

N<sup>o</sup> D'ORDRE  
61

# THÈSES

PRÉSENTÉES

à la Faculté des Sciences de l'Université de Lille

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

**Georges DELOFFRE**

Assistant de Botanique générale à la Faculté des sciences de Lille

---

**1<sup>re</sup> THÈSE** : RECHERCHES CYTOPHYSIOLOGIQUES SUR *Lupinus angustifolius*.

**2<sup>e</sup> THÈSE** : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

---

Soutenues le **5 OCT. 1939** devant la Commission d'Examen

MM. MAIGE	<i>Président.</i>
PRUVOST	} <i>Examinateurs.</i>
DEHORNE	
HOCQUETTE	

---

PARIS-LILLE

IMPRIMERIE A. TAFFIN-LEFORT

1939



N° D'ORDRE  
61

# THÈSES

PRÉSENTÉES

à la Faculté des Sciences de l'Université de Lille

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

**Georges DELOFFRE**

Assistant de Botanique générale à la Faculté des sciences de Lille.

---

**1<sup>re</sup> THÈSE** : RECHERCHES CYTOPHYSIOLOGIQUES SUR *Lupinus angustifolius*.

**2<sup>e</sup> THÈSE** : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

---

Soutenues le 5 OCT. 1939 devant la Commission d'Examen

MM. MAIGE	} <i>Examineurs.</i>
PRUVOST	
DEHORNE	
HOCQUETTE	

*Président.*

---

PARIS-LILLE

IMPRIMERIE A. TAFFIN-LEFORT

—  
1939

UNIVERSITÉ DE LILLE

---

FACULTÉ DES SCIENCES

---

MM.		
Doyen . . . . .	MAIGE, Professeur de Botanique générale et appliquée.	
Assesseur . . . . .	PRUVOST, Professeur de Géologie et Minéralogie.	
Professeurs honoraires. {	CHATELET, BARROIS, BRUHAT, FOSSE, PASCAL, PAUTHENIER, RÉGHIN, CHAZY, PARISELLE, FLEURY, SWYNGEDAUW, MALAQUIN, JOUNIAUX. BERTRAND, CHAUDRON.	
Maître de Conférences honoraire . . . . .	QUINET.	
Professeurs . . . . .	GAMBIER. . . . . Calcul différentiel et intégral.	
	LERICHIE . . . . . Géologie générale et Géographie physique.	
	DEHORNE . . . . . Zoologie générale et appliquée.	
	KAMPÉ DE FÉRIET	Mécanique des fluides.
	CHAPELON . . . . . Analyse supérieure et Calcul des Probabilités.	
	GALLISSOT . . . . . Mathématiques appliquées et Astronomie.	
	CAU . . . . . Physique générale.	
	LAMBREY . . . . . Radiotélégraphie.	
	MAZET . . . . . Mécanique rationnelle et Mécanique expérimentale.	
	DOLLÉ . . . . . Hydrogéologie. Hygiène de l'eau et du sol.	
	DUPARQUE . . . . . Pétrographie générale et appliquée.	
	ROUELLE . . . . . Physique et Électricité industrielles.	
	LEFEBVRE . . . . . Chimie appliquée et Chimie de la Houille.	
	HOCQUETTE. . . . . Biologie végétale et agricole.	
	WIEMANN. . . . . Chimie générale et Chimie organique.	
Professeurs sans chaire. {	FRANÇOIS . . . . . Chimie générale.	
DECARRIÈRE . . . . . Chimie générale.		
Maîtres de Conférences. {	MARTINOT-LAGARDE. Mécanique des fluides.	
	HEIM DE BALSAC . . . . . Zoologie.	
	LAINÉ. . . . . Physique.	
Chargés de Cours . . . . .	ROIG . . . . . Physique.	
	DUTERTRE . . . . . Géologie générale et Géographie physique.	
Chef du Secrétariat . . . . .	Melle BLANCARD DE LÉRY.	

---

A mon Maître

Monsieur le Professeur A. MAIGE

Correspondant de l'Institut

Doyen de la Faculté des Sciences de Lille.

Hommage de respectueuse reconnaissance.



## INTRODUCTION

L'importance du rôle du noyau dans la physiologie cellulaire a retenu depuis longtemps l'attention des biologistes ; en particulier, la relation existant entre le volume d'une cellule et celui de son noyau a été signalée dès 1902 par GERASSIMOV [24] et par BOVERI [8]. R. HERTWIG [31] indiqua nettement, en 1903, que le rapport  $\frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume du protoplasme}}$ , appelé par lui rapport nucléoplasmique (R. N. P.), a la valeur d'une constante cellulaire pour un même type de cellules, dans un état physiologique donné. Des recherches ultérieures, notamment celles de E. GODLEWSKI [26], ENRIQUES [20], G. LEVI [46], E. LE BRETON et SCHAEFFER [45] en biologie animale, et celles de LUBIMENKO et MAIGE [47], BENEDICT [4], HEITZ [30], HUELIN [32] en biologie végétale, ont confirmé cette règle et établi en outre que ce R. N. P. diminue au cours de la croissance.

D'autre part les travaux de KIEHN [35], de A. MAIGE [48], de WEBER [84], de FISCHER [21] ont montré que non seulement la taille du noyau, mais aussi celle du nucléole est en relation étroite avec l'activité physiologique de la cellule végétale. A. MAIGE, en particulier, a étudié systématiquement les variations de taille du noyau et du nucléole dans diverses conditions physiologiques, en s'efforçant de dissocier l'influence des divers facteurs qui inter-agissent dans chaque cas, ce qui n'avait pas été fait antérieurement.

Il nous a paru intéressant d'étendre de telles recherches à quelques autres problèmes cytophysiologiques. Cette étude nous a donné les résultats qui font l'objet du présent mémoire.

Dans le premier chapitre, nous indiquons la technique employée dans nos recherches. Le second est consacré à l'étude des phénomènes de décroissance nucléaire par inanition, et à ceux de régénération nucléaire à 25° sur glucose à 5 %.

L'étude de l'action de la température et de la concentration de la solution nutritive sur ces phénomènes fait l'objet du troisième chapitre.

Le quatrième chapitre est réservé à l'étude de l'influence de la nature de la substance organique : dans la première partie de ce chapitre, nous étudierons l'influence de divers glucides et du glycérol, et dans la seconde celle de quelques acides organiques, dont l'action n'a encore fait l'objet d'aucune recherche par des méthodes cytophysiologiques.

L'étude de l'amylogénèse en présence de ces diverses substances fait l'objet du cinquième chapitre. Enfin nous avons observé que, dans certaines conditions, le traumatisme causé par le sectionnement des axes embryonnaires détermine une hypertrophie sensible du noyau et du nucléole dans les cellules voisines de la section ; c'est à cette étude qu'est consacré le sixième chapitre.

Le septième chapitre est réservé à l'étude de l'influence de sels toxiques sur le métabolisme cellulaire, tandis que celle des phénomènes d'antitoxicité présentés par certains glucides vis-à-vis d'autres glucides toxiques fait l'objet du huitième et dernier chapitre.

\* \* \*

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences de Lille, dirigé par M. le Professeur MAIGE, Correspondant de l'Institut, à qui nous exprimons ici notre vive et respectueuse reconnaissance pour les précieux conseils qu'il n'a cessé de nous prodiguer. Nous remercions aussi bien sincèrement M. HOCQUETTE, Professeur à la Faculté des Sciences de Lille, qui, au cours de fréquents entretiens, nous a fait part de suggestions fort judicieuses. Nous adressons également nos sentiments de gratitude à M. R. DE LITARDIÈRE, Professeur à la Faculté des Sciences de Grenoble, ancien Chef de Travaux à la Faculté des Sciences de Lille, pour l'influence qu'il a eue sur notre formation et notre orientation scientifique.

Enfin, à tous ceux qui nous ont aidé plus ou moins directement dans l'accomplissement de ce travail, nous adressons nos remerciements les plus cordiaux.

---



## CHAPITRE I

### TECHNIQUE

#### 1° *Choix du matériel.*

Dans leurs recherches sur la formation d'amidon aux dépens de divers glucides BOEHM [5], A. MEYER [51], E. LAURENT [43], RUHLAND [71] ont utilisé comme matériel soit des feuilles entières ou des fragments de feuilles, soit des extrémités de tiges.

L'emploi d'axes embryonnaires introduit par A. MAIGE [48 m] dans la technique des recherches cytophysiologiques a constitué un progrès important en augmentant considérablement la commodité et la précision de telles recherches. Ces axes embryonnaires, organismes entiers, offrent en effet une résistance au jeûne et une vitalité beaucoup plus grandes que celles des fragments de végétaux utilisés antérieurement.

Nous avons effectué des essais comparatifs systématiques sur les axes embryonnaires de diverses espèces, en vue de rechercher un matériel pour lequel les variations de taille du noyau et surtout celles du nucléole, au cours du métabolisme glucidique, soient particulièrement sensibles. La pauvreté en glucides des graines de Lupin, que les recherches de PRIANICHNIKOW [60] sur le rôle de l'asparagine chez les végétaux ont soulignée particulièrement, avait d'ailleurs retenu notre attention, et nous avons eu l'idée que le Lupin pourrait être, à cause de cette particularité, un matériel très sensible pour des recherches sur la régénération nucléaire en présence de divers glucides. Nos prévisions se sont trouvées justifiées, et après quelques essais comparatifs sur des graines de Pois, de Haricot, de Soja, de Citrouille, nous avons circonscrit nos essais aux diverses espèces de Lupins, et finalement fixé notre choix sur le *Lupinus angustifolius* var. *coeruleus* ou var. *roseus*. L'axe embryonnaire présente, chez cette espèce, une taille suffisante et une forme assez droite pour permettre de pratiquer facilement des coupes fines, les noyaux et les nucléoles sont très nettement visibles, et les variations nucléaires que l'on peut y observer sont rapides et très marquées.

A la suite d'échecs répétés dus à une germination défectueuse, et afin d'obtenir des lots de graines suffisamment homogènes et surtout des graines dont les axes embryonnaires aient une vitalité suffisante pour supporter un jeûne assez prolongé, nous avons dû effectuer nous-même des cultures de ces Lupins au Jardin Botanique de la Ville de Lille.

## 2° *Mode opératoire.*

Après divers essais préliminaires, nous avons été amené à adopter la technique suivante, qui permet d'effectuer commodément de nombreuses séries d'expériences.

Les axes embryonnaires extraits à sec des graines sont mis à jeûner dans des boîtes de Petri, sur buvard imbibé d'eau distillée, à l'obscurité, dans une étuve réglée à une température donnée, constante pour une même expérience <sup>(1)</sup>.

Après un jeûne plus ou moins prolongé suivant le genre de recherches que l'on désire effectuer, on sectionne les axes embryonnaires en deux moitiés et l'on fait une coupe au voisinage immédiat de la section ; ces deux moitiés sont alors mises en expérience.

A des intervalles de temps variables suivant le genre de recherches on fait ensuite, sur chacune des deux moitiés du même axe embryonnaire, de nouvelles coupes, toujours au voisinage immédiat de la section. Ces coupes sont traitées par une solution iodo-iodurée <sup>(2)</sup> qui fixe les noyaux et augmente leur visibilité. Ces derniers, examinés en nombre au moins égal à dix, sont dessinés à la chambre claire au grossissement de 1.000 ; il suffit ensuite d'évaluer en millimètres sur les dessins les diamètres des noyaux et ceux des nucléoles

---

(1) Sauf indication contraire, ce jeûne préalable a toujours été effectué à 25°. Cependant, lorsqu'après le jeûne, les axes embryonnaires devaient être mis en expérience à une température différente de 25°, nous avons toujours terminé la période de jeûne par un séjour d'une durée convenable à cette température. De cette façon, les axes embryonnaires peuvent se mettre en équilibre de température avant le début de l'expérience, et les variations nucléaires observées ne peuvent être imputées plus ou moins partiellement à la variation de température. Des expériences préliminaires nous ont permis d'établir que la durée de ce séjour était au maximum de 6 à 8 heures pour les températures supérieures à 25°, de 8 à 16 heures pour les températures comprises entre 25° et 10°, et de 1 à 2 jours pour les températures inférieures à 10°.

(2) Nous avons toujours employé une solution renfermant 2 grammes d'iode et 6 grammes d'iodure de potassium par litre, des essais préliminaires nous ayant montré qu'une telle solution convenait particulièrement à la fois pour la fixation des noyaux et pour la détection de l'amidon. Cette solution a été renouvelée chaque semaine, et conservée à l'obscurité afin que son titre reste toujours sensiblement constant.

pour obtenir leurs dimensions réelles en  $\mu$ . Lorsque la forme des noyaux ou des nucléoles n'est pas sphérique mais ovoïde, on prend la moyenne des deux dimensions extrêmes. On peut ainsi suivre les variations de la taille moyenne des noyaux et des nucléoles.

Des expériences préliminaires nous ont montré : d'une part, que l'observation des noyaux et des nucléoles est plus facile dans les cellules de la zone médullaire que dans celles de la zone corticale ; d'autre part, que les variations de taille des noyaux et des nucléoles sont plus sensibles pour les cellules de la zone médullaire que pour celles de la zone corticale. C'est pourquoi nous n'avons envisagé que des cellules de la zone médullaire. Nous avons employé de l'eau distillée obtenue au moyen d'un appareil en verre, car l'eau distillée provenant d'un appareil ordinaire contient généralement des traces de cuivre très toxique.

Nos expériences ne durent généralement que 4 à 6 jours au maximum, à 25°, nous n'avons pas appliqué rigoureusement la méthode aseptique. Nous avons cependant pris quelques précautions : lors de l'extraction des axes embryonnaires et lors de la pratique des coupes, nos instruments ont toujours été flambés ; les solutions nutritives ont toujours été faites extemporanément en dissolvant dans l'eau distillée au moment de l'emploi la substance à étudier préparée à l'avance par petites doses. Nous n'avons d'ailleurs jamais été gêné par des développements de bactéries ou de moisissures.

Les résultats dont nous avons tenu compte sont basés chaque fois sur une ou plusieurs séries d'expériences nombreuses, et qui toutes ont fourni des résultats concordants. Pour ne pas alourdir inutilement le texte, nous n'indiquerons dans chaque cas que les résultats se rapportant à une ou deux expériences.

Les dimensions moyennes des noyaux et des nucléoles seront indiquées en  $\mu$ .

Nous avons employé des étuves électriques, ce qui nous a permis d'effectuer de nombreuses expériences à des températures comprises entre 0° et 45°, la température étant maintenue constante à moins de 1/2 degré près au cours d'une même expérience.

Pour les températures comprises entre 25° et 47°, nous avons employé des étuves électriques à cultures à régulateur réglable.

Pour les températures comprises entre 15° et 25°, nous avons employé des étuves électriques à régulateur réglable construit selon nos indications pour fonctionner entre 10° et 30° ; l'étuve était

placée : l'été dans une pièce fraîche, l'hiver dans une pièce non chauffée.

Pour les températures comprises entre  $-2^{\circ}$  et  $+15^{\circ}$ , nous avons employé des étuves électriques à régulateur réglable construit selon nos indications pour fonctionner entre  $-2^{\circ}$  et  $+20^{\circ}$ . L'étuve était placée dans une armoire frigorifique qui nous permettait d'obtenir, suivant son régime de marche, des températures variant entre  $-3^{\circ}$  et  $+8^{\circ}$ ; l'armoire frigorifique était réglée pour y obtenir une température inférieure de  $3^{\circ}$  à  $5^{\circ}$  à la température désirée dans l'étuve; cette dernière fonctionnant dans l'armoire permettait d'obtenir, après réglage, une température donnée, constante à moins de  $1/3$  de degré près.

Nous avons tenté de suivre *in vivo* sans effectuer de coupes les variations nucléaires et nucléolaires sur les cellules voisines de la section au moyen d'objectifs Ultropak, nous avons dû y renoncer, les résultats obtenus étant peu encourageants. L'observation en profondeur, théoriquement possible avec ces objectifs, est ici pratiquement impossible par suite des réflexions parasites produites par les membranes cellulaires, l'observation est ainsi limitée aux cellules qui ont été sectionnées. D'ailleurs, même pour ces dernières cellules, les contours du noyau et ceux du nucléole sont beaucoup moins nets que dans l'observation par transparence. D'autre part, pour obtenir un grossissement suffisant, il faut employer des objectifs à immersion à eau et il est nécessaire que la surface de la section observée soit plane, ce qui est bien réalisé immédiatement après le sectionnement, mais ne l'est plus dix à douze heures après, la section présentant alors une surface mamelonnée, chaque cellule formant un petit mamelon; l'observation des noyaux à un grossissement suffisant devient pratiquement impossible dans ces conditions.

Nous verrons ultérieurement (Chapitre VI, tableaux LIX, LX, LXI) qu'à la suite du traumatisme causé par le sectionnement des axes embryonnaires, on observe un accroissement nucléaire et nucléolaire limité aux quelques assises de cellules voisines de la section. Afin d'éviter que cet accroissement ne s'ajoute aux décroissances ou aux régénérations nucléaires, nous avons toujours comparé les dimensions moyennes des noyaux et des nucléoles dans les quatre ou cinq premières coupes à partir de la section, ce qui permet de dissocier les deux phénomènes. L'examen des tableaux LIX, p. 80,

et LXIV, p. 92, montre en effet que les dimensions du noyau et du nucléole vont en décroissant de la première à la troisième coupe, mais qu'elles sont sensiblement les mêmes pour les troisième, quatrième et cinquième coupes ; l'accroissement nucléaire consécutif au sectionnement est ici limité aux deux premières coupes. L'indication des mesures pour ces 4 ou 5 coupes dans tous nos tableaux les aurait allongés démesurément et n'aurait présenté que peu d'intérêt ; c'est pourquoi nous n'y avons figuré que les résultats intéressant la première des coupes pour lesquelles l'accroissement nucléaire n'est plus sensible (généralement la troisième ou la quatrième à partir de la section) ; ces résultats se rapportent à des décroissances ou à des régénérations nucléaires proprement dites. Nous avons observé d'autre part que pour certains lots de graines, en particulier pour des graines âgées, les accroissements nucléaires et nucléolaires consécutifs au traumatisme sont peu sensibles. Nous avons utilisé systématiquement ces lots de graines pour les expériences de décroissance nucléaire par inanition, et pour celles de régénération nucléaire en présence des glucides étudiés.

### 3<sup>o</sup> *Précision des mesures.*

Nous avons effectué divers essais afin de nous rendre compte de la précision que l'on peut atteindre par cette méthode :

1) Observant une coupe montée dans du liquide de Ringer, nous avons fait passer la solution iodo-iodurée entre lame et lamelle sans cesser l'observation ; nous n'avons remarqué aucune modification sensible de la taille du noyau ou du nucléole au cours de la fixation.

2) Nous avons à plusieurs reprises déterminé les dimensions moyennes de 10 mêmes noyaux, dessinés chacun 4 fois à la chambre claire : d'abord 2 fois, sur la coupe montée dans du liquide de Ringer, puis 2 fois encore, après traitement de la même coupe par le réactif iodo-ioduré.

Voici les résultats d'un de ces essais, les dimensions sont indiquées en  $\mu$ .

	NOYAU	NUCLÉOLE	
	—	—	
Coupe dans liquide de Ringer	1 <sup>re</sup> fois ...	16,63	4,62
	2 <sup>e</sup> fois ...	16,54	4,58
Après traitement par la solution iodo-iodurée	1 <sup>re</sup> fois..	16,61	4,60
	2 <sup>e</sup> fois..	16,55	4,54

Ces résultats montrent nettement : d'une part, que l'erreur relative accidentelle au cours de deux déterminations successives des dimensions des mêmes noyaux est de l'ordre de 5/1.000 pour les noyaux et de 1/100 pour les nucléoles ; d'autre part, que la fixation par la solution iodo-iodurée employée ne modifie pas sensiblement les dimensions moyennes du noyau, ni celles du nucléole.

3) Nous avons effectué, dans la partie moyenne d'un même axe embryonnaire, une série de coupes successives distantes de 1 mm. environ les unes des autres, et nous avons déterminé les dimensions moyennes des noyaux et des nucléoles, sur ces coupes successives, afin de nous rendre compte dans quelle mesure il est possible de comparer les variations nucléaires dans 2 coupes situées chacune à 1 mm. environ de part et d'autre de la section. Voici les résultats d'un de ces essais :

	NOYAU	NUCLÉOLE
1 <sup>re</sup> coupe .....	11,5	2,68
2 <sup>e</sup> coupe .....	11,3	2,66
3 <sup>e</sup> coupe .....	11,65	2,70
4 <sup>e</sup> coupe .....	11,95	2,67
5 <sup>e</sup> coupe .....	11,55	2,68

La taille moyenne des noyaux oscille entre 11  $\mu$ 3 et 11  $\mu$ 95, et celle des nucléoles entre 2  $\mu$ 66 et 2  $\mu$ 70. On peut en conclure que dans une série de coupes successives, la taille moyenne des noyaux et des nucléoles est sensiblement la même pour toutes les coupes, avec une erreur relative inférieure à :

et à  $\pm 3 \%$  pour les noyaux,  
 $\pm 1 \%$  pour les nucléoles.

A condition de ne retenir que les variations de taille nettement supérieures à 3 % pour le noyau et à 1 % pour le nucléole, nous pourrions comparer ces variations dans 2 coupes situées chacune à 2 mm. de part et d'autre de la section, et appartenant aux deux moitiés d'un même axe embryonnaire placées chacune dans des conditions expérimentales ne différant que par un seul facteur.

## CHAPITRE II

### DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE PAR INANITION ; RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE EN PRÉSENCE DE GLUCOSE

#### 1° *Historique.*

Les variations de taille du noyau et du nucléole au cours du métabolisme des glucides dans la cellule végétale ont été relativement peu étudiées. Les premières observations à ce sujet semblent avoir été faites par ZACHARIAS [89], qui, en 1885, a signalé que la décroissance du nucléole avec l'âge dans les feuilles de *Galanthus nivalis* est accélérée à l'obscurité. Cette accélération de la décroissance nucléolaire est due à la déficience en glucides par suite de la suppression de l'assimilation chlorophyllienne.

ROSEN, en 1896 [69], étudiant les cellules de la coiffe de *Vicia Faba*, a observé comme premier signe de dégénérescence chez ces cellules la décroissance du nucléole.

SABLINE, en 1903 [72], expérimentant sur des extrémités radiculaires de *Vicia Faba*, a constaté que les racines cultivées sur eau distillée présentent des noyaux moins volumineux et moins riches en chromatine que ceux des racines cultivées sur solution de saccharose à 5 %.

La première étude d'ensemble a été faite par KIEHN [35] en 1917 ; cet auteur a obtenu, sur des feuilles de *Galtonia candicans* à l'obscurité, des décroissances du nucléole variant avec le tissu considéré, et pouvant, après deux mois, atteindre 95 % en volume dans le parenchyme chlorophyllien, la décroissance étant au contraire très faible pour les nucléoles des cellules épidermiques. KIEHN a noté également des décroissances considérables du nucléole dans l'albumen de graines de *Galtonia* en germination : le volume moyen du nucléole,

qui est de 56  $\mu$  cubes dans l'albumen d'une graine au repos,  
" passe à 13  $\mu$  cubes pour une graine germant depuis 10 jours,

à  $2 \mu 7$  cubes pour une graine germant depuis 17 jours, après 20 jours, le nucléole a disparu ou n'existe plus qu'à l'état de traces.

A la suite de ces recherches, A. MEYER [51 c, d,], a été amené à considérer la substance nucléolaire comme une substance de réserve jouant un rôle trophique, contrairement à l'opinion de HAECKER [28], qui, dès 1895, avait considéré le nucléole comme un excréta, résidu des échanges nucléaires.

En 1922 et 1923, A. MAIGE [48], expérimentant sur des axes embryonnaires de *Haricot* et de *Pois* et sur des extrémités de tiges de *Pomme de terre*, a observé une décroissance du noyau et du nucléole au cours du jeûne par inanition ; le noyau et le nucléole pouvant être ensuite régénérés en présence de divers glucides. Après avoir étudié également l'influence des variations de température et celle des variations de teneur en sucre sur le noyau et le nucléole, MAIGE a été amené à envisager l'existence d'états d'équilibre cellulaires que l'on peut caractériser par la taille moyenne du noyau et du nucléole, et à émettre les hypothèses suivantes :

« 1<sup>o</sup> dans une cellule déterminée, dont l'état physiologique demeure sensiblement constant, le noyau conserve des dimensions déterminées et sensiblement constantes dans ses diverses parties ;

2<sup>o</sup> si, dans une telle cellule, le noyau est dévié de ses dimensions d'équilibre, il les recouvre soit par un accroissement, soit par une décroissance de ses divers éléments, lorsque les conditions physiologiques primitives sont de nouveau réalisées. »

WEBER, en 1925 [84 a] a signalé pour les noyaux de cellules stomatiques de *Vicia Faba* des variations de volume et de forme en relation avec la quantité d'amidon qu'elles renferment : dans les cellules d'un stomate fermé, qui normalement contiennent une grande quantité d'amidon, les noyaux sont volumineux et fusiformes, dans les cellules d'un stomate ouvert, qui ne renferment que des traces d'amidon, les noyaux, sensiblement moins volumineux, sont plus ou moins régulièrement sphériques ou même amœboïdes, et très nettement contractés.

H. FISCHER, en 1934 [21], a observé sur les tissus des feuilles de *Peperomya blanda* à l'obscurité une décroissance du nucléole jusqu'à un certain minimum, lequel ne peut être dépassé par un jeûne plus prolongé. Le nucléole peut être ensuite régénéré expérimentalement en présence de glucose ou de saccharose. FISCHER



en conclut que la taille du nucléole dépend de l'état de nutrition de la cellule, et que les variations rythmiques quotidiennes du volume du nucléole dans les cellules chlorophylliennes refléteraient les changements rythmiques quotidiens dans l'apport des glucides à la cellule.

L'ensemble de ces observations montre qu'à la suite des variations naturelles ou provoquées de la concentration cellulaire en glucides, on observe des variations parallèles de la taille du noyau et du nucléole, ce qui confirme, d'une part l'existence d'états d'équilibre cellulaire envisagée par A. MAIGE, d'autre part l'hypothèse d'A. MEYER sur le rôle trophique du nucléole.

Cependant, au cours de recherches cytologiques sur diverses formations tératologiques d'hybrides de *Nicotiana*, KOSTHOFF [37] a repris l'hypothèse de HAECKER [28] et considère le nucléole comme « le lieu d'accumulation des produits cataboliques du noyau » (1).

Il nous a paru que des recherches faites sur des axes embryonnaires de Lupin, où les variations de taille du nucléole sont particulièrement sensibles, pourraient donner de précieuses indications sur le rôle physiologique du nucléole, et permettre des comparaisons intéressantes avec les recherches de A. MAIGE.

Nous étudierons en premier lieu les processus de décroissance nucléaire par inanition, puis ceux de régénération nucléaire en présence de glucose.

## 2<sup>o</sup> *Décroissance nucléaire par inanition.*

Rappelons (voir p. 9) que les axes embryonnaires, après avoir été extraits des graines, sont placés dans des boîtes de Petri sur buvard imbibé d'eau distillée, et mis en expérience à l'obscurité dans une étuve réglée à une température constante de 25°. Nous avons suivi la décroissance nucléaire en déterminant sur des coupes transversales faites au voisinage immédiat de la section, sur un même axe embryonnaire, à des intervalles de temps convenablement espacés, les dimensions moyennes des noyaux et des nucléoles (voir technique, p. 9).

Les résultats d'une des expériences montrant les variations de taille des noyaux et des nucléoles en fonction du temps de jeûne sont consignés dans le tableau I.

---

(1) « Storage of catabolic products of the nucleus. »

TABLEAU I

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE PAR INANITION A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 18 h. . . . .	<i>g</i> 14,7	4,53	<i>r</i> 14,1	4,25
Après jeûne de 42 h. . . . .	<i>r</i> 12,6	3,29	<i>g</i> 11,2	3,19
Après jeûne de 92 h. . . . .	<i>g</i> 11,9	2,76	<i>r</i> 9,3	2,51
Après jeûne de 146 h. . . . .	<i>r</i> 10,5	1,86	<i>g</i> 8,6	1,36
Après jeûne de 187 h. . . . .	<i>g</i> 9,25	0,88	<i>r</i>	nécrose

Au cours d'expériences préliminaires, nous avons remarqué que la décroissance nucléaire est généralement un peu plus rapide pour la moitié radiculaire que pour la moitié gemmulaire dans un même axe embryonnaire. Nous avons été ainsi amené à expérimenter constamment, sur des groupes de 2 axes embryonnaires jumelés, et à comparer les résultats obtenus :

d'une part sur la moitié gemmulaire (1 *g*) du 1<sup>er</sup> et sur la moitié radiculaire (2 *r*) du second,

d'autre part sur la moitié radiculaire (1 *r*) du 1<sup>er</sup> et sur la moitié gemmulaire (2 *g*) du second ;

Dans nos tableaux, les lettres *g* et *r* qui figurent à côté des résultats indiquent que ces résultats se rapportent à la partie gemmulaire ou à la partie radiculaire d'un même axe embryonnaire.

Au cours du jeûne préliminaire subi par environ 10.000 axes embryonnaires sur lesquels nous avons expérimenté, nous avons remarqué également qu'à la température de 25° :

après 24 heures, la taille moyenne du noyau oscille entre 14  $\mu$  et 16  $\mu$ , et celle du nucléole entre 4  $\mu$  et 5  $\mu$  ;

après 6 à 10 jours, suivant les lots de graines, la taille moyenne du noyau oscille entre 9 à 12  $\mu$ , celle du nucléole entre 1  $\mu$  et 1  $\mu$ 5.

L'ensemble des observations précédentes montre que : *le jeûne par inanition détermine dans les cellules d'axes embryonnaires de Lupin une décroissance notable du noyau et du nucléole, cette décroissance est relativement beaucoup plus sensible pour le nucléole que pour le noyau.*

Au cours des expériences précédentes, nous avons noté en outre

qu'après un jeûne de 7 à 11 jours, les dimensions moyennes du noyau variant alors entre 8 et 11  $\mu$  et celles du nucléole entre 0  $\mu$ 9 et 1  $\mu$ 2, les cellules présentent bientôt des signes d'altération caractéristiques et entrent rapidement en nécrose.

1. Un peu avant le début de la nécrose, le contour du noyau restant encore très net, le nucléole semble avoir disparu et n'est plus visible, même sur des coupes traitées par la solution iodo-iodurée. A ce stade, la régénération nucléaire en présence de glucose est encore possible, nous l'avons observée à de nombreuses reprises. Ce stade précède donc la nécrose.

2. Au début de la nécrose, le contour du noyau devient moins net.

3. Puis, à mesure que le contour du noyau s'estompe, on observe un mouvement brownien caractéristique dans le cytoplasme, d'abord très faible, puis de plus en plus intense. A ce stade l'aspect extérieur de l'axe embryonnaire commence à se modifier : sa teinte passe progressivement du blanc jaunâtre au jaune franc, sa consistance diminue notablement, il devient mou, flasque, et légèrement translucide.

### *3° Régénération nucléaire en présence de glucose.*

Après avoir été soumis à un jeûne préalable assez prolongé à 25°, les axes embryonnaires sont sectionnés, puis placés sur buvard imbibé d'une solution de glucose à 5 % à la température de 25°. Nous avons suivi la régénération nucléaire en déterminant les dimensions moyennes des noyaux et des nucléoles sur des coupes faites au voisinage de la section, pour chacune des moitiés d'un même axe embryonnaire, à des intervalles de temps convenablement espacés (voir Technique, p. 8). La régénération nucléaire en présence de glucose étant généralement un peu plus rapide pour la moitié gemmulaire que pour la moitié radiculaire d'un même axe embryonnaire, nous avons expérimenté, comme dans les expériences de décroissance nucléaire et pour les mêmes raisons (voir p. 16), sur des groupes de deux axes embryonnaires jumelés. Rappelons aussi (voir p. 10) que nous n'avons indiqué dans nos tableaux d'expériences que les résultats se rapportant à des régénérations nucléaires proprement dites.

TABLEAU II

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE EN PRÉSENCE DE GLUCOSE A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 6 jours . . . .	11,1	1,5	12,3	1,9
Après 7 h. sur glucose 5 %.	<i>g</i> 13,5	2,72	<i>r</i> 12,8	2,87
Après 19 h. sur glucose 5 %.	<i>r</i> 14,2	3,25	<i>g</i> 14,8	3,6

TABLEAU III

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE EN PRÉSENCE DE GLUCOSE A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 9 jours . . . .	11,1	1,10	11,3	1,35
Après 17 h. sur glucose 5 %.	<i>g</i> 12,35	2,40	<i>r</i> 12,1	2,36
Après 35 h. sur glucose 5 %.	<i>r</i> 14,25	4,10	<i>g</i> 14,7	4,48

L'examen des tableaux II et III montre qu'après avoir obtenu une décroissance notable du noyau et du nucléole au cours d'un jeûne préalable par inanition, on observe, en présence de glucose, une régénération rapide du noyau et du nucléole, cette régénération est relativement beaucoup plus sensible pour le nucléole que pour le noyau.

L'ensemble de nos observations sur la décroissance nucléaire par inanition et sur la régénération nucléaire en présence de glucose permet de conclure que dans les cellules d'axes embryonnaires de *Lupin* on observe un parallélisme net entre le métabolisme des glucides et les variations de taille du noyau et du nucléole. Cette conclusion est analogue à celles formulées antérieurement par KIEHN [35], A. MAIGE [48], WEBER [84], H. FISCHER [21], ce qui montre que les processus de réduction ou de régénération nucléaires par suite de l'appauvrissement ou de l'enrichissement de la cellule en glucides sont des processus généraux.

