

10. STICH, C. (1891) Die Athmung der Pflanzen bei verminderten Sauerstoffspannung und bei Verletzungen. *Flora* **74**, 1.
11. STILES, W. and W. LEACH. (1931) On the use of the Katharometer for the Measurement of Respiration. *Ann. of Bot.* **45**, 461.
12. TSCHIRCH, A. und O. OESTERLE. (1900) *Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde*. Leipzig. C. H. TAUCHNITZ.
13. WEHMER, C. (1931) *Die Pflanzenstoffe*. Jena. GUSTAV FISCHER.

**Botany.** — *Note sur la structure des chloroplastes.* Par J. DOUTRELIGNE.  
(Communicated by Prof. L. G. M. BAAS BECKING.)

(Communicated at the meeting of September 28, 1935).

Dans cette communication, nous voudrions donner un bref aperçu des résultats obtenus à la suite des recherches que, sur le conseil de M. le Prof. BAAS BECKING, nous avons entreprises sur la structure des chloroplastes, principalement dans certaines plantes aquatiques, ainsi que sur la localisation de la chlorophylle au sein des chloroplastes.

Est-il besoin de rappeler que la question qui nous occupe a fait l'objet de nombreuses recherches dont les résultats sont malheureusement fort divergents, voire même contradictoires?

Pour préciser quelque peu l'état de la question, résumons brièvement les différentes opinions en présence<sup>1)</sup>.

De l'avis de HOFMEISTER (1867), LIEBALDT (1913), PONOMAREW (1914), les chloroplastes sont homogènes, la structure apparente qu'ils montrent parfois proviendrait soit des granules d'amidon qu'ils contiennent, soit de modifications consécutives à une altération de la substance fondamentale.

De plus, ces auteurs prétendent que la chlorophylle imprègne toute la masse du chromatophore. Dans le chloroplaste homogène, LIEBALDT distingue toutefois une phase lipoïde pigmentée d'une phase hydroïde incolore, mais elle est d'avis que la distinction entre les deux phases est d'ordre submicroscopique. Pour elle, les granules verts parfois visibles au microscope dans la masse du stroma résultent d'une agglutination de la phase lipoïde et témoignent d'une altération du chloroplaste.

Aux auteurs précités s'opposent tous ceux qui observent dans les chloroplastes un aspect hétérogène, aspect dont la signification réelle est d'ailleurs vivement discutée.

Pour certains d'entre eux, il importe de distinguer dans les chloroplastes, une région périphérique d'une région centrale où s'accumule l'amidon. Mais tandis que GOEPPERT et COHN (1849) localisent la chlorophylle dans la vacuole centrale, PRIESTLEY et IRVING (1907), de même que ZIRKLE (1925) placent le pigment dans l'écorce périphérique.

Bon nombre d'autres auteurs, au contraire, rejettent comme artificielle

<sup>1)</sup> On trouvera une liste bibliographique fort complète dans „Zirkle" (1925).

cette distinction entre région centrale et région périphérique et prétendent que le stroma est dans toute sa masse soit de structure spongieuse, la chlorophylle remplissant les alvéoles (SACHS (1862) et PRINGSHEIM (1881) ou en tapissant les parois sous forme d'une couche mince (TSCHIRCH (1883), CHODAT (1891), KERNER (1894), soit de structure filamenteuse plus ou moins réticulée, la chlorophylle imprégnant uniformément les cordons (FROMMANN (1880) ou étant localisée sur les noeuds du réseau (SCHWARZ (1887)).

Ces divergences de vue montrent que la question méritait bien d'être reprise, mais il était essentiel que les recherches auxquelles nous nous proposons de nous livrer fussent exécutées sur du matériel en parfait état de conservation, observé autant que possible dans son milieu naturel, de façon à éviter toute cause d'erreur due à une altération des chloroplastes. C'est pourquoi nos préférences sont allées avant tout à des plantes aquatiques: *Cabomba aquatica*, *Myriophyllum verticillatum*, *Vallisneria spiralis*. Ces objets joignent à l'avantage de posséder des feuilles minces, celui de pouvoir être observés dans l'eau de l'aquarium où on les a prélevés. Toutefois, dans un but comparatif, nos observations ont également porté sur *Mnium hornum* et *Mnium undulatum*, les feuilles entières étant immergées dans une goutte de paraffine liquide. Ce milieu semble préserver ces objets de certaines altérations que l'eau provoque rapidement.

Nous avons renoncé très tôt à observer des chloroplastes expulsés, dans des solutions isotoniques ou dans la paraffine liquide, ce traitement entraînant avec soi des altérations profondes. De plus, certaines raisons nous portent à croire que des observations sur matériel fixé sont généralement incapables de fournir des renseignements fidèles sur l'aspect et la structure réelle des chloroplastes, surtout lorsque la fixation est suivie d'une déshydratation totale comme le comporte l'enrobage à la paraffine. C'est pourquoi après quelques essais dont nous examinerons plus loin les résultats, nous nous sommes limités presque exclusivement à l'observation de chloroplastes sur le vivant.

