

Sur les cytochromes des chloroplastes : variations de leur teneur en rapport avec l'âge foliaire et le contenu en chlorophylle

Cyrille SIRONVAL et Esther ENGLERT-DUJARDIN
*Laboratoire de Physiologie végétale, Centre de Recherches de Gorsem,
Gorsem-Saint-Trond, Belgium*

(Manuscrit reçu le 2 juillet 1963)

RÉSUMÉ

Le contenu en cytochromes totaux s'abaisse dans les chloroplastes au fur et à mesure de leur vieillissement. On en trouve environ 3 fois moins dans les chloroplastes des feuilles âgées ou vieillissantes que dans les chloroplastes des feuilles jeunes à demi-étalées. Dans les feuilles âgées, on peut démontrer un rapport constant entre le contenu en cytochromes chloroplastiques totaux et le contenu en chlorophylle totale. Dans ces feuilles, il y a entre 200 à 300 molécules de chlorophylle pour 1 molécule de cytochrome f ou b_6 ; le rapport b_6/f est voisin de l'unité ; la quantité calculée de cytochrome b_3 est de loin plus faible que celle des deux cytochromes majeurs des chloroplastes ($f + b_6$) pris ensemble. Les auteurs discutent une hypothèse sur la constitution de l'unité photosynthétique intralamellaire.

SUMMARY

The content in total cytochromes decreases in the chloroplasts during their ageing. There is three times less cytochromes in the chloroplasts of old leaves than in the chloroplasts of half-expanded leaves. In the old leaves, the ratio between the content in total cytochromes and the content in total chlorophyll is nearly constant. In these leaves, there are about 200 to 300 molecules of chlorophyll per 1 molecule of cytochrome f or b_6 ; the ratio b_6/f is near unity ; the calculated quantity of cytochrome b_3 is much more lower than the quantity of the two major chloroplast cytochromes ($f + b_6$). The authors discuss a possible hypothesis on the composition of the intralamellar photosynthetic unit.

INTRODUCTION

Les recherches de HILL et SCARISBRICK (1951) DAVENPORT et HILL (1952) et HILL (1954) ont prouvé l'existence dans les chloroplastes de deux cytochromes qui ont été appelés f et b_6 . LUNDEGÅRDH (1962) y trouve en outre du cytochrome b_3 . Les mesures de DAVENPORT et HILL (1952) et LUNDEGÅRDH (1962) indiquent, chez diverses espèces, un rapport (chlorophylle totale/ f) égal à environ 400 molécules de chlorophylles pour une de f . Selon HILL et BONNER (1961) le rapport moléculaire b_6/f vaut environ 1,3. A notre connaissance aucune mesure de la littérature ne con-

cerne l'évolution du contenu des chloroplastes en cytochromes en fonction du vieillissement foliaire. Nous avons considéré spécialement ce point dans la présente étude. En même temps, nous présentons des données sur le rapport moléculaire (chlorophylle totale/*f*) ainsi que sur le rapport *b*₆/*f* dans les feuilles complètement étalées ou vieillissantes d'Épinard.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les chloroplastes sont préparés à partir de feuilles d'un âge déterminé de la variété d'Épinard « Géante de Cavalluis ». Les épinards sont cultivés en pleine terre, en serre ou en chambres conditionnées à température constante (20 °C). Ils reçoivent soit des jours longs, soit des jours courts. Ces diverses conditions de culture permettent de réaliser, dans les feuilles de divers âges, des contenus variés en chlorophylle totale et en cytochromes.

La chlorophylle est mesurée par la méthode de MACKINNEY et celle de BRUINSMA (voir BRUINSMA, 1963) dans un extrait à l'acétone à 80 %, fait à partir d'un poids connu de feuilles fraîches.

Les chloroplastes sont obtenus par broyage à froid (2 à 3 °C) dans un mortier dans le tampon Tris-MgCl₂-NaCl. On les filtre à travers mousseline. On centrifuge une première fois à froid à 1 500 g pendant une minute. Le surnageant est centrifugé une seconde fois à froid à 1 500 g pendant 7 minutes (centrifugeuse ordinaire « Rotosilenta » refroidie).

Un aliquot du culot est pris pour le comptage des chloroplastes, qui se fait à l'aide d'un hemacytomètre. Le reste du culot est suspendu dans 5 ml d'eau distillée additionnée de 1 ml du tampon phosphate pH 7.0. On ajoute ensuite 24 ml d'acétone pure. On agite, puis on filtre sous vide sur filtre dur de manière à récolter d'une part la poudre blanche des chloroplastes, et d'autre part la solution de chlorophylle. Pour obtenir la poudre parfaitement blanche, elle doit être lavée avec un peu d'acétone pure. Si cette opération est faite à froid et rapidement, les cytochromes, et en particulier le cytochrome *f*, ne sont pas dénaturés.