Nos observations tendent à confirmer d'autre part les hypothèses de A. MAIGE [48 j) signalées plus haut sur les états d'équi-

libre cellulaire, ces états d'équilibre correspondraient à une concentration glucidique déterminée, et peuvent être caractérisés pour une cellule ou pour un groupe de cellules par la taille moyenne du noyau et par celle du nucléole. Cette dépendance étroite entre l'état de nutrition de la cellule et les dimensions du noyau et du nucléole, ainsi que la rapidité des variations de ces dimensions au cours de ces phénomènes, nous paraissent difficilement conciliables si l'on considère avec KÖSTHOFF [37] (voir p. 15) le nucléole comme un excréta, résidu des échanges nucléaires ; cette dépendance et cette rapidité nous paraissent bien plutôt confirmer l'hypothèse d'ARTHUR MEYER [51, c, d] qui attribue au nucléole un rôle trophique. Nous reviendrons ultérieurement sur cette question du rôle du nucléole.

Si l'on compare l'amplitude et la rapidité des décroissances et des régénérations nucléaires et nucléolaires observées par les auteurs précédents, on remarque qu'elles varient notablement d'une espèce à l'autre, et d'un tissu à l'autre dans une même espèce. En ce qui concerne le Lupin, les décroissances et les régénérations nucléolaires sont particulièrement rapides et leur amplitude est considérable : la décroissance en volume du nucléole peut dépasser (Tableau I, embryon 1) 99 % en 6 jours. Ceci confirme que les axes embryonnaires de *Lupinus angustifolius* constituent un matériel très sensible pour l'étude du métabolisme nucléaire, en prenant surtout comme critérium les variations de taille du nucléole.

---

## CHAPITRE III

### INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA CONCENTRATION DE LA SOLUTION NUTRITIVE SUR LE MÉTABOLISME NUCLÉAIRE

La rapidité des processus de décroissance ou de régénération nucléaire est particulièrement sensible aux variations de la température et à celles de la concentration de la solution nutritive. Nous étudierons d'abord l'influence de la température sur les phénomènes de décroissance nucléaire par inanition, puis celle de la température sur les phénomènes de régénération nucléaire, et enfin celle de la concentration de la solution nutritive sur ces phénomènes de décroissance et de régénération nucléaires.

#### *1° Influence de la température sur les phénomènes de décroissance nucléaire par inanition.*

Cette influence n'a guère été étudiée que par A. MAIGE [48 f]. Cet auteur a montré que, dans les cellules d'axes embryonnaires de Haricot, « la décroissance du noyau et du nucléole est d'autant plus accusée que la température est plus élevée ».

Nous avons repris cette étude chez le Lupin et nous avons suivi parallèlement les processus de décroissance nucléaire sur les deux moitiés d'un même axe embryonnaire placées à 2 températures différentes. Nous avons toujours expérimenté sur des groupes de 2 axes embryonnaires jumelés (voir p. 16) ; et nous n'avons indiqué que les résultats se rapportant à des décroissances nucléaires proprement dites (voir p. 10).

Les tableaux IV, V et VI, qui résument les résultats obtenus au cours de 3 séries d'expériences, montrent nettement que : *la décroissance du noyau et du nucléole par inanition est d'autant plus rapide que la température est plus élevée*, conclusion identique à celle de A. MAIGE signalée plus haut.

TABLEAU IV

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE A 25° ET A 19°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 2 jours à 19° .	15,6	4,57	17,2	5,2
Après 6 jours à	25° ..... r	11,2 1,43	g 14,2	3,16
	19° ..... g	14 3,04	r 15,6	4,36
Après 10 jours à	25° ..... r	nécrose	g 8,25	0,75
	19° ..... g	12,6 2,07	r 14,1	2,67

TABLEAU V

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE A 20° ET A 12°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 4	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 2 j. 8 h.								
à 25° .....	14,9	3,65	15,9	3,02	18,6	3,63	17	3,33
Après 3 j. 22 h. à	20° g	14,8 2,92	r 14,5	2,83				
	12° r	15 3,57	g 15,4	3				
Après 7 j. 17 h. à	20°				r 13,45	1,71	g 14,8	2,1
	12°				g 15,6	3,43	r 15	3,26
Après 8 j. 21 h. à	20° g	9,7 0,8	r 11	1	r nécrose		g nécrose	
	12° r	14,5 2,6	g 12,5	1,6	g 14,2	2,88	r 14	2,57

TABLEAU VI

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE A 12° ET A 2°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 2 j. 6 h. à 25° .	15,1	3,72	16,2	4,1
Après 8 j. 15 h. à	12° ..... g	13,5 2,61	r 14,1	2,73
	2° ..... r	14,8 3,57	g 15,8	3,84
Après 19 j. 11 h. à	12° ..... g	nécrose	r nécrose	
	2° ..... r	14,1 3,32	g 15	3,53

**2<sup>o</sup>. Influence de la température  
sur les phénomènes de régénération nucléaire  
en présence de glucose.**

De même que pour l'influence de la température sur la décroissance nucléaire, l'influence de la température sur la régénération nucléaire n'a été bien mise en évidence que par MAIGE [48 g]. Cet auteur a montré que chez le Haricot il existe 3 valeurs critiques de la température :

- une température minima voisine de 8<sup>o</sup>,
- une température optima voisine de 30<sup>o</sup>,
- une température maxima voisine de 42<sup>o</sup>.

MAIGE a insisté sur le fait que ces 3 températures critiques sont très voisines de celles qui caractérisent la germination du Haricot. Nous avons cherché à déterminer chez le Lupin ces trois températures critiques en suivant parallèlement, au cours de diverses expériences, les processus de régénération nucléaire sur les deux moitiés d'un même axe embryonnaire placées sur glucose à 5 % à 2 températures différentes.

Nous avons toujours expérimenté sur des groupes de 2 axes embryonnaires jumelés (voir p. 16), et nous n'avons indiqué que les résultats se rapportant à des régénérations nucléaires proprement dites (voir p. 10). Ces résultats sont consignés dans les tableaux VII à XV.

TABLEAU VII

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE A 25<sup>o</sup> ET A 41<sup>o</sup>

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 5 j. 17 h. à 25 <sup>o</sup> . . .	11,1	1,5	12,3	1,61
Ap. 7 h. sur glucose 5 % à {	25 <sup>o</sup> g	13,5	2,79	r 13
	41 <sup>o</sup> r	11,3	1,43	g 12,4
Ap. 24 h. sur glucose 5 % à {	25 <sup>o</sup> g	14,8	3,75	r 14,7
	41 <sup>o</sup> r	11,4	1,8	g 12,9



TABLEAU VIII

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE A 25° ET A 37°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 7 jours . . . . .	12,8	1,80	13,4	1,6
Ap. 14 h. sur glucose 5 % à	25° g 15,3	3,98	r 14,3	4,27
	37° r 12,9	2,12	g 14,8	1,93

TABLEAU IX

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE A 25° ET A 35°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 5 j. 17 h. à 25° . . . . .	12	1,89	12,85	2,06
Après 9 h. sur glucose 5 % à	25° r 13,75	3,19	g 14,45	3,13
	35° g 13,4	1,96	r 13,35	1,75
Après 30 h. sur glucose 5 % à	25° r 14,9	4,4	g 15,4	4,1
	35° g 14,5	2,8	r 14,3	2,7

TABLEAU X

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE A 25° ET A 32°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 4 j. 17 h . . . . .	13,15	2,20	14	2,05
Après 8 h. 30 sur glucose 5 % à	25° r 13,87	2,43	g 15,5	2,63
	32° g 13,6	2,28	r 13,96	2,34
Après 26 h. sur glucose 5 % à	25° r 14,4	3,5	g 16	3,15
	32° g 14,1	2,4	r 14,3	2,71

TABLEAU XI

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE A 25° ET A 30°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	—		—	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 6 j. 15 h. . . . .	11,77	1,81	12,95	2,12
Après 7 h. sur glucose 5 % à	25° g	15,35	r	14,17
	30° r	15,74	g	14,46
		2,61		2,45
		2,72		2,70

TABLEAU XII

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE A 28° ET A 30°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	—		—	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 6 j. 13 h. . . . .	13,1	1,91	11,65	1,85
Après 11 h. sur glucose 5 % à	28° g	14,75	r	13,4
	30° r	14,25	g	12,85
		2,67		3,05
		2,55		2,9

TABLEAU XIII

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE A 25° ET A 28°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	—		—	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 4 j. 17 h. . . . .	13,17	2,19	11,7	2,35
Après 48 h. sur glucose 5 % à	25° r	15,9	g	15,3
	28° g	18	r	16,6
		3,52		3,35
		3,80		3,81

TABLEAU XIV

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE A 25° ET A 20°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 6 j. 22 h. à 25° . . . .	11,25	1,58	12,4	2,2
Après 25 h. 30 sur glucose 5 % à	20° r	13,24	g	13,4
	25° g	14,7	r	13,8
		3,9		3,48

TABLEAU XV

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE A 5° ET A 2°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 12 j. à 20° . . . . .	13,2	2,1	10,65	1,6
Après 5 j. sur glucose 5 % à	2° g	14,2		
	5° r	15,7		
Après 9 j. 18 h. sur glucose 5 % à	2°		r	12,75
	5°		g	13,45
				3,18

L'examen des tableaux VII à XIV souligne nettement que les accroissements du noyau et du nucléole vont en augmentant quand on passe de 41° à 25°, puis en diminuant quand on passe de 25° à 20°. Il y a par conséquent un optimum de température compris entre 41° et 20°.

Les tableaux X, XI, XII et XIII permettent de préciser la position de cet optimum ; on remarque en effet que :

1° La régénération nucléaire est plus rapide :

d'une part à 25° qu'à 32° (tableau X),

d'autre part à 30° qu'à 25° (tableau XI),

l'optimum de température est donc compris entre 25° et 30°, et vraisemblablement plus voisin de 30° que de 25°.

2° La régénération nucléaire est plus rapide :

d'une part à 28° qu'à 30° (tableau XII),

d'autre part à 28° qu'à 25° (tableau XIII),

dans ces conditions, *l'optimum nous paraît être très voisin de 28°.*

En ce qui concerne la température maxima, le tableau VII montre que la régénération nucléaire à 41° est très faible ; d'autre part, à 42° nous n'avons jamais pu obtenir de régénération nucléaire ; il semble ainsi que *la température maxima soit comprise entre 41° et 42°.*

Relativement à la température minima, le tableau XV nous indique que la régénération nucléaire est faible à 2° ; d'autre part, à 0° nous n'avons jamais observé de régénération nucléaire sensible. Dans ces conditions *le minimum de température nous paraît voisin de 2°.*

Remarquons que la température minima 0° à 2° pour le Lupin est sensiblement inférieure à celle de 8° trouvée par MAIGE [48 g] pour le Haricot. Certaines observations confirment d'ailleurs que la température minima pour divers processus biologiques est toujours chez le Haricot voisine de 8°, tandis qu'elle est voisine de 0° chez le Lupin :

Chez le Haricot, SACHS a signalé d'une part que le développement et la croissance des racines sont inhibés à la température de 9° [73 a], d'autre part que la formation de chlorophylle dans les feuilles est arrêtée entre 8° et 10° [73 b]. CURTIS [15] a constaté que les mouvements protoplasmiques cessent dans les cellules de feuilles de Haricot, lorsque la température atteint 6°.

D'autre part, RAABE et SENGBUSCH [64] signalent que *Lupinus angustifolius* peut résister à des froids de — 7° à — 9°.

Ces observations établissent nettement que chez le Lupin et le Haricot les températures critiques, et particulièrement les minima sont sensiblement les mêmes pour les processus de régénération nucléaire expérimentale que pour d'autres processus biologiques naturels, ceci indique que les variations nucléaires et nucléolaires obtenues expérimentalement résultent de processus biologiques naturels.

### ***3° Influence de la concentration de la solution nutritive sur les phénomènes de régénération et de décroissance nucléaire.***

Ici encore, seul A. MAIGE [48 e] a étudié cette influence et a montré que :

1° La décroissance du noyau et du nucléole est nettement ralentie en présence de faibles quantités de glucose.

2° Les accroissements nucléaires et nucléolaires que l'on observe sur des solutions de saccharose de concentrations croissantes (1 à 10 %) sont d'autant plus sensibles que la concentration de la solution est plus élevée.

Nous avons cherché à confirmer ces résultats sur le Lupin, en nous limitant toutefois à l'étude des faibles concentrations. Nous avons suivi parallèlement les processus de décroissance ou de régénération nucléaire à 25°, sur les deux moitiés d'un même axe embryonnaire placées sur des solutions de concentrations différentes.

Nous avons toujours expérimenté sur des groupes de 2 axes embryonnaires jumelés (voir, p. 16), et nous n'avons indiqué que les résultats se rapportant à des décroissances ou à des régénérations nucléaires proprement dites (voir, p. 10). Ces résultats sont indiqués dans les tableaux XVI à XXI.

TABLEAU XVI

DÉCREOISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR GLUCOSE 1 % ET SUR EAU A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 29 heures . . . . .	13,1	3,45	13,9	3,92
Après 27 h. sur {	glucose 1 % } <i>g</i> 12,9	2,77	<i>r</i> 13,4	3,26
	eau . . . . . } <i>r</i> 12,1	2,36	<i>g</i> 12,6	2,83
Après 72 h. sur {	glucose 1 % } <i>g</i> 12,3	2,17	<i>r</i> 13,25	3,00
	eau . . . . . } <i>r</i> 11,17	1,09	<i>g</i> 11,4	1,22

TABLEAU XVII

DÉCREOISSANCES NUCLÉAIRES COMPARÉES SUR GLUCOSE 0,5 % ET SUR EAU 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 4 jours 6 h. . . . .	11,7	2,6	2,6	2,5
Après 24 h. sur {	glucose 0,5 % } <i>g</i> 11,4	2,32	<i>r</i> 10,2	2,17
	eau . . . . . } <i>r</i> 10,3	1,2	<i>g</i> 9,4	1,02
Après 71 h. sur {	glucose 0,5 % } <i>g</i> 10,7	1,63	<i>r</i> 9,6	1,66
	eau . . . . . } <i>r</i> <i>nécrose</i>		<i>g</i> <i>nécrose</i>	

TABLEAU XVIII

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR GLUCOSE 0,25 %  
ET SUR EAU A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 4	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 47 heures ...	14,6	3,52	15,1	3,76	16,4	3,87	16,8	3,95
Ap. 62 h. sur { glucose 0,25 %	g 13,2	2,67	r 13,7	2,66				
{ eau .....	r 11,1	1,85	g 13,1	2,1				
Ap. 112 h. sur { glucose 0,25 %					g 14,2	2,65	r 15,1	2,81
{ eau .....					r 12,2	1,31	g 13,1	1,61

TABLEAU XIX

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR GLUCOSE 0,125 %  
ET SUR EAU A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 4	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 47 heures ...	14,40	3,71	16,2	3,92	16,6	3,85	15,7	3,54
Ap. 64 h. sur { gluc. 0,125 %	g 13,7	2,94	r 15	3,07				
{ eau .....	r 13,5	2,31	g 14,2	2,36				
Ap. 114 h. sur { gluc. 0,125 %					g 13,8	2,11	r 13,8	1,82
{ eau .....					r 13,8	1,6	g 10,3	1,06

Sur glucose 0,05 %, il est difficile d'observer un ralentissement sensible de la décroissance nucléaire, cependant les axes embryonnaires s'y conservent plus longtemps, et la nécrose se manifeste plus tardivement que sur eau distillée.

TABLEAU XX

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR GLUCOSE 0,5  
ET 0,25 % A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 8 jours 22 h. . .	11,6	1,18	13,2	1,43
Après 35 h. s. r { glucose 0,5%	g 14,3	2,89	r 15	3,49
{ glucose 0,25%	r 12,4	2,2	g 13,6	1,74

TABLEAU XXI

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR GLUCOSE 0,25 % A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 8 jours 22 h. . .	12,7	1,9	11,7	1,21
Après 51 h. sur	} glucose 0,25%	<i>g</i> 13,8	<i>r</i> 12,7	2,13
		<i>r</i> 11	<i>g</i> 10	0,72
		0,81		

L'examen des tableaux XVI à XXI souligne nettement deux faits :

1° Les processus de décroissance nucléaire par inanition sont ralentis sur solution de glucose à des concentrations variant de 1 % à 0,125 % (tableaux XVI, XVII, XVIII, XIX).

2° La régénération nucléaire est plus sensible sur glucose à 0,5 % que sur glucose à 0,25 % (tableau XX).

En outre, la comparaison des tableaux XVII et XX et celle des tableaux XVIII et XXI fait clairement ressortir qu'en présence d'une solution de glucose à 0,5 ou à 0,25 % on peut obtenir, suivant que le temps de jeûne préalable des axes embryonnaires a été plus ou moins long :

ou bien une régénération nucléaire (tableaux XX et XXI),

ou bien un ralentissement de la décroissance nucléaire (tableaux XVII et XVIII).

Ainsi donc, *un même glucide, à une même concentration, peut produire : soit une régénération nucléaire, soit un ralentissement de la décroissance nucléaire, suivant l'état physiologique initial de la cellule.*

Les expériences précédentes confirment également cette conclusion de A. MAIGE [48 *g*] : pour une cellule dans un état physiologique donné, « il existe une concentration critique de sucre au-dessus de laquelle l'assimilation nucléaire l'emporte sur la désassimilation nucléaire, et au-dessous de laquelle cette dernière devient au contraire prédominante ». L'examen comparatif des tableaux

XVI, XVII, XX, XXI, résumé ci-dessous, fait clairement ressortir la correspondance entre le temps de jeûne préalable, la taille du nucléole et cette concentration critique :

	TEMPS DE JEUNE	TAILLE MOYENNE DES NUCLÉOLES	CONCENTRATION CRITIQUE
Tableau XVI . . . . .	29 h.	3 <sup>μ</sup> ,6	> 1 % de glucose
Tableau XVII . . . . .	4 j. 6 h.	2 <sup>μ</sup> ,5	> 0,5 % »
Tableaux XX & XXI..	8 j. 22 h.	1 <sup>μ</sup> ,2 à 1 <sup>μ</sup> ,5	< 0,25 % »

On voit que cette concentration critique varie avec l'état physiologique de la cellule ; elle est d'autant plus faible que la durée du jeûne préalable a été plus longue, et que la taille du nucléole est plus petite. Nous sommes ainsi amené à conclure qu'*au cours des processus de décroissance nucléaire par inanition, le taux des réserves glucidiques dans la cellule diminue graduellement et la cellule passe successivement par une série d'états physiologiques correspondant à des taux déterminés de réserves glucidiques ; un état physiologique donné peut être caractérisé, non seulement par ce taux de réserves glucidiques, mais aussi par la durée du jeûne préalable et par la taille moyenne du nucléole.*

Les expériences précédentes montrent de plus qu'à une variation naturelle ou expérimentale du taux de réserves glucidiques, correspond une variation de taille du noyau et surtout du nucléole, indice d'une variation de l'état physiologique de la cellule, ce qui confirme d'une manière particulièrement nette l'existence d'états d'équilibre envisagée par A. MAIGE [48 j].





## CHAPITRE IV

### INFLUENCE DE LA NATURE DE LA SUBSTANCE ORGANIQUE SUR LES VARIATIONS NUCLÉAIRES

A. MAIGE [48 m], a montré que la régénération nucléaire en présence de diverses substances organiques est un critérium de l'assimilation de ces substances. Nous avons repris cette étude chez le Lupin :

d'abord avec le glucose, le saccharose, le maltose, le lévulose, le lactose, le galactose, aux dépens desquels MAIGE [48 m] a observé, chez le Haricot, des régénérations nucléaires ;

puis avec glycérol et le mannose, qui n'ont déterminé, chez le Haricot, qu'un ralentissement de la décroissance nucléaire, et non une régénération nucléaire ;

nous avons ensuite étendu nos expériences à d'autres glucides : arabinose, xylose, rhamnose, fucose, sorbose, raffinose, et à quelques acides organiques qui n'avaient encore fait l'objet d'aucune recherche par cette méthode.

La plupart des travaux antérieurs concernant l'influence de toutes ces substances sur le métabolisme cellulaire ont été faits en prenant comme critérium de leur assimilation la formation d'amidon, nous reporterons donc l'historique de ces recherches et la discussion générale au Chapitre V sur l'amylogénèse, en tenant compte des résultats obtenus par les deux méthodes. Pour des raisons exposées antérieurement (voir p. 16), nous avons toujours expérimenté sur des groupes de deux axes embryonnaires jumelés et nous n'avons indiqué que les résultats se rapportant à des régénérations nucléaires proprement dites (voir p. 10).

#### ***1° Régénérations nucléaires comparées avec le glucose, le saccharose, le maltose, le lévulose, le lactose, le galactose.***

Après avoir obtenu au cours d'expériences préliminaires des régénérations nucléaires aux dépens de ces divers glucides, nous

avons suivi comparativement la régénération nucléaire sur les deux moitiés d'un même axe embryonnaire placées : l'une sur solution de glucose, l'autre sur solution de concentration identique d'un des autre glucides ; ceci en vue de comparer les résultats obtenus par cette méthode avec ceux que l'on obtient avec les mêmes glucides par la méthode amylogénétique que nous envisagerons au chapitre V.

1. Expériences avec le glucose et le saccharose.

Nous avons effectué plusieurs séries d'expériences aux températures de 25°, de 12°, de 9° ; et aux concentrations de 5 % et de 10 %.

TABLEAU XXII

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR GLUCOSE  
ET SUR SACCHAROSE A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 5 jours . . . . .	14,8	2,8	13,3	2,4
Ap. 16 h. sur {	glucose 5 % . . . . .	r 16,2	g 15,2	4,2
	saccharose 5 %	g 15,8	r 14,8	3,9

TABLEAU XXIII

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR GLUCOSE ET SUR SACCHAROSE A 12°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 3	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après le jeûne . . . . .	11,55	1,85	9,6	1,02	11,8	1,76	9,85	1,10
Ap. 24 h. sur {	glucose 10 % . . . . .	g 12,77	2,65	r 11,9	2,07			
	sacchar. 10 %	r 12,59	2,47	g 11,93	2,09			
Ap. 65 h. sur {	glucose 10 % . . . . .				g 16,2	4,25	r 13,86	4,28
	sacchar. 10 %				r 15,8	4,12	g 13,98	4,46

*Les régénérations nucléaires sont toujours sensiblement de même ordre sur glucose et sur saccharose à 5 % ou à 10 % (Tableaux XXII et XXIII).*

Nous avons remarqué en outre que sur glucose à 10 %, même à

5<sup>o</sup>, les axes embryonnaires présentent des taches brunâtres, analogues à celles observées sur mannose et sur galactose (voir p. 37) ; mais moins développées qu'avec ces derniers. Ces taches sont vraisemblablement dues à la toxicité du glucose à 10 % ; cette toxicité du glucose à 10 % a déjà été signalée par MAIGE, qui l'a observée chez le Haricot. Sur glucose à 5 %, sur saccharose à 10 %, nous n'avons jamais remarqué la présence de ces taches brunâtres.

**2. Expériences avec le glucose et le maltose à 25°.**

TABLEAU XXIV

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 4 j. 22 h. . . . .	14,1	2,95	14	3,05
Après 19 h. sur	glucose 5 % . . . . .	r 14,8	g 14,9	4,4
	maltosé 5 % . . . . .	g 14,9	r 15	3,55

Les régénérations nucléaires observées sont toujours sensiblement de même ordre sur glucose et sur maltose à 5 %.

**3. Expériences avec le glucose et le lévulose à 25°.**

TABLEAU XXV

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 4 j. 22 h. . . . .	15,6	2,9	12,45	2,41
Après 19 h. sur	glucose 5 % . . . . .	g 16,1	r 15,1	4,2
	lévulose 5 % . . . . .	r 15,8	g 15,6	3,95

Les régénérations nucléaires observées sont toujours sensiblement de même ordre sur glucose et sur lévulose à 5 %.

4. Expériences avec le glucose et le lactose à 25°.

TABLEAU XXVI

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 4 j. 22 h. . . . .	14,8	2,85	14,1	2,87	
Après 16 h. sur	glucose 5 % . r	16,4	4,08	g 14,9	4,16
	lactose 5 % . g	15,6	4,45	r 14,6	4

Les régénérations observées sont toujours sensiblement de même ordre sur glucose et sur lactose à 5 %.

5. Expériences avec le glucose et le galactose à 25°.

TABLEAU XXVII

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR GALACTOSE  
ET SUR GLUCOSE A 5 % A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 5 j. 8 h. . . . .	12,1	2,05	12,8	2,31	
Ap. 22 h. 30 sur	glucose 5 % g	14,7	4,3	r 15, .	3,65
	galactose 5 % r	14,2	2,92	g 14,8	3,4

TABLEAU XXVIII

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR GALACTOSE  
ET SUR GLUCOSE A 2 % A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 5 j. 8 h. . . . .	12,5	2,75	13,1	2,34	
Ap. 24 h. sur	glucose 2 % . r	13,85	3,55	g 16	4
	galactose 2 % . g	14,2	3,60	r 15,6	3,95

Nous avons toujours observé des régénérations nucléaires sensiblement de même ordre (tableau XXVIII) pour ces deux glucides à la concentration de 2 %. A la concentration de 5 %, les régénérations nucléaires sont moins marquées sur galactose (tableau XXVII), vraisemblablement par suite de la toxicité de ce dernier à cette concentration. Nous reviendrons au chapitre VIII sur la toxicité du galactose.

**6. Conclusions.**

*Si l'on prend comme critérium d'assimilation les variations nucléaires: le glucose, le saccharose, le maltose, le lévulose, le lactose, le galactose, susceptibles de déterminer des régénérations nucléaires sensiblement de même ordre, semblent être également assimilables chez le Lupin.*

**2<sup>o</sup> Recherches avec le mannose et le glycérol.**

**1. Expériences avec le mannose.**

Afin de mettre en évidence les régénérations nucléaires qui sont toujours faibles avec le mannose, nous avons dans une première série d'expériences (tableau XXIX) suivi comparativement les variations nucléaires sur mannose et sur eau distillée, et dans une seconde série d'expériences (tableau XXX) suivi les variations nucléaires sur mannose seul. Nous avons effectué également une série d'expériences sur mannose à 0,5 %, nous n'en avons pas rapporté les résultats, car les régénérations nucléaires observées dans ces conditions sont rares et nettement moins sensibles que sur mannose à 1 % ou à 2 %.

TABLEAU XXIX

VARIATIONS NUCLÉAIRES COMPARÉES SUR MANNOSE ET SUR EAU A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	—	—	—	—
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 7 jours 21 h. . . . .	11,4	1,15	11,4	1,17
Après 23 h. sur	eau . . . . . g	10,45	0,7	r 10,9
	mannose 1 % r	12,55	1,59	g 13,5
Après 47 h. sur	eau . . . . . g	nécrose	r	nécrose
	mannose 1 % r	10,1	0,95	g 11,3

TABLEAU XXX

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR MANNOSE A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 10 jours . . . . .	11,1	1,2	13,2	1,35
Après 2 j. 5 h. sur mannose 2%	g 11,4	1,6	r 13,9	2,05
Après 5 j.                    »	r	nécrose	g	nécrose

Les tableaux XXIX et XXX font clairement ressortir que *sur mannose, la régénération nucléaire est faible et passagère, les axes embryonnaires ne tardent pas à dépérir, puis à entrer en nécrose.*

Nous avons recherché dans quelle mesure, le mannose est susceptible de ralentir la décroissance nucléaire par inanition en suivant comparativement cette décroissance sur les deux moitiés d'un même axe embryonnaire placées : l'une sur eau distillée, l'autre sur mannose à 1 %.

TABLEAU XXXI

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR MANNOSE ET SUR EAU A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 4	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 1 j. 16 h. . . .	16,75	3,5	15,9	3,75	16,35	4,2	15,6	3,35
Ap. 2 j. 7 h. sur	eau dist. . . g	12,75	2,1	r 14,5	2,4			
	mann. 1 % r	12,5	3,4	g 14,25	3,15			
Ap. 4 j. 5 h. sur	eau dist. . .				r 10,8	1,4	g 13	1,6
	mann. 1 %				g 14,4	2,6	r 14,2	2,6
Ap. 7 j. 6 h. sur	eau dist. . . g	nécrose	r	nécrose	r 8,45	0,85	g	nécrose
	mann. 1 % r	12,9	1,75	g 12,25	1,6	g 14	1,9	r 13,65
Ap. 9 j. 22 h. sur mann. 1 %		nécrose		nécrose		nécrose		nécrose

Les résultats que nous avons obtenus sont rapportés dans le tableau XXXI, ils établissent nettement que *le mannose ralentit la décroissance nucléaire par inanition.* La nécrose des hypotyles se manifeste cependant au bout d'un certain temps. *Le mannose est donc assimilable chez le Lupin.*

Nous avons observé en outre un développement de taches brunâtres dans la région de l'hypocotyle en contact avec la solution de mannose, ces taches se produisent et se développent beaucoup plus rapidement que sur eau où leur développement est rare et où elles présentent une teinte nettement plus claire. Ces phénomènes, analogues à ceux observés par MAIGE [48 m] sur les hypocotyles de Haricot sont vraisemblablement dus à la toxicité du mannose signalée par KNUDSON [36 b] et par MAIGE [48 m].

Nous reviendrons au Chapitre VIII sur les phénomènes de toxicité présentés par certains sucres et nous verrons que ces taches brunâtres sont dues à la formation et au développement accélérés de méristèmes cicatriciels.

D'autre part, nous avons remarqué que *le processus morphologique de nécrose sur mannose est nettement différent de celui de la nécrose normale sur eau distillée* ; ceci est dû sans doute à l'influence toxique du mannose et a déjà été signalé par MAIGE chez le Haricot. Chez le Lupin, on observe que :

1° La teinte de l'embryon passe du blanc jaunâtre au brun café au lait clair, alors qu'elle passe du blanc jaunâtre au jaune dans la nécrose normale.

2° L'embryon prend en même temps un aspect plus translucide et il reste nettement plus dur, tout au moins pendant un certain temps, alors qu'il devient mou et flasque au début de la nécrose normale.

## 2. Expériences avec le glycérol.

Dans une première série d'expériences (tableau XXXII), nous avons suivi la régénération nucléaire en présence de glycérol ; dans une seconde série d'expériences (tableau XXXIII), nous avons recherché dans quelle mesure le glycérol ralentit la décroissance nucléaire par inanition.

TABLEAU XXXII

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR GLYCÉROL A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 9 jours . . . . .	11	1,1	11,3	1
Après 2 j. sur glycérol à 2,5 % . g	13,6	2,2	r 12,5	2,15

TABLEAU XXXIII

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR GLYCÉROL ET SUR EAU A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 2 j. 23 h. . . . .	16,5	2,9	15,9	3	
Après 2 j. sur. {	eau distillée ..	<i>g</i> 14,6	1,95	<i>r</i> 14,15	1,8
	glycérol 2,5 %.	<i>r</i> 14,9	2,45	<i>g</i> 15,3	2,8
Après 3 j. 21 h. {	eau distillée ..	<i>g</i> 11,4	0,95	<i>r</i> 11,75	1
	sur . . . . . {	glycérol 2,5 %	<i>r</i> 14	1,95	<i>g</i> 13,2
Après 6 j. 3 h. {	eau distillée ..	<i>g</i> nécrose	<i>r</i> nécrose		
	sur . . . . . {	glycérol 2,5 %	<i>r</i> 13,8	2	<i>g</i> 14

Les résultats de ces expériences montrent que le *glycérol permet des régénérations nucléaires notables* (tableau XXXII) et *ralentit considérablement les processus de décroissance nucléaire par inanition* (tableau XXXIII), *le glycérol est donc assimilable chez le Lupin.*

La comparaison des tableaux XXXII et XXXIII confirme en outre une conclusion énoncée antérieurement, p. 29, qu'*une même substance* (ici le glycérol), *à une même concentration, peut produire soit une régénération nucléaire, soit un simple ralentissement de la décroissance nucléaire, suivant l'état physiologique initial de la cellule, caractérisé par la durée du jeûne préalable et les dimensions du noyau et du nucléole.*

Au cours de nos expériences, nous avons conservé des axes embryonnaires qui ont continué leur développement sur glycérol pendant un mois ; ceci confirme que le glycérol est très assimilable chez le Lupin. La comparaison des résultats précédents avec ceux obtenus par MAIGE [48 m], qui n'a observé, chez le Haricot, aucune régénération nucléaire, mais seulement un faible ralentissement de la décroissance nucléaire par inanition, semble indiquer des différences nettes dans les possibilités d'utilisation du glycérol par le Lupin et par le Haricot.

**3° Recherches avec le xylose, l'arabinose, le rhamnose, le fucose, le sorbose, le raffinose.**

Pour chacun de ces glucides, nous avons d'abord recherché dans quelle mesure on peut obtenir une régénération nucléaire, dans



le cas où celle-ci n'était pas possible, nous avons ensuite cherché si ce glucide est susceptible de ralentir la décroissance nucléaire par inanition.

**1. Expériences avec le xylose.**

TABLEAU XXXIV

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR XYLOSE A-20°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	—		—	
	Noyau Nucléole		Noyau Nucléole	
Après jeûne de 7 j. 9 h. ....	12,5	1,5	13,5	1,65
Après 46 h. sur xylose 2,5 % .....	g 13,4	2,72	r 14,9	3,13

*Le xylose susceptible de provoquer une régénération nucléaire est assimilable chez le Lupin.*

**2. Expériences avec l'arabinose.**

TABLEAU XXXV

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR ARABINOSE A 20°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	—		—	
	Noyau Nucléole		Noyau Nucléole	
Après jeûne de 7 j. 9 h. ....	13	1,6	12,8	1,7
Après 46 h. sur arabinose 2,5 % .....	r 13,2	2,9	g 13,7	3,04

*L'arabinose susceptible de déterminer une régénération nucléaire est assimilable chez le Lupin.*

Au cours des expériences précédentes, nous avons remarqué en outre que les axes embryonnaires se conservent mieux sur xylose que sur arabinose ; le xylose serait donc plus assimilable que l'arabinose chez le Lupin.