Enfin, pour augmenter la valeur probante de notre documentation, nous avons fait appel à la photographie pour reproduire les aspects observés. C'est, pensons-nous, l'unique moyen d'obtenir, dans le cas présent, des images vraiment objectives de la réalité.

### I. *Structure des chloroplastes.*

10. Un premier point important mis en évidence par nos recherches concerne le fait discuté de la présence d'une structure réelle dans les chloroplastes bien conservés. Examinons les résultats obtenus sur ce point dans nos différents objets: Observés dans des conditions qui excluent tout danger d'altération, les chloroplastes de *Cabomba aquatica* ne présentent jamais un aspect homogène, mais montrent toujours une hétérogénéité réelle nettement visible sur les photographies 1 et 2.

L'examen des photographies 3 et 4 relatives au *Myriophyllum verticillatum* ainsi que des photographies 5 et 6 de chloroplastes de *Vallisneria spiralis* mènent à la même conclusion.

Il faut en dire autant des chloroplastes de *Mnium hornum* et de *Mnium undulatum*: ici aussi l'hétérogénéité est évidente (Phot. 7 et 8).

Les constatations qui précèdent concernent des objets bien conservés. Dans certains cas d'altération indubitable, nous tenons à le noter, l'hétérogénéité des chloroplastes normaux fait parfois place à un aspect parfaitement homogène. Cette modification ne se rencontre toutefois que dans des cellules dont le protoplasme étant coagulé, tout mouvement des granules protoplasmiques a cessé, et où les chloroplastes altérés affectent des contours irréguliers en se fusionnant plus ou moins les uns avec les autres en amas informes. D'ailleurs le virement du pigment chloroplastique au vert jaunâtre suffirait à indiquer une altération.

20. L'hétérogénéité observée ne s'explique pas comme le prétendent certains auteurs, par la présence de grains d'amidon au sein du chloroplaste.

Examinons d'abord les objets dont les chromatophores contiennent des grains d'amidon peu nombreux mais assez gros. Ce sont le *Cabomba*, le *Myriophyllum*, le *Vallisneria* et le *Mnium undulatum*. L'amidon y est facilement mis en évidence par une goutte de Lugol déposée immédiatement avant l'observation sur les objets placés sur le porte-objet. Après quelques minutes, on observe dans la région centrale du chloroplaste soit un grain volumineux, soit deux ou trois grains plus petits, colorés en bleu ou en brun plus ou moins foncé. L'existence de ces grains se devine d'ailleurs, dans les chloroplastes sur le vivant, lorsque le plan d'observation passe au niveau convenable. Ils y délimitent des régions plus claires de contour régulier et où la structure générale est beaucoup moins accusée (Phot. 27, 28, 30). Dans les objets fixés au Lugol, la substance du chloroplaste perd peu à peu sa coloration verte mais montre encore en dehors des grains d'amidon une structure assez semblable à celle qu'on y observait avant la fixation (Photo 9). L'hétérogénéité que nous y avons signalée est donc bien indépendante de la présence des inclusions amyloïdes d'un ordre de grandeur fort différent des granules incolores, visibles simultanément sur les photographies. De plus, il convient de noter que cette hétérogénéité persiste dans les chloroplastes de plantes soustraites durant deux ou trois jours à la lumière et où les grains d'amidon ont totalement disparu, comme en fait preuve le résultat négatif de la réaction à l'iode. Toutefois, cette remarque ne vaut pas pour le *Mnium undulatum* pas plus d'ailleurs que pour le *Mnium hornum* où les granules colorables par le Lugol ne disparaissent pas, même après un séjour de trois semaines à l'obscurité.

Le *Mnium hornum* se distingue des objets précédents par la présence dans les chloroplastes de nombreux grains d'amidon fort petits. Nous croyons cependant devoir étendre à ce dernier nos conclusions relatives à l'hétérogénéité qu'on y observe. En effet l'aspect identique de part et

d'autre, porte à croire que nous avons affaire dans les deux cas à une structure semblable sans rapport direct avec les granules amyloïdes. Mais il y a plus. La coloration à l'iode permet de voir que les inclusions occupent parfois le centre du chloroplaste tandis que la région périphérique qui en est dépourvue présente cependant une structure assez marquée. (Photo 13).

La photographie 14 obtenue sur feuilles de *Mnium hornum* traitées par une solution d'iode dans l'acide lactique montre, au contraire, des chloroplastes dans lesquels les granules sont répandus dans toute la masse du stroma; de plus la disposition de l'ensemble de ces grains dénonce au sein du chloroplaste une orientation bipolaire dont nous retrouverons d'autres indices dans diverses altérations.