La mesure des spectres se fait à l'aide d'un spectrophotomètre Beckman DU à partir de la poudre blanche des chloroplastes suspendue dans le tampon phosphate PH 7.0, 0,067 M. En général, une suspension de 20 à 50 mg de poudre dans 4 à 6 ml de tampon permet d'obtenir de beaux spectres. La suspension est régulièrement et constamment agitée mécaniquement pendant la lecture du spectre. Le blanc est constitué par une épaisseur adéquate de papier de soie. L'épaisseur des suspensions examinées est toujours d'1 cm.

RÉSULTATS

SPECTRE DE DIFFÉRENCE DES CYTOCHROMES

La figure 1 donne une courbe d'absorption (S-ox) obtenue à partir d'une suspension de chloroplastes décolorés, agitée à l'air, contre un « blanc » constitué par une fine feuille de papier de soie. L'absorption à 580 mμ est arbitrairement fixée

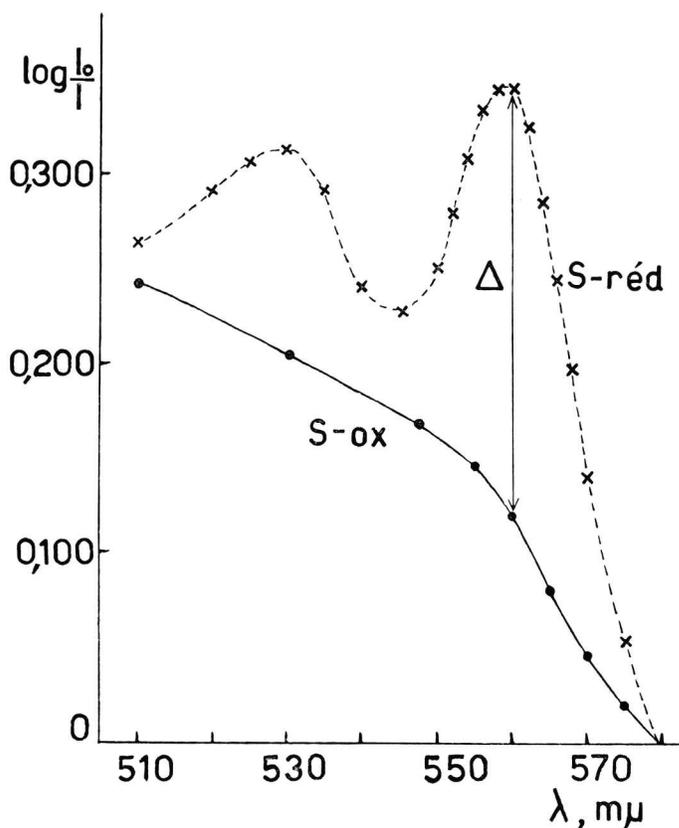


FIG. 1. — Spectre d'une suspension de chloroplastes décolorés, (épaisseur : 1 cm), agités à l'air dans le tampon phosphate PH 7,0 (S - ox), et après addition d'une pincée de $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ (S - réd). L'absorption à 580 $m\mu$ est arbitrairement fixée à zéro.

à la valeur zéro. L'addition d'une pincée de $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ donne (contre le même « blanc », la valeur à 580 $m\mu$ restant fixée à zéro) la courbe réduite (S - réd). La courbe (S - réd) présente deux maximums : l'un à 530 $m\mu$; l'autre, entre 558 et 560 $m\mu$.

Trois exemples de spectres de différence (S - réd) — (S - ox) sont présentés dans la figure 2. Le maximum de la bande α se situe également à 560 $m\mu$ (parfois à l'une ou l'autre position entre 560 et 564 $m\mu$) mais pratiquement jamais à 558 $m\mu$. Dans quelques cas, la bande α montre des irrégularités, en particulier autour de 555 $m\mu$, comme on peut le voir, par exemple en C, figure 2. La bande β a toujours son maximum à 530 $m\mu$, quoique sa forme varie légèrement d'une suspension de chloroplastes à l'autre. Un minimum d'absorption est rencontré entre 540 et 545 $m\mu$. Le rapport de la valeur des maximums à 560 et 530 $m\mu$ $\left(\frac{560}{530}\right)$ est compris entre 4 et 2 ; le plus souvent, il est voisin de 2.