3. Expériences avec le rhamnose.

TABLEAU XXXVI

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR RHAMNOSE 2 % A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 8 jours . . . . .	13,2	1,62	13,6	1,73
Après 24 h. sur rhamnose 2 % . g	13,6	2,07	r 14,4	2,37

*Le rhamnose susceptible de provoquer une régénération nucléaire nette est donc assimilable chez le Lupin*

4. Expériences avec le fucose.

Nous n'avons jamais observé de régénération nucléaire avec le fucose. La décroissance nucléaire par inanition n'est pas sensiblement ralentie en présence de fucose. *Il semble donc que le fucose n'est pas assimilable chez le Lupin.*

Expériences avec le sorbose.

Nous n'avons jamais observé de régénération nucléaire avec le sorbose ; la décroissance nucléaire par inanition est accélérée en présence de sorbose (tableau XXXVII).

TABLEAU XXXVII

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR SORBOSE ET SUR EAU A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 4	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 3 jours 8 h. . . . .	16,6	3,34	16,3	3,12	15,7	3,22	15,8	3,07
Après 69 h. sur {	cau . . . . . g	15,9	2,87	r 15,6	2,36			
	sorbose 2 % r	13,2	2,13	g 12,8	1,61			
Après 87 h. sur {	cau . . . . .				g 10,5	1,2	r 13,4	1,98
	sorbose 2 %				r 9,5	0,8	g 11,7	1,25

Nous verrons ultérieurement, p. 102, qu'en présence de divers sels toxiques on observe également une accélération de la décroissance nucléaire par inanition, ceci semble indiquer que le sorbose exerce lui aussi une action toxique. Les résultats précédents montrent également que *le sorbose n'est pas assimilable chez le Lupin.*

**6. Expériences avec le raffinose.**

**TABLEAU XXXVIII**

**RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR RAFFINOSE A 25°**

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 7 jours . . . . .	12,6	1,7	12	1,6
Après 25 h. sur raffinose à 5 % . g	14,7	3,21	r 14,9	3,2

*Le raffinose susceptible de déterminer une régénération nucléaire notable est donc assimilable chez le Lupin.*

**4° Recherches avec les acides malique, succinique, citrique, tartrique, oxalique, lactique, pyruvique.**

Nous verrons p. 67, que les expériences de MOLLIARD, de G. PROMSY, de RAVIN, d'une part, les observations de A. MAYER, de GERBER d'autre part ont établi que divers acides organiques sont susceptibles d'être utilisés comme aliment carboné par les plantes supérieures ; il nous a paru intéressant de rechercher ceux de ces acides qui permettent une régénération nucléaire ou qui ralentissent la décroissance nucléaire par inanition. Des expériences préliminaires nous ayant montré que la régénération nucléaire varie considérablement avec la concentration de la solution, nous avons recherché en outre entre quelles limites de concentration chacun de ces acides peut être utilisé.

1. Expériences avec l'acide malique.

TABLEAU XXXIX

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR ACIDE MALIQUE A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 4	
	—		—		—		—	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 6 j. 8 h. . . . .	12,3	1,71	12,8	1,55	12,4	1,67	12,7	1,42
Ap. 22 h. { ac. malique 5 %	g 12,5	2,37	r 12,95	2,11				
sur . . . { ac. malique 2 %	r 13,2	3,46	g 13,7	3,33				
Ap. 41 h. { ac. malique 2 %					g 14,7	3,42	r 15,2	2,98
sur . . . { ac. malique 1 %					r 13,9	2,09	g 14,1	1,88

En présence d'acide malique à 10 %, les axes embryonnaires prennent rapidement une teinte blanc laiteux caractéristique et deviennent nécrotiques dans leur totalité ; nous n'avons jamais pu observer de régénération nucléaire dans ces conditions.

A la concentration de 0,5 %, les régénérations nucléaires sont rares et très peu sensibles.

Ces observations permettent de conclure que l'acide malique, susceptible de déterminer des régénérations nucléaires très nettes, est assimilable, chez le Lupin, à des concentrations comprises entre un minimum de 0,5 % et un maximum situé entre 5 % et 10 %. La concentration optima est voisine de 2 % ; le tableau XXXVII montre en effet que les régénérations nucléaires sont plus marquées sur acide malique à 2 % que sur acide malique à 5 % ou à 1 %. Ces phénomènes de régénération nucléaire avec l'acide malique, comme d'ailleurs avec tous les autres acides étudiés ici, ne sont sensibles que dans les cellules situées à quelque distance de la section (0 mm. 3 à 0 mm. 5), les trois ou quatre premières coupes pratiquées au voisinage immédiat de la section présentent des cellules plus ou moins altérées. Nous avons remarqué que l'épaisseur de cette zone altérée diminue avec l'abaissement de concentration de la solution. BRENNER [9], dans des recherches sur la pénétration de ces acides dans la cellule, a signalé qu'ils pénètrent très lentement lorsqu'ils sont à une concentration très faible, non toxique, tandis qu'à une concentration plus élevée, les cellules sont altérées et la pénétration est plus rapide. Sur acide malique, les régénérations nucléaires sont

nettement plus marquées à la concentration de 2 % qu'à celles de 5 % et de 1 %, ce fait résulte à notre avis, de ce que ces régénérations nucléaires, par suite de l'utilisation de l'acide malique comme substance nutritive, sont influencées par deux facteurs antagonistes : la pénétration d'une part et la toxicité d'autre part :

à 5 %, la pénétration est suffisante, mais la toxicité est assez élevée,

à 1 %, la toxicité est faible, mais la pénétration est aussi faible,

à 2 %, la pénétration est nettement plus marquée qu'à 1 %, et la toxicité, bien que plus élevée qu'à 1 %, n'est pas suffisante pour ralentir notablement la régénération nucléaire.

Le fait que l'épaisseur de la zone altérée diminue pour des solutions de faible concentration nous paraît confirmer cette manière de voir.

## 2. Expériences avec l'acide succinique.

TABLEAU XL

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR ACIDE SUCCINIQUE  
A 2 % ET A 1 % A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 7 jours .....	11,8	1,53	11,3	1,37
Après 38 h. sur ac. succinique à	1 % . g 13,25	2,8	r 13,5	2,7
	2 % . r 13,87	3,12	g 14,2	3,34

Avec l'acide succinique à 5 %, les axes embryonnaires prennent rapidement une teinte blanc laiteux caractéristique et deviennent nécrotiques dans leur totalité.

À la concentration de 0,5 %, les régénérations nucléaires sont rares et très peu sensibles.

Ces observations permettent de conclure : *l'acide succinique, susceptible de déterminer des régénérations nucléaires très nettes, est assimilable, chez le Lupin, à des concentrations comprises entre un minimum de 0,5 % et un maximum inférieur à 5 %. La concentration optima est voisine de 2 %, le tableau XL montre en effet que les*

régénérations nucléaires sont plus marquées sur acide succinique à 2 % qu'à 1 %.

Les considérations que nous avons développées, à propos de l'acide malique, sur l'antagonisme entre la pénétration et la toxicité, nous paraissent s'appliquer également au cas de l'acide succinique.

3. Expériences avec l'acide citrique.

TABLEAU XLI

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR ACIDE CITRIQUE  
A 5 % ET A 2 % A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 7 jours .....	11,6	1,37	12,1	1,46	
Après 37 h. sur ac. citrique	} à 2 % . g	12,7	1,77	r 13,3	2,33
		à 5 % . r	13,55	2,35	g 13,85

TABLEAU XLII

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR ACIDE CITRIQUE A 1 %  
ET SUR EAU A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 7 jours .....	12,1	1,62	11,9	1,54	
Après 38 h. sur	} eau..... g	10,1	0,8	r 9,6	0,75
		ac. citrique à 1 % . r	11,4	1,32	g 11,2

Sur acide citrique à 10 %, les régénérations nucléaires sont rares et peu sensibles.

Ces observations permettent de conclure : *l'acide citrique, susceptible de déterminer des régénérations nucléaires très nettes, est assimilable, chez le Lupin, à des concentrations comprises entre 10 % et 1 %. La concentration optima est voisine de 5 %, le tableau XLI fait nettement ressortir que les régénérations nucléaires sont plus marquées sur acide citrique à 5 % qu'à 2 %.*

Le tableau XLII montre que sur acide citrique à 1 % on n'observe qu'un ralentissement de la décroissance nucléaire ; il est

probable qu'à cette concentration, la pénétration est faible. Les considérations que nous avons développées à propos de l'acide malique, sur l'antagonisme entre la pénétration et la toxicité, nous paraissent s'appliquer également au cas de l'acide citrique. Ce dernier serait toutefois moins toxique que les acides malique et succinique, la concentration optima étant voisine de 2 % pour ces deux acides, alors qu'elle est voisine de 5 % pour l'acide citrique.

**4. Expériences avec l'acide tartrique.**

Des expériences préliminaires effectuées à des températures comprises entre 25° et 8° nous ayant montré que les températures de 10 à 15° conviennent particulièrement pour l'étude des variations nucléaires en présence d'acide tartrique, les expériences dont nous rapportons les résultats ont toutes été effectuées à la température de 12°.

TABLEAU XLIII

VARIATIONS NUCLÉAIRES EN PRÉSENCE D'ACIDE TARTRIQUE A 12°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 4	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 4 jours . . . . .	12,2	1,92	13,1	2,03	13,2	2,21	13,7	2,17
Ap. 69 h. { eau . . . . .	g 10,4	1,33	r 11,95	1,15	g 12,25	1,83	r 11,65	1,81
à 12° { ac. tartrique 1 %	r 11,9	1,8	g 12,8	1,96				
sur .. { ac. tartrique 0,5 %					r 13,58	2,66	g 16,5	2,75

Sur acide tartrique à 5 % ou à 2 % les axes embryonnaires meurent rapidement et prennent une teinte blanc laiteux caractéristique.

A la concentration de 1 %, on observe un ralentissement de la décroissance nucléaire (tableau XLI), et à celle de 0,5 % on observe une régénération nucléaire nette (tableau XLI). A la dose de 0,2 % les régénérations nucléaires sont rares et peu sensibles. *L'acide tartrique serait donc assimilable chez le Lupin, à des concentrations inférieures à 2 %, la concentration optima est voisine de 0,5 %.* Il semble que pour l'acide tartrique il y ait également antagonisme entre la pénétration et la toxicité, et les considérations que nous avons développées à ce sujet, p. 43, nous paraissent s'appliquer également au cas de l'acide tartrique ; ce dernier serait toutefois plus toxique que

les acides précédemment étudiés, la concentration optima étant voisine de 0,5 % alors qu'elle est voisine de 2 % pour les acides malique et succinique et de 5 % pour l'acide citrique.

#### 5. Expériences avec l'acide oxalique.

Aux doses de 2 % et même de 1 %, les axes embryonnaires meurent rapidement et prennent une teinte blanc laiteux caractéristique. A la dose de 0,5 %, nous n'avons jamais pu observer ni régénération nucléaire, ni ralentissement des processus de décroissance nucléaire.

#### 6. Expériences avec l'acide lactique.

Aux doses de 5 % et de 2 %, les axes embryonnaires meurent rapidement et prennent une teinte blanc laiteux caractéristique. Aux doses de 1 % et de 0,5 %, nous n'avons jamais pu observer ni régénération nucléaire, ni ralentissement des processus de décroissance nucléaire.

#### 7. Expériences avec l'acide pyruvique.

L'acide pyruvique est considéré par divers auteurs comme un terme intermédiaire particulièrement important soit au cours de la transformation des glucides en acides organiques ou de la transformation inverse, soit au cours de la synthèse des acides aminés chez les végétaux. Ces hypothèses nous ont incité à effectuer diverses séries d'expériences avec cet acide. Nous n'avons jamais pu obtenir ni régénération nucléaire, ni ralentissement des processus de décroissance nucléaire avec l'acide pyruvique aux doses de 0,317 % et de 0,158 %. Aux concentrations de 1,270 et de 0,635 %, les axes embryonnaires meurent rapidement et prennent une teinte blanc laiteux caractéristique. Dans ces conditions, *l'acide pyruvique ne nous semble pas assimilable chez le Lupin.*

#### 8. Conclusions.

L'ensemble des expériences précédentes permet de conclure : les acides malique, succinique, citrique, tartrique, susceptibles de



provoquer une régénération nucléaire sont assimilables, chez le Lupin. La zone d'utilisation et la concentration optima varient avec la nature de l'acide ; ces concentrations optima sont respectivement voisines de : 2 % pour l'acide malique, 2 % pour l'acide succinique, 5 % pour l'acide citrique, 0,5 % pour l'acide tartrique. Les acides oxalique, lactique, pyruvique, qui ne déterminent ni régénération nucléaire, ni ralentissement de la décroissance nucléaire, ne nous paraissent pas assimilables, chez le Lupin.

### 5° Conclusions.

*Si l'on prend comme critérium d'assimilation d'une substance les variations nucléaires que l'on peut observer en présence de cette substance, les résultats que nous avons obtenus nous amènent aux conclusions suivantes :*

*Le glucose, le saccharose, le maltose, le lévulose, le lactose, le galactose, le raffinose, le glycérol sont assimilables chez le Lupin. Le mannose, le xylose, l'arabinose, le sont également, mais à un degré moindre.*

*Les acides malique, succinique, citrique, tartrique sont eux aussi assimilables.*

*Le sorbose, le fuucose, le rhamnose, les acides oxalique, lactique, pyruvique ne semblent pas assimilables.*

---

## CHAPITRE V

### INFLUENCE DE DIVERS GLUCIDES DU GLYCÉROL ET DE QUELQUES ACIDES ORGANIQUES SUR L'AMYLOGÉNÈSE CHEZ LE LUPIN

#### PREMIÈRE PARTIE

#### Influence des glucides et du glycérol.

##### A. -- *Historique.*

La formation expérimentale d'amidon aux dépens de divers glucides a été mise en évidence par de nombreux auteurs.

Dès 1883, BOEHM [5] observe, sur des feuilles de Haricot ayant épuisé leurs réserves à l'obscurité, une amylogénèse abondante avec le glucose et le saccharose.

A. MEYER en 1885 et 1886 [51a, b], employant la même méthode que BOEHM, a expérimenté sur les feuilles de nombreuses espèces. Il a recherché pour chaque espèce : d'une part, quels étaient les glucides qu'elle renferme normalement ; d'autre part, quels étaient les glucides qui peuvent y provoquer une formation d'amidon.

Il a été le premier à souligner que l'amylogénèse aux dépens d'un glucide varie notablement d'une espèce à l'autre, et que dans une même espèce, l'amylogénèse est généralement plus marquée avec les glucides que cette espèce renferme normalement.

En 1887, E. LAURENT [43], expérimentant sur des extrémités de tiges de Pomme de terre, a obtenu une amylogénèse avec le glucose, le lévulose, le galactose, le saccharose, le maltose, le glycérol.

NADSON, en 1889 [54] opère d'une part sur les feuilles de 31 espèces différentes, d'autre part, sur des plantules étiolées de *Raphanus sativus*, de *Lepidium sativum*, de *Phaseolus multiflorus*. Cet auteur observe une formation plus ou moins abondante d'amidon avec le

glucose et le saccharose dans toutes les espèces étudiées sauf *Allium Cepaet El odea canadensis*. Avec le lactose, le glycérol, la dextrine, la formation d'amidon ne se produit que dans certaines espèces.

NADSON a montré en outre que chez les plantes qui normalement sont riches en amidon, l'amylogénèse expérimentale sur les solutions de glucide est rapide et a lieu pour une concentration relativement faible ; tandis que chez les plantes qui normalement sont dépourvues d'amidon, l'amylogénèse expérimentale est plus lente et exige une concentration plus élevée.

ACTON, en 1890 [1], a le premier expérimenté dans une atmosphère dépourvue de gaz carbonique, sur des plantes entières ou de jeunes pousses de 17 espèces différentes placées sur une solution minérale additionnée de diverses substances organiques. Il a observé notamment une formation d'amidon avec le glucose, le saccharose, le glycérol, l'inuline.

WINKLER, en 1898 [88 a], souligne l'influence de la concentration de la solution de glucide sur la formation d'amidon : opérant sur des parcelles de feuilles de différentes espèces, il observe que pour les feuilles renfermant ordinairement de l'amidon la concentration nécessaire à une néoformation d'amidon est faible : généralement de 0,2 à 0,5 %, et même de 0,05 % dans la feuille de *Mnium*, elle est au contraire très élevée pour les feuilles renfermant ordinairement des glucides solubles : 15 % en général, 18 % pour la feuille de Canne à sucre.

RUHLAND, en 1911 [71], opérant aseptiquement sur des morceaux de limbe de *Beta vulgaris* placés sur des solutions de divers glucides, après avoir épuisé leur amidon par un séjour de 48 heures à l'obscurité a observé que le saccharose, le maltose, le glucose, la fructose, le raffinose déterminent une formation abondante d'amidon. Le galactose, le mannose, le sorbose, le rhamnose, le glycérol ne déterminent qu'une formation très peu abondante d'amidon. L'arabinose, le xylose, l'érythrite, le mannitol, le dulcitol ne déterminent aucune formation d'amidon.

En ce qui concerne le raffinose, les résultats de RUHLAND sont en contradiction avec ceux de A. MEYER, qui, opérant également sur des feuilles de Betterave, n'a obtenu aucune formation d'amidon aux dépens de ce glucide.

MAIGE, depuis 1922, a étudié d'une manière très approfondie le

mécanisme de l'amylogénèse dans la cellule : influence de la température, de la concentration de la solution, de la nature du glucide ; processus de fonctionnement des plastes au cours de l'amylogénèse ; processus amylolytique, etc....

POLONOWSKI et MORVILLEZ, en 1925 [59], ont signalé une formation d'amidon aux dépens de l'arabinose chez de jeunes plantules de Haricot cultivées sur solution de Knop dans une atmosphère dépourvue de gaz carbonique.

Il faut signaler d'autre part : les recherches de J. LAURENT en 1904 [44], de MAZÉ et PERRIER [50] en 1904, de MOLLIARD [53] en 1907, qui, effectuées aseptiquement, par des cultures de plantes entières d'assez longue durée, démontrèrent définitivement l'absorption et l'utilisation de diverses substances organiques par les plantes supérieures.

KNUDSON, en 1916 [36], a confirmé les résultats des auteurs précédents et les a étendus à d'autres espèces ; il a observé en outre que l'utilisation des divers glucides varie d'une espèce à l'autre.

E. et G. NICOLAS, en 1922 [58], ont montré que le formol à faible dose constitue un aliment pour le Haricot, dès que la chlorophylle peut jouer son rôle photocatalyseur.

TANAKA ISUKE, en 1931 [79], a observé que le saccharose, le maltose, le lactose, le glucose, le lévulose, le galactose favorisent la croissance de *Sisyrinchium Bermudianum*, tandis que pour *Plantago major*, seuls le saccharose, le lactose, le glucose favorisent la croissance, les autres glucides sont inhibiteurs et le mannose est plus particulièrement nocif.

Ainsi, comme on a pu en juger par cet exposé, l'utilisation de divers glucides et du glycérol par les plantes supérieures, est définitivement démontrée, cependant les possibilités d'utilisation de ces différentes substances soit pour l'amylogénèse, soit pour la croissance varient notablement d'une espèce à l'autre. C'est pourquoi, sans avoir la prétention d'apporter une contribution importante à l'étude de l'amylogénèse, il nous a paru utile de rechercher quels étaient les glucides susceptibles de produire de l'amidon chez le Lupin afin de comparer ces résultats :

d'une part, avec ceux obtenus au chapitre II par la méthode des variations nucléaires ;

d'autre part, avec ceux obtenus antérieurement par MAIGE, par les mêmes méthodes avec le Haricot.

Nous indiquerons d'abord la technique de nos recherches, la seconde partie sera consacrée à l'étude des processus d'amyolyse par le jeûne sur eau distillée. L'amylogénèse fera l'objet de la troisième partie, nous étudierons successivement :

l'amylogénèse sur glucose à 25° ;

l'influence de la concentration ;

l'amylogénèse anormale dans des cellules ayant subi un jeûne trop prolongé ;

l'influence de la température et enfin,

l'influence de la nature du glucide.

### B. — *Technique.*

Dans de telles recherches, il est nécessaire, comme l'a indiqué MAIGE [48 m], que la formation d'amidon « ne puisse être attribuée à la transformation d'aliments préexistants dans la cellule, ce que l'on pourra éviter en soumettant la cellule à un jeûne hydrocarboné préalable ». Des recherches comparatives sur un matériel renfermant encore d'abondantes réserves peuvent conduire à des conclusions grossièrement erronées. MOLLIARD [53] a montré, en effet, que la mannite bien que non utilisée par le Radis et donnant un rendement en poids sec nettement inférieur au rendement témoin, n'en provoque pas moins à la concentration limite de 5 % l'apparition d'amidon dans les feuilles autour des nervures du pétiole, « cet amidon provenant sans nul doute des sucres contenus dans la graine ou élaborés par les feuilles ». La mannite agirait en augmentant la concentration du suc cellulaire ce qui déclencherait la formation d'amidon aux dépens d'autres glucides déjà présents dans la cellule.

D'autre part quelques essais faits en vue de rechercher une méthode d'amyolyse comparée analogue à la méthode de décroissance nucléaire comparée que nous avons appliquée antérieurement pour les substances peu assimilables, nous ont conduit aux résultats suivants :

1. A partir d'axes embryonnaires de Lupin extraits à sec et placés à 25° les uns sur eau distillée, les autres sur galactose ou sur mannose à 2 % ou 4 %, on observe après 10 heures :  
une quantité abondante d'amidon dans les embryons sur eau distillée,

une quantité très abondante d'amidon dans les embryons sur galactose ou sur mannose,  
après 24 heures, on observe une quantité très abondante d'amidon dans les embryons sur galactose ou sur mannose, mais l'amidon a complètement disparu dans les embryons sur eau distillée.

Une observation superficielle pourrait faire croire à une formation abondante d'amidon aux dépens de ces glucides. Cependant, comme nous le verrons ultérieurement, lorsqu'on part d'axes embryonnaires ayant subi un jeûne de quelques jours, le galactose et le mannose ne permettent qu'une amylogénèse très faible et limitée aux cellules stomatiques, nous n'avons jamais observé de formation d'amidon dans l'endoderme, ni dans la zone corticale avec ces deux glucides. Il est vraisemblable que le galactose et le mannose ont agi : soit comme la mannite dans les expériences de MOLLARD, en augmentant la concentration du suc cellulaire et en déclenchant aux dépens d'autres glucides présents dans la cellule une amylogénèse plus abondante que sur eau distillée, soit encore en inhibant l'amylyse qui se manifeste plus rapidement sur eau distillée.

2. A partir d'axes embryonnaires de Lupin extraits à sec et placés à 25°, les uns sur eau distillée, les autres sur solution de sulfate de cuivre  $\frac{M}{100}$  on observe, après 10 heures :

une quantité abondante d'amidon dans les embryons sur eau distillée,

une quantité assez abondante d'amidon dans les embryons sur solution de sulfate de cuivre ;

après 24 heures, on observe une quantité assez abondante d'amidon dans les embryons sur solution de sulfate de cuivre, mais l'amidon a complètement disparu dans les embryons sur eau distillée.

Étant donné la faible augmentation de la concentration du suc cellulaire produite par la solution de sulfate de cuivre, il est vraisemblable que ce dernier a surtout agi en provoquant une inhibition plus ou moins marquée des processus amylytiques.

Ces faits nous montrent :

1° qu'il est absolument indispensable d'expérimenter sur un matériel ayant subi un jeûne préalable suffisamment prolongé ;

2° qu'on ne peut songer à effectuer des expériences d'amylyse

comparée qui conduiraient à des conclusions grossièrement erronées ;

3° qu'il est désirable de suivre progressivement la marche des processus d'amylogénèse en effectuant des observations convenablement espacées.

Dans les expériences d'amylogénèse comparée pour l'étude de l'influence de la température, ou de la nature de la substance organique, nous avons toujours opéré comparativement sur 2 lots de 4 demi embryons, chaque lot comprenant 2 moitiés radiculaires et 2 moitiés gemmulaires.

La quantité d'amidon formé était appréciée par examen microscopique des coupes après traitement par une solution iodo iodurée de concentration sensiblement constante (voir note p. 8) ; nous avons employé les signes suivants pour indiquer la masse totale d'amidon formé en tenant compte du nombre et de la grosseur des grains.

+	+	+	+	très abondant,
+	+	+		abondant,
+	+			peu abondant,
+				quelques rares granulations,
—				absence totale d'amidon.

Nous avons indiqué également les diamètres moyens des gros grains d'amidon pluriloculaires formés dans les cellules endodermiques, lorsque leur examen permettait des comparaisons plus précises ; ces diamètres ont été indiqués en  $\mu$ .

### C. — *Étude des processus d'amylolyse.*

#### 1° Amylolyse à 25°.

A 25°, l'amidon est très net dans l'écorce des axes embryonnaires après un séjour de quelques heures sur buvard imbibé d'eau distillée. Cet amidon disparaît rapidement, en moyenne après 12 à 15 heures, en persistant toutefois un peu plus longtemps dans l'endoderme que dans le reste de l'écorce. L'amidon persiste, au contraire, très longtemps, en moyenne 5 à 6 jours, dans les cellules stomatiques. Ces observations, analogues à celles faites par MAIGE [48 b], sur le Haricot montrent que *chez le Lupin, le seuil de*

*condensation amylogène, très bas dans les cellules stomatiques, est nettement plus élevé dans les cellules endodermiques et encore un peu plus élevé dans les cellules corticales.*

## 2° Influence de la température.

L'activité amylyotique décroît avec la température : à 5°, nous avons observé que l'amidon persiste dans l'écorce et surtout dans l'endoderme 3 à 4 jours.

A 0° et à — 1°, nous avons observé des amylolyses très lentes, l'amidon disparaissant après 15 à 20 jours.

## D. — *Amylogénèse.*

Nous décrirons d'abord brièvement les caractères morphologiques de la formation de l'amidon telle que nous l'avons observée chez *Lupinus angustifolius* :

Dès le début de l'amylogénèse, on observe la formation, dans l'endoderme, de quelques grains pluriloculaires, dont le diamètre est d'environ 1 $\mu$ . Ces grains sont formés de 8 à 20 grains élémentaires, de chacun 0 $\mu$ , 1 à 0 $\mu$ , 2 de diamètre, nettement séparés les uns des autres. Les grains, répartis un peu partout dans le cytoplasme, ne paraissent pas se former dans une région déterminée de la cellule.

Puis, à mesure que des grains, également pluriloculaires, apparaissent dans le reste de l'écorce, le nombre et la grosseur des grains augmente dans l'endoderme ; les grains élémentaires qui ont notablement grossi paraissent alors soudés les uns aux autres et les grains composés présentent un aspect mûriforme très net.

Enfin, dans l'endoderme, et dans les cellules corticales voisines de la région en contact avec la solution, on observe de nombreux grains d'amidon pluriloculaires dont la taille peut atteindre 4 à 5 $\mu$ , celle des grains élémentaires pouvant atteindre 1,5 à 2  $\mu$ . Nous avons fréquemment observé à ce stade la fragmentation de certains grains composés en grains élémentaires.

La coloration de ces grains d'amidon par l'iode suit également une marche progressive lors de l'amylogénèse : les grains d'amidon formés au début sont d'abord colorés en rouge brun clair, puis à



mesure qu'ils grossissent, ils prennent une teinte brun plus ou moins foncé, pour arriver enfin à une teinte noir brun ou noir violacé.

**1° Amylogénèse à 25°.**

Les résultats que nous avons obtenus, en suivant la marche de l'amylogénèse sur une solution de glucose à 5 %, en fonction du temps, sont rapportés dans le tableau XLIV.

**TABLEAU XLIV**

AMYLOGÉNÈSE SUR GLUCOSE 5 %.

	Endo- derme	Cellules corti- cales	Cellules médul- laires	Diamètre moyen des grains d'amidon
Après jeûne de 8 j. 16 heures.	—	—	—	—
Après 3 h. 30 sur glucose 5 %	—	—	—	—
Après 5 h. 30 sur glucose 5 %	++	+	--	2,09
Après 9 h. sur glucose 5 %	++++	+++	+	3,11

Ces résultats montrent que l'amylogénèse est très rapide chez le Lupin, le volume moyen des grains d'amidon triple en 3 h. 30 au cours de cette expérience.

On observe une formation d'amidon plus ou moins précoce suivant les différentes régions de l'embryon : d'abord dans les cellules stomatiques, puis dans les cellules endodermiques, puis dans les cellules corticales, enfin dans les cellules médullaires.

Ceci confirme que *le seuil de condensation amylogène très bas dans les cellules stomatiques, est nettement plus élevé dans les cellules endodermiques, encore plus élevé dans les cellules corticales et très élevé dans les cellules médullaires.*

**2° Influence de la concentration.**

Nous nous sommes limité à l'étude des faibles concentrations. Dans les expériences d'amylogénèse sur des solutions de glucose de concentration croissante, nous avons observé que : pour une concentration faible, 0,1 à 0, 2 % selon les cas, il y a formation d'amidon uniquement dans les cellules stomatiques ; pour une concentration

un peu plus élevée ; 0,5 à 1 % il y a formation d'amidon dans les cellules endodermiques. Il est difficile de trouver un seuil qui sépare la formation d'amidon dans les cellules endodermiques et dans les cellules corticales, la formation d'amidon est toujours plus précoce dans les cellules endodermiques, mais au bout d'un certain temps il y a également formation d'amidon dans les cellules corticales. Il faut atteindre une concentration élevée : 3 à 5 % pour obtenir une formation d'amidon dans les cellules médullaires.

Ces observations confirment les résultats signalés plus haut sur la variation du seuil de condensation amylogène suivant les cellules.

**3° Amylogénèse anormale  
avec des cellules ayant subi un jeûne trop prolongé.**

Lorsqu'on opère sur des axes embryonnaires ayant subi un jeûne prolongé (8 à 10 jours), on observe une formation anormale d'amidon : les granulations sont très petites, peu colorées (teinte brune plus ou moins foncée), et groupées exclusivement autour du noyau, tandis que dans l'amylogénèse normale, les grains d'amidon se forment un peu partout dans la cellule ; M. MAIGE nous a d'ailleurs signalé avoir observé des faits analogues avec le Haricot ; d'autre part, cette amylogénèse anormale très faible précède la régénération nucléaire, alors que dans l'amylogénèse normale, la régénération nucléaire précède toujours la formation d'amidon.

Ces faits semblent indiquer que le noyau pourrait jouer un certain rôle dans l'élaboration de l'amidon par les plastes.

**4° Influence de la température.**

L'influence de la température sur l'amylogénèse au cours de l'assimilation chlorophyllienne, ou au cours d'une formation expérimentale d'amidon aux dépens de divers glucides, a été étudiée par de nombreux auteurs, qui ont montré l'existence pour ces phénomènes de trois valeurs critiques de la température : *minimum*, *optimum*, *maximum*. En ce qui concerne le Lupin, nous nous sommes bornés à la détermination de ces trois températures critiques en suivant parallèlement, au cours de diverses expériences les processus d'amylogénèse sur les deux moitiés d'un même axe embryonnaire

placées sur glucose à 5 % à deux températures différentes. Les résultats de nos expériences sont indiqués dans les tableaux XLV à LI.

Nous avons toujours expérimenté sur des groupes de 4 axes embryonnaires jumelés (voir p. 53).

TABLEAU XLV

AMYLOGÉNÈSE COMPARÉE A 25° ET A 41°.

	Endo- derme	Cellules corti- cales	Cellules médul- laires	Moyenne des diamètres des grains d'amidon pour les embryons	
				1 et 2	3 et 4
Après jeûne de 5 jours 17 h. . .	—	—	—	—	—
Ap. 7 h. sur glucose 5 %	} à 25° à 41°	+++	++	+	2,98
		+	—	—	1,71
Ap. 12 h. sur glucose 5 %	} à 25° à 41°	+++	+++	—	2,79
		+	—	—	1,46
Ap. 24 h. sur glucose 5 %	} à 25° à 41°	++++	++++	++	3,54
		+	—	—	1,86

L'amylogénèse est beaucoup plus rapide à 25° qu'à 41°.

TABLEAU XLVI

AMYLOGÉNÈSE COMPARÉE A 25° ET A 35°.

	Endo- derme	Cellules corti- cales	Cellules médul- laires	Moyenne des diamètres des grains d'amidon pour les embryons	
				1 et 2	3 et 4
Après jeûne de 5 j. 17 h. . . . .	—	—	—	—	—
Ap. 9 h. sur glucose 5 %	} à 25° à 35°	+++	++	—	3,16
		++	+	—	2,17
Ap. 22 h. sur glucose 5 %	} à 25° à 35°	++++	+++	++	3,89
		++	+	—	2,35

L'amylogénèse est nettement plus rapide à 25° qu'à 35°.

TABLEAU XLVII

AMYLOGÉNÈSE COMPARÉE A 25° ET A 32°.

	Endo- derme	Cellules corti- cales	Cellules médul- laires	Moyenne des diamètres des grains d'amidon pour les embryons	
				1 et 2	3 et 4
Après jeûne de 4 j. 17 h. . . . .	—	—	—	—	—
Après 8 h. 30 } sur gluc. 5 % }	+++	++	—	2,89	
				à 25°	à 32°
Ap. 24 h. sur } glucose 5 % }	++++	+++	+	2,95	
				à 25°	à 32°

L'amylogénèse est encore plus rapide à 25° qu'à 32°.