30. Nos observations au sujet de la structure des chloroplastes ne nous permettent pas d'admettre l'existence générale d'une différenciation morphologique entre région centrale et région périphérique dans les chloroplastes étudiés par nous. A première vue, il est vrai, certaines de nos photographies de *Cabomba* (Phot. 27, 28, 30) pourraient sembler justifier une telle distinction, mais nous avons montré plus haut qu'il s'agit là d'un aspect provoqué par la présence, au sein de quelques chloroplastes, d'un gros grain d'amidon central, comme le prouve la comparaison de ces photographies avec la photographie 9. En réalité, dans le *Cabomba*, ainsi que dans le *Myriophyllum* et le *Vallisneria*, il n'y a sûrement pas lieu de faire une telle distinction: lorsqu'on y observe des chloroplastes contenant deux ou trois grains d'amidon, ces derniers n'occupent jamais une région centrale précise qui les engloberait mais ils plongent librement dans la substance du plaste. (Photos 9, 10, 11). A fortiori, dans le *Mnium hornum*, où les granules colorables sont parfois répandus dans toute la masse du chloroplaste, on pourrait difficilement prétendre retrouver la distinction en question.

Dans le *Mnium undulatum*, au contraire, certains chloroplastes fixés et colorés à l'iode, semblent montrer une région centrale dans laquelle plongent un ou deux grains d'amidon. Nous devons mentionner en outre qu'il nous est arrivé d'observer parfois, sur des chloroplastes non fixés, une zone centrale incolore dans laquelle s'agitait, sous l'action du mouvement brownien, un corpuscule également incolore mais très réfringent. Ce fait confirme une constatation identique faite par ZIRKLE (1925) et à laquelle l'auteur attribue une valeur considérable. L'observation constitue évidemment un argument très fort en faveur d'une distinction entre région centrale et région périphérique dans le *Mnium undulatum*. Elle n'est cependant pas suffisante, à notre avis, pour démontrer que le centre du chloroplaste est normalement occupé par une vacuole, comme le prétend ZIRKLE. En effet cette vacuole ne se rencontre que très rarement et parmi nos objets uniquement dans le *Mnium undulatum*. De plus, elle ne s'observe jamais sur du matériel frais, récemment prélevé dans la nature, mais uniquement sur les plantes qui ont séjourné au laboratoire dans des con-

ditions plutôt mauvaises. Enfin, il semble que, même dans ce cas, on ne les voit qu'à la suite d'une exposition prolongée à la lumière intense du microscope, de sorte que nous croyons nous trouver devant un cas assez spécial d'altération, qui, d'un côté, ne manque pas d'intérêt au point de vue pathologique, mais qui, d'autre part, nous renseigne très imparfaitement sur la nature et même peut-être sur l'existence d'une région centrale spéciale dans l'objet en question.

Cependant, les faits signalés plus haut et notamment l'accumulation fréquente de l'amidon au centre du chloroplaste suggèrent malgré tout l'hypothèse d'une différenciation physiologique des deux régions, la zone externe réalisant principalement les premières étapes de la photosynthèse, la zone interne transformant les composés formés en amidon.

40. Sans vouloir dans cette note examiner les multiples aspects que peuvent présenter les chloroplastes dans diverses conditions, nous pouvons cependant affirmer qu'en général leur structure est fort altérable, et que les changements observés vont parfois jusqu'à une modification totale de l'ensemble.

Rappelons d'abord les altérations signalées précédemment : la première comportait la perte de toute structure apparente et le passage d'un aspect hétérogène à un aspect parfaitement homogène accompagné d'un changement notable de la forme des chloroplastes qui parfois se fusionnent les uns avec les autres.

La seconde altération consistait dans l'apparition au centre du plaste d'une vacuole incolore avec, comme enclave, un granule d'amidon agité de mouvement brownien. Rappelons que jusqu'à présent nous n'avons observé cette altération que chez *Mnium undulatum* et que même dans cet objet elle se rencontre rarement.

Des modifications plus profondes s'observent dans les cellules situées au voisinage d'une blessure et surtout dans des cellules endommagées. Les chloroplastes semblent s'y résoudre en une multitude de petits fuseaux qui se séparent les uns des autres. La fig. 15 montre le début de ce genre d'altération sur des plastes de *Cabomba*. Cette modification se voit souvent aussi dans les minces et délicats filaments des protonéma de *Mnium* qu'il est impossible de ne pas blesser lorsqu'on les prélève pour les observer au microscope.

Mentionnons également le ramassement qui s'observe parfois, dans des cellules mortes, où la substance chloroplastique se contracte en une masse d'un volume notablement plus réduit que celui du chromatophore normal. On peut se faire une idée du rétrécissement subi par comparaison des chloroplastes de la fig. 22 avec ceux de la fig. 5 photographiés dans le même objet et au même grossissement. La construction s'accompagne souvent de l'expulsion d'un petit corps lenticulaire très réfringent (fig. 22) qui est évidemment un grain d'amidon.

Ces altérations, qu'on pourrait qualifier de brutales résultent sans nul doute d'un trouble profond survenu dans la vie cellulaire.

A côté de ce premier groupe d'altérations, on peut en distinguer une autre très fréquente où les modifications plus superficielles se produisent pour autant que nous ayons pu en juger dans des cellules encore en vie. Elle se caractérise par la présence d'un nombre réduit de gros tractus plus sombres qui donnent à l'ensemble du chloroplaste l'aspect rugueux d'un noyau de pêche ou d'un albumen ruminé. (fig. 16).

