon. Akad. Wet., Verhandl.* (2 section), XXXII, p. 1 à 256 (1935).
- LOESECKE, H. v., Quantitative changes in the chloroplast pigments in the peel of bananas during ripening. *J. amer. chem. Soc.*, 51, 2439 (1929).

- LWOFF, M. et LWOFF, A., Détermination expérimentale de la synthèse massive de pigment carotinoïde par le flagellé *Hoematococcus pluvialis* Flot. *C. R. des séances de la Soc. de Biol. Paris*, 105, 454 (1930).
- MARCA, A a, Contribution à l'étude de la flore bactérienne du lac de Genève. *Bull. Soc. Bot. Genève*, 19, 237 (1927).
- MEIER, F. E., Recherches expérimentales sur la formation de la carotène chez les Algues vertes unicellulaires. *Bull. Soc. Bot. Genève*, 21, 161 (1929).
- MÉROP, A., L'accumulation dans la tige et la racine du *Salix fragilis* des substances azotées perdues par les feuilles au cours du jaunissement automnal. *Revue générale de Botanique*, 48, 317 (1936).
- MOLISCH, H., Ueber vorübergehende Rotfärbung der Chlorophyllkörner. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 20 (1902).
- MOLISCH, H., *Mikrochemie der Pflanze*, 3. Aufl., Jena (1923).
- MONTFORT, C., Carotinoïde, Photosynthese und Quantentheorie. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 83, 725 (1936).
- PRINGSHEIM, E. G., Beiträge zur Physiologie saprophytischer Algen und Flagellaten. I, II, III<sup>te</sup> Mitteilung. *Planta*, 26, 631 (1937); 26, 665 (1937); 27, 61 (1937).
- PRIVAT, E., Contribution à l'étude des levures du lac de Genève. *Bull. Soc. Bot. Genève*, 19, 282 (1927).
- SCHMIDT, G., Die Wirkung der Lichtqualität auf den Assimilationsapparat verschieden gefärbter Gewebe. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 75, 554 (1937).
- SCHNEIDER, E., Ueber die Carotinoïde der Purpurbakterien. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul*, 1, 74 (1936).
- SCHOPFER, W. H. et KOCHER, V., Sur la cristallisation du Carotène de *Phycomyces*. *Actes Soc. helvét. Sc. nat.*, Solothurn, 320 (1936)
- SMITH, O , Effects of light on carotenoid formation in tomato fruits. *Cornell Univ. Agricultural Exper. Station*, Mémoire 187 (1936).
- TSWETT, Ueber das Pigment des herbstlich vergilbten Laubes. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 26 (1908).
- VECCHI, A. et BUSCALIONI, L., Le carotène delle piante, dell'uomo e degli animali in rapporto al substrato ed all'eredità. *Malpighia*, 33, 187 (1937).
- WIELER, A., Beiträge zur Kenntnis des Laubfalls und der herbstlichen Vergilbung der sommergrünen Holzgewächse. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 84, 764 (1937).
- WIESNER, J., *Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze*. Wien (1876).
- VOSS, J., Ueber Phenolfärbung und Carotinoidgehalt von Weizen und ihre Verwendung zur Sortenunterscheidung. *Angewandte Botanik*, 18, 149 (1936).
- ZECHMEISTER, L., *Carotinoïde*. Springer, Berlin (1934).
- ZECHMEISTER, L. et CHOLNOKY, L. v., *Die chromatographische Adsorptionsmethode*. Springer, Wien (1937).