TABLEAU XLVIII

AMYLOGÉNÈSE COMPARÉE A 25° ET A 30°.

	Endo- derme	Cellules corti- cales	Cellules médul- laires	Moyenne des diamètres des grains d'amidon pour les embryons	
				1 et 2	
Après jeûne de 6 j. 15 h. . . . .	—	—	—	—	—
Ap. 7 h. sur } glucose 5 % }	+++	+++	—	2,49	
				à 25°	à 30°

Le nombre et la taille moyenne des grains d'amidon formés sont toujours de même ordre à 25° qu'à 30° ; l'amylogénèse est aussi rapide à 25° qu'à 30°.

TABLEAU XLIX

AMYLOGÉNÈSE COMPARÉE A 25° ET A 28°.

	Endo- derme	Cellules corti- cales	Cellules médul- laires	Moyenne des diamètres des grains d'amidon pour les embryons	
				1 et 2	
Après jeûne de 4 j. 17 h. . . . .	—	—	—	—	—
Ap. 22 h. sur } glucose 5 % }	+++	++	+	4,17	
				à 25°	à 28°

Les grains d'amidon formés sont sensiblement aussi nombreux à 25° qu'à 28°, ils sont cependant un peu plus gros à 28°, ce qui semble indiquer que cette dernière température serait un peu plus favorable pour l'amylogénèse que la température de 25°.

TABLEAU L

AMYLOGÉNÈSE COMPARÉE A 25° ET A 20°.

	Zone endodermique	Zone corticale	Zone médullaire
Après jeûne de 6 j. 7 h. ....	—	—	—
Après 9 h. sur } glucose 5 % }	à 25° ..... ++ +	++	—
	à 20° ..... ++	+	—
Après 19 h. sur } glucose 5 % }	à 25° ..... + + + +	+ + + +	+
	à 20° ..... + + +	++	—

L'amylogénèse est nettement plus rapide à 25° qu'à 20°.

TABLEAU LI

AMYLOGÉNÈSE COMPARÉE A 5° ET A 2°.

	Zone endodermique	Zone corticale	Zone médullaire
Après jeûne de 6 j. 7 h. ...	—	—	—
Après 5 jours sur } glucose 5 % }	à 5° ... ++	+	—
	à 2° ... -	-	—
Après 8 j. 16 h. sur } glucose 5 % }	à 5° ... + + + +	+ + + +	+ +
	à 2° ... + + +	++	+

L'amylogénèse est nettement moins rapide à 2° qu'à 5°.

L'ensemble de ces observations montre que la rapidité de l'amylogénèse augmente quand on passe de 41° à 25°, puis diminue quand on passe de 25° à 20° ; il y a donc un optimum de température compris entre 41° et 20°.

Les tableaux XLVII, XLVIII, XLIX permettent de préciser la position de cet optimum, on peut remarquer en effet que :

1° l'amylogénèse est plus rapide à 25° qu'à 32° (tableau XLVII) et aussi rapide à 25° qu'à 30° (tableau XLVIII), l'optimum de tem-

pérature est donc compris entre 25° et 30°, et il occupe vraisemblablement une position moyenne entre ces deux températures.

2° l'amylogénèse est un peu plus sensible à 28° qu'à 25° (tableau XLIX) ; dans ces conditions, *la température de 28° nous paraît être très voisine de l'optimum.*

En ce qui concerne la température maxima, le tableau XLV montre que l'amylogénèse est faible à 41°, et reste limitée aux cellules endodermiques, à 42° nous n'avons jamais observé d'amylogénèse ; *il semble donc que la température maxima soit voisine de 41°.*

Relativement à la température minima, le tableau LI montre que l'amylogénèse est très lente à 2° ; à 1° nous n'avons jamais observé d'amylogénèse sensible ; *la température de 2° est donc très voisine du minimum.*

Ces températures critiques : 41°, 28°, 2° concernant l'amylogénèse chez le Lupin sont sensiblement les mêmes que celles trouvées pour les phénomènes de régénération nucléaire (voir p. 26). Chez le Haricot, MAIGE [48 a, g] a observé également que, les températures critiques concernant les processus d'amylogénèse sont sensiblement identiques à celles qui caractérisent les processus de régénération nucléaire. Ces faits soulignent l'existence d'un parallélisme étroit entre les processus d'amylogénèse et les processus de régénération nucléaire en présence de glucose, et tendent à montrer que ces derniers correspondent eux aussi à des processus anaboliques.

A 1° et à 0° nous n'avons jamais observé d'amylogénèse. Nous avons recherché si la non formation d'amidon à ces basses températures n'était pas due à une insuffisance de la pénétration du glucose, pour cela nous avons accéléré cette pénétration en plaçant au préalable deux lots de chacun 4 demi axes embryonnaires à 35° pendant deux heures sur une solution de glucose à 5 % ou à 10 %. Après avoir vérifié qu'aucune amylogénèse ne s'était produite durant ces deux heures, les deux lots ont été placés :

l'un à 1° ou à 0° sur solution de glucose à 5 % ou à 10 %.

l'autre à 5° sur buvard imbibé d'eau distillée.

Dans ces conditions, nous n'avons jamais observé d'amylogénèse pour le premier lot, même après 35 à 40 jours, tandis que pour le second lot, nous avons toujours observé une formation d'amidon après quatre à huit jours. La non formation d'amidon n'est donc

pas imputable à une insuffisance de pénétration de la solution de glucose, mais bien à l'influence de la température qui inhibe l'amylogénèse à 0° et à 1°.

Nous avons signalé antérieurement (p. 54) qu'à 0° et à — 1° on observe une amylyolyse très lente, mais cependant sensible. Ces observations permettent de conclure que, *chez le Lupin*, à 0°, *l'influence de la température inhibe totalement l'amylogénèse, mais laisse subsister l'amylyolyse*. Si l'on considère que l'amylyolyse et l'amylogénèse sont deux processus réversibles dus à l'action d'une même diastase, comment concilier les deux modes d'action nettement différents de la température à 0° sur ces deux processus ? Si, au contraire, on admet avec MAIGE [48 h] que « les deux phénomènes sont dus à des actions catalytiques entièrement distinctes », on conçoit facilement qu'à 0° l'action amylogénétique soit paralysée alors que l'action amylyolytique bien que très lente soit encore sensible. Ces considérations nous paraissent confirmer que *l'amylyolyse et l'amylogénèse ne sont pas deux processus réversibles dus à l'action d'une même diastase, mais bien plutôt deux phénomènes dus à des actions catalytiques entièrement distinctes*.

### E. — *Influence de la nature de la substance organique sur l'amylogénèse.*

#### 1° **Expériences avec le glucose, le saccharose, le maltose, le lévulose, le lactose.**

Nous avons effectué de nombreuses séries d'expériences d'amylogénèse comparée avec ces glucides, aux températures de 20°, 12°, 9°, 5°. Nous avons remarqué, en effet, que la quantité d'amidon formé à ces températures, après avoir atteint un certain maximum, reste sensiblement constante pendant plusieurs jours ; tandis qu'à 25°, après avoir passé par un maximum, la quantité d'amidon formé décroît ensuite assez rapidement. Il en résulte que la marche de l'amylogénèse peut être suivie d'une façon plus précise aux températures de 20°, 12°, 9°, 5°, qu'à celle de 25°.

Lorsque la formation d'amidon était limitée aux cellules stomatiques, comme nous l'avons observé avec le lactose, le galactose, le mannose, l'arabinose, nous avons effectué des expériences de

contrôle afin de vérifier que cette amylogénèse n'est pas due à une augmentation de la concentration du suc cellulaire, laquelle peut parfois déclencher une formation d'amidon aux dépens d'autres glucides déjà présents dans la cellule (voir p. 52). Nous avons opéré sur deux lots de chacun 4 demi embryons qui ont été : l'un placé sur la solution de glucide à étudier, l'autre soumis à une dessiccation plus ou moins rapide. Nous n'avons jamais observé de formation d'amidon dans le second cas.

1) *Amylogénèse comparée avec le glucose et le saccharose à 5 %.*

La quantité d'amidon formé est toujours nettement plus abondante sur glucose que sur saccharose ; même au bout d'un certain temps lorsque la quantité d'amidon formé reste sensiblement constante. Il en est de même avec des solutions de glucose et de saccharose à 10 %.

2) *Amylogénèse comparée avec le glucose et le maltose à 5 %.*

La quantité d'amidon formé est toujours nettement plus abondante sur glucose que sur maltose.

3) *Amylogénèse comparée avec le glucose et le lévulose à 5 %.*

La quantité d'amidon formé est toujours nettement plus abondante sur glucose que sur lévulose.

4) *Amylogénèse comparée avec le glucose et le lactose à 5 %.*

Le lactose ne donne lieu à aucune formation d'amidon, ni dans les cellules endodermiques, ni dans les cellules corticales ; mais on observe cependant une formation d'amidon dans les cellules stomatiques.

5) *Amylogénèse comparée avec le saccharose et le maltose à 5 %.*

La quantité d'amidon formé est toujours sensiblement aussi abondante sur saccharose que sur maltose.

6) *Amylogénèse comparée avec le saccharose et le lévulose à 5 %.*

La quantité d'amidon formé est toujours sensiblement aussi abondante sur saccharose que sur lévulose.

7) *Amylogénèse comparée avec le maltose et le lévulose à 5 %.*

La quantité d'amidon formé est toujours sensiblement aussi abondante sur maltose que sur lévulose.



Ces résultats nous permettent de conclure que, chez le *Lupin*, le glucose seul permet une amylogénèse très abondante : le saccharose, le maltose, le lévulose ne permettent qu'une amylogénèse abondante et sensiblement de même ordre pour chacun d'eux : le lactose ne donne lieu qu'à une formation d'amidon très faible limitée aux cellules stomatiques.

**2° Expériences avec le galactose, le mannose, le glycérol.**

Nous avons effectué de nombreuses séries d'expériences d'amylogénèse comparée avec ces trois substances aux températures de : 20°, 12°, 9°, 5°, et aux concentrations de 5 % et 2 %. *Le galactose et le mannose ne donnent lieu à aucune formation d'amidon, ni dans l'endoderme, ni dans le reste de l'écorce* : on observe cependant avec ces deux glucides une formation d'amidon dans les cellules stomatiques. *Le glycérol donne lieu, dans toute la zone corticale, y compris l'endoderme, à une formation d'amidon assez abondante, sensiblement de même ordre que sur saccharose, maltose, lévulose.*

**3° Expériences avec l'arabinose et le xylose.**

Nous avons effectué de nombreuses séries d'amylogénèse comparée avec ces deux pentoses, aux températures de 25° et de 18°, sur solution à 2 %. Avec l'arabinose on observe une formation d'amidon uniquement dans les cellules stomatiques, même après un certain temps. Avec le xylose, on observe une formation d'amidon d'abord dans les cellules stomatiques, puis dans les cellules endodermiques, mais en petite quantité, nous n'avons jamais observé de formation d'amidon dans les cellules corticales. Ceci confirme que le xylose serait un peu plus assimilable que l'arabinose, comme nous l'avions déjà indiqué p. 39.

**4° Expériences avec le rhamnose, le fucose, le sorbose.**

Nous n'avons jamais observé de formation d'amidon, même dans les cellules stomatiques avec ces trois oses.

**5° Expériences avec le raffinose,**

Nous avons observé une amylogénèse assez abondante sur solutions de raffinose à 5 % et à 2 %, à 25° et à 18° dans les cellules stomatiques, les cellules endodermiques et les cellules corticales.

6° Discussion des résultats et conclusions.

L'ensemble de ces observations nous montre que :

1. *Le glucose produit, chez le Lupin, une amylogénèse nettement plus marquée que tous les autres glucides*, alors que les auteurs antérieurs signalent pour d'autres espèces, soit une amylogénèse de même ordre ou plus marquée avec le saccharose : A. MEYER, E. LAURENT, NADSON, RUHLAND, MAIGE ; soit un développement de même ordre sur le saccharose et sur le glucose : J. LAURENT, MOLLIARD, TANAKA ISUKE. Cependant KNUDSON a observé que le glucose et le lévulose sont plus favorables au développement du Mais que le saccharose.

2. *Le galactose et le lactose ne permettent, chez le Lupin, qu'une amylogénèse très faible, limitée aux cellules stomatiques*, alors que d'autres auteurs ont observé une amylogénèse assez abondante chez d'assez nombreuses espèces ; seul RUHLAND signale une formation d'amidon très peu abondante dans les feuilles de *Beta vulgaris*.

3. *Le glycérol détermine, chez le Lupin, une formation d'amidon abondante*, alors que dans leurs travaux antérieurs, les auteurs ont observé, suivant les espèces, une amylogénèse tantôt assez abondante, tantôt faible, tantôt nulle.

4. Le raffinose a donné une amylogénèse abondante dans la feuille de *Beta vulgaris*, d'après RUHLAND, alors que A. MEYER n'a obtenu aucune formation d'amidon dans les mêmes conditions. *Le raffinose détermine, chez le Lupin, une amylogénèse assez abondante.*

5. L'arabinose, le xylose n'ont donné lieu à aucune formation d'amidon dans la feuille de *Beta vulgaris* d'après RUHLAND. POLONOSWIKI et MORVILLEZ [59] signalent une formation d'amidon aux dépens de l'arabinose dans les plantules de Haricot. *Nous avons observé une amylogénèse faible avec l'arabinose, et un peu plus marquée avec le xylose, chez le Lupin.*

Ces considérations confirment que *la possibilité d'utilisation des divers glucides et du glycérol en vue de la formation d'amidon varie notablement suivant les espèces.*

Certains faits tendent à montrer que les substances qui permettent d'observer une amylogénèse ne sont pas toutes utilisées

directement pour la production d'amidon. Le glycérol notamment, détermine une formation d'amidon abondante chez le Lupin et une amylogénèse faible chez le Haricot, d'après les expériences de A. MAIGE [48 m], il ne nous semble pas que cette différence soit imputable à la présence normale de glycérol chez le Lupin, et à son absence chez le Haricot. Il est plus vraisemblable de supposer que le glycérol est susceptible chez le Lupin, d'être transformé rapidement en une substance utilisée directement pour la production d'amidon, cette transformation étant difficile chez le Haricot. La transformation d'un hexose en un autre hexose par formation d'un polysaccharide ou d'un produit de condensation intermédiaire, a d'ailleurs été mise en évidence dans diverses graines par DAUD et TADROS [16].

TABLEAU LII

INFLUENCE COMPARÉE DE DIVERS GLUCIDES ET DU GLYCÉROL  
SUR LA RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE ET SUR L'AMYLOGÉNÈSE.

		Régéné- ration nucléaire	Formation d'amidon			
			Cellules stoma- tiques	Endoderme	Zone corticale	Zone médul- laire
Arabinose	} Pentoses.	++	+	—	—	—
Xylose		++	+	+	+	—
Rhamnose	} Méthyl pentoses.	Décroissance relative		—	—	—
Fucose		—	—	—	—	—
Glucose	} Aldoses.	+++	+	+++	+++	++
Mannose		+	+	—	—	—
Galactose		+++	+	+	—	—
Lévilulose	} Cétoses.	+++	+	+++	++	+
Sorbose		+	—	—	—	—
Saccharose	} Diholosides.	+++	+	+++	++	+
Maltose		+++	+	+++	++	+
Lactose		+++	+	—	—	—
Raffinose	Triholoside.	++	+	++	+	—
Glycérol		++	+	+++	++	+

La comparaison des résultats obtenus par la méthode amylogé-  
nétique et par la méthode des variations nucléaires (voir chapitre IV)

peut être résumée dans le tableau LII, et nous amène aux conclusions suivantes :

1. *Les glucides qui permettent une amylogénèse nette, permettent également une régénération nucléaire nette, mais l'inverse n'est pas vrai, car certains glucides déterminent une régénération nucléaire, ou une décroissance nucléaire ralentie, mais ne déterminent qu'une formation d'amidon très faible ou nulle. Le galactose et le lactose déterminent des régénérations nucléaires aussi marquées que le glucose ; cependant, avec ces deux glucides, l'amylogénèse est très faible et limitée aux cellules stomatiques, alors qu'elle est abondante avec le glucose. Le galactose et le lactose seraient donc, chez le Lupin, très assimilables, mais inaptes à déterminer une formation notable d'amidon. Il y a lieu de remarquer à ce sujet que l'hypocotyle de Lupin doit pouvoir utiliser normalement le galactose provenant de l'hydrolyse des paragalacto-arabanes que l'on trouve, d'après E. SCHULZE [76] et d'après CASTORO [11], dans les cotylédons de la graine de *Lupinus angustifolius*.*

2. *L'amylogénèse est généralement d'autant plus marquée que la régénération nucléaire est aussi plus marquée, exception faite pour le lactose et le galactose. Cependant le glucose détermine une amylogénèse nettement plus abondante que le saccharose, alors que les régénérations nucléaires avec ces deux glucides sont toujours sensiblement de même ordre.*

3. Les résultats différents obtenus par les deux méthodes, pour le glucose d'une part et pour le galactose, le lactose et le saccharose d'autre part, semblent indiquer que des substances carbonées également assimilables si l'on prend comme critérium d'assimilation la régénération nucléaire, peuvent être très différemment susceptibles de concourir à la formation de réserves d'amidon.

La comparaison des résultats précédents avec ceux obtenus par MAIGE avec le Haricot fait clairement ressortir que pour le Lupin, la méthode des variations nucléaires est plus sensible puisqu'elle permet de mettre en évidence l'utilisation de certains glucides ne déterminant qu'une amylogénèse très faible ou nulle ; pour le Haricot, au contraire, la méthode amylogénétique est plus sensible et permet de mettre en évidence une amylogénèse aux dépens de certains glucides ne déterminant par ailleurs qu'une régénération nucléaire très faible ou nulle.

## DEUXIÈME PARTIE

### Influence de quelques acides organiques.

Le rôle des acides organiques dans le métabolisme végétal a suscité de nombreuses recherches qui ont eu surtout pour but d'étudier les processus de formation et d'évolution de ces acides. Signalons cependant les travaux de A. MAYER [49], qui, dès 1884, a montré que l'acide malique accumulé à l'obscurité dans les tissus des Crassulacées, peut à la lumière, être utilisé pour la production de glucides et même d'amidon. GERBER, en 1897 [25] dans ses « Recherches sur la maturation des fruits charnus » a établi que la formation de glucides, aux dépens des acides organiques a lieu non seulement à la lumière, mais aussi à l'obscurité, pourvu que la température soit assez haute.

Peu de recherches ont été faites en vue de faire utiliser les acides organiques comme aliment carboné par les plantes supérieures. En 1907, MOLLIARD [53] a obtenu avec l'acide malique et l'acide citrique un léger développement du Radis.

G. PROMSY, en 1922 [62], a montré que les acides organiques peuvent exercer sur le développement des plantules : d'une part, une action directe comme substances nutritives, capables d'accroître le rendement en poids sec ; d'autre part, une action indirecte, en accélérant les transformations des substances de réserve, vraisemblablement par leur action sur les phénomènes diastatiques. L'acide le plus favorable et la concentration optima varient d'une espèce à l'autre.

En 1913, RAVIN [66] cultivant des Radis sur solution de Knop additionnée d'acides organiques divers, soit à l'état libre, soit à l'état de sels de potassium, obtient des augmentations de poids de la substance sèche.

Les augmentations de poids sec obtenues par MOLLIARD, G. PROMSY, RAVIN, la transformation de certains acides organiques en glucides observée par A. MAYER et par GERBER montrent que ces acides sont susceptibles d'être utilisés comme aliment carboné par les plantes supérieures. Il nous a paru intéressant de chercher à obtenir un accroissement nucléaire et une formation d'amidon aux dépens d'acides organiques fournis expérimentalement à la cellule,

ce qui n'a pas été signalé jusqu'ici. Nous avons montré (chapitre IV, p. 42) que les acides malique, succinique, citrique, tartrique peuvent provoquer un accroissement nucléaire sensible dans les cellules d'axes embryonnaires de Lupin. Nous rechercherons maintenant quels sont les acides qui permettent d'obtenir une amylogénèse.

De même que dans nos précédentes expériences (p. 53) nous avons toujours opéré comparativement sur deux lots de quatre demi-embryons, chaque lot comprenant deux moitiés radiculaires et deux moitiés gemmulaires. Nous avons recherché également pour chacun des acides étudiés, quelles étaient les concentrations les plus favorables pour l'amylogénèse.

Seuls les acides malique, succinique, citrique ont déterminé une formation d'amidon, c'est pourquoi nous avons reporté les conclusions après l'exposé des résultats concernant ces trois acides.

**1° Expériences avec l'acide malique.**

A la concentration de 10 %, les axes embryonnaires prennent rapidement une teinte blanc laiteux caractéristique et deviennent nécrotiques dans leur totalité. A la concentration de 0,5 %, nous n'avons jamais observé d'amylogénèse. A la concentration de 2 %, on observe une amylogénèse plus abondante que sur acide malique à 5 % (Tableau LIV) ou à 1 % (Tableau LV).

TABLEAU LIII

AMYLOGÉNÈSE SUR ACIDE MALIQUE A 2 % A 25°.

	Endoderme	Cell. corticales
Après jeûne de 8 jours .....	—	—
Après 19 h. sur ac. malique à 2 % ....	++	+
Après 43 h. sur ac. malique à 2 % ....	+++	++

TABLEAU LIV

AMYLOGÉNÈSE COMPARÉE  
SUR ACIDE MALIQUE A 5 % ET A 2 % A 18°.

	Endoderme	Cell. corticales
Après jeûne de 8 jours .....	—	—
Après 26 h. sur ac. malique {	à 5 % ....	—
	à 2 % ....	++
Après 46 h. sur ac. malique {	à 5 % ....	+++
	à 2 % ....	++++

TABLEAU LV

AMYLOGÉNÈSE COMPARÉE  
SUR ACIDE MALIQUE A 2 % ET A 1 % A 18°.

		Endoderme	Cell. corticales
Après jeûne de 4 jours .....		—	—
Après 18 h sur ac. malique	{ à 2 % ...	++	+
	{ à 1 % ...	—	—
Après 32 h. sur ac. malique	{ à 2 % ...	++++	++++
	{ à 1 % ...	++	++

2° Expériences avec l'acide succinique.

A la concentration de 5 %, les axes embryonnaires prennent rapidement une teinte blanc laiteux et deviennent nécrotiques dans leur totalité. A la concentration de 1 %, nous n'avons jamais observé de formation d'amidon. A la concentration de 2 %, l'amylogénèse est abondante (tableau LVI).

TABLEAU LVI

AMYLOGÉNÈSE SUR ACIDE SUCCINIQUE A 2 %.

		Endoderme	Cell. corticales
Après jeûne de 3 jours .....		—	—
Après 22 h. sur ac. succinique à 2 %...		+++	+++

3° Expériences avec l'acide citrique.

Aux concentrations de 1 % et de 10 %, nous n'avons jamais observé de formation d'amidon. A la concentration de 5 %, l'amylogénèse est nettement plus abondante qu'à celle de 2 % (tableau LVII).

TABLEAU LVII

AMYLOGÉNÈSE COMPARÉE  
SUR ACIDE CITRIQUE A 5 % ET A 2 %.

		Endoderme	Cell. corticales
Après jeûne de 3 jours .....		—	—
Après 22 h. sur ac. citrique	{ à 5 % ....	+++	+++
	{ à 2 % ....	+	+
Après 46 h. sur ac. citrique	{ à 5 % ....	+++	+++
	{ à 2 % ....	+	+

#### 4° Expériences avec les acides tartrique, oxalique, lactique, pyruvique.

Nous n'avons jamais observé de formation d'amidon avec ces acides, quelle que soit la concentration.

#### 5° Discussion des résultats et conclusions.

L'ensemble des expériences précédentes avec divers acides organiques montre que :

1. *A des concentrations variant entre des limites très étroites, les acides malique, succinique, citrique sont susceptibles d'être utilisés par les axes embryonnaires de Lupin pour produire une quantité notable d'amidon.*

2. *La concentration optima et les limites dans lesquelles chacun de ces acides peut être utilisé, varient d'un acide à l'autre :*

*pour l'acide malique, l'amylogénèse nulle à 10 % et à 0,5 % est surtout abondante entre 2 et 5 % ;*

*pour l'acide succinique, l'amylogénèse nulle à 5 % et à 0,5 % est surtout abondante à 2 % ;*

*pour l'acide citrique, l'amylogénèse nulle à 10 %, nulle à 1 %, est abondante à 5 %.*

Quelques expériences avec des axes embryonnaires de Haricot et de Soja nous ont montré une amylogénèse notable avec les trois acides précités, cependant nous avons observé qu'avec le Haricot, l'amylogénèse est nettement plus marquée avec l'acide malique à 5 % qu'à 2 % ; avec le Soja, l'amylogénèse est nette avec l'acide citrique à 2 % et nulle à 5 %, les axes embryonnaires devenant rapidement nécrotiques à cette concentration. Ces résultats, comparés à ceux obtenus avec le Lupin, montrent que *l'assimilabilité d'un acide et la concentration optima varient d'une espèce à l'autre* ; G. PROMSY [62] est arrivé à des conclusions analogues par une autre méthode.

Ces résultats, obtenus par la méthode des variations plastidales, sont analogues à ceux obtenus antérieurement par la méthode « des variations nucléaires » : l'ensemble des résultats obtenus par les deux méthodes est résumé dans le tableau LVIII et nous permet de conclure :



TABLEAU LVIII

RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE ET AMYLOGÉNÈSE  
 AVEC LES ACIDES MALIQUE, CITRIQUE, SUCCINIQUE, TARTRIQUE.

	10 %		5 %		2 %		1 %		0,5 %	
	Régénération nucléaire	Formation d'amidon	Régénération nucléaire	Formation d'amidon	Régénération nucléaire	Formation d'amidon	Régénération nucléaire	Formation d'amidon	Régénération nucléaire	Formation d'amidon
Acide Malique . . . .	—	—	++	++	+++	+++	+	—	—	—
Acide Citrique . . . .			+++	+++	+	+	—	—		
Acide Succinique . . .			—	—	++	+	++	—		
Acide Tartrique . . . .					—	—	+	—	+	—

*Les acides malique, citrique, succinique, susceptibles de déterminer une régénération nucléaire et une amylogénèse notables, sont assimilables chez le Lupin. La concentration optimale et les limites entre lesquelles chacun des trois acides peut être utilisé sont sensiblement identiques pour les processus de régénération nucléaire et pour ceux d'amylogénèse. On peut remarquer toutefois qu'à la concentration de 1 %, les acides malique et succinique déterminent une régénération nucléaire, mais aucune amylogénèse. Ceci confirme que, chez le Lupin, la méthode des variations nucléaires est plus sensible que la méthode des variations plastidales comme nous l'avions indiqué antérieurement p. 66.*

*L'acide tartrique, susceptible de provoquer une régénération nucléaire mais aucune amylogénèse est également assimilable.*

*Les acides oxalique, lactique, pyruvique, qui ne déterminent ni régénération nucléaire, ni ralentissement de la décroissance du noyau par inanition, ni amylogénèse, ne semblent pas assimilables chez le Lupin.*

## CHAPITRE VI

### PHÉNOMÈNES TRAUMATIQUES D'ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE

#### 1<sup>o</sup> Historique.

Au début des processus de cicatrisation consécutifs à un traumatisme, divers auteurs ont observé un accroissement sensible de la taille du noyau et du nucléole dans les cellules voisines de la lésion.

Déjà en 1898, NESTLER [57], expérimentant sur des feuilles de *Tradescantia zebrina* et de *Tradescantia viridis*, constate que la taille moyenne des noyaux, qui est de 10 $\mu$  dans les cellules normales, passe, 4 jours après la blessure, à 24 $\mu$ ,6 dans la première assise de cellules intactes. †

En 1901, MIEHE [52] signale également un accroissement nucléaire dans les cellules au voisinage de la blessure chez *Tradescantia viridis*. NEMEC, en 1905, [56 a] étudiant la régénération de méristèmes radiculaires après décapitation, a noté la présence de noyaux de grosseur anormale dans de telles racines, en particulier chez *Asplenium decussatum* et *Allium Cepa*.

Au cours des phénomènes de régénération chez des Algues du genre *Ulva*, PROWAZEK, en 1907, [63 b] a observé lui aussi un accroissement du noyau.

En 1925, HERTZ [30] a étudié systématiquement, sur diverses espèces de Mousses et d'Hépatiques et sur des feuilles de *Peperomia*, de *Calandrinia*, de *Bryophyllum*, les modifications nucléaires et plastidales que l'on observe après blessure dans les cellules en voie de régénération. Il a signalé à la fois un accroissement nucléaire et un accroissement nucléolaire, ce dernier étant plus accusé que le premier.

RIKER, en 1927 [68], a montré que, chez *Solanum Lycopersicum*, dans les tissus de cicatrisation après traumatisme, le rapport nucléo plasmatique,

qui est de 1/50,5 dans le tissu normal,  
passe à 1/45,8 après 4 jours,  
à 1/17,7 après 8 jours,  
à 1/23,3 après 13 jours,  
à 1/24,9 après 18 jours,  
à 1/29,5 après 21 jours,

L'augmentation notable du rapport nucléo-plasmatique durant les 8 jours qui suivent la blessure, correspond à un accroissement nucléaire très marqué, la diminution lente que l'on observe ensuite correspond à une décroissance ultérieure du noyau.

FORTAK, en 1931 [22], puis H. FISCHER, en 1934 [21], ont repris les recherches de HERTZ, et ont confirmé l'accroissement du noyau et du nucléole dans les cellules voisines de la blessure.

Au cours de nos expériences, nous avons remarqué également, après les sectionnements des hypocotyles de *Lupin*, un accroissement du noyau et du nucléole dans les cellules voisines de la section.

L'intérêt de ce phénomène semble avoir échappé aux auteurs précédents qui se sont généralement bornés à décrire son évolution morphologique. Cependant, la variété des espèces et des tissus chez lesquels il a été observé tend à montrer que cet accroissement, tout en étant plus ou moins sensible suivant les espèces, précède en général les divisions cellulaires au cours des processus de cicatrisation ; c'est pourquoi nous avons pensé que l'étude précise de ce phénomène pourrait fournir de précieuses indications sur le déclenchement des mitoses.

Après avoir indiqué la technique utilisée au cours de nos expériences, nous étudierons l'évolution du phénomène, puis nous essaierons d'en élucider le mécanisme en recherchant quels sont les facteurs qui peuvent influencer son évolution.

## 2<sup>o</sup> Technique.

Après un jeune préalable plus ou moins prolongé à l'obscurité, sur eau distillée, à une température constante, les axes embryonnaires sont sectionnés en deux moitiés, on fait alors une coupe transversale au voisinage immédiat de la section, puis ces deux moitiés sont mises en expérience. A des intervalles de temps variables

on fait ensuite sur chacune des deux moitiés du même axe embryonnaire une série de quatre à cinq coupes transversales successives à partir de la section. Ces coupes, effectuées à la main avaient une épaisseur variant entre 1/5 à 1/10 de millimètre.

La comparaison des tailles moyennes des noyaux et des nucléoles entre la coupe faite immédiatement après le sectionnement, et la première coupe de chacune des deux séries, permet de suivre l'accroissement nucléaire en fonction du temps : le tableau LIX p. 80 montre en effet que la taille moyenne du nucléole passe de  $4\mu 53$  à  $5\mu 96$  après 14 heures et à  $6\mu 34$  après 26 heures pour l'embryon I.

La comparaison des tailles moyennes des noyaux et des nucléoles entre les coupes successives d'une même série permet de suivre le phénomène en profondeur et de déterminer jusqu'à quel point cet accroissement nucléaire se manifeste dans les cellules plus éloignées de la section. Le tableau LIX p. 80 montre en effet que les accroissements nucléaires et nucléolaires sont limités aux cellules des deux premières coupes et n'intéressent pas celles des troisième, quatrième et cinquième coupes ; on remarquera également que les tailles moyennes des noyaux et des nucléoles, sensiblement les mêmes pour ces trois dernières coupes, sont de même ordre que pour la coupe effectuée immédiatement après le sectionnement, au début de l'expérience.

Dans toutes nos expériences, nous avons suivi les variations de taille des noyaux et des nucléoles pour les quatre ou cinq premières coupes à partir de la section. Cependant, afin de ne pas les allonger démesurément, nous n'avons indiqué dans la plupart de nos tableaux que les résultats se rapportant d'une part à la première coupe, d'autre part à la première des coupes pour lesquelles l'accroissement nucléaire n'est plus sensible (généralement la troisième et la quatrième). La comparaison des résultats pour ces deux coupes met en évidence l'amplitude de l'accroissement nucléaire.

Rappelons que (voir p. 12) les variations relatives des dimensions moyennes du noyau et du nucléole, d'une coupe à l'autre, dans une série de coupes transversales successives pratiquées dans la partie moyenne d'un axe embryonnaire sont inférieures à  $\pm 3\%$  pour les noyaux et à  $\pm 1\%$  pour les nucléoles. Les accroissements que nous avons observés sont de beaucoup supérieurs à ces variations et ne peuvent leur être imputés.

Des expériences préliminaires nous ont permis de déterminer approximativement quels étaient les intervalles de temps les plus convenables pour l'étude précise du phénomène. Ces expériences nous ont montré en outre que l'accroissement nucléaire est toujours un peu plus rapide pour la partie gemmulaire que pour la partie radiculaire d'un même axe embryonnaire ; nous avons été ainsi amené à expérimenter sur des groupes de deux axes embryonnaires jumelés et à comparer les résultats obtenus :

d'une part sur la moitié gemmulaire (1g) du premier et sur la moitié radiculaire (2r) du second,

d'autre part sur la moitié radiculaire (1r) du premier et sur la moitié gemmulaire (2g) du second.