Cet aspect représente à coup sûr une altération; en effet on ne l'observe généralement pas dans des objets fraîchement prélevés et paraissant bien portants. De plus il n'est pas rare de le voir se manifester peu à peu et s'accuser nettement lorsque la durée d'observation se prolonge. Parfois cependant, l'aspect en question se révèle, à un degré moindre, dès le début, soit dans certaines cellules disséminées au hasard, soit dans toutes les cellules de plantes récemment récoltées (photo 17). Mais, il n'est pas rare que après quelques jours de séjour en serre dans de bonnes conditions de végétation, la structure en noyau de pêche fasse place à la structure granuleuse que nous considérons comme normale et qu'on remarque sur nos photographies.

Ces constatations prouvent, à notre avis, que sans être normal l'aspect en question ne correspond cependant pas à une altération profonde et définitive, mais que nous avons affaire à une modification en rapport avec des conditions moins favorables de végétation. Il s'agirait d'un état *réversible* capable de faire place à l'aspect normal lorsque les conditions deviennent meilleures. Il est d'ailleurs probable que les diverses modifications que nous venons de décrire ne se produisent pas au hasard, mais que chacune d'elles est en rapport étroit avec un état général, nettement défini, de la vie cellulaire. A vrai dire, les quelques observations que nous avons pu faire à ce sujet montrent que ces rapports sont fort complexes et dépendent probablement de facteurs multiples. Néanmoins ce problème de biologie cellulaire nous semble présenter un réel intérêt et mériter de plus amples recherches.

Ajoutons une dernière remarque au sujet de la structure des chloroplastes fixés au mélange de LEWITZKY et colorés à l'hématoxyline ferrique (fig. 19 et 20). Leur aspect se rapproche notablement de celui des plastes en „noyau de pêche”. Ici aussi nous retrouvons, un peu plus marqué, le réseau décrit plus haut. On peut en conclure que tout en évitant les altérations brutales des chloroplastes nécrosés, la fixation, même au moyen de mélanges réputés excellents, est néanmoins incapable de conserver en l'occurrence l'aspect tout à fait normal. Le fait n'a rien d'étonnant quand on songe à l'instabilité de la structure chloroplastique.

Notons en passant que les chloroplastes des fig. 19 et 20 manifestent une orientation bipolaire comparable à celle que nous avons signalée dans le même objet à propos de la fig. 14.

50. On conçoit aisément que l'extrême altérabilité dont nous venons de traiter, rende difficile la réponse à la question de la véritable structure des chloroplastes normaux. On ne s'étonnera donc pas si nous hésitons à donner une solution bien catégorique. Il appert de nos photographies 1—8, et 24—31, que les chloroplastes parfaitement conservés ont un aspect granulaire. Nous voulons dire par là qu'on y remarque un grand nombre de granules apparemment isolés. Cependant en y regardant de plus près, on découvre un certain nombre de tractus simples, rarement bifurqués et souvent assez courts. Un examen attentif montre en outre que des granules apparemment indépendants sont souvent rattachés par des connexions imprécises ou confluent nettement les uns avec les autres. A vrai dire, les granules ne paraissent nullement, comme l'ont prétendu certains auteurs, occuper les noeuds d'un réseau, il semble, au contraire, que beaucoup des connexions imprécises qu'on observe, résultent du voisinage d'un granule supérieur ou inférieur imparfaitement mis au point, tous les plans qu'il y a lieu de distinguer dans le chloroplaste n'étant pas nettement visibles à la fois. De plus, les rapports entre la proportion des tractus et des granules est loin d'être constante et s'accorde mal avec l'idée de corpuscules disposés sur un réseau. En effet, ils sont souvent très différents dans des chloroplastes voisins. Ils varient, davantage encore, de cellule à cellule. Ils se modifient même au cours de l'observation, car il n'est pas rare de voir des granules confluer peu à peu les uns avec les autres, en petits tractus. Loin de nous trouver en présence d'un réseau, nous avons plutôt affaire à des files plus ou moins longues de grains disposés en chapelet, et dont les éléments peuvent selon les conditions se séparer en granules indépendants ou confluer entre eux en tractus ou en bâtonnets.

Ici aussi il s'agit probablement des phénomènes réversibles, l'équilibre se déplaçant, dans un sens ou dans l'autre, selon l'état général de la cellule.

De plus, l'étude comparative de l'aspect granulaire et des aspects décrits précédemment, ainsi que des conditions dans lesquelles on les observe ne laisse aucun doute quant à la valeur de la structure granulaire qu'on doit considérer comme normale. C'est pourquoi nous pensons que LIEBALDT a tort de tenir cette structure pour une altération provoquée par l'action de l'eau sur les chloroplastes. Cette hypothèse est d'ailleurs inadmissible en ce qui concerne nos observations. En effet, comment admettre que l'eau, milieu naturel des plantes aquatiques (*Cabomba*, *Myriophyllum*, *Vallisneria*) provoque des altérations dans leurs chloroplastes? Quant aux mousses, nous avons surtout observé l'aspect granulaire sur des feuilles immergées dans une goutte de paraffine liquide, où elles peuvent d'ailleurs demeurer plusieurs jours sans manifester la moindre altération.