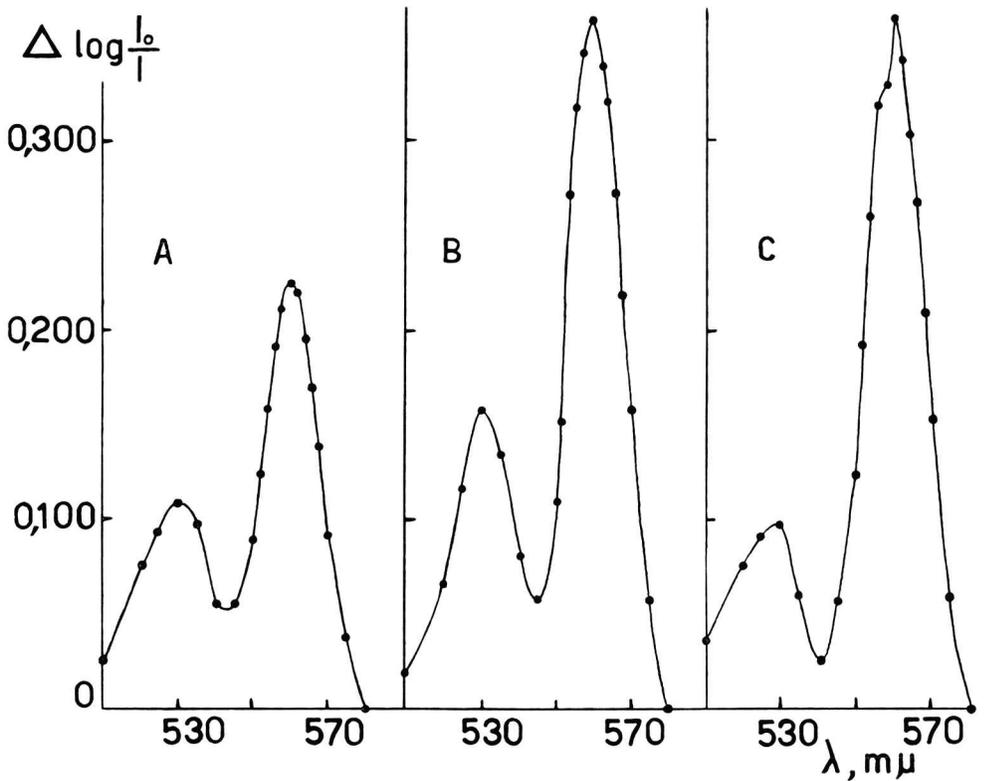


FIG. 2. — Quelques exemples de spectres de différence (S - réd) — (S - ox), obtenus dans les conditions de la figure 1.

ÉVOLUTION DU CONTENU EN CYTOCHROMES EN FONCTION DE L'ÂGE FOLIAIRE ; ÉTAT D'ÉQUILIBRE RELATIF

La valeur de la différence (S - réd) — (S - ox) à 560 m μ (Δ 560) peut servir de mesure à la quantité de cytochromes totaux présents dans une suspension donnée. Les figures 3 et 4 montrent que Δ (560) varie avec l'âge des feuilles à partir desquelles les chloroplastes sont préparés. Lorsqu'on l'exprime en fonction de la quantité de chlorophylle extraite des chloroplastes (fig. 3), Δ (560) s'abaisse d'environ deux fois du stade de demi-étalement au stade d'étalement total, puis de vieillesse de la feuille. Cela signifie que, dans la vieille feuille, les cytochromes sont « entourés » d'une quantité de chlorophylle à peu près double de celle qui les accompagne au stade de demi-étalement foliaire.

Si on exprime le Δ (560) par chloroplaste (Fig. 4), la diminution du contenu en cytochromes au cours du vieillissement foliaire est plus marquée : les chloroplastes des vieilles feuilles contiennent 3 fois moins de cytochromes que les chloroplastes des feuilles demi-étaillées.

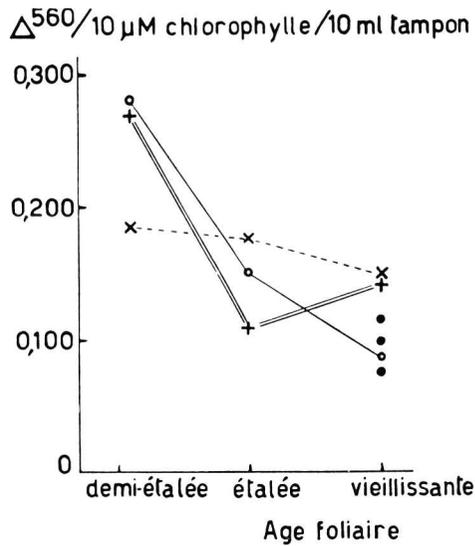


FIG. 3. — Evolution du contenu en cytochromes des chloroplastes en fonction de l'âge des feuilles servant à leur préparation. Le contenu en cytochromes est exprimé par le $\Delta(560)$ correspondant à des chloroplastes décolorés dont on a extrait $10 \mu\text{M}$ de chlorophylle, et qui sont suspendus dans 10 ml du tampon phosphate pH 7,0 (épaisseur des suspensions examinées : 1 cm).