Dans nos tableaux les lettres *g* et *r* qui figurent à côté des résultats indiquent que ces résultats se rapportent à la partie gemmulaire ou à la partie radiculaire d'un même axe embryonnaire.

Au lieu de suivre l'accroissement nucléaire dans les différentes assises de cellules à mesure que l'on s'éloigne de la section, sur une série de coupes transversales successives, nous avons essayé de le faire sur des coupes longitudinales ; nous avons dû y renoncer, car s'il est facile d'effectuer à la main des coupes transversales suffisamment fines avec notre matériel, il est au contraire beaucoup plus difficile de faire des coupes longitudinales radiales assez fines pour permettre une bonne observation des noyaux. Nous avons cependant suivi le développement de l'assise génératrice cicatricielle en pratiquant des coupes longitudinales. Rappelons également que (voir p. 10) nous avons tenté sans succès de suivre l'accroissement *in vivo* sans effectuer de coupes au moyen d'objectifs Ultropak.

De même que dans les chapitres précédents et pour les raisons indiquées p. 9, nous n'avons envisagé que des cellules de la zone médullaire ; les expériences préliminaires nous ont d'ailleurs montré que l'accroissement y est plus accusé que pour les cellules de la zone corticale.

### 3° Étude du phénomène.

Nous avons expérimenté sur des axes embryonnaires ayant subi des jeunes préalables de 15 à 120 heures et chez lesquels la taille

TABLEAU

ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE SUR EAU

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Au moment du sectionnement après jeûne de 45 h.	(15,9-13,8) <b>14,5</b>	(4,4-3,3) <b>3,8</b>	(16,5-13,6) <b>15,3</b>	(4,4-3,4) <b>3,9</b>
Après 8 h.	1 <sup>re</sup> c. <i>g</i> (18,1-14 ) <b>16</b>	(5,4-3,9) <b>5</b>	<i>r</i> (17 -13,6) <b>15,7</b>	(5,6-3,9) <b>4,8</b>
	4 <sup>e</sup> c. (15,5-13 ) <b>14</b>	(4,3-3,2) <b>3,65</b>	(16,5-13 ) <b>15</b>	(4,5-3,2) <b>3,95</b>
Après 16 h.	1 <sup>re</sup> c. <i>r</i> (18,5-14,9) <b>16,5</b>	(6,2-5 ) <b>5,7</b>	<i>g</i> (19 -15,3) <b>16,8</b>	(6,5-5,2) <b>6,1</b>
	4 <sup>e</sup> c. (16,4-13,2) <b>15,1</b>	(4 -3,2) <b>3,6</b>	(16,2-12,8) <b>14,2</b>	(4,5-3,1) <b>3,8</b>
Après 24 h.	1 <sup>re</sup> c.			
	4 <sup>e</sup> c.			
Après 31 h.	1 <sup>re</sup> c.			
	4 <sup>e</sup> c.			
Après 40 h.	1 <sup>re</sup> c.			
	4 <sup>e</sup> c.			
Après 62 h.	1 <sup>re</sup> c.			
	4 <sup>e</sup> c.			

LX

APRÈS SECTIONNEMENT A 25°

EMBRYON 3		EMBRYON 4		EMBRYON 5		EMBRYON 6	
Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
(16-13,5) 14,7	(4,7-3,8) 4,1	(15-13,6) 14,2	(4,6-3,7) 4,2	(16-12,6) 14,5	(4,7-3,6) 4	(16,2-13) 15	(4,5-3,4) 3,85
<i>g</i> (19-16,3) 17,5	(7,9-6,7) 7,2	<i>r</i> (18,6-15,3) 17	7,5-6,1) 6,6				
(16,4-13,6) 15	(4,9-3,6) 4,3	(15,2-13,5) 14,1	(4,8-3,5) 4				
<i>r</i> (18,5-16) 17,1	(7,8-6) 6,5	<i>g</i> (20,7-16,2) 17,7	(7,8-6,5) 7,1				
(16-13,2) 14,8	(4,8-3,6) 4	(15,8-13) 14,35	(5-3,8) 4,3				
				<i>g</i> (18,3-16,1) 17,4	(7-5,5) 6	<i>r</i> (21,2-17) 18,2	(7,5-6,1) 6,6
				(15,5-12,2) 13,8	(4,8-3,1) 3,8	(15,9-13) 14,5	(4,6-3) 3,5
				<i>r</i> (19,2-16) 17,1	(5,4-3,9) 4,9	<i>g</i> (17,5-15) 15,9	(5-3,8) 4,3
				(15,4-11,8) 13,6	(3,7-2,9) 3,3	(15,3-11,5) 13,4	(3,4-2,7) 3

TABLEAU

ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE SUR EAU

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Au moment du sectionnement après jeûne de 115 h.	(15,5-11,8) <b>13,9</b>	(2,75-2,5) <b>2,6</b>	(16-13,8) <b>14,5</b>	(3,2-2,75) <b>3</b>
Après 7 h.	{ 1 <sup>re</sup> c. <i>g</i> (16,5-12,8) <b>14,7</b>	(3,6-2,6) <b>3,1</b>	<i>r</i> (17 -14 ) <b>15,2</b>	(4,5-3,6) <b>3,85</b>
	{ 4 <sup>e</sup> c. (14,7-11,6) <b>13,5</b>	(2,6-2,4) <b>2,5</b>	(16 -13,2) <b>14,4</b>	(3,2-2,7) <b>3</b>
Après 15 h.	{ 1 <sup>re</sup> c. <i>r</i> (17 -14 ) <b>15,6</b>	(4-3,75) <b>3,85</b>	<i>g</i> (17,2-15,9) <b>16,3</b>	(6,1-4,8) <b>5,4</b>
	{ 4 <sup>e</sup> c. (14,8-12,1) <b>13,2</b>	(2,7-2,2) <b>2,4</b>	(16,2-12,3) <b>14,4</b>	(3,1-2,4) <b>2,8</b>
Après 21 h.	{ 1 <sup>re</sup> c.			
	{ 4 <sup>e</sup> c.			
Après 30 h.	{ 1 <sup>re</sup> c.			
	{ 4 <sup>e</sup> c.			
Après 48 h.	{ 1 <sup>re</sup> c.			
	{ 4 <sup>e</sup> c.			
Après 72 h.	{ 1 <sup>re</sup> c.			
	{ 4 <sup>e</sup> c.			



LXI

APRÈS SECTIONNEMENT A 25°

EMBRYON 3		EMBRYON 4		EMBRYON 5		EMBRYON 6	
Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
(15,8-11,8)13,6	(3-2) 2,57	(14,1-12,6)13,4	(2,7-2,2)2,52	(13,8-12,3)13,2	(2,9-2) 2,47	(15,4-13,3)14,5	(3-2,4) 2,7
r (17,4-12,6)15,4	(5,3-4,4)4,8	g (16,8-15,5)16,2	(7,6-4,9)6,03				
(15,6-11,2)13,4	(2,8-2,4)2,7	(14,3-12) 13,45	(3,2-2,2)2,8				
f (17,6-15,2)16,3	(7,5-5,5)6	r (16,5-15,7)16,2	(6,6-4,4)4,95				
(13,5-11,6)13,8	(3,2-2,5)2,75	(14,5-12,1)13,35	(2,8-2,2)2,55				
				r (20,5-14,8)17,2	(5,6-5,1)5,4	g (16,7-14,3)16,3	(5,2-3,8)4,7
				(15,1-12,2)13,8	(3,1-2,2)2,7	(14,6-12,8)13,7	(2,9-2,5)2,75
				g (15,6-13,1)14,4	(3,8-2,6)3,1	r (19,9-14,5)16,7	(4,6-3,7)4,2
				(13,4-11,3)12,1	(2,7-1,8)2,2	(13,5-11,5)12,3	(2,7-2) 2,4

moyenne des nucléoles variait de  $4\mu,5$  à  $2\mu,5$ . En opérant chaque fois sur des lots d'embryons aussi comparables que possible, les variations individuelles que nous avons remarquées d'un embryon à l'autre sont légères et portent, non pas sur l'amplitude de l'accroissement observé, mais sur la rapidité de cet accroissement. Après avoir indiqué (tableau LIX) les résultats d'une expérience qui montre jusqu'à quel point l'accroissement nucléaire intéresse les cellules plus éloignées du traumatisme, nous avons rapporté les résultats obtenus pour deux séries d'expériences qui caractérisent nettement l'évolution du phénomène en fonction du temps :

d'une part, pour des axes embryonnaires ayant subi un jeûne préalable de 15 à 50 heures (tableau LX),

d'autre part, pour des axes embryonnaires ayant subi un jeûne préalable de 80 à 120 heures (tableau LXI).

Nous avons indiqué également entre parenthèses les tailles limites maxima et minima des noyaux et des nucléoles, la comparaison de ces tailles limites pouvant fournir des indications intéressantes sur l'évolution du phénomène.

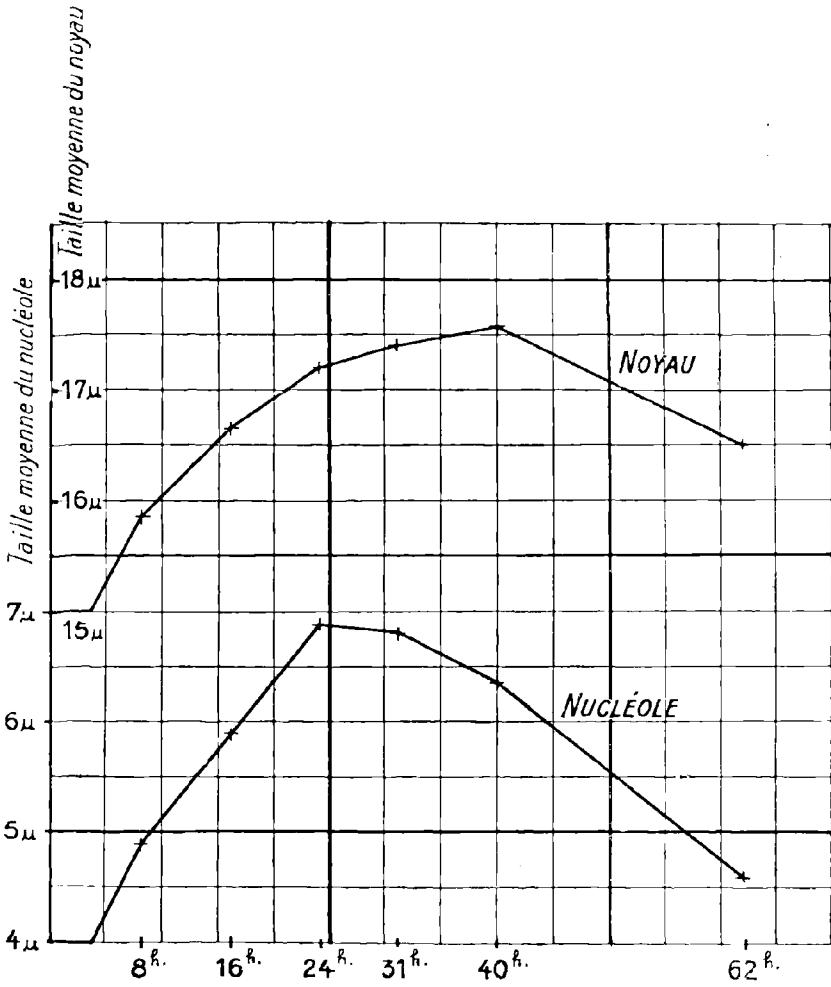
TABLEAU LIX

ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE SUR EAU APRÈS SECTIONNEMENT. A 25°

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Au moment du sectionnement, après jeûne de 15 heures .....	16,8	4,53	17,6	4,72	
Après 14 heures..	{ 1 <sup>er</sup> ..	<i>g</i> 17,4	5,96	<i>r</i> 18,4	6,18
	{ 2 <sup>es</sup> ..	17	5,22	17,9	5,74
	{ 3 <sup>es</sup> ..	16,8	4,48	17,5	4,70
	{ 4 <sup>es</sup> ..	16,6	4,42	17,4	4,63
	{ 5 <sup>es</sup> ..	16,7	4,45	17,45	4,65
Après 26 heures..	{ 1 <sup>er</sup> ..	<i>r</i> 17,8	6,34	<i>g</i> 19,2	6,83
	{ 2 <sup>es</sup> ..	17,3	5,62	18,3	5,96
	{ 3 <sup>es</sup> ..	16,4	4,30	17,1	4,60
	{ 4 <sup>es</sup> ..	16,5	4,27	16,9	4,56
	{ 5 <sup>es</sup> ..	16,45	4,29	17	4,58

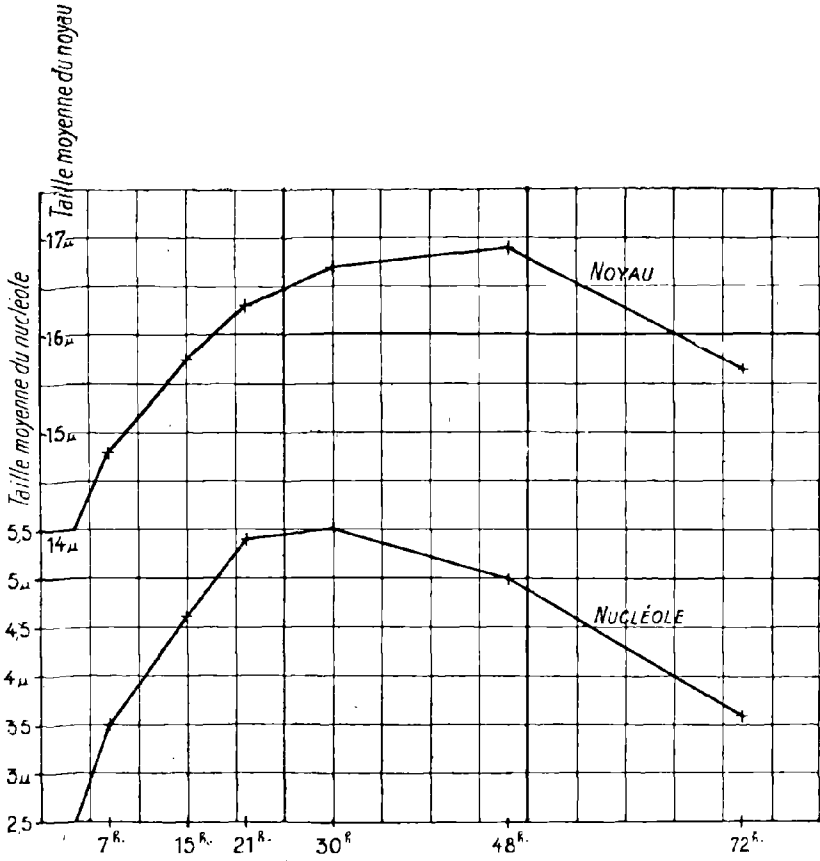
GRAPHIQUE I.

Accroissement nucléaire après sectionnement (Tableau LX).



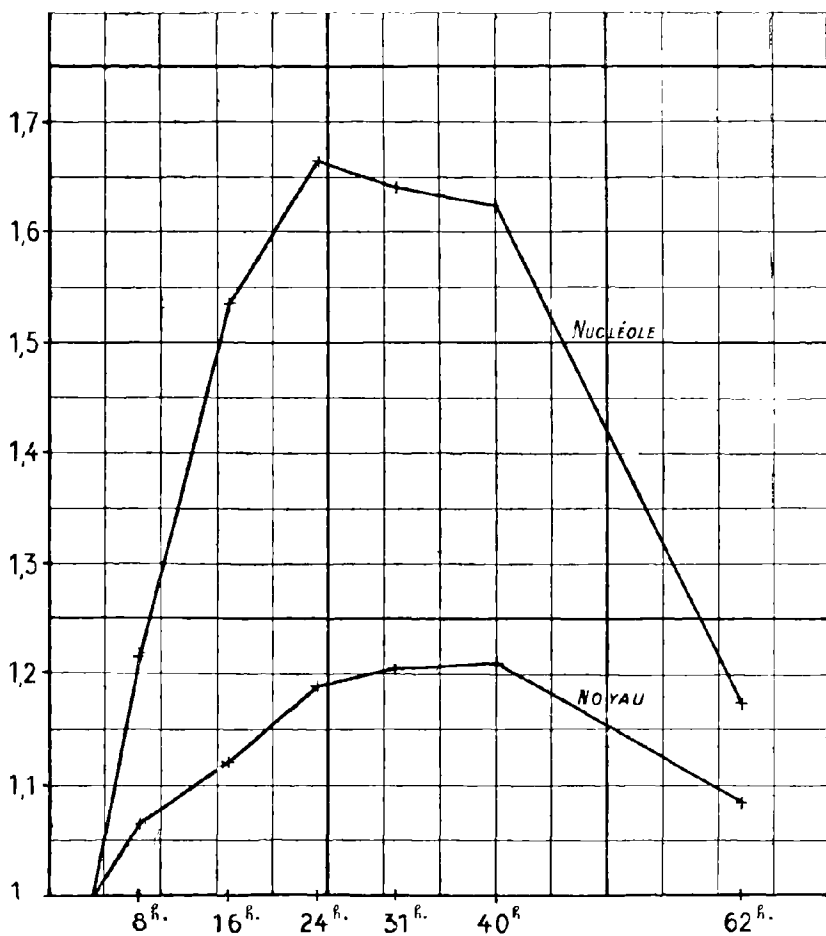
GRAPHIQUE II.

Accroissement nucléaire après sectionnement (Tableau LXI).



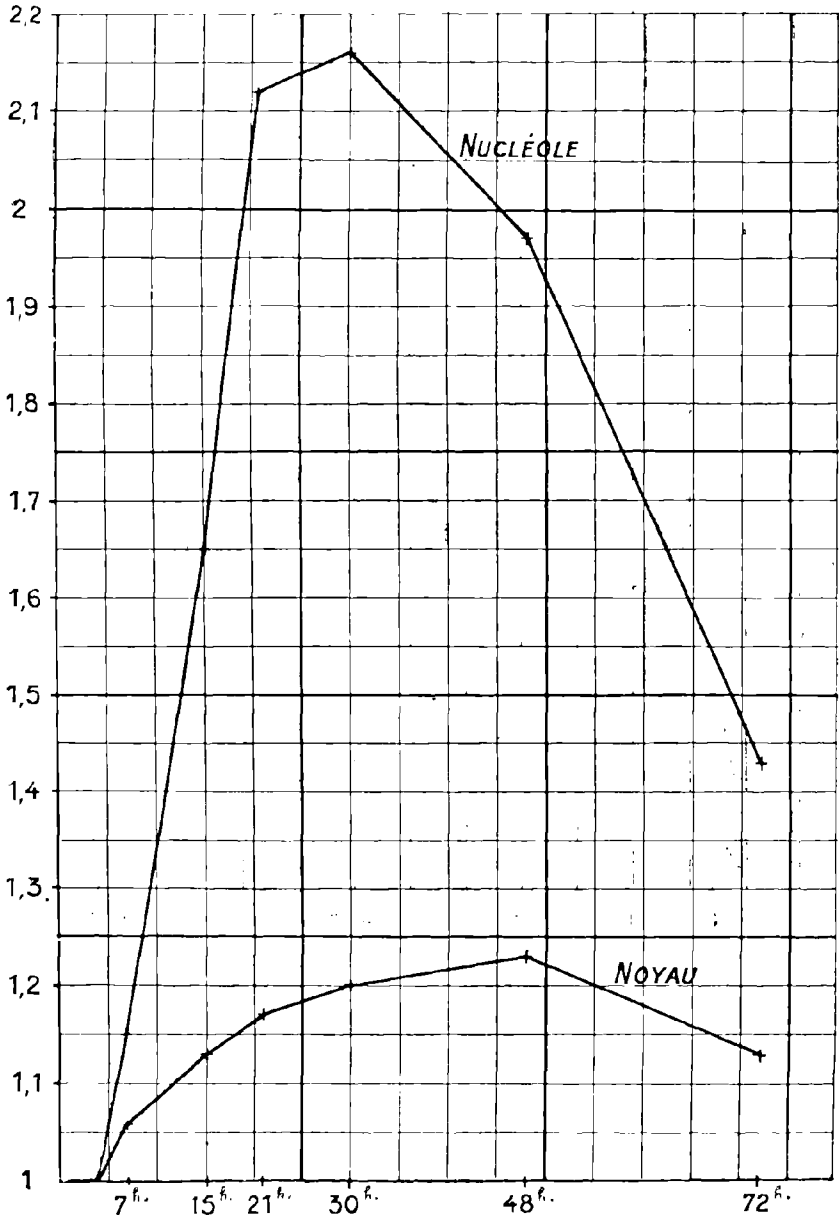
### GRAPHIQUE III.

Variations relatives de la taille du noyau et du nucléole  
après sectionnement (Tableau LX).



GRAPHIQUE IV.

Variations relatives de la taille du noyau et du nucléole  
après sectionnement (Tableau LXI).



Les résultats précédents permettent d'établir les graphiques I et II qui représentent les variations absolues de la taille moyenne du noyau et du nucléole en fonction du temps, et les graphiques III et IV qui représentent les variations relatives de la taille moyenne du noyau et du nucléole, en fonction du temps. Les graphiques ont été construits en prenant les moyennes des dimensions des noyaux et des nucléoles pour chaque groupe de deux axes embryonnaires jumelés : 1 et 2, 3 et 4, 5 et 6, ceci afin de compenser autant que possible le fait que l'accroissement est un peu plus rapide sur la moitié gemmulaire que sur la moitié radiculaire (voir p. 75). Pour les graphiques III et IV, nous avons porté en abscisses les rapports :

$$\frac{\text{diamètre du noyau ou du nucléole au cours de l'expérience}}{\text{diamètre du noyau ou du nucléole au début de l'expérience}}$$

L'examen des tableaux LIX, LX, LXI et des graphiques I, II, III, IV nous permet de tirer les conclusions suivantes :

1° *A la suite du traumatisme dû au sectionnement de l'axe embryonnaire de Lupin, on observe un accroissement notable du noyau et du nucléole dans les cellules voisines de la section.*

2° *Cet accroissement est limité à quelques assises de cellules : très sensible pour les cellules de la première coupe, il l'est moins dans celles de la seconde, et n'est plus sensible dans celles de la quatrième (tableau LIX).*

3° *Après cette phase d'accroissement, on observe une phase de décroissance à la fois pour le noyau et pour le nucléole (graphique I, II, III, IV) .*

4° *Chez le Lupin, cet accroissement est relativement beaucoup plus lent et beaucoup plus faible pour le noyau que pour le nucléole. Le coefficient angulaire de la courbe des variations relatives de taille du nucléole est, en effet, bien supérieur à celui de la courbe des variations de taille du noyau. L'amplitude des variations de taille est d'ailleurs relativement beaucoup plus grande pour le nucléole que pour le noyau : la taille moyenne du nucléole peut passer de  $2\mu,5$  à  $6\mu$  en 20 heures (tableau LXI, embryon 3), son volume devenant sensiblement 14 fois plus grand, alors que la taille moyenne du noyau passe de  $13\mu,2$  à  $17\mu,2$  en 48 heures (tableau LXI, embryon 5) son volume devenant environ 2,2 fois plus grand.*

Au cours de ces expériences, nous n'avons jamais observé d'ac-

croissement sensible 3 à 4 heures après le sectionnement ; l'accroissement ne commence à devenir sensible qu'au bout de 5 à 6 heures. Ceci nous indique que :

5° *Il existe une phase de latence entre l'excitation due au traumatisme et la réaction, caractérisée par l'apparition d'un accroissement nucléolaire sensible ; ce temps de latence serait ici de 3 à 4 heures. Nous avons indiqué cette latence sur les graphiques I, II, III, IV, elle correspond à la partie horizontale au début de chaque courbe.*

6° Nous avons remarqué également que *la taille limite maxima susceptible d'être atteinte par les noyaux et les nucléoles, au cours des expériences précédentes a toujours été sensiblement constante pour les nombreux embryons étudiés, quelle que soit la durée du jeûne préalable, et n'a guère dépassé 20 à 22 $\mu$  pour le noyau et 7,5 à 8 $\mu$  pour le nucléole. C'est ce que montre d'ailleurs la comparaison des 2 tableaux LX et LXI ; les tailles maxima observées au cours de ces deux séries d'expériences sont, en effet :*

pour le nucléole de 7 $\mu$ ,5 à 7 $\mu$ ,9 dans le tableau LX et de 7 $\mu$ ,6 dans le tableau LXI,

pour le noyau de 20 $\mu$ ,7 à 21 $\mu$ ,2 dans le tableau LX et de 19 $\mu$ ,9 à 20 $\mu$ ,5 dans le tableau LXI.

Il semble donc, au moins dans la limite des expériences précédentes, qu'à la suite de cet accroissement, et quel que soit l'état physiologique initial de la cellule (caractérisé par la taille initiale du noyau et du nucléole), le noyau et le nucléole atteignent chacun une taille limite maxima sensiblement constante, qui nous paraît correspondre à un état physiologique caractéristique.

En effectuant des coupes longitudinales, nous avons constaté, en outre, que :

7° *les premières divisions cellulaires commencent à se produire 40 à 50 heures après le sectionnement, et l'assise génératrice est nettement développée au bout de 60 à 75 heures ; les premières divisions cellulaires ne se produiraient donc qu'après la phase d'accroissement ; la durée de cette dernière étant de 30 à 40 heures (voir graphiques I et II). Les observations de FISCHER [21] confirment cette conclusion: sur des feuilles de *Peperomia* à une température de 20° à 25°, cet auteur a noté d'abord un accroissement du noyau et du nucléole pendant 6 à 7 jours, les premières divisions cellulaires se produisent ordinairement après 7 à 8 jours, et au bout de 9 à 12 jours, par*



suite du fonctionnement actif de l'assise génératrice cicatricielle, la blessure est cicatrisée par un périoderme.

8° *Sur des coupes longitudinales nous avons noté également que cet accroissement est limité à quelques assises de cellules voisines de la section, et aux dépens desquelles nous avons vu se constituer ensuite l'assise génératrice cicatricielle.*

**4° Le phénomène correspond  
à une dédifférenciation cellulaire.**

L'ensemble des observations précédentes montre qu'au cours des phénomènes de cicatrisation à la suite d'un traumatisme, les processus d'accroissement nucléaire et de division cellulaire sont consécutifs et intéressent les mêmes cellules, il est logique d'admettre dans ces conditions que ces deux processus représentent les deux phases successives du phénomène de cicatrisation. Si l'on considère que ces phénomènes sont accidentels, qu'ils intéressent des cellules déjà nettement différenciées et aux dépens desquelles on n'aurait pas observé normalement de formation d'assise génératrice, on est amené à conclure que *cette phase d'accroissement nucléaire et nucléolaire correspond à une dédifférenciation de ces cellules, précédant leur transformation en éléments méristématiques cicatriciels.* Cette conclusion semble confirmée :

a) par le fait (voir p. 86) qu'à la fin de cet accroissement, le noyau et le nucléole atteignent quelle que soit leur taille initiale, une taille limite sensiblement constante qui nous paraît correspondre à un état physiologique caractéristique, précédant la division cellulaire ;

b) par la comparaison des observations faites sur des cellules adultes complètement différenciées et sur des cellules encore jeunes et moins différenciées ; la taille moyenne du noyau passe en effet :

de  $10\mu$  à  $24\mu,6$  en 4 jours dans les feuilles de *Tradescantia* d'après NESTLER [57]

de  $7\mu$  à  $14\mu$  en 6 jours dans les feuilles de *Bryophyllum* d'après FISCHER [21]

et seulement de  $14\mu$  à  $17\mu$  en 50 heures dans les axes embryonnaires de *Lupin*. d'après nos observations.

Cette comparaison montre que la dédifférenciation serait nette-

ment moins sensible pour des cellules jeunes que pour des cellules adultes.

c) par une observation de HEITZ [30] qui a remarqué au cours de l'accroissement nucléaire, une diminution de la taille des chloroplastes ; ceci semble indiquer également une dédifférenciation de ces derniers.

### 5° Mécanisme du phénomène.

#### A. LE PHÉNOMÈNE EST VRAISEMBLABLEMENT DU A L'ACTION D'UNE HORMONE.

Nous avons indiqué (p. 87) que les processus d'accroissement nucléaire et ceux de division cellulaire sont consécutifs et intéressent les mêmes cellules, et qu'ils représentent vraisemblablement deux phases successives du phénomène de cicatrisation. Mais HABERLANDT [27 a, b] a établi que les processus de cicatrisation sont déclenchés par l'action d'une hormone post traumatique, cette hormone, dont l'étude avait été reprise par WEHNELT [85], a été isolée récemment sous le nom de traumatine par J. ENGLISH et J. BONNER [19] ; ces derniers ont montré, en outre, que la traumatine est largement répandue dans les tissus végétaux. Il est donc très probable que l'accroissement nucléaire observé au début des processus de cicatrisation est imputable, lui aussi, à l'action de la traumatine. Diverses observations nous permettent d'émettre une hypothèse sur le mode d'action de la traumatine.

FISCHER [21] étudiant l'accroissement du noyau après blessure dans des cellules du parenchyme foliaire de *Peperomia blanda* a remarqué que la fixation produit une contraction plus forte pour les gros noyaux accrus au voisinage de la blessure, que pour les noyaux normaux : le diamètre moyen de ces derniers, qui est de  $7\mu,6$  sur le vivant, passe à  $6\mu,4$  après fixation, tandis que pour les gros noyaux accrus, il est de  $14\mu,5$  sur le vivant, et de  $10\mu,8$  après fixation. Cette différence de contraction, attribuée par FISCHER à une augmentation de la teneur en eau des noyaux au cours de leur accroissement, peut s'expliquer par une augmentation de la capacité d'imbibition du noyau. L'accroissement relativement plus

sensible du nucléole indiquerait une augmentation du pouvoir d'imbibition plus grande pour les colloïdes nucléolaires que pour les colloïdes nucléaires. Tout ceci tend à montrer qu'à la suite d'un traumatisme, il se produit des modifications de l'état d'équilibre des colloïdes nucléaires par augmentation de leur pouvoir d'imbibition. Nous sommes ainsi amené à admettre que ces modifications sont dues à l'action de la traumatine qui déterminerait une augmentation de la capacité d'imbibition des colloïdes nucléaires. C'est seulement après ces modifications de l'état d'équilibre des colloïdes nucléaires que se produiraient les divisions cellulaires.

Certaines observations semblent permettre d'étendre notre hypothèse aux divisions cellulaires que l'on observe normalement dans les méristèmes des points végétatifs et dans les assises cambiales.

HABERLANDT admet en effet que ces divisions cellulaires sont déterminées elles aussi par des hormones : hormones de méristème et hormones de leptome ; bien que contestée par SCHILLING [75] et par WEBER [84 b], cette théorie a été confirmée dans son ensemble ou en partie par les observations de LAMPRECHT [42], E. E. PRINGSHEIM [61], REICHE [67], BRIEGER [10], WEHNELT [85], GAUTHERET [23]. D'autre part, le gonflement prophasique du noyau, dont l'importance a été soulignée particulièrement par DELLA VALLE [17] et qui précède toute autre transformation, est l'indice d'une légère augmentation de la capacité d'imbibition du noyau. Il semble logique de penser dans ces conditions que les divisions cellulaires normales dans les méristèmes des points végétatifs et dans les assises cambiales seraient précédées elles aussi par une augmentation de la capacité d'imbibition des colloïdes nucléaires, augmentation qui serait déterminée par l'action des hormones de méristème ou des hormones des leptome.

L'action stimulatrice des mitoses exercée par diverses substances : suc de la plante, auxines, acides organiques, sels neutres, hydrates de carbone, signalée récemment par de nombreux auteurs, notamment par JOST [33], SNOW [77], LAIBACH [39 a, b], SODING [78] et dont certains tirent argument en faveur de la non spécificité des hormones, pourrait s'expliquer dans le cadre de cette hypothèse par une modification de la capacité d'imbibition des colloïdes nucléaires produite par ces diverses substances.

B. INFLUENCE DE LA NUTRITION DE LA CELLULE  
SUR LE PHÉNOMÈNE.

Nous avons indiqué (p. 86) qu'en expérimentant sur des axes embryonnaires pour lesquels la durée du jeûne préalable varie de 15 à 120 heures (la taille moyenne correspondante du nucléole variant de  $4\mu,5$  à  $2\mu,5$ ), la taille limite maxima susceptible d'être atteinte par les noyaux et les nucléoles au cours du phénomène est toujours sensiblement constante. Il en résulte, qu'au cours de ces expériences, l'amplitude de l'accroissement observé ne décroît pas à mesure que le temps de jeûne augmente. Mais si l'on continue d'augmenter ce temps de jeûne, lorsqu'il atteint 120 à 200 heures suivant les lots de graines (la taille correspondante du nucléole variant alors de  $2\mu,5$  à  $1\mu,6$ ), le phénomène cesse brusquement, et l'on n'observe plus d'accroissement sensible. Les tableaux LXII et LXIII qui rapportent les résultats de deux séries d'expériences mettent en évidence cette absence d'accroissement nucléaire et nucléolaire après traumatisme quand le jeûne préalable a été trop prolongé.

TABLEAU LXII

ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE APRÈS JEÛNE PROLONGÉ.