60. Avant de terminer l'exposé de nos recherches, nous voudrions ajouter un mot au sujet de l'existence d'une enveloppe incolore entourant chaque chloroplaste. Existe-t-il réellement une formation propre ou s'agit-il d'un effet optique ou d'une altération? A ce propos, nous devons concéder

que sur le matériel vivant, les chloroplastes paraissent entourés d'un halo lumineux qu'on est tenté, à première vue, de considérer comme un effet optique, dû à une différence de réfringence entre la substance chloroplastique et le protoplasme. Cette explication est cependant difficilement admissible, car, lorsque deux chloroplastes sont fortement pressés l'un contre l'autre comme en fait foi la déformation de leurs contours, le halo persiste néanmoins entre les deux surfaces en contact. Or dans ces conditions, il est plus difficile d'expliquer ce fait par une différence de réfringence puisque les deux corps qui se touchent sont de même constitution. Cette observation ne constitue cependant pas une preuve décisive en faveur de l'existence d'une membrane périplastique.

C'est pourquoi nous tenons à signaler une observation faite récemment et que nous croyons originale. La photographie 22 fournit un argument plus direct, nous semble-t-il, au sujet de l'existence d'une membrane propre. Rappelons que l'aspect des chloroplastes qu'elle représente résulte d'un ramassement de la substance chloroplastique; on peut s'en convaincre facilement par la comparaison des photos 5 et 22 prises, au même grossissement, dans des cellules voisines. L'altération a eu comme résultat la mise en évidence d'une membrane plus réfringente que le protoplasme et qui n'a pas suivi le mouvement de contraction du contenu. D'une part, cette membrane semble bien appartenir au chloroplaste. D'autre part elle paraît trop rigide pour pouvoir être considérée comme une simple membrane de précipitation (Niederschlagmembrane) due à une altération. Peut-être y a-t-il lieu de comparer cet aspect à celui signalé par HUBERT pour des chloroplastes de *Velthemia*?

Cette observation est toute récente, et le temps nous a fait défaut pour essayer de déterminer les propriétés et la constitution de cette formation, mais à notre avis il s'agit d'une réalité morphologique bien définie à titre plus vrai encore que la membrane du noyau dont on n'a jamais observé qu'elle persistait indépendamment du contenu nucléaire.

## II. *Localisation de la chlorophylle au sein des chloroplastes.*

Le fait de l'hétérogénéité des chloroplastes pose une autre question, celle de la localisation du pigment dans le stroma. Ici encore, les réponses ont été fort divergentes jusqu'à présent.

Pour essayer de recueillir sur ce point des données nouvelles et décisives si possible, nous avons, sur le conseil de M. le Prof. BAAS BECKING, entrepris des observations de chloroplastes en lumière monochromatique de diverses longueurs d'onde allant du violet à l'infra-rouge. Ces essais ne nous ont malheureusement pas donné de résultats aussi concluants que nous l'espérions.

On peut néanmoins en comparant les photographies 23 à 31, relever des différences appréciables, tant dans le contraste entre les chloroplastes et le fond cellulaire qu'entre les granules et le stroma dans chaque chloroplaste.

Tout d'abord, il est hors de doute que sur la photographie 23 (lumière violette, filtre I) et surtout sur les figures 24 et 25 (lumière bleue, filtre II) et même sur les photographies 29 et 30 (lumière rouge, filtre V) les chloroplastes se détachent plus nettement sur le protoplasme cellulaire que dans les figures 27 et 28 (lumière verte, filtre IV) et surtout que dans la photographie 31 prise dans l'infra-rouge. Cette différence est due sans aucun doute au fait que les deux principales bandes d'absorption de la chlorophylle sont localisées dans le bleu violet et dans le rouge.

On s'étonnera peut-être de ne pas retrouver le même contraste entre les granules et le substrat chloroplastique dans les photographies 23, 29 et 30 d'une part, et les phot. 24 et 25 d'autre part. Ce contraste est très bien marqué dans ces dernières (lumière bleue) mais il est beaucoup moins accusé dans le rouge et moins net encore dans le violet. En outre, il est assez étrange de constater une si grande netteté de structure sur les photographies prises en lumière verte ou bleu-verte, peu ou pas absorbée par la chlorophylle. Il y a là une anomalie qui s'explique, croyons-nous, si l'on tient compte de certaines conditions dans lesquelles se font les observations.

Pour arriver à voir clairement, sur le vivant, les chloroplastes, et en général, tous les éléments cellulaires, il est indispensable, c'est un fait d'expérience, de réduire considérablement l'ouverture du cône lumineux en fermant assez fort le diaphragme du microscope. Or, dans ces conditions, les phénomènes de réfraction et de diffraction prennent une importance prépondérante sur les phénomènes de simple absorption et suffisent à rendre nettement visible la structure chloroplastique, même en dehors des zones d'absorption. Seuls, les rayons infra-rouges à la fois peu absorbés et faiblement réfractés, donnent une image dépourvue de netteté<sup>1)</sup>.

De plus, les phénomènes d'absorption ne pourraient se manifester clairement que dans une couche mono-granulaire, et il faut songer que les chloroplastes comportent dans leur épaisseur plusieurs couches de granules qui se superposent plus ou moins les uns aux autres et se voilent mutuellement.

Quoi qu'il en soit, le contraste si accusé, entre les granules noirs et le fond du chloroplaste sur les photographies en lumière bleue (fig. 24 et 25) suffit, nous semble-t-il, à établir assez fermement l'hypothèse que le pigment vert est porté par les granules eux-mêmes et non par la substance de fond.

### *Resumé.*

10. A l'état normal, les chloroplastes possèdent une structure.
20. Cette structure est indépendante de la présence des grains d'amidon.
30. Les chloroplastes ne comportent généralement pas, dans les con-

---

<sup>1)</sup> C'est aillieurs impossible de déterminer le plan de l'image pour l'infra-rouge.

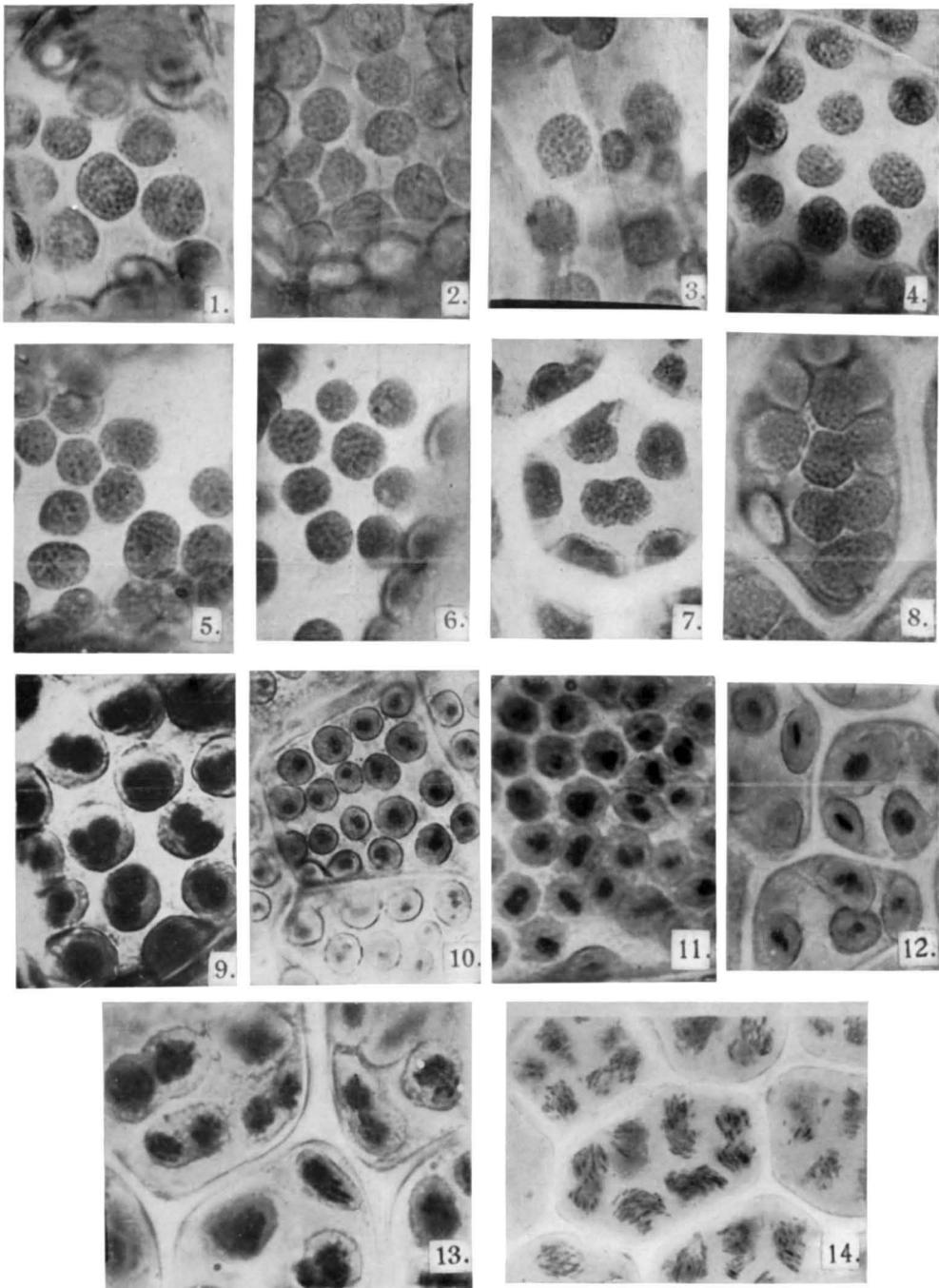
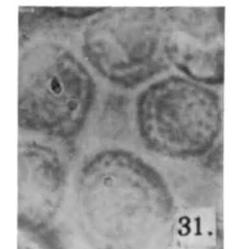
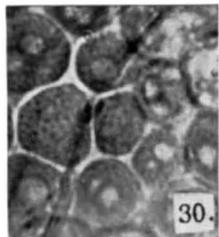
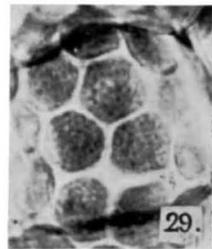
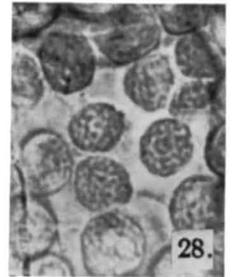
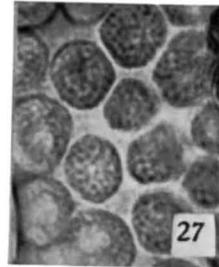
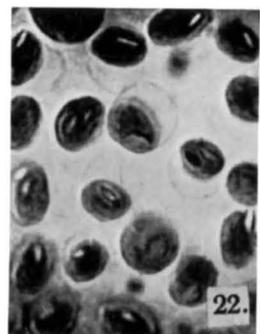
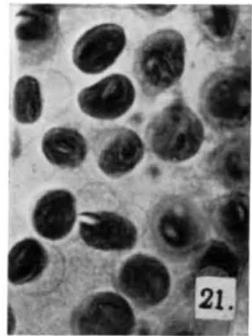
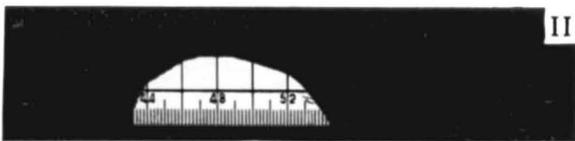
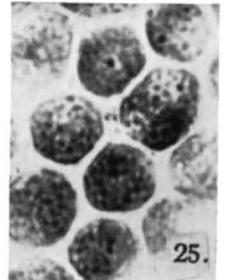
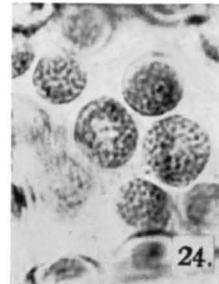
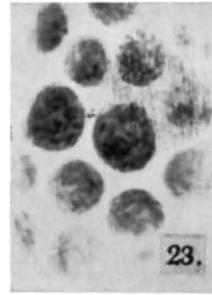
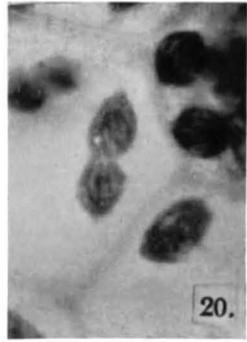
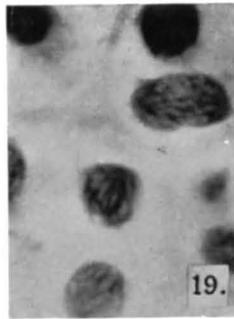
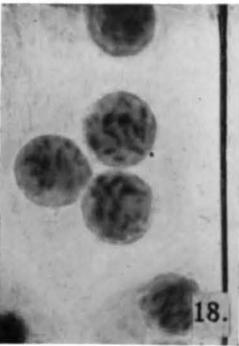
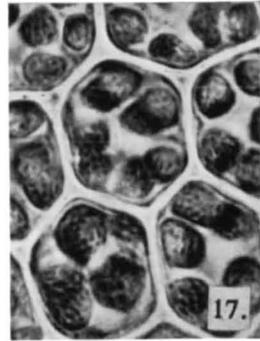
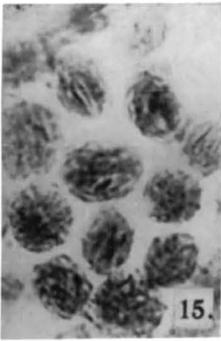


PLANCHE II.



ditions normales, une différenciation morphologique en région centrale et région périphérique.

40. La structure des chloroplastes est éminemment altérable.

50. Elle repose sur la présence dans le stroma d'un grand nombre de granules ou de bâtonnets, plus ou moins intimement reliés entre eux.

Ce travail a été commencé à Leiden, au laboratoire de M. le Prof. BAAS BECKING à qui nous sommes vivement reconnaissante des conseils qu'il nous a donnés et de l'intérêt qu'il nous a témoigné. Nous remercions également M. le Prof. GRÉGOIRE, Directeur du Laboratoire de Cytologie de Louvain, où nous avons achevé ces recherches.

#### BIBLIOGRAPHIE.

- CHODAT, R. 1891. Arch. Sciences Phys. Nat. T. 25, p. 244.  
 FROMMANN, C. 1880. Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protopl. der Pflanzenzellen. Jena.  
 GOEPPERT, H. and COHN, F. 1849. Bot. Zeits. T. 7, p. 665.  
 HOFMEISTER, W. 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig.  
 HUBERT, B. 1935. Rec. des Trav. Bot. Neerl. T. 32, p. 323.  
 KERNER, A. and OLIVER, F. 1894. Natural history of plants. London.  
 LIEBALDT, E. 1913. Zeitschr. Bot. T. 5, p. 65.  
 PONOMAREW, A. 1914. Ber. D. Bot. Gesell. T. 32, p. 483.  
 PRIESTLEY, J. and IRVING, A. 1907. Annals Bot. T. 21, p. 407.  
 PRINGSHEIM, N. 1881. Jahrb. Wiss. Bot. T. 12, p. 288.  
 SACHS, J. 1862. Bot. Zeit. T. 20, p. 365.  
 SCHWARZ, F. 1887. Beitr. Biol. Pflanz. T. 5, p. 1.  
 TSCHIRCH, A. 1883. Ber. D. Bot. Gesell. T. 1, p. 202.  
 ZIRKLE, C. 1926. Amer. Journ. of Bot. T. 13, p. 301.

#### LEGENDE DES FIGURES.

Pour nos observations et nos microphotographies nous avons utilisé l'objectif Leitz 1/16 a, les oculaires périplanétiques 8x, 10x, 12x, 15x et l'appareil Makam de Leitz; pour les photos 10 et 17, l'oc. 8x; pour les phot. 5, 6, 8, 25 et 30, l'oc. 12x; pour la phot. 31, l'oc. 15x; pour les autres l'oc. 10x.

#### PLANCHE I.

- Fig. 1 et 2. *Cabomba aquatica*: chloroplastes sur le vivant.  
 Fig. 3 et 4. *Myriophyllum verticillatum*: idem.  
 Fig. 5 et 6. *Vallisneria spiralis*: idem.  
 Fig. 7. *Mnium hornum*: idem.  
 Fig. 8. *Mnium undulatum*: idem.  
 Fig. 9. *Cabomba aquatica*: chloroplastes fixés et colorés par le Lugol.  
 Fig. 10. *Myriophyllum verticillatum*: idem.  
 Fig. 11. *Vallisneria spiralis*: idem.  
 Fig. 12. *Mnium undulatum*: idem.  
 Fig. 13. *Mnium hornum*: idem.  
 Fig. 14. *Mnium hornum*: chloroplastes traités par l'acide lactique iodé.

## PLANCHE II.

- Fig. 15. Cabomba aquatica: chloroplastes d'une cellule blessée.  
 Fig. 16. " " : chloroplastes en „noyau de pêche”.  
 Fig. 17. Mnium hornum: début d'altération des chloroplastes.  
 Fig. 18. " " : chloroplastes profondément altérés.  
 Fig. 19 et 20. " " : chloroplastes fixés au LEWITZKY et colorés à l'hémat-  
 oxyline ferrique.  
 Fig. 21 et 22. Vallisneria spiralis: chloroplastes dans des cellules mortes.  
 Fig. 23. Cabomba aquatica: chloroplastes photographiés avec filtre I.  
 Fig. 24 et 25. " " : avec filtre II.  
 Fig. 26. " " : avec filtre III (c.à.d. filtre II et filtre IV superposés).  
 Fig. 27. " " : avec filtre IV.  
 Fig. 28. " " : avec lampe à mercure et filtre IV.  
 Fig. 29 et 30. " " : avec filtre V.  
 Fig. 31. " " : avec filtre infra-rouge.

Les graphiques I, II, III, IV, V indiquent les régions d'absorption des filtres employés.

---

**Botany.** — *On an analysis of the activity of two growth-promoting substances on plant tissues.* By KENNETH V. THIMANN, Kerckhoff Laboratories of the Biological Sciences, California Institute of Technology, Pasadena, California, U.S.A. (Communicated by L. G. M. BAAS BECKING).

(Communicated at the meeting of September 28, 1935).

Our knowledge of the chemical nature and physiological role of the plant hormones has increased very considerably in the past year or two. This has been due to two new groups of facts; firstly, the finding that indole-3-acetic acid is a growth-promoting substance of an activity comparable with that of the  $C_{18}$ -substances "auxin A" and "auxin B" (KÖGL, HAAGEN-SMIT and ERXLEBEN, 1934); secondly, the finding that the hormones causing root formation and bud inhibition are identical with these growth-promoting substances, which were discovered through their action on cell elongation. All three substances, auxin A, auxin B, and indole-3-acetic acid, possess these different physiological activities (THIMANN and WENT, 1934; THIMANN and SKOOG, 1934). They probably possess others as well.

These findings, as can easily be seen, raise in an acute form the problem of the mechanism of the action. The first-mentioned fact makes it clear that we have to deal, not with a specific property of a definite substance, but with some property common to these three different substances. The second-mentioned fact indicates that the action of the hormones involves some very deep-seated kind of catalytic activity, which may lead to a number of different physiological responses.