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 4	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 5 jours	14,4	2,4	13,8	2,1	14,2	2,2	13,6	2,3
8 h. après la section	<i>g</i> 14,2	2,45	<i>r</i> 13,65	2,2				
	14	2,38	13,5	2,1				
17 h. après la section	<i>r</i> 14,5	2,35	<i>g</i> 13,7	2,05				
	14,2	2,2	13,4	1,95				
26 h. après la section	<i>r</i> 13,8	2,1	<i>r</i> 13,3	2,15				
	13,6	2,05	13,2	2,1				
31 h. après la section	<i>r</i> 13,6	2	<i>g</i> 13,2	2,1				
	13,5	1,95	13	2				

TABEAU LXIII

ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE APRÈS JEÛNE PROLONGÉ.

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 4		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 9 jours:	11,6	1,6	11,2	1,65	11,8	1,55	11,7	1,75	
13 h. après la section	1 <sup>re</sup> c. <i>g</i>	11,4	1,7	<i>r</i> 11,1	1,62				
	4 <sup>e</sup> c.	11,6	1,65	11,3	1,67				
21 h. après la section	1 <sup>re</sup> c. <i>r</i>	10,8	1,5	<i>g</i> 10,4	1,6				
	4 <sup>e</sup> c.	11,1	1,53	11	1,65				
30 h. après la section	1 <sup>re</sup> c.					<i>g</i> 10,7	1,4	<i>r</i> 10,5	1,5
	4 <sup>e</sup> c.					11	1,45	10,8	1,55
43 h. après la section	1 <sup>re</sup> c.					<i>r</i> 10	1,2	<i>g</i> 9,8	1,4
	4 <sup>e</sup> c.					10,2	1,3	10,1	1,5

L'ensemble de ces observations nous permet de conclure :

Lorsqu'on étudie l'influence de la durée du jeûne préalable des axes embryonnaires sur le phénomène, si l'on augmente progressivement ce temps de jeûne, on observe qu'au cours d'une première phase, l'influence de ce dernier est très peu sensible ; puis lorsque ce temps de jeûne a atteint une certaine limite (100 à 120 heures suivant les lots de graines, la taille correspondante du nucléole atteignant  $2\mu,5$  à  $1\mu,6$ ), son influence devient très sensible et paralyse rapidement le phénomène.

Nous avons vu (p. 18) que le jeûne par inanition détermine un appauvrissement de la cellule en glucides ; ceci nous amène à penser que le taux des réserves glucidiques pourrait jouer le rôle de facteur limitant lorsqu'il tombe en dessous d'une certaine valeur critique. Afin de vérifier le bien fondé de cette hypothèse, nous avons recherché si, en présence de glucides, le phénomène redevient sensible. Nous avons effectué dans ce but plusieurs séries d'expériences comparatives sur les deux moitiés d'un même axe embryonnaire, placées après sectionnement, l'une sur eau, l'autre sur glucose à 5 %. Les résultats d'une série d'expériences rapportés dans le tableau LXIV mettent en évidence un accroissement très sensible sur glucose, mais aucun accroissement sur eau, ceci confirme que le taux des glucides dans la cellule peut jouer le rôle de facteur limitant.

TABLEAU IxIV

ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE COMPARÉ SUR EAU ET SUR GLUCOSE.

	EMBRYON 1	EMBRYON 2	EMBRYON 3	EMBRYON 4	EMBRYON 5	EMBRYON 6							
	Noyau Nucléole Noyau Nucléole Noyau Nucléole Noyau Nucléole Noyau Nucléole Noyau Nucléole												
Après jetne de 6 jours.....	11,1	1,5	12,3	1,9	11,6	1,63	10,8	1,56	12	1,89	12,35	2,06	
(eau .....	{	1 <sup>re</sup> c.	g <sup>10,8</sup>	r <sup>12</sup>	2								
		4 <sup>e</sup> c.	11	1,5	12,1	1,92							
Après 7 h. sur } glucose 5 %	{	1 <sup>re</sup> c.	r 13,9	3,08	g 13,2	2,99							
		2 <sup>e</sup> c.	13,7	2,99	13	2,91							
		3 <sup>e</sup> c.	13,5	2,72	12,8	2,87							
		4 <sup>e</sup> c.	13,6	2,74	12,75	2,85							
(eau .....	{	1 <sup>re</sup> c.	g <sup>10,8</sup>	1,5	r <sup>10</sup>	1,4							
		4 <sup>e</sup> c.	11	1,53	10,3	1,45							
Après 19 h. sur } glucose 5 %	{	1 <sup>re</sup> c.	r 15,3	4,45	g 15,6	4,94							
		2 <sup>e</sup> c.	14,9	3,96	14,7	4,06							
		3 <sup>e</sup> c.	14,25	3,07	13,9	3,05							
		4 <sup>e</sup> c.	14,2	3,05	13,8	3							
(eau .....	{	5 <sup>e</sup> c.	14,3	3,10	13,85	3,02							
		1 <sup>re</sup> c.	g 11	1,61	r 11,3	1,73							
(eau .....	{	4 <sup>e</sup> c.	11,3	1,64	11,5	1,75							
		1 <sup>re</sup> c.	r 14,8	5,35	g 15,4	5							
Après 30 h. sur } glucose 5 %	{	2 <sup>e</sup> c.	14,2	4,63	15	4,57							
		3 <sup>e</sup> c.	13,5	3,35	14,3	3,5							
		4 <sup>e</sup> c.	13,3	3,25	14,15	3,4							
		5 <sup>e</sup> c.	13,35	3,30	14,2	3,43							

La comparaison des tableaux LIX et LXIV montre que : sur glucose comme sur eau, la taille moyenne des noyaux et des nucléoles diminue de la première à la troisième coupe, puis elle reste sensiblement constante pour les troisième, quatrième et cinquième coupes, il y a donc dans les deux cas, accroissement nucléaire consécutif au traumatisme limité aux cellules des deux premières coupes. Mais, tandis que le tableau LIX n'indique aucun accroissement du noyau et du nucléole pour les cellules des troisième, quatrième et cinquième coupes (la taille moyenne des noyaux et des nucléoles dans ces coupes est sensiblement la même que la taille initiale des noyaux et des nucléoles au début de l'expérience), le tableau LXIV indique au contraire un accroissement notable du noyau et du nucléole pour ces mêmes coupes (la taille moyenne des noyaux et des nucléoles dans les troisième, quatrième et cinquième coupes étant nettement supérieure à la taille initiale des noyaux et des nucléoles au début de l'expérience). C'est que sur glucose, au phénomène d'accroissement nucléaire consécutif au traumatisme, qui n'intéresse que les cellules des deux premières coupes, est venu se superposer un phénomène de régénération nucléaire dû à l'utilisation du glucose comme substance trophique, phénomène que nous avons étudié antérieurement (voir chapitre II) et qui intéresse toutes les cellules.

Dans le tableau LXIV, la comparaison des tailles moyennes des noyaux et des nucléoles au début de l'expérience, et dans la troisième ou la quatrième coupe après 19 heures ou 30 heures sur glucose indique l'amplitude de la régénération nucléaire ; la comparaison des tailles moyennes des noyaux et des nucléoles entre la première et la troisième ou la quatrième coupe après 19 heures ou 30 heures sur glucose indique l'amplitude de l'accroissement nucléaire consécutif au traumatisme. Pour l'embryon 4, par exemple, les variations de taille observées après 19 heures sur glucose pour les cellules de la première coupe :

de  $10\mu,8$  à  $15\mu,6$  pour le noyau, et de  $1\mu,56$  à  $4\mu,94$  pour le nucléole sont la résultante :

de la régénération nucléaire

de  $10\mu,8$  à  $13\mu,8$  pour le noyau, et de  $1\mu,56$  à  $3\mu$  pour le nucléole ;  
et de l'accroissement nucléaire après sectionnement :

de  $13\mu,8$  à  $15\mu,6$  pour le noyau, et de  $3\mu$  à  $4\mu,94$  pour le nucléole.

On voit que la comparaison des diamètres moyens des noyaux

et des nucléoles dans les quatre ou cinq premières coupes, permet de dissocier les processus de régénération nucléaire sur glucose qui intéressent toutes les cellules et sont en relation directe avec la nutrition de la cellule, et les processus d'accroissement nucléaire qui n'intéressent que les cellules voisines de la section et sont en relation directe avec le traumatisme par sectionnement.

On peut remarquer d'autre part qu'après 7 heures sur glucose, la régénération nucléaire est très sensible pour les cellules des troisième et quatrième coupes, tandis que l'accroissement nucléaire l'est très peu pour les cellules des première et deuxième coupes, l'augmentation du noyau et du nucléole n'étant guère plus marquée pour ces deux premières coupes que pour les suivantes. Ceci nous indique que, sur glucose, pour des axes embryonnaires suffisamment appauvris en réserves glucidiques, la régénération nucléaire précède l'accroissement nucléaire consécutif au traumatisme. Cette conclusion souligne qu'un accroissement nucléaire sensible n'est possible que si le taux des réserves glucidiques dans la cellule n'est pas inférieur à une certaine concentration critique, et ceci confirme encore qu'au dessous de cette concentration, le taux des réserves glucidiques est un facteur limitant le phénomène.

En résumé, il semble que ces phénomènes d'accroissement nucléaire et nucléolaire consécutif à un traumatisme soient soumis à l'influence prépondérante d'une hormone : la traumatine. Ils peuvent être également influencés par un facteur de nutrition, susceptible de limiter le phénomène, mais seulement, lorsque les cellules ont été soumises à un jeûne par inanition et que la concentration des réserves glucidiques y est devenue inférieure à une certaine valeur critique (1).

---

1. BOUILLENNE [7] a été amené à des conclusions analogues en ce qui concerne la formation des racines. Celle-ci serait essentiellement due à l'influence d'une hormone : la rhizocaline. L'influence d'un facteur de nutrition peut également limiter la formation des racines, mais seulement lorsque les plantules ont été soumises à un jeûne par inanition et que le taux des réserves glucidiques y est devenu insuffisant.



## CHAPITRE VII

### INFLUENCE DE QUELQUES SELS TOXIQUES SUR LE MÉTABOLISME CELLULAIRE

#### 1<sup>o</sup> *Historique.*

La toxicité de certains sels métalliques vis-à-vis des végétaux a été signalée par de nombreux auteurs, nous passerons en revue les principaux travaux qui se rapportent à cette question en insistant particulièrement sur ceux qui ont mis en évidence l'action toxique du sulfate de cuivre, du chlorure mercurique et du chlorure de cadmium, que nous avons étudiée particulièrement au cours de ce travail, et l'action antitoxique de certaines substances vis-à-vis de ces sels.

BOUCHARDAT, en 1843 [6] place des rameaux de *Mimosa pudica* munis de racines adventives dans des solutions de différentes substances ; il observe que les sels de cuivre solubles ont une action toxique beaucoup moins accentuée que l'iodure et le chlorure mercuriques.

RAULIN, en 1869 [65], dans son mémoire « Études chimiques sur la végétation » signale que le chlorure mercurique empêche le développement du *Sterigmatocystis nigra* à la dose de 1/512.000, alors que le sulfate de cuivre à la dose de 1/240 permet encore un développement ralenti.

NAEGELI, en 1893 [55] a remarqué que des filaments de *Spirogyre* sont tués dans l'eau renfermant un sel de cuivre à la dilution de  $1.10^{-9}$ .

SAUVAGEAU, en 1894 [74] montre que la germination des spores d'*Isaria farinosa* est inhibée par le sulfate de cuivre à la dose de 1/4.000 dans l'eau distillée, et à la dose de 1/100 seulement dans l'eau additionnée de 1/1.000 d'acide tartrique. L'acide tartrique joue dans ce cas un rôle antitoxique très marqué.

KAHLENBERG et TRUE, en 1896 [31], expérimentant sur des graines germées de *Lupinus albus* ont observé que la croissance est nettement ralentie en présence de sulfate de cuivre à la concen-

tration  $\frac{M}{51.200}$  (M = solution moléculaire), ou de chlorure mercurique à la concentration  $\frac{M}{25.600}$ .

Si l'on ajoute certaines substances à la solution, la limite supérieure de toxicité diminue notablement et passe :

1° de  $\frac{M}{51.200}$  pour  $\text{SO}_4\text{Cu}$

à  $\frac{M}{400}$  pour le mélange  $\text{SO}_4\text{Cu} + \text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11} + 3\text{KOH}$ ,

à  $\frac{M}{704}$  pour le mélange  $\text{SO}_4\text{Cu} + \text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11} + \text{Ca}(\text{OH})_2$  ;

2° de  $\frac{M}{25.600}$  pour  $\text{Cl}_2\text{Hg}$ ,

à  $\frac{M}{6400}$  pour  $\text{Cl}_2\text{Hg} + \text{dextrine} + \text{KOH}$ .

HEALD, en 1896 [29] a confirmé les résultats de KAHLENBERG et TRUE en opérant sur d'autres espèces : *Pisum sativum*, *Zea Maïs* ; pour ces deux espèces, les concentrations limites supérieures de toxicité ont été respectivement :

$\frac{M}{102.400}$  et  $\frac{M}{204.800}$  avec le sulfate de cuivre,

$\frac{M}{409.600}$  et  $\frac{M}{102.400}$  avec le chlorure mercurique.

COUPIN de 1898 à 1901 [14 a, b], expérimentant sur des plantules de Blé, a déterminé les doses toxiques maxima qui provoquent la mort de la plantule et les doses toxiques minima qui permettent un allongement radiculaire inférieur à celui observé sur eau distillée, pour le sulfate de cuivre, le chlorure mercurique et le chlorure de cadmium les doses toxiques minima sont respectivement

$$\frac{1}{7 \cdot 10^5}, \frac{1}{3 \cdot 10^7}, \frac{1}{10^7}$$

BEAUVÉRIE, en 1900 [3], reprend l'étude de l'action antitoxique de l'acide tartrique signalée antérieurement par SAUVAGEAU et

détermine les doses limites supérieures inhibant la germination des spores de *Penicillium* ; ces doses sont respectivement :

Avec SO <sub>4</sub> Cu dans l'eau distillée .....	1/2.000
Avec SO <sub>4</sub> Cu dans l'eau additionnée de 1/100 de sel de Seignette .....	2/1.000
Avec SO <sub>4</sub> Cu dans l'eau additionnée de 2/1.000 d'acide tartrique .....	4/1.000
Avec SO <sub>4</sub> Cu dans l'eau additionnée de 1/1.000 d'acide tartrique + 4/1.000 d'Az O <sub>3</sub> Az H <sub>4</sub> .....	6/1.000

Avec SO<sub>4</sub>Cu dans du bouillon de viande on observe encore des germinations assez rapides à la dose de 1/100.

BEAUVÉRIE conclut « que l'action du sulfate de cuivre varie vis-à-vis des Champignons en s'atténuant proportionnellement à la quantité et à la qualité des substances nutritives qui l'accompagnent ».

CLARK, en 1902 [12], expérimentant sur 15 espèces de Champignons a constaté que le sulfate cuivre dissous dans l'eau pure est beaucoup plus toxique que dans tout autre milieu, les doses toxiques limites sont respectivement :

40 fois plus élevées dans une décoction de betterave à sucre,

241 fois plus élevées dans une décoction de betterave additionnée de 1,5 % d'asparagine, que dans l'eau pure.

RUFZ DE LAVISON, en 1911 [70], dans ses « Recherches sur la pénétration des sels dans le protoplasme et sur la nature de leur action toxique » étudie surtout la pénétration des sels dans le cytoplasme et leur action directe sur celui-ci. Cet auteur fait la critique des méthodes employées jusqu'alors pour cette étude et indique notamment que la détermination de la toxicité d'un sel par son action sur les champignons inférieurs, peut conduire à des conclusions erronées, pour les raisons suivantes :

1° Le milieu nutritif employé est complexe, le sel toxique peut y être transformé, ou peut précipiter un élément utile.

2° Le végétal ne possédant pas de réserves, il peut y avoir : ou action indirecte par modification des phénomènes de nutrition, ou action toxique propre.

3° Il n'y a aucune raison de supposer à priori, qu'il y a parallélisme entre le poids de la récolte obtenue et l'action toxique, comme on l'a souvent fait implicitement en jugeant l'action toxique d'après le poids de la récolte.

RUFZ de LAVISON indique également que la détermination de l'action toxique d'un sel par son action sur des organes à l'état de vie latente tient surtout à la perméabilité de la membrane de la spore ou de la graine vis-à-vis du sel toxique, de sorte que la toxicité réelle vis-à-vis du cytoplasme peut être masquée par la non pénétration ou la faible pénétration du sel toxique à travers cette membrane.

RUFZ de LAVISON opère sur de jeunes racines de Pois et montre que les sels de métaux lourds (Cu, Fe, Pb, Ni, Mg) signalés antérieurement comme toxiques, ne pénètrent pas dans le cytoplasme à de faibles concentrations, mais pénètrent à des concentrations élevées, de plus ces sels coagulent l'albumine. Les résultats obtenus par cet auteur lui ont permis de construire des courbes de perte de croissance et de perte de turgescence en fonction de la concentration et du temps, ces courbes donnent une idée précise de l'action toxique des différents composés étudiés.

Plus récemment, de nombreux auteurs ont étudié l'action toxique de divers composés métalliques sur le développement de cultures de tissus. Nous nous bornerons à signaler les résultats qui se rapportent au sulfate de cuivre, au chlorure mercurique et au chlorure de cadmium :

LAMBERT, en 1916 [41], a observé que le développement des cultures de tissu est paralysé par le chlorure mercurique pour les concentrations supérieures à 1/40.000, il faut atteindre une concentration de 1/120.000 pour que le développement soit normal, pour les concentrations intermédiaires entre ces deux limites, le développement est plus ou moins ralenti.

WILSON, en 1922 [87], a indiqué que la limite de la concentration toxique pour le sulfate de cuivre est de l'ordre de 1/25.000.

L'étude comparative de l'action de nombreux sels métalliques (généralement des chlorures) sur des cultures de tissu en milieu plasmatique a permis à VERNE et SANNIÉ [83 a, b] de classer les métaux en plusieurs groupes suivant leur toxicité. Le cuivre a été classé dans le groupe des métaux toxiques, paralysant la croissance des cultures à des concentrations comprises entre N/1.000 et N/5.000 ; le mercure et le cadmium forment à eux deux le groupe des métaux très toxiques et paralysent le développement des cultures de tissus pour des concentrations supérieures à N/10.000.

En résumé, pour l'étude de l'action toxique des sels de cuivre,

de mercure, de cadmium, les auteurs ont pris les critères suivants :  
inhibition ou ralentissement du développement ou de la croissance,  
inhibition ou ralentissement de la germination de graines ou de spores, perte de croissance et de turgescence, pénétration dans le cytoplasme,  
inhibition ou ralentissement du développement de cultures de tissus.

Il nous a paru intéressant d'étudier l'influence de quelques sels toxiques sur les processus de décroissance nucléaire par inanition, et sur ceux de régénération nucléaire en présence de glucose, aucune recherche de ce genre n'ayant été signalée jusqu'ici, du moins à notre connaissance.

Nous avons d'abord recherché dans quelle mesure les processus de décroissance nucléaire par inanition sont modifiés en présence de sulfate de cuivre, de chlorure mercurique ou de chlorure de cadmium. Nous avons ensuite, mais seulement pour le cas du chlorure mercurique, étudié l'influence d'un sel toxique sur les processus d'accroissement nucléaire consécutifs à un traumatisme. Enfin, nous avons recherché dans quelle mesure l'addition d'un des trois sels à la solution de glucose modifie les processus de régénération nucléaire. Sauf en ce qui concerne les processus d'accroissement nucléaire après traumatisme, nous avons déterminé dans chaque cas entre quelles limites de concentration chacun des trois sels exerçait une action sensible.

***2° Influence du sulfate de cuivre, du chlorure mercurique, du chlorure de cadmium sur les processus de décroissance nucléaire par inanition.***

Nous avons suivi comparativement la décroissance du noyau et du nucléole sur les deux moitiés d'un même axe embryonnaire placées l'une sur eau distillée, l'autre sur une solution de sel toxique. De même que dans nos expériences précédentes et pour des raisons exposées antérieurement p. 16, nous avons toujours opéré sur des groupes de deux axes embryonnaires jumelés. Nous avons vu p. 12 que, dans une série de coupes successives, distantes de 1 mm. environ les unes des autres, et effectuées dans la partie moyenne d'un

axe embryonnaire, la taille des noyaux et des nucléoles est sensiblement constante, avec une erreur relative inférieure à  $\pm 3\%$  pour les noyaux et à  $\pm 1\%$  pour les nucléoles. A condition de ne retenir que les variations de taille supérieures à ces approximations, nous pourrions donc comparer ces variations dans deux coupes situées chacune à 1 ou 2 mm. de part et d'autre de la section (les dixième ou les treizième coupes de chaque côté de la section par exemple). Les décroissances que nous avons observées en présence de sel toxique sont d'ailleurs notablement supérieures à  $3\%$  pour le noyau et à  $1\%$  pour le nucléole.

Des expériences préliminaires nous ont permis de déterminer approximativement entre quelles limites de concentration chacun des trois sels exerçait une action sensible, et nous n'avons rapporté dans les tableaux LXV à LXX que les résultats d'expériences pour lesquelles nous avons observé une influence toxique appréciable.

Nous avons, suivant les cas, mesuré la taille des noyaux et des nucléoles pour 6 à 13 coupes successives à partir de la section. Afin de ne pas les allonger démesurément, nous n'avons pas indiqué dans nos tableaux les dimensions des noyaux et des nucléoles pour toutes ces coupes, mais seulement pour quelques-unes d'entre elles, convenablement espacées ce qui permet cependant de se rendre compte de l'évolution de la décroissance nucléaire à mesure que l'on s'éloigne de la section.

TABLEAU LXV

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR EAU

ET SUR  $\text{SO}_4\text{Cu} \frac{\text{M}}{100}$ .

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 2 j. 6 h. ....	15,6	3,72	14,7	3,34	
Ap. 16 h. sur	$\left\{ \text{SO}_4\text{Cu} \frac{\text{M}}{100} \right\}$	1 <sup>e</sup> , 2 <sup>e</sup> , 3 <sup>e</sup> c. nécrose		1 <sup>e</sup> , 2 <sup>e</sup> , 3 <sup>e</sup> c. nécrose	
		4 <sup>e</sup> coupe	<i>g</i> 12,7	1,87	<i>r</i> 12,4
	6 <sup>e</sup> coupe	13,8	2,45	13,5	2,23
	Eau ....	4 <sup>e</sup> coupe	<i>r</i> 14,5	3,26	<i>g</i> 13,8
6 <sup>e</sup> coupe		14,3	3,21	13,7	2,91

TABLEAU LXVI

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR EAU

ET SUR  $\text{SO}_4\text{Cu} \frac{\text{M}}{200}$ .

	EMBRYON 1		EMBRYON 2			
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole		
Après jeûne de 2 jours .....	17,4	3,53	16,8	3,93		
Ap. 23 h. sur	$\text{SO}_4\text{Cu} \frac{\text{M}}{200}$	1 <sup>re</sup> coupe	nécrose			
		2 <sup>e</sup> coupe	<i>g</i> 13,55	1,41	<i>r</i> 13,15	1,80
		4 <sup>e</sup> coupe	14,65	1,96	14,2	2,44
	Eau .....	2 <sup>e</sup> coupe	<i>r</i> 16,65	3,25	<i>g</i> 16,15	3,64
		4 <sup>e</sup> coupe	16,10	3,05	15,8	3,27

TABLEAU LXVII

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR EAU ET SUR  $\text{Cl}_2\text{Hg} \frac{\text{M}}{1000}$ .

	EMBRYON 1		EMBRYON 2			
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole		
Après jeûne de 2 jours .....	17,6	3,85	17,8	4,05		
Ap. 15 h. sur	$\text{Cl}_2\text{Hg} \frac{\text{M}}{1000}$	1 <sup>e</sup> à 5 <sup>e</sup> c.	nécrose			
		6 <sup>e</sup> coupe	<i>g</i> 11,8	1,22	<i>r</i> 12,5	1,31
		10 <sup>e</sup> coupe	12,4	1,46	13,1	1,5
	Eau .....	13 <sup>e</sup> coupe	13,9	1,85	14,7	1,97
		6 <sup>e</sup> coupe	<i>r</i> 16,4	3,75	<i>g</i> 15,8	3,80
		10 <sup>e</sup> coupe	16,2	3,71	15,5	3,77
	13 <sup>e</sup> coupe	16	3,68	15,3	3,72	

TABLEAU LXVIII

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR EAU ET SUR  $\text{Cl}_2\text{Hg} \frac{\text{M}}{2000}$ .

	EMBRYON 1		EMBRYON 2			
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole		
Après jeûne de 2 jours .....	16,6	3,64	15,7	3,47		
Ap. 25 h. sur	$\text{Cl}_2\text{Hg} \frac{\text{M}}{2000}$	1 <sup>re</sup> , 2 <sup>e</sup> c.	nécrose			
		3 <sup>e</sup> coupe	<i>g</i> 14,2	1,38	<i>r</i> 11,9	1,08
		7 <sup>e</sup> coupe	15,7	2,2	14	1,63
	Eau .....	3 <sup>e</sup> coupe	<i>r</i> 16,1	3,05	<i>g</i> 14,9	2,92
		7 <sup>e</sup> coupe	15,7	2,85	14,6	2,73

TABLEAU LXIX

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR EAU ET SUR  $\text{Cl}_2\text{Cd}$  M/500

		EMBRYON 1		EMBRYON 2		
		—		—		
		Noyau Nucléole	Noyau Nucléole	Noyau Nucléole	Noyau Nucléole	
Après jeûne de 3 jours .....		15,1	2,56	14,8	3,43	
Ap. 11 h. 30 sur .....	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Cl}_2\text{Cd} \frac{\text{M}}{500} \end{array} \right.$	1 <sup>re</sup> et 2 <sup>e</sup> c..	nécrose		nécrose	
		3 <sup>e</sup> coupe...	<i>g</i> 12,4	1,07	<i>r</i> 12	1,77
		5 <sup>e</sup> coupe...	13,9	1,44	14	2,36
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Eau} \dots \end{array} \right.$	3 <sup>e</sup> coupe...	<i>r</i> 14,5	2,15	<i>g</i> 14,2	3,07
		5 <sup>e</sup> coupe...	14,7	2,11	14	2,98
		7 <sup>e</sup> coupe...				

TABLEAU LXX

DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE COMPARÉE SUR EAU ET SUR  $\text{Cl}_2\text{Cd}$  M/1000

		EMBRYON 1		EMBRYON 2		
		—		—		
		Noyau Nucléole	Noyau Nucléole	Noyau Nucléole	Noyau Nucléole	
Après jeûne de 2 jours .....		15,6	3,85	16,3	3,97	
Ap. 28 h. sur	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Cl}_2\text{Cd} \frac{\text{M}}{1000} \end{array} \right.$	1 <sup>re</sup> coupe	nécrose		nécrose	
		3 <sup>e</sup> coupe	<i>g</i> 11,4	1,91	<i>r</i> 12,8	2,13
		5 <sup>e</sup> coupe	14,2	2,1	13,7	2,51
	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Eau} \dots \end{array} \right.$	3 <sup>e</sup> coupe	<i>r</i> 15,1	3,47	<i>g</i> 15,7	3,81
		5 <sup>e</sup> coupe	14,8	3,21	15,2	3,57

L'ensemble des résultats précédents indique nettement qu'*aux concentrations étudiées, le sulfate de cuivre, le chlorure mercurique et le chlorure de cadmium exercent une action toxique qui se manifeste par une accélération des processus de décroissance nucléaire par inanition.* L'examen du tableau LXV, par exemple, montre en effet, que pour la quatrième coupe, en 16 heures sur eau, la taille du noyau passe de  $15\mu,6$  à  $14\mu,5$  et celle du nucléole de  $3\mu,72$  à  $3\mu,26$ ; tandis qu'en 16 heures en présence de sulfate de cuivre M/100, la taille du noyau passe de  $15\mu,6$  à  $12\mu,7$  et celle du nucléole de  $3\mu,72$  à  $1\mu,87$ . Les différences de taille observées sont notablement supérieures à celles pouvant être imputées aux erreurs d'expériences dont nous avons déterminé les limites supérieures p. 12.



On remarque également, en présence de chacun des trois sels, une augmentation progressive de la taille des noyaux et des nucléoles dans les coupes successives, à mesure qu'on s'éloigne de la section. Ici encore les différences de taille observées d'une coupe à l'autre sont notablement supérieures aux erreurs d'expériences. Cette augmentation est vraisemblablement en rapport avec la pénétration de la solution toxique : celle-ci met un certain temps pour atteindre les cellules situées à une certaine distance de la section, et l'accélération des processus de décroissance nucléaire ne s'y manifeste qu'avec un certain retard ; lequel est d'autant plus grand que les cellules sont plus éloignées de la section.

Les résultats précédents montrent également que l'action toxique détermine une nécrose très nette au voisinage de la section. Nous avons remarqué que cette nécrose gagne ensuite progressivement l'hypocotyle tout entier. Elle est d'ailleurs d'autant plus marquée que la concentration de la solution est plus élevée. Dans l'expérience correspondant au tableau LXVII, après 15 heures sur une solution de chlorure mercurique M/1.000, cette nécrose est complète pour les cinq premières coupes, tandis que dans l'expérience correspondant au tableau LXVIII, avec des axes embryonnaires sensiblement comparables, après 25 heures sur une solution de chlorure mercurique M/2.000, la nécrose n'est complète que dans les deux premières coupes.

Au cours des expériences nombreuses que nous avons effectuées, nous avons constaté que *cette action toxique est sensible entre deux limites :*

*une concentration limite supérieure, au-dessus de laquelle la nécrose est très rapide,*

*une concentration limite inférieure, au-dessous de laquelle l'accélération de la décroissance nucléaire n'est plus appréciable.*

A 25°, pour des axes embryonnaires ayant subi un jeûne préalable de 2 à 3 jours, l'intervalle d'action toxique entre les deux concentrations limites est approximativement compris :

pour  $\text{SO}_4 \text{ Cu}$  entre M/100 et M/500  
pour  $\text{Cl}_2 \text{ Hg}$  entre M/1.000 et M/5.000  
pour  $\text{Cl}_2 \text{ Cd}$  entre M/500 et M/2.000

Ces concentrations, un peu supérieures à celles paralysant le développement de culture de tissus (voir p. 98), sont de beaucoup

supérieures à celles ralentissant la croissance de graines germées de Lupin, de Maïs, de Pois, de Blé (voir p. 96). Ceci montre que, pour une même substance, la sensibilité de l'action toxique varie notablement suivant le criterium utilisé pour juger cette action toxique.

Si l'on opère avec des axes embryonnaires ayant subi un jeûne prolongé : 6 à 10 jours à 25°, les concentrations limites de toxicité sont nettement plus faibles que celles observées lorsque les axes embryonnaires ont subi un jeûne de 2 à 3 jours. Nous avons constaté notamment à de nombreuses reprises, qu'après un jeûne de 8 à 10 jours, la nécrose des axes embryonnaires est plus rapide sur sulfate de cuivre M/2.000 ou sur chlorure mercurique M/50.000 que sur eau distillée, tandis qu'après un jeûne de 2 à 4 jours, la nécrose est sensiblement aussi rapide sur eau que sur sulfate de cuivre M/2.000 ou sur chlorure mercurique M/50.000. Ces faits font clairement ressortir que *les cellules d'axes embryonnaires de Lupin sont d'autant plus sensibles à la toxicité du sulfate de cuivre ou du chlorure mercurique, qu'elles sont plus appauvries en réserves glucidiques par un jeûne prolongé.*

**3° Influence du chlorure mercurique  
sur les processus d'accroissement nucléaire  
consécutifs à un traumatisme.**

Nous avons vu antérieurement p. 85 que sur eau, on observe, après sectionnement des axes embryonnaires, un accroissement du noyau et du nucléole dans les deux ou trois premières coupes à partir de la section, la taille du noyau et du nucléole décroissant alors de la première à la troisième coupe. En présence d'un des sels toxiques, nous avons observé au contraire (voir tableaux LXV à LXX) que la taille du noyau et celle du nucléole augmentent à mesure qu'on s'éloigne de la section. Ceci nous indique qu'*aux concentrations étudiées, non seulement les sels précités accélèrent les processus de décroissance nucléaire par inanition, mais aussi qu'ils inhibent les processus d'accroissement nucléaire consécutifs à un traumatisme.* Nous avons recherché si l'inhibition de cet accroissement se manifeste encore à des concentrations plus faibles, qui n'influencent pas les processus de décroissance nucléaire par inanition.

· Nous nous sommes bornés à quelques séries d'expériences avec le chlorure mercurique, nous réservant de revenir ultérieurement sur cette question. Les expériences nous ont donné les résultats indiqués dans le tableau LXXI.

TABLEAU LXXI

ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE COMPARÉ SUR EAU ET SUR  $\text{Cl}_2\text{Hg}$  M/50 000.

		EMBRYON 1		EMBRYON 2		EMBRYON 3		EMBRYON 4	
		Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Apr. jeûne de 2 j. 9 h. :		16,6	4,21	15,7	4,15	16,5	3,9	15,4	3,6
Ap. 12 h. sur :	$\bar{\text{E}}_{\text{RU}} \left\{ \begin{array}{l} 2^{\text{e}} \text{ c. } \\ 5^{\text{e}} \text{ c. } \end{array} \right.$	<i>g</i> 17,8	5,18	<i>r</i> 16,3	5,09				
		16,1	3,8	15,5	4,12				
	$\frac{\text{Cl}_2\text{Hg}}{\text{M}} \left\{ \begin{array}{l} 2^{\text{e}} \text{ c. } \\ 5^{\text{e}} \text{ c. } \end{array} \right.$	<i>r</i> 16,5	4,23	<i>g</i> 15,1	4,05				
		16,3	4,13	14,9	4,01				
Ap. 19 h. sur :	Eau $\left\{ \begin{array}{l} 2^{\text{e}} \text{ c. } \\ 5^{\text{e}} \text{ c. } \end{array} \right.$					<i>g</i> 16,3	4,72	<i>r</i> 16,2	4,21
						15,8	3,43	15,6	3,33
	$\frac{\text{Cl}_2\text{Hg}}{\text{M}} \left\{ \begin{array}{l} 2^{\text{e}} \text{ c. } \\ 5^{\text{e}} \text{ c. } \end{array} \right.$					<i>r</i> 16,6	3,8	<i>g</i> 15,15	3,5
						16,3	3,6	15,	3,37

On voit que l'accroissement du noyau et surtout celui du nucléole au voisinage de la section, sont très nettement marqués sur eau, mais sensiblement nuls sur une solution de chlorure mercurique M/50.000. Ceci démontre que *les processus d'accroissement nucléaire au voisinage d'une lésion sont notablement plus sensibles à l'action toxique du chlorure mercurique que les processus de décroissance nucléaire par inanition.*

**4<sup>o</sup> Influence du sulfate de cuivre, du chlorure mercurique et du chlorure de cadmium sur la régénération nucléaire.**

Nous avons recherché dans quelle mesure l'addition d'un des sels précités à la solution de glucose modifie les processus de régénération nucléaire étudiés au chapitre III. Nous avons effectué diverses séries d'expériences avec des axes embryonnaires ayant subi un jeûne prolongé, ou avec des axes embryonnaires pour lesquels l'accroissement nucléaire après sectionnement était très peu

sensible, ceci afin d'étudier l'action de chacun des trois sels sur les phénomènes de régénération nucléaire. Au cours de ces expériences, nous n'avons d'ailleurs observé que très rarement des accroissements nucléaires consécutifs au sectionnement, la taille moyenne des noyaux et des nucléoles était généralement la même pour les trois ou quatre premières coupes. Nous avons suivi comparativement la régénération nucléaire sur les deux moitiés d'un même axe embryonnaire placées l'une sur solution de glucose, l'autre sur solution de sel toxique additionnée de glucose à la concentration de 5 %. De même que dans nos expériences antérieures, nous avons opéré sur des groupes de deux axes embryonnaires jumelés (voir p. 16).

**1. Expériences avec le sulfate de cuivre.**

Sur une solution de sulfate de cuivre M/50 additionnée de glucose à la concentration de 5 %, les axes embryonnaires entrent rapidement en nécrose, celle-ci est complète au bout de 10 à 15 heures, et l'on ne peut observer aucune régénération nucléaire.

TABLEAU LXXII

INFLUENCE DU  $\text{SO}_4\text{Cu}$  M/100 SUR LA RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR GLUCOSE 5 %.

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 5 j. 20 h. . . . .	9,86	0,96	10,25	1,07	
Après 24 h. sur {	glucose 5 % . . . . g	11,52	3,62	r 12,7	3,83
	glucose 5 % dans $\text{SO}_4\text{Cu}$ M/100 . . r	10,05	1,32	g 10,65	1,56

TABLEAU LXXIII

INFLUENCE DU  $\text{SO}_4\text{Cu}$  M/200 SUR LA RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 5 j. 3 h. . . . .	10,64	1,22	10,42	1,13	
Ap. 14 h. 30 sur {	glucose 5 % . . . . g	13,2	3,30	r 12,9	3,21
	glucose 5 % dans $\text{SO}_4\text{Cu}$ M/200 . . r	11,67	2,14	g 11,45	2,06

TABLEAU LXXIV

INFLUENCE DU  $\text{SO}_4\text{Cu}$  M/500 SUR LA RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR GLUCOSE 5 %.

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 7 j. 3 h. . . . .	10,50	0,80	10,35	0,92	
Ap. 21 h. 30 sur {	glucose 5 % . . . . . g	12,7	2,80	r 12,55	3,91
	glucose 5 % dans SO <sub>4</sub> Cu M/500 . . . r	11,5	3,20	g 11,7	3,25

En présence de sulfate de cuivre aux concentrations  $\frac{M}{100}$ ,  $\frac{M}{200}$ ,  $\frac{M}{500}$  les tableaux LXXII, LXXIII, LXXIV montrent que l'on observe un ralentissement net de la régénération nucléaire sur glucose 5 %.

En présence de sulfate de cuivre en solution  $\frac{M}{1.000}$  nous n'avons jamais observé de ralentissement sensible de la régénération nucléaire sur glucose 5 %.

2. Expériences avec le chlorure mercurique.

Sur une solution de chlorure mercurique M/500 additionnée de glucose à la concentration de 5 %, les axes embryonnaires entrent rapidement en nécrose, celle-ci est complète au bout de 10 à 15 heures, et l'on ne peut observer aucune régénération nucléaire.

TABLEAU LXXV

INFLUENCE DU  $\text{Cl}_2\text{Hg}$  M/1000 SUR LA RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR GLUCOSE 5 %.

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 7 jours 6 heures . .	10,4	1,32	11,5	1,61	
Après 12 h. sur {	glucose 5 % . . . . . g	10,7	2,46	r 11,8	2,53
	glucose 5 % dans Cl <sub>2</sub> Hg M/1.000 . . . r	9,4	0,97	g 11,3	1,32

TABLEAU LXXVI

INFLUENCE DU  $\text{Cl}_2\text{Hg}$  M/2.000 SUR LA RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR GLUCOSE 5 %.

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 6 jours . . . . .	9,75	1,25	11,1	1,53
Après 16 h. sur	glucose 5 % . . . . . g	12,2	3,	r 11,7
	glucose 5 % dans $\text{Cl}_2\text{Hg}$ M/2.000 . . . . . r	10,15	1,65	g 11,3
				1,92

TABLEAU LXXVII

INFLUENCE DU  $\text{Cl}_2\text{Hg}$  M/5.000 SUR LA RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE SUR GLUCOSE 5 %.

	EMBRYON 1		EMBRYON 2	
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole
Après jeûne de 5 jours . . . . .	8,75	1,25	r 8,4	1,03
Après 18 h. sur	glucose 5 % . . . . . g	10,75	2,85	10,3
	glucose 5 % dans $\text{Cl}_2\text{Hg}$ M/5.000 . . . . . r	9,70	1,40	g 8,95
				1,28

En présence de chlorure mercurique aux concentrations M/1.000, M/2.000 et M/5.000, les tableaux LXXV, LXXVI, LXXII montrent que l'on observe un ralentissement net de la régénération nucléaire sur glucose 5 %. En présence de chlorure mercurique M/10.000, nous n'avons jamais observé de ralentissement de la régénération nucléaire sur glucose 5 %.

3. Expériences avec le chlorure de cadmium.

Sur une solution de cadmium M/500 additionnée de glucose à la concentration de 5 %, les axes embryonnaires entrent rapidement en nécrose, celle-ci est complète au bout de 15 à 20 heures, et l'on ne peut observer aucune régénération nucléaire. En présence de chlorure de cadmium aux concentrations M/1.000 et M/2.000, les tableaux LXXVIII, LXXIX montrent que l'on observe un ralentissement net de la régénération nucléaire sur glucose 5 %.

TABLEAU LXXVIII

INFLUENCE DU  $\text{Cl}_2\text{Cd}$  M/1.000 SUR LA RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE  
SUR GLUCOSE 5 %.

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 6 j. 7 h. ....	9,8	1,32	10,4	1,65	
Après 23 h. sur {	glucose 5 % .... g	11,9	3,04	r 12,9	3,27
	glucose 5 % dans $\text{Cl}_2\text{Cd}$ M/1.000.. r	10,8	1,73	g 12,15	2,63

TABLEAU LXXIX

INFLUENCE DU  $\text{Cl}_2\text{Cd}$  M/2.000 SUR LA RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE  
SUR GLUCOSE 5 %.

	EMBRYON 1		EMBRYON 2		
	Noyau	Nucléole	Noyau	Nucléole	
Après jeûne de 7 j. 5 h. ....	9,9	1,34	11,3	1,67	
Après 21 h. sur {	glucose 5 % .... g	12,75	3,26	r 13,35	3,51
	glucose 5 % dans $\text{Cl}_2\text{Cd}$ M/2.000.. r	10,55	2,57	g 12,1	2,43

En présence de chlorure de cadmium M/5.000 nous n'avons jamais observé de ralentissement de la décroissance nucléaire sur glucose 5 %.

L'ensemble des résultats précédents fait clairement ressortir qu'aux concentrations étudiées, le sulfate de cuivre, le chlorure mercurique, le chlorure de cadmium ralentissent notablement les processus de régénération nucléaire en présence de glucose. Cette action toxique sur la régénération nucléaire est, pour chacun des trois sels, sensible entre deux limites :

*une concentration limite supérieure, au-dessus de laquelle les axes embryonnaires entrent rapidement en nécrose,*

*une concentration limite inférieure, au-dessous de laquelle le ralentissement de la régénération nucléaire n'est plus appréciable.*

Au cours de nombreuses expériences, nous avons remarqué, en outre, que dans un même axe embryonnaire, les variations de sensibilité à cette action toxique, d'une cellule à l'autre, sont assez

rares. Pour un même lot de graines, les variations individuelles de sensibilité d'un axe embryonnaire à l'autre sont également assez rares. Pour divers lots de graines, les variations de sensibilité d'un lot à l'autre sont assez fréquentes, suivant la provenance de ces lots. Cependant ces variations ont toujours lieu dans des limites assez étroites, elles sont généralement de faible amplitude, et les concentrations limites, au cours de nos expériences ont oscillé :

Pour le sulfate de cuivre entre M/50 et M/100 pour la concentration limite supérieure et entre M/200 et M/500 pour la concentration limite inférieure.

Pour le chlorure mercurique entre M/1.000 et M/2.000 pour la concentration limite supérieure, et entre M/5.000 et M/10.000 pour la concentration limite inférieure.

Pour le chlorure de cadmium entre M/500 et M/1.000 pour la concentration limite supérieure, et entre M/2.000 et M/5.000 pour la concentration limite inférieure.

Au cours de ces expériences, nous avons remarqué également que *l'amylogénèse est influencée, elle aussi, d'une manière analogue par chacun des trois sels, les concentrations limites concernant les processus d'amylogénèse étant identiques à celles que nous venons d'indiquer pour les processus de régénération nucléaire.* Ceci souligne une fois de plus le parallélisme étroit entre ces deux processus. Aux concentrations limites supérieures, nous avons observé que la formation d'amidon est nulle, aux concentrations limites inférieures, la formation d'amidon est aussi abondante et aussi rapide que sur glucose seul. Aux concentrations intermédiaires, la formation d'amidon est plus lente et plus faible, les grains d'amidon sont moins gros et moins nombreux en présence de sel toxique.

*Les trois sels déterminent donc parallèlement un ralentissement notable des processus de régénération nucléaire et des processus d'amylogénèse en présence de glucose.*

##### **5<sup>o</sup> Influence du chlorure mercurique sur les processus d'accroissement nucléaire après traumatisme, en présence de glucose.**

Nous avons recherché dans quelle mesure l'addition de chlorure mercurique à la solution de glucose modifie les processus d'accrois-



sement nucléaire consécutifs au traumatisme dû au sectionnement des axes embryonnaires. Nous avons opéré sur des lots d'axes embryonnaires aussi comparables que possible ayant subi un jeûne préalable de trois à cinq jours ; nous avons suivi comparativement la régénération nucléaire et l'accroissement nucléaire au voisinage de la section sur les deux moitiés d'un même axe embryonnaire placées après sectionnement : l'une sur glucose 5 %, l'autre sur solution de glucose à 5 % additionnée de chlorure mercurique. De même que dans nos expériences antérieures, nous avons opéré sur des groupes de deux axes embryonnaires jumelés (voir p. 75). Des expériences préliminaires nous ont permis de déterminer approximativement quels étaient les intervalles de temps les plus convenables pour l'étude précise du phénomène. En présence de chlorure mercurique à la concentration M/1.000, nous n'avons jamais observé d'accroissement nucléaire au voisinage de la section ; à la concentration M/2.000, nous avons observé quelquefois un accroissement nucléaire peu marqué au voisinage de la section. A la concentration M/5.000, l'accroissement nucléaire au voisinage de la section est très fréquent ; le tableau LXXX rapporte les résultats obtenus au cours d'une série d'expériences faites à cette concentration.

L'examen de ce tableau LXXX indique clairement qu'en présence de chlorure mercurique M/5.000, on observe pour les cellules voisines de la section (1<sup>res</sup> coupes) :

d'abord une décroissance nucléaire et nucléolaire très marquée (après 17 heures pour les embryons 1 et 2), en même temps qu'une régénération nucléaire nette pour les cellules plus éloignées de la section (3<sup>mes</sup> coupes).

puis, une régénération nucléaire (après 25 heures pour les embryons 3 et 4), cette régénération est cependant moins sensible pour ces cellules voisines de la section (1<sup>res</sup> coupes) que pour celles qui en sont plus éloignées (3<sup>mes</sup> coupes),

enfin, un accroissement nucléaire (après 46 heures pour les embryons 5 et 6) qui est alors nettement plus marqué pour ces cellules (1<sup>res</sup> coupes) que pour celles plus éloignées de la section (3<sup>mes</sup> coupes).

Si l'on compare cette évolution du phénomène avec celle que l'on observe sur glucose seul (voir p. 92), on voit que, pour les cellules voisines de la section sur glucose 5 %, on observe d'abord

TABLEAU LXXX

INFLUENCE DU Cl<sub>2</sub>Hg M/5.000 SUR L'ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE APRÈS TRAUMATISME SUR GLUCOSE 5 ‰, EMBRYON 6

		EMBRYON 1	EMBRYON 2	EMBRYON 3	EMBRYON 4	EMBRYON 5	EMBRYON 6						
		Noyau Nucléole Noyau Nucléole Noyau Nucléole Noyau Nucléole Noyau Nucléole Noyau Nucléole											
Après jeûne de 3 jours	.....	13,4	3,2	13	2,4	14,2	2,5	13,1	2,6	13,5	2,8	13,8	2,7
Après 17 h. sur	glucose 5 ‰ . } Cl <sub>2</sub> Hg M/5.000 {	1 <sup>re</sup> c.	5,15	17,1	4,3								
		3 <sup>e</sup> c.	13,7	3,86	16	3,9							
Après 17 h. sur	gluc. 5 ‰ dans } Cl <sub>2</sub> Hg M/5.000 {	1 <sup>re</sup> c.	1,96	7,2	1,85								
		2 <sup>e</sup> c.	13	2,67	12,1	3,15							
		3 <sup>e</sup> c.	15,3	3,6	14,2	3,32							
Après 25 h. sur	glucose 5 ‰ . } Cl <sub>2</sub> Hg M/5.000 {	1 <sup>re</sup> c.		16,6	4,8	16,1	5						
		3 <sup>e</sup> c.		15	3,6	15,3	4,2						
Après 25 h. sur	gluc. 5 ‰ dans } Cl <sub>2</sub> Hg M/5.000 {	1 <sup>re</sup> c.		16,4	3,1	12,9	2,8						
		3 <sup>e</sup> c.		15,3	3,7	16	4,1						
Après 46 h. sur	glucose 5 ‰ . } Cl <sub>2</sub> Hg M/5.000 {	1 <sup>re</sup> c.		16,9	5	15	5,3						
		3 <sup>e</sup> c.		13,6	3,6	14	4,2						
Après 46 h. sur	gluc. 5 ‰ dans } Cl <sub>2</sub> Hg M/5.000 {	1 <sup>re</sup> c.		16,6	4,8	17,5	4,9						
		3 <sup>e</sup> c.		14,6	3	15	3,8						

une régénération nucléaire, puis un accroissement nucléaire consécutif au traumatisme, tandis que sur solution de glucose 5 % additionnée de chlorure mercurique à la concentration M/5.000 on observe d'abord une décroissance nucléaire, puis une régénération nucléaire, puis un accroissement nucléaire consécutif au traumatisme, ce dernier étant simplement retardé et non pas inhibé.

Nous avons vu (p. 105) qu'en l'absence de glucose, le chlorure mercurique en solution M/50.000 inhibe les processus d'accroissement nucléaire consécutifs au sectionnement ; en présence de glucose, nous venons de voir que ces processus ne sont pas inhibés, mais simplement retardés par une solution M/5.000 de chlorure mercurique. Ceci fait clairement ressortir que *le glucose diminue la toxicité du chlorure mercurique et exerce vis-à-vis de ce dernier une action antitoxique*. Cependant l'existence d'une phase de décroissance nucléaire, précédant la régénération nucléaire sur glucose 5 % en présence de chlorure mercurique M/5.000 semble indiquer qu'au cours de cette première phase, l'action toxique du chlorure mercurique ne serait pas atténuée sensiblement en présence de glucose, peut-être par suite d'une pénétration plus lente de ce dernier. Le tableau LXXX indique également que l'influence du chlorure mercurique est beaucoup moins sensible pour les cellules éloignées de la section (3<sup>mes</sup> coupes pour embryons 1 et 2), où elle ne détermine qu'un léger retard à la régénération nucléaire, que pour les cellules voisines de la section.

### 6<sup>o</sup> Conclusions.

L'ensemble des recherches précédentes nous permet de conclure : *Le sulfate de cuivre, le chlorure mercurique le chlorure de cadmium accélèrent les processus de décroissance nucléaire par inanition, et ralentissent les processus de régénération nucléaire et ceux d'amylogénèse en présence de glucose. Cette action toxique n'est sensible qu'à partir d'une certaine concentration limite voisine de M/500 pour le sulfate de cuivre, de M/5.000 pour le chlorure mercurique et de M/2.000 pour le chlorure de cadmium.* Les processus d'accroissement nucléaire consécutifs au sectionnement sont inhibés par le chlorure mercurique en solution M/50.000 ; en présence de glucose, il faut atteindre la concentration M/5.000 pour que ces processus soient non pas

inhibés, mais retardés. Le glucose semble jouer dans ce cas un rôle antitoxique très marqué. Le fait (voir p. 104) que les cellules d'axes embryonnaires de Lupin sont d'autant plus sensibles à la toxicité du sulfate de cuivre et du chlorure mercurique qu'elles sont plus appauvries en réserves glucidiques par un jeûne prolongé, indique que ces réserves glucidiques peuvent jouer elles aussi un rôle antitoxique.

### *7<sup>o</sup> Considérations sur le rôle du nucléole.*

Le comportement du nucléole au cours des processus de décroissance ou de régénération nucléaire en présence de chacun des trois sels, nous permet d'apporter quelques précisions sur le rôle de cet organite.

Au cours de recherches récentes, après avoir indiqué que les modifications observées dans les organes végétaux parasités par des nématodes, des insectes, des bactéries, des champignons, etc..., sont toujours sensiblement les mêmes : développement de tissus secondaires, accroissement du noyau, augmentation de la taille et du nombre des nucléoles, KOSTHOFF [37] admet que ces modifications sont dues à la diffusion dans les cellules de substances étrangères (sécrétions des divers parasites), et il en déduit que « le nucléole représente le lieu d'accumulation des produits cataboliques du noyau ». Cette conclusion appelle, à notre avis, de sérieuses réserves, car, au cours des processus d'accroissement nucléolaire observés dans les tissus parasités, divers facteurs autres que la diffusion de substances étrangères dans la cellule peuvent intervenir :

1<sup>o</sup> D'abord, l'afflux de substances nutritives dans les tissus. KOSTHOFF souligne, en effet, que, dans les tissus voisins du parasite, l'accroissement de perméabilité constaté par divers auteurs, y détermine un afflux de substances nutritives, à la suite duquel on observe une formation abondante d'amidon dans des cellules qui normalement n'en contiennent pas. L'accroissement nucléolaire peut être dû, au moins en partie, à cet afflux de substances nutritives dans la cellule, nous avons souligné, en effet, (p. 18), qu'on peut observer un accroissement nucléolaire très marqué par suite de l'augmentation du taux des glucides dans la cellule.

2<sup>o</sup> Ensuite, l'influence du traumatisme, qui détermine elle aussi

(voir chapitre VI) un accroissement du noyau et du nucléole. Par suite de la présence du parasite, l'excitation traumatique est constamment renouvelée, et l'accroissement nucléolaire dû au traumatisme peut être dans ce cas particulièrement important.

3<sup>o</sup> Quant à la diffusion de substances étrangères dans la cellule, il est possible qu'elle détermine un accroissement du nucléole, mais son action isolée n'a pas été mise en évidence par KOSTHOFF. D'ailleurs, nous avons montré (voir p. 113) qu'en présence de sulfate de cuivre, de chlorure mercurique, ou de chlorure de cadmium, on observe une accélération des processus de décroissance nucléaire et nucléolaire par inanition, et un ralentissement des processus de régénération nucléaire sur glucose. La pénétration d'un de ces trois sels dans la cellule détermine donc une décroissance et non pas un accroissement du nucléole.

Ces considérations montrent que, les observations de KOSTHOFF ne permettent nullement de conclure comme le fait cet auteur que « l'accroissement de la taille et du nombre des nucléoles semble se produire dans les régions où des substances étrangères diffusent dans la cellule ». Les modifications morphologiques présentées par le nucléole au cours de divers processus pathologiques peuvent donner des indications intéressantes sur le rôle physiologique de cet organite, mais à condition de dissocier les différents facteurs qui interagissent dans chaque cas : afflux de substances nutritives, influence du traumatisme, sécrétions du parasite, etc..., et de déterminer approximativement la part qui revient à chacun d'eux dans l'accroissement nucléolaire observé. Si l'on tient compte, d'autre part, du comportement du nucléole au cours des processus normaux, il ne nous semble pas que l'on puisse confirmer que « le nucléole représente le lieu d'accumulation des produits cataboliques du noyau », comme le prétend KOSTHOFF. Divers auteurs ont remarqué, en effet, (voir p. 18) un parallélisme frappant entre les variations du taux des glucides et les variations de taille du nucléole, dans la cellule. Ces observations, à la suite desquelles A. MEYER a été amené à considérer le nucléole comme une substance trophique, nous paraissent difficilement conciliables avec l'hypothèse de KOSTHOFF.

---

## CHAPITRE VIII

### PHÉNOMÈNES DE TOXICITÉ PRÉSENTÉS PAR CERTAINS GLUCIDES. ACTION ANTITOXIQUE DU GLUCOSE

L'action toxique de certains glucides vis-à-vis des végétaux a été signalée par quelques auteurs :

KNUDSON, en 1917 [36], a remarqué que le galactose est toxique pour les plantules de *Pois* et de *Vesce* ; même à la concentration de 0,0125 %, les racines présentent encore des signes d'altération très nets. L'action toxique d'une solution de galactose M/20 est neutralisée par l'addition de glucose en solution M/10 ; le glucose joue dans ce cas un rôle antitoxique très net.

MAIGE, en 1922 [48 d], a observé que le mannose et le galactose exercent sur les hypocotyles de *Haricot* une action toxique qui se manifeste par une altération des extrémités radiculaires, altération qui gagne ensuite l'hypocotyle tout entier.

Nous avons repris cette étude chez le *Lupin*, nous indiquerons d'abord les signes d'altération caractéristiques que présentent les axes embryonnaires en présence de mannose ou de galactose, nous verrons ensuite que le glucose exerce une action antitoxique vis-à-vis du mannose et du galactose. D'autre part, sans vouloir affirmer que la faiblesse de l'amylogénèse en présence de mannose ou de galactose soit due à l'influence toxique de ces glucides, nous avons recherché dans quelle mesure l'addition de glucose aux solutions de mannose ou de galactose, modifie cette amylogénèse.

#### *1<sup>o</sup> Signes d'altération caractéristiques de la toxicité du mannose et du galactose.*

Sur des solutions de mannose à 2 % ou à 1 %, nous avons toujours observé un développement de taches brunes dans la région de l'axe embryonnaire en contact avec la solution ; les taches apparaissent

d'abord dans la partie radulaire, puis gagnent progressivement l'hypocotyle tout entier. A diverses reprises, sur trois lots de chacun 12 axes embryonnaires, aussi comparables que possible, placés :

le 1<sup>er</sup> sur mannose à 1 % ou à 2 %,

le 2<sup>e</sup> sur eau distillée,

le 3<sup>e</sup> sur glucose à 1 % ou à 2 %.

nous avons suivi comparativement le développement de ces taches brunes à des températures variant entre 25° et 13°. Nous avons observé que, sur mannose, ces taches brunes apparaissent sur tous les axes embryonnaires, tandis que sur eau ou sur glucose, elles n'apparaissent que si les axes embryonnaires ont été légèrement traumatisés (compression, éraflure) lorsqu'on les a extraits des graines ; elles présentent d'ailleurs dans ce cas une teinte nettement plus claire, et leur développement est beaucoup plus lent que sur mannose. Des coupes transversales pratiquées au niveau de ces taches brunes nous ont montré qu'elles correspondent à des méristèmes cicatriciels, dont nous avons d'ailleurs pu suivre l'évolution. Dans ces conditions, l'apparition de ces méristèmes cicatriciels, en présence de mannose, nous paraît être due à l'action toxique de ce glucide, qui exerce vraisemblablement, sur les cellules superficielles une action traumatique, ce qui déclencherait les processus de cicatrisation. Avec le galactose, nous avons observé des phénomènes analogues, mais moins marqués et moins rapides ; l'apparition des taches brunes y est encore nettement plus fréquente et leur développement nettement plus rapide que sur eau distillée ou glucose.

Nous avons constaté également qu'à la température de 13°, sur mannose ou sur galactose, le développement de ces taches brunes est encore beaucoup plus rapide que sur eau ou sur glucose.

### ***2° Action antitoxique du glucose vis-à-vis du mannose et du galactose.***

Nous avons recherché si le glucose pouvait jouer un rôle antitoxique vis-à-vis du mannose et du galactose en suivant l'apparition et le développement des taches brunes sur les axes embryonnaires,

sur des solutions de galactose ou de mannose auxquelles nous ajoutons des quantités progressivement croissantes de glucose.

Nous avons opéré sur 8 lots de chacun 10 axes embryonnaires aussi comparables que possible qui ont été placés :

Lo 1 <sup>er</sup>	sur une solution renfermant	4,5 %	de mannose ou de galactose et	0,5 %	de glucose.
2 <sup>e</sup>	»	4 %	»	»	1 %
3 <sup>e</sup>	»	3,5 %	»	»	1,5 %
4 <sup>e</sup>	»	3 %	»	»	2 %
5 <sup>e</sup>	»	2,5 %	»	»	2,5 %
6 <sup>e</sup>	»	2 %	»	»	3 %
7 <sup>e</sup>	»	1,5 %	»	»	3,5 %
8 <sup>e</sup>	»	1 %	»	»	4 %

Nous avons observé que pour le 1<sup>er</sup> et le 2<sup>e</sup> lot, le développement des taches brunes est sensiblement aussi fréquent et aussi rapide que sur mannose ou sur galactose à 5 %. Pour le 3<sup>e</sup> et le 4<sup>e</sup>, le 5<sup>e</sup> et parfois le 6<sup>e</sup> lot, ce développement est un peu moins fréquent et un peu moins rapide. Pour le 7<sup>e</sup>, le 8<sup>e</sup> et parfois le 6<sup>e</sup> lot, les taches brunes n'apparaissent plus que rarement et alors leur développement est beaucoup plus lent. Ces observations nous amènent à conclure :

*En ce qui concerne l'apparition et le développement de taches brunes sur les axes embryonnaires de Lupin en présence de mannose ou de galactose, l'action toxique de ces deux glucides, très marquée pour des solutions renfermant 5 à 4% de mannose ou de galactose et 0 à 1 % de glucose, un peu moins nette pour des solutions renfermant 3,5 à 2 % de mannose ou de galactose et 1,5 à 3 % de glucose, est complètement neutralisée pour des solutions renfermant 1,5 à 0,5 % de mannose ou de galactose et 3,5 à 4,5 % de glucose.*

### **3<sup>o</sup> Amylogénèse en présence de mannose ou de galactose additionnés de glucose.**

Nous avons suivi la marche de l'amylogénèse comparativement sur solution de glucose 5 %, et sur une série de solutions renfermant des proportions décroissantes de galactose ou de mannose, et additionnées de glucose en proportions croissantes.

Nos expériences ont été faites à la température de 20° afin que l'observation de la quantité d'amidon formée soit plus facile ; nous avons employé les mêmes signes que lors de l'étude de l'amylogénèse pour désigner les quantités d'amidon formées.



Les résultats obtenus dans de nombreuses séries d'expériences sont résumés dans les tableaux LXXXI et LXXXII.

TABLEAU LXXXI

AMYLOGÉNÈSE EN PRÉSENCE DE GLUCOSE ET GALACTOSE.

SOLUTION RENFERMANT		AMIDON FORMÉ					
		Après 14 à 20 heures			Après 30 à 40 heures		
Glucose %	Galac- tose %	Endo- derme	Zone corti- cale	Zone médul- laire	Endo- derme	Zone corti- cale	Zone médul- laire
0	5	—	—	—	—	—	—
0,5	4,5	—	—	—	+	—	—
1	4	+	—	—	++	++	—
1,5	3,5	++	+	—	+++	++	+
2	3	++	++	—	+++	+++	+
2,5	2,5	++	++	—	+++	+++	+
3	2	+++	++	+	++++	+++	++
4	1	+++	++	+	++++	+++	++
5	0	+++	++	+	++++	+++	++

TABLEAU LXXXII

AMYLOGÉNÈSE EN PRÉSENCE DE GLUCOSE ET MANNOSE.

SOLUTION RENFERMANT		AMIDON FORMÉ					
		après 14 à 20 heures			Après 30 à 40 heures		
Glucose %	Man- nose %	Endo- derme	Zone cor- ticale	Zone médul- laire	Endo- derme	Zone corti- cale	Zone médul- laire
0	5	—	—	—	—	—	—
0,5	4,5	—	—	—	+	—	—
1	4	+	—	—	+	—	—
1,5	3,5	+	—	—	++	++	—
2	3	++	+	—	+++	++	+
2,5	2,5	++	++	—	+++	++	+
3	2	++	++	—	+++	++	+
3,5	1,5	+++	++	+	++++	+++	++
4	1	+++	++	+	++++	+++	++
5	0	+++	++	+	++++	+++	++

L'examen de ces tableaux montre nettement que :

Aux doses de 4,5 % de galactose, de 4,5 et 4 % de mannose, l'amylogénèse, nulle au début, reste toujours très faible et limitée à quelques rares granulations dans l'endoderme.

Aux doses de 4 et 3,5 % de galactose, de 3,5 et 3% de mannose, l'amylogénèse, faible au début, progresse ensuite, mais la quantité d'amidon formé reste toujours beaucoup plus faible que sur glucose à 5 %.

Aux doses de 3 et 2,5 % de galactose, de 2,5 et 2 % de mannose, l'amylogénèse est sensible au début, bien que plus faible que sur glucose ; elle progresse ensuite mais reste généralement un peu plus faible que sur glucose.

A partir de 2 % de galactose, et de 1,5 % de mannose l'amylogénèse est toujours sensiblement de même ordre que sur glucose.

Afin de préciser le rôle du galactose et du mannose sur l'amylogénèse en présence de glucose, nous avons effectué d'autres séries d'expériences d'amylogénèse comparée :

1° sur glucose 1 % d'une part et sur glucose 1 % + mannose ou galactose 4 % d'autre part ;

2° sur glucose 1,5 % d'une part et sur glucose 1,5 % + mannose ou galactose 3,5 % d'autre part.

Nous avons observé qu'à ces concentrations, l'amylogénèse est toujours plus précoce et plus abondante sur glucose seul que sur glucose additionné de galactose ou de mannose.

Il semble donc que *le galactose et le mannose exercent une action retardatrice sur l'amylogénèse en présence de glucose ; cette action semble un peu plus marquée pour le mannose que pour le galactose. Cette action retardatrice, qui peut aller jusqu'à l'inhibition pour les solutions renfermant 4,5 à 5 % de galactose et 0,5 à 0 % de glucose ou 4 à 5 % de mannose et 1 à 0 % de glucose, diminue ensuite à mesure que la proportion de glucose augmente, et elle est complètement neutralisée pour des solutions renfermant 2 % de galactose et 3 % de glucose ou 1,5 % de mannose et 3,5 % de glucose.*

---

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

---

Arrivé au terme de cet exposé, il nous paraît nécessaire de rappeler les principaux résultats de nos recherches cytophysiologiques sur des cellules d'axes embryonnaires de Lupin :

1° Au cours du jeûne par inanition, on observe une décroissance du noyau et du nucléole. Cette décroissance est d'autant plus rapide que la température est plus élevée.

2° Après ce jeûne, les noyaux et les nucléoles peuvent être ensuite régénérés en présence de glucose. Ce phénomène de régénération nucléaire présente trois températures critiques : un maximum voisin de 41°, un optimum voisin de 28°, et un minimum voisin de 2°.

3° Au cours de ces processus de décroissance ou de régénération nucléaires, les variations de taille sont relativement beaucoup plus sensibles pour le nucléole que pour le noyau.

4° L'étude de la décroissance et de la régénération nucléaires dans diverses conditions physiologiques, confirme l'existence envisagée par A. MAIGE d'états d'équilibre cellulaire que l'on peut caractériser par la taille moyenne du noyau et du nucléole, ou par le taux des glucides solubles dans la cellule.

5° L'étude de l'amylyse et de l'amylogénèse nous a permis de confirmer :

d'une part, que le seuil de condensation amylogène, très bas pour les cellules stomatiques est nettement plus élevé pour les cellules de l'endoderme, encore plus élevé pour les cellules corticales, et très élevé pour les cellules médullaires ;

d'autre part, que l'amylyse et l'amylogénèse ne sont pas deux processus réversibles dus à l'action d'une même diatase, mais « deux phénomènes dus à des actions catalytiques entièrement distinctes ».

6° L'étude très étendue que nous avons faite des possibilités d'assimilation de différents glucides, du glycérol et de quelques

acides organiques, en prenant comme critérium de cette assimilation, soit les processus de régénération nucléaire, soit l'amylogénèse nous a conduit aux résultats suivants :

a) Le glucose, le saccharose, le maltose, le lévulose, le lactose, le galactose, le raffinose, le glycérol sont assimilables. Le xylose, l'arabinose, le mannose, le sont également, mais à un degré moindre. Les acides malique, succinique, citrique, tartrique sont eux aussi assimilables. Le sorbose, le fucose, le rhamnose, les acides oxalique, lactique, pyruvique ne semblent pas assimilables.

b) En ce qui concerne l'assimilation des acides organiques, pour une même espèce, la concentration optimum varie d'un acide à l'autre, pour un même acide, la concentration optimum varie d'une espèce à l'autre.

c) Les régénérations nucléaires en présence de glucose, de saccharose, de maltose, de lévulose, de lactose, de galactose, sont sensiblement de même ordre, cependant le glucose détermine une amylogénèse nettement plus abondante que le saccharose, le maltose, le lévulose. Avec le lactose et le galactose l'amylogénèse est très faible et limitée aux cellules stomatiques.

7° A la suite du traumatisme par sectionnement des axes embryonnaires de Lupin, on observe un accroissement très marqué du noyau et du nucléole limité à quelques assises de cellules voisines de la section. La taille maximum susceptible d'être atteinte par les noyaux et les nucléoles au cours de cet accroissement est sensiblement constante et paraît caractériser un état physiologique précédant la division cellulaire.

Cet accroissement, qui précède le développement d'une assise génératrice cicatricielle, nous paraît correspondre à une dédifférenciation des cellules précédant leur transformation en éléments méristématiques cicatriciels. Ce phénomène est vraisemblablement dû à l'action de la traumatine, hormone post-traumatique, qui déclenche les processus de cicatrisation. Nous avons pu mettre en évidence au cours de cet accroissement une augmentation de la capacité d'imbibition des colloïdes nucléaires, indice de modifications de l'état d'équilibre des colloïdes nucléaires, précédant la mitose ; ces modifications nous paraissent dues à l'action de la traumatine. Ceci nous amène à penser que les hormones de leptome et les hormones de méristème, dont l'existence a été envisagée

par divers auteurs, agiraient par modification du pouvoir d'imbibition des colloïdes nucléaires.

Si la traumatine, facteur hormonal, semble avoir une influence prépondérante sur l'accroissement nucléaire, ce dernier est également soumis à l'influence d'un facteur de nutrition, susceptible de paralyser le phénomène, mais seulement lorsque le taux des réserves glucidiques dans la cellule est devenu insuffisant par suite d'un jeûne prolongé.

8° Le sulfate de cuivre, le chlorure mercurique, le chlorure de cadmium accélèrent la décroissance nucléaire par inanition ; ils ralentissent les processus de régénération nucléaire et ceux d'amylogénèse en présence de glucose. Cette action toxique sur ces trois processus n'est sensible qu'à partir d'une certaine concentration limite voisine de M/500 pour le sulfate de cuivre, de M/5.000 pour le chlorure mercurique, et de M/2.000 pour le chlorure de cadmium.

9° Le mannose et le galactose exercent une action inhibitrice sur l'amylogénèse en présence de glucose. Cette inhibition est totale pour les solutions renfermant 4,5 à 5 % de galactose et 0,5 à 0 % de glucose, ou 4 à 5 % de mannose et 1 à 0 % de glucose ; elle décroît ensuite à mesure que la proportion de glucose augmente, pour devenir nulle à partir des solutions renfermant 2 % de galactose et 3 % de glucose ou 1,5 % de mannose et 3,5 de glucose.

10° L'action toxique du mannose et du galactose détermine l'apparition et le développement de taches brunes qui correspondent à des méristèmes cicatriciels. Le glucose neutralise complètement cette action toxique pour des solutions renfermant 1,5 à 0,5 % de mannose ou de galactose et 3,5 à 4,5 % de glucose.

---



## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

1. ACTON, The assimilation of carbon by green plants from certain organic compounds, *Proc. Roy. Soc. London*, **47**, 1889.
2. BAILEY (J. W.), a) The cambium and its derivative tissues, *Amer. Journ. Bot.*, **7**, 1920 ;  
b) The significance of the cambium in the study of certain physiological problems, *Journ. Gen. Physiol.*, **2**, 1920.
3. BEAUVERIE (J. ), Étude sur le polymorphisme des Champignons, *Thèse Sciences, Lyon*, 1900.
4. BENEDICT (H. M.), Senile changes in leaves of *Vitis vinifera* and certain other plants, *Cornell Univ. Agr. Exp. St.*, **7**, 1915.
5. BOEHM, Ueber Stärkebildung aus Zucker, *Bot. Zeit.*, **41**, 1883.
6. BOUCHARDAT (A.), De l'action qu'exercent sur les plantes les substances organiques et inorganiques toxiques pour les animaux, *C. R. Ac. Sc.*, **17**, 1843.
7. BOUILLENNE (Ray.) et WENT (F. W.), Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures, *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, **43**, 1933.
8. BOVERI, Ueber die Abhängigkeit der Kerngrösse und Zellenzahl der Seeigellarven, von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, *Zellenstudien*, Heft, **5**, 1905.
9. BRENNER (W.), Ueber die Wirkung von Neutralsalzen auf die Säureresistenz, Permeabilität und Lebensdauer der Protoplasten, *Ber. d. D. bot. Ges.*, **38**, 1920.
10. BRIEGER (F.), Untersuchungen über den Wundreiz, *Ber. d. D. bot. Ges.*, **42**, 1924.
11. CASTORO, Beiträge zur Kenntnis der Hemicellulosen, *Zeitschr. physiol. Chem.*, **49**, 1906.
12. CLARK (J. F.), On the toxic properties of some copper compounds with special reference to the Bordeaux mixture, *Bot. Gaz.*, **33**, 1902.
13. CONKLIN (E. G.), a) Body size and cell size, *Journ. of Morphol.*, **23**, 1912 ;  
b) Cell size and nuclear size, *Journ. of exp. Zool.*, **12**, 1912.
14. COUPIN, a) Sur la toxicité des sels de cuivre à l'égard des végétaux supérieurs, *C. R. Ac. Sc.*, **127**, 1898 ;  
b) Sur la sensibilité des végétaux supérieurs à des doses très faibles de substances toxiques, *C. R. Ac. Sc.*, **132**, 1901.

15. CURTIS (O. F.), Studies on solute translocation in plants. Experiments indicating that translocation is dependent on the activity of living cells, *Amer. Journ. Bot.*, **16**, 1929.
16. DAUD and TADROS, The mechanism of the interconversion of the hexose sugars in living organisms, *Biochem. Journ.*, **29**, 1935.
17. DELLA-VALLE (P.), a) L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi, *Arch. Zool. ital.*, **4**, 1909 ;  
b) La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico, *Arch. Zool. ital.*, **6**, 1911.
18. DELOFFRE (G.), a) Variations des dimensions du noyau et du nucléole, chez le Lupin et chez le Haricot, dans diverses conditions physiologiques, *C. R. Soc. Biol.*, **117**, 1934 ;  
- b) Influence du sulfate de cuivre sur la régénération, en présence de glucose, de noyaux préalablement réduits par le jeune, chez le Lupin, *C. R. Soc. Biol.*, **118**, 1935 ;  
c) Influence du glycérol et du mannose sur le métabolisme du noyau, chez le Lupin, *C. R. Soc. Biol.*, **121**, 1936.  
d) Influence de quelques sels toxiques sur la régénération du noyau, chez le Lupin, *C. R. Soc. Biol.*, **124**, 1937 ;  
e) Influence de quelques sels toxiques sur la décroissance du noyau par inanition, chez le Lupin, *C. R. Soc. Biol.*, **124**, 1937 ;  
f) Influence du xylose et de l'arabinose sur le métabolisme nucléaire et sur l'amyllogénèse, chez le Lupin, *C. R. Soc. Biol.*, **127**, 1938 ;  
g) Influence de quelques acides organiques sur le métabolisme nucléaire et sur l'amyllogénèse, chez le Lupin, *C. R. Ac. Sc.*, **206**, 1938 ;  
h) Phénomènes traumatiques d'accroissement nucléaire chez le Lupin, *C. R. Ac. Sc.*, **208**, 1939.
19. ENGLISH (J.) and BONNER (J.), The wound hormones of plants. I Traumatin, the active principle of the bean test, *Journ. of Biol. Chem.*, **121**, 1937.
20. ENRIQUES (P.), Wachstum und seine analytische Darstellung, *Biol. Centralbl.*, **19**, 1914.
21. FISCHER (H.), Grössenänderungen von Kern und Nukleolus im Blattgewebe, *Planta*, **22**, 1934.
22. FORTAK (G.), Die Cytologie der Keimung einer Zingiberacee und einer Piperacee, *Bot. Arch.*, **33**, 1931.
23. GAUTHERET (R. J.), Recherches sur la culture des tissus végétaux. Essais de culture de quelques tissus méristématiques, *Rev. Cytol. et Cytophys. végét.*, Mém. **1**, 1935.
24. GERASSIMOV (J. J.), Die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse, *Zeitschr. f. allg. Physiol.*, **1**, 1902.
25. GERBER, Recherches sur la maturation des fruits charnus, *Ann. Sc. nat.*, 8<sup>e</sup> sér., Bot., **4**, 1897.
26. GODLEWSKI (E.), Plasma und Kernsubstanz in der Normalen und der aussere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden, *Arch. f. Entw. Mech.*, **26**, 1908.



27. HABERLANDT (G.), a) Zur Physiologie der Zellteilung, 6 Mitteilung : über Auslösung von Zellteilung durch Wundhormone, *Sitzungsb. Kgl. Pr. Akad. Wiss.*, **8**, 1921 ;  
b) Ueber Zellteilung Hormone und ihre Beziehung zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenese, und Adventivembryonie, *Biol. Centralbl.*, **42**, 1922.
28. HAECKER (V.), a) Die Vorstadien der Eireifung, *Arch. f. mikr. Anat.*, **46**, 1895 ;  
b) Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Die Keim-Mutterzellen, *Biol. Centralbl.*, **17**, 1897.
29. HEALD (F. D.), On the toxic effect of dilute solutions of acids and salts upon plants, *Bot. Gaz.*, **22**, 1896.
30. HEITZ (E.), Das Verhalten von Kern und Chloroplasten bei der Regeneration, *Zeitschr. f. Zellf. u. Mikr. Anat.*, **2**, 1925.
31. HERTWIG (R.), Ueber Korrelation von Zell und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle, *Biol. Centralbl.*, **23**, 1903.
32. HUELIN (F. E.), Preliminary study upon the nucleocytoplasmic ratio in plant tissues, *Austr. Journ. Exp. Biol. a. Med. Sci.*, **6**, 1929.
33. JOST (L.), Wuchstoff und Zellteilung, *Ber. d. d. bot. Ges.*, **43**, 1935.
34. KAHLENBERG and TRUE, On the toxic action of dissolved salts and their electrolytic dissociation, *Bot. Gaz.*, **22**, 1896.
35. KIEHN, Die Nukleolen von *Galtonia candicans*, *Diss. Marburg*, 1917.
36. KNUDSON, a) Influence of certain carbohydrates on green plants, *Cornell Univers. Agricult. exp. Stat., Ithaca, Mém.* **9**, 1916 ;  
b) The toxicity of galactose and mannose for green plants, and the antagonistic of other sugars toward these, *Amer. Journ. Bot.*, **4**, 1917.
37. KOSTOFF (D.), Tumours and other malformations on certain *Nicotiana* hybrids, *Centralbl. f. Bakt., II. Abt.*, **81**, 1930.
38. KOSTOFF (D.) and KENDALL (J.), a) Studies on the structure and development of certain cynipid galls, *Biol. Bull. Woods Hole*, **56**, 1929 ;  
b) Cytology of nematode galls on *Nicotiana* roots, *Centralbl. f. Bakt., II. Abt.*, **81**, 1930.
39. LAIBACH (F.), a) Versuche mit Wuchstoffpaste, *Ber. d. d. Bot. Ges.*, **51**, 1933 ;  
b) Ueber die Auslösung von Kallus und Wurzelbildung durch  $\beta$  Indolylessigsäure, *Ber. d. d. Bot. Ges.*, **53**, 1935.
40. LAIBACH (F.), und FISCHNICH, Künstliche Wurzelneubildung mittels Wuchstoffpaste, *Ber. d. d. Bot. Ges.*, **53**, 1935.
41. LAMBERT, The comparative resistance of bacteria and human tissue cells to certain common antiseptics, *Journ. exp. Med.*, **24**, 1916.
42. LAMPRECHT (W.), a) Ueber die Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen, *Beitr. z. allg. Bot.*, **1**, 1918 ;

- b) Ueber die züchtung pflanzlicher Gewebe, *Arch. f. exp. Zellf.*, **1**, 1925.
43. LAURENT (E.), Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes aux dépens de solutions organiques, *Soc. roy. bot. Belg.*, **26**, 1887.
44. LAURENT (J.), Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques, *Rev. gén. Bot.*, **16**, 1904.
45. LE BRETON (E.) et SCHAEFFER (G.), Variations biochimiques du rapport nucléo-plasmatique au cours du développement embryonnaire, *Trav. Inst. physiol. Fac. méd. Strasbourg*, 1922.
46. LEVI (G.), a) Studi sulla grandezza della cellule, *Ricerche di Biologia*, vol. *jubil. prof. Alessandro Lustig*, 1914 ;  
b) I fattori che determinano il volume degli elementi nervosi, *Revista di Patologia nervosa e mentale*, **21**, 1916 ;  
c) Il fondamento morfologico dell' accrescimento organico, *Archivio di Scienze biologiche*, **1**, 1919.
47. LUBIMENKO et MAIGE, Recherches cytologiques sur le développement des cellules mères du pollen chez les Nymphéacées, *Rev. gén. Bot.*, **19**, 1907.
48. MAIGE (A.), a) Influence de la température sur la formation de l'amidon dans les cellules végétales, *C. R. Soc. Biol.*, **85**, 1921 ;  
b) Influence de la température sur la formation de l'amidon dans les cellules végétales, *C. R. Soc. Biol.*, **86**, 1922 ;  
c) Influence de la concentration des solutions organiques sur la formation de l'amidon dans les cellules végétales, *C. R. Soc. Biol.*, **87**, 1922 ;  
d) Influence de la nature des substances organiques sur la formation de l'amidon dans les cellules végétales, *C. R. Soc. Biol.*, **87**, 1922 ;  
e) Influence de la nutrition organique sur le noyau des cellules végétales, *C. R. Soc. Biol.*, **87**, 1922 ;  
f) Influence de la température sur la décroissance par inanition du noyau, chez le Haricot, *C. R. Soc. Biol.*, **88**, 1923 ;  
g) Croissance du noyau aux diverses températures, en présence de sucre, chez le Haricot, *C. R. Soc. Biol.*, **88**, 1923 ;  
h) Variations du noyau pendant la digestion de l'amidon, à diverses températures, chez le Haricot, *C. R. Soc. Biol.*, **88**, 1923 ;  
i) Variations du noyau pendant la digestion de l'amidon, à diverses températures, dans les cellules de la Pomme de terre, *C. R. Soc. Biol.*, **89**, 1923 ;  
j) États d'équilibre du noyau pendant la digestion de l'amidon dans les cellules de la Pomme de terre, *C. R. Soc. Biol.*, **89**, 1923 ;  
k) Remarques au sujet de la formation et de la digestion de l'amidon dans les cellules végétales, *C. R. Ac. Sc.*, **177**, 1923 ;  
l) Métabolisme des sucres dans la cellule et amylogénèse, *C. R. Ac. Sc.*, **177**, 1923 ;  
m) Alimentation hydrocarbonée de la cellule et variations nucléaires et plastidales, *La Cellule*, **35**, vol. *jubil. V. Grégoire*, 1924 ;

- n) Variations du seuil de condensation amylogène dans diverses cellules de la plante, *C. R. Ac. Sc.*, **182**, 1926 ;
- o) Remarques sur le métabolisme du noyau et des plastes dans les cellules, *C. R. Ac. Sc.*, **193**, 1934.
49. MAYER (Adolf), Kleine Beiträge zur Frage der Sauerstoffausscheidung in den crassulaceenblättern, *Landw. Versuchs. Stationen*, **30**, 1884.
50. MAZÉ et PERRIER, Recherches sur l'assimilation de quelques substances ternaires par les végétaux à chlorophylle, *Ann. Inst. Pasteur*, **18**, 1904.
51. MEYER (Arthur), a) Ueber die Assimilation produkte der Laubblätter angiospermer Pflanzen, *Bot. Zeit.*, 1885 ;  
b) Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit und Glycerin, *Bot. Zeit.*, 1886 ;  
c) Die biologische Bedeutung der Nukleolen, *Ber. d. d. Bot. Ges.*, **36**, 1917 ;  
d) Die biologische Bedeutung der Nukleolen, *Zool. Anzeig.*, **49**, 1918.
52. MIEHE (H.), Ueber Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes, *Flora*, **88**, 1901.
53. MOLLIARD (M.), Action morphogénétique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs, *Rev. gén. Bot.*, **19**, 1907.
54. NADSON (G.), Die Stärkebildung aus organischen Substanzen in den chlorophyllführenden Zellen der Pflanzen, *St.-Peterburger Naturforscher-Vereins*, 1889. — Résumé dans *Bot. Centralbl.*, 1890.
55. NAEGELI, Oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen, *Denksch. d. Schw. Naturf. Ges.*, 1893.
56. NÉMEC (H.), a) Studien über die Regeneration, Berlin, 1905 ;  
b) Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, Berlin, 1910.
57. NESTLER (A.), Ueber die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas, *Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math. Naturwiss. Kl.*, I, **107**, 1898.
58. NICOLAS (E. et G.), L'influence de l'aldéhyde formique sur les végétaux supérieurs et la synthèse chlorophyllienne, *C. R. Soc. Biol.*, **87**, 1922.
59. POLONOWSKI et MORVILLEZ, Sur la formation de l'amidon dans les plantes aux dépens de l'arabinose, *C. R. Soc. Biol.*, **92**, 1925.
60. PRIANICHNIKOW (M.), Sur le rôle de l'asparagine dans les transformations des matières azotées chez les plantes, *Rev. gén. Bot.*, **36**, 1924.
61. PRINGSHEIM (E.-E.), Die Auslösung von Zellteilungen bei Pflanzen durch Wundreizstoffe, *Naturw.*, **9**, 1921.
62. PROMSY (G.), Du rôle des acides dans la germination, *Thèse Sciences Paris*, 1912.

63. PROWAZEK, a) Beiträge zur Protoplasma Physiologie, *Biol. Centralbl.*, **21**, 1901 ;  
b) Zur Regeneration der Algen, *Biol. Centralbl.*, **27**, 1907.
64. RAABE und SENGBUSCH, Züchterisch wichtige Beobachtungen an einigen Lupinenarten, *Der Züchter*, **7**, 1935.
65. RAULIN (L.), Études chimiques sur la végétation, *Ann. Sc. nat., Bot.* **11**, 1869.
66. RAVIN (P.), Nutrition carbonée des plantes à l'aide des acides organiques libres et combinés, *Ann. Sc. nat., Bot.*, **18**, 1913.
67. REICHE (H.), Ueber Auslösung von Zellteilungen durch Injektion von Gewebesäften und Zelltrümmer, *Zeitschr. f. Bot.*, **16**, 1924.
68. RIKER (A.-J.), Cytological studies on crown gall tissues, *Amer. Journ. Bot.*, **14**, 1927.
69. ROSEN (F.), Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogonen Geweben, *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz.*, **6**, 1896.
70. RUFZ DE LAVISON (J.), Recherches sur la pénétration des sels dans le protoplasme et sur la nature de leur action toxique, *Ann. Sc. nat., Bot.*, **14**, 1911.
71. RUHLAND, Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel von *Beta vulgaris*, *Jahr. f. wiss. Bot.*, **50**, 1911.
72. SABLINÉ, Influence des agents extérieurs sur la division des noyaux dans les racines de *Vicia Faba*, *Rev. gén. Bot.*, **15**, 1903.
73. SACHS (J.), a) Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur, *Jahr. f. wiss. Bot.*, **2**, 1860 ;  
b) *Traité de Botanique*, trad. française par VAN TIEGHEM, 1874.
74. SAUVAGEAU (C.), Variabilité de l'action du sulfate de cuivre sur *l'Isaria farinosa*, *Bull. Herb. Boissier*, **2**, 1894.
75. SCHILLING (E.), Ein Beitrag zur Physiologie der Verholzung und des Wundreizes, *Jahr. f. wiss. Bot.*, **62**, 1923.
76. SCHULZE (E.), Ueber die Zellwandbestandtheile der Kötyledon von *Lupinus luteus* und *Lupinus angustifolius* und über ihr Verhalten während des Keimungsvorganges, *Ber. d. d. Bot. Ges.*, 1896.
77. SNOW (R.), a) The nature of cambial stimulus, *New Phytol.*, **31**, 1933 ;  
b) Substances causing cambial growth, *Proc. Int. Bot. Congress Amsterdam*, **2**, 1935 ;  
c) Activation of cambial growth by pure hormones. *New Phytol.*, **34**, 1935.
78. SODING (H.), a) Hormone und Pflanzenwachstum, *Beih. Bot. Centralbl.*, **49**, 1932 ;  
b) Wirkt der Wuchstoff artspezifisch ? *Jahr. wiss. Bot.*, **82**, 1936.
79. TANAKA (Isuke), Studien über die Ernährung der höheren Pflanzen mit den organischen Verbindungen, *Japan. Journ. Bot.*, **5**, 1931.

80. TANGL (E.), Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasma im Pflanzengewebe, *Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math. Naturwiss. Kl.*, I, **90**, 1884.
  81. THIMANN (K.-V.), a) Studies on the growth hormone of plants. The distribution of the growth substance in plant tissues, *Journ. gén. Physiol.*, **18**, 1934 ;  
b) Growth-substances in plants, *Ann. Rev. Biochem.*, **4**, 1935.
  82. THIMANN (K.-V.) and WENT (F. W.), On the chemical nature of the rootforming hormone, *Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam*, **37**, 1934.
  83. VERNE et SANNIÉ, a) Recherches sur l'action des sels métalliques sur les cultures de tissu in vitro, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **15**, 1933 ;  
b) Recherches sur l'action des chlorures métalliques sur les cultures de tissu in vitro, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **17**, 1935.
  84. WEBER (Fr.), a) Der Zellkern der Schliesszellen, *Planta*, **1**, 1936 ;  
b) Theorie der Meristembildung, *Naturwiss.*, **12**, 1924.
  85. WEHNELT (B.), Untersuchungen über das Wundhormonen der Pflanzen, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **66**, 1927.
  86. WENT (F.-W.), On the pea test method for auxin, the plant growth hormone, *Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam.*, **37**, 1934.
  87. WILSON (J.-L.), Tolerance and acquired tolerance of the mesenchyme cells in tissue cultures for copper sulphate and sodium arsenite, *John Hopkins Hosp. Bull.*, **33**, 1922.
  88. WINKLER (H.), a) Untersuchungen über die Stärkebildung in der verschiedenartigen Chromatophoren, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **32**, 1898 ;  
b) Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen, *Zeitschr. Bot.*, **8**, 1916.
  89. ZACHARIAS (F.), Ueber den Nukleolus, *Bot. Zeit.*, **43**, 1885.
-



# TABLE DES MATIÈRES

---

INTRODUCTION . . . . .	5
------------------------	---

---

## CHAPITRE PREMIER

### TECHNIQUE

1 <sup>o</sup> CHOIX DU MATÉRIEL. . . . .	7
2 <sup>o</sup> MODE OPÉRATOIRE . . . . .	8
3 <sup>o</sup> PRÉCISION DES MESURES . . . . .	11

---

## CHAPITRE II

### DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE PAR INANITION ; RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE EN PRÉSENCE DE GLUCOSE

1 <sup>o</sup> HISTORIQUE . . . . .	12
2 <sup>o</sup> DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE PAR INANITION. . . . .	15
3 <sup>o</sup> RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE EN PRÉSENCE DE GLUCOSE. . . . .	17

---

## CHAPITRE III

### INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA CONCENTRATION DE LA SOLUTION NUTRITIVE SUR LE MÉTABOLISME NUCLÉAIRE

1 <sup>o</sup> INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LES PHÉNOMÈNES DE DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE PAR INANITION. . . . .	20
2 <sup>o</sup> INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LES PHÉNOMÈNES DE RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE EN PRÉSENCE DE GLUCOSE. . . . .	22

3° INFLUENCE DE LA CONCENTRATION DE LA SOLUTION NUTRITIVE SUR LES PHÉNOMÈNES DE RÉGÉNÉRATION ET DE DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE . . . . .	26
---	----

---

## CHAPITRE IV

### INFLUENCE DE LA NATURE DE LA SUBSTANCE ORGANIQUE SUR LES VARIATIONS NUCLÉAIRES

1° RÉGÉNÉRATIONS NUCLÉAIRES COMPARÉES AVEC LE GLUCOSE, LE SACCHAROSE, LE MALTOSE, LE LÉVULOSE, LE LACTOSE, LE GALA- TOSE . . . . .	31
1) Expériences avec le glucose et le saccharose . . . . .	32
2) Expériences avec le glucose et le maltose . . . . .	33
3) Expériences avec le glucose et le lévulose . . . . .	33
4) Expériences avec le glucose et le lactose . . . . .	34
5) Expériences avec le glucose et le galactose . . . . .	34
6) Conclusions . . . . .	35
2° RECHERCHES AVEC LE MANNOSE ET LE GLYCÉROL . . . . .	35
1) Expériences avec le mannose . . . . .	35
2) Expériences avec le glycérol . . . . .	37
3° RECHERCHES AVEC LE XYLOSE, L'ARABINOSE, LE RHAMNOSE, LE FUCOSE, LE SORBOSE, LE RAFFINOSE . . . . .	38
1) Expériences avec le xylose . . . . .	39
2) Expériences avec l'arabinose . . . . .	39
3) Expériences avec le rhamnose . . . . .	40
4) Expériences avec le fucose . . . . .	40
5) Expériences avec le sorbose . . . . .	40
6) Expériences avec le raffinose . . . . .	41
4° RECHERCHES AVEC LES ACIDES MALIQUE, SUCCINIQUE, CITRIQUE, TARTRIQUE, OXALIQUE, LACTIQUE, PYRUVIQUE . . . . .	41
1) Expériences avec l'acide malique . . . . .	42
2) Expériences avec l'acide succinique . . . . .	43
3) Expériences entre l'acide citrique . . . . .	44
4) Expériences avec l'acide tartrique . . . . .	45
5) Expériences avec l'acide oxalique . . . . .	46
6) Expériences avec l'acide lactique . . . . .	46
7) Expériences avec l'acide pyruvique . . . . .	46
8) Conclusions . . . . .	46
5° CONCLUSIONS . . . . .	47



CHAPITRE V  
INFLUENCE DE DIVERS GLUCIDES  
DU GLYCÉROL ET DE QUELQUES ACIDES ORGANIQUES  
SUR L'AMYLOGÉNÈSE CHEZ LE LUPIN

PREMIÈRE PARTIE

*Influence des glucides et du glycérol.*

A. HISTORIQUE . . . . .	48
B. TECHNIQUE . . . . .	51
C. ÉTUDE DES PROCESSUS D'AMYLOLYSE . . . . .	53
1 <sup>o</sup> AMYLOLYSE A 25 <sup>o</sup> . . . . .	53
2 <sup>o</sup> INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE . . . . .	54
D. AMYLOGÉNÈSE . . . . .	54
1 <sup>o</sup> AMYLOGÉNÈSE A 25 <sup>o</sup> . . . . .	55
2 <sup>o</sup> INFLUENCE DE LA CONCENTRATION DE LA SOLUTION . . . . .	55
3 <sup>o</sup> AMYLOGÉNÈSE ANORMALE AVEC DES CELLULES AYANT SUBI UN JEUNE PROLONGÉ . . . . .	56
4 <sup>o</sup> INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE . . . . .	56
E. INFLUENCE DE LA NATURE DE LA SUBSTANCE ORGANIQUE SUR L'AMYLOGÉNÈSE . . . . .	61
1 <sup>o</sup> EXPÉRIENCES AVEC LE GLUCOSE, LE SACCHAROSE, LE MAL- TOSE, LE LÉVULOSE, LE LACTOSE . . . . .	61
1) Amylogénèse comparée avec le glucose et le saccharose à 5 % . . . . .	62
2) Amylogénèse comparée avec le glucose et le maltose à 5 % . . . . .	62
3) Amylogénèse comparée avec le glucose et le lévulose à 5 % . . . . .	62
4) Amylogénèse comparée avec le glucose et le lactose à 5 % . . . . .	62
5) Amylogénèse comparée avec le saccharose et le mal- tose à 5 % . . . . .	62
6) Amylogénèse comparée avec le saccharose et le lévu- lose à 5 % . . . . .	62
7) Amylogénèse comparée avec le maltose et le lévulose à 5 % . . . . .	62
2 <sup>o</sup> EXPÉRIENCES AVEC LE GALACTOSE, LE MANNOSE, LE GLY- CÉROL . . . . .	63
3 <sup>o</sup> EXPÉRIENCES AVEC L'ARABINOSE ET LE XYLOSE . . . . .	63

4° EXPÉRIENCES AVEC LE RHAMNOSE, LE FUCOSE, LE SORBOSE	63
5° EXPÉRIENCES AVEC LE RAFFINOSE . . . . .	63
6° DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS . . . . .	64

*DEUXIÈME PARTIE*

*Influence de quelques acides organiques.*

1° EXPÉRIENCES AVEC L'ACIDE MALIQUE . . . . .	68
2° EXPÉRIENCES AVEC L'ACIDE SUCCINIQUE . . . . .	69
3° EXPÉRIENCES AVEC L'ACIDE CITRIQUE . . . . .	69
4° EXPÉRIENCES AVEC LES ACIDES TARTRIQUE, OXALIQUE, LACTIQUE, PYRUVIQUE. . . . .	70
5° DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS. . . . .	70

---

CHAPITRE VI

**PHÉNOMÈNES TRAUMATIQUES D'ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE**

1° HISTORIQUE . . . . .	72
2° TECHNIQUE . . . . .	73
3° ÉTUDE DU PHÉNOMÈNE . . . . .	75
4° LE PHÉNOMÈNE CORRESPOND A UNE DÉDIFFÉRENCIATION CELLULAIRE . . . . .	87
5° MÉCANISME DU PHÉNOMÈNE . . . . .	88
A. Le phénomène est vraisemblablement dû à l'action d'une hormone . . . . .	88
B. Influence de la nutrition de la cellule sur le phénomène	90

---

CHAPITRE VII

**INFLUENCE DE QUELQUES SELS TOXIQUES  
SUR LE MÉTABOLISME CELLULAIRE**

1° HISTORIQUE . . . . .	95
2° INFLUENCE DU SULFATE DE CUIVRE, DU CHLORURE MERCURIQUE, DU CHLORURE DE CADMIUM SUR LES PROCESSUS DE DÉCROISSANCE NUCLÉAIRE PAR INANITION . . . . .	99
3° INFLUENCE DU CHLORURE MERCURIQUE SUR LES PROCESSUS D'ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE CONSÉCUTIFS A UN TRAUMATISME. . . . .	104

4 <sup>o</sup> INFLUENCE DU SULFATE DE CUIVRE, DU CHLORURE MERCURIQUE ET DU CHLORURE DE CADMIUM SUR LA RÉGÉNÉRATION NUCLÉAIRE . . . . .	105
1) Expériences avec le sulfate de cuivre . . . . .	106
2) Expériences avec le chlorure mercurique . . . . .	107
3) Expériences avec le chlorure de cadmium . . . . .	108
5 <sup>o</sup> INFLUENCE DU CHLORURE MERCURIQUE SUR LES PROCESSUS D'ACCROISSEMENT NUCLÉAIRE APRÈS TRAUMATISME, EN PRÉ- SENCE DE GLUCOSE . . . . .	110
6 <sup>o</sup> CONCLUSIONS . . . . .	113
7 <sup>o</sup> CONSIDÉRATIONS SUR LE RÔLE DU NUCLÉOLE . . . . .	114

---

## CHAPITRE VIII

### PHÉNOMÈNES DE TOXICITÉ PRÉSENTÉS PAR CERTAINS GLUCIDES

#### ACTION ANTITOXIQUE DU GLUCOSE

1 <sup>o</sup> SIGNES D'ALTÉRATION CARACTÉRISTIQUES DE LA TOXICITÉ DU MANNOSE ET DU GALACTOSE . . . . .	116
2 <sup>o</sup> ACTION ANTITOXIQUE DU GLUCOSE VIS-A-VIS DU MANNOSE OU DU GALACTOSE . . . . .	117
3 <sup>o</sup> AMYLOGÉNÈSE EN PRÉSENCE DE MANNOSE OU DE GALACTOSE ADDITIONNÉS DE GLUCOSE . . . . .	118
CONCLUSIONS GÉNÉRALES . . . . .	121





## SECONDE THÈSE

---

### PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

---

- 1° *Les dépôts wealdiens du Hainaut.*
- 2° *Localisation et induction embryologiques.*
- 3° *Les alcaloïdes du lupin.*

*Vu et approuvé*

Lille, le 11 février 1938,

LE DOYEN

A. MAIGÉ.

*Vu et permis d'imprimer,*

Lille, le 15 février 1938,

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE

DE LILLE

G. HARDY.

---



---

Imprimé par A. TARRIN-LEFORT, à Lille (France). — 93-7-39.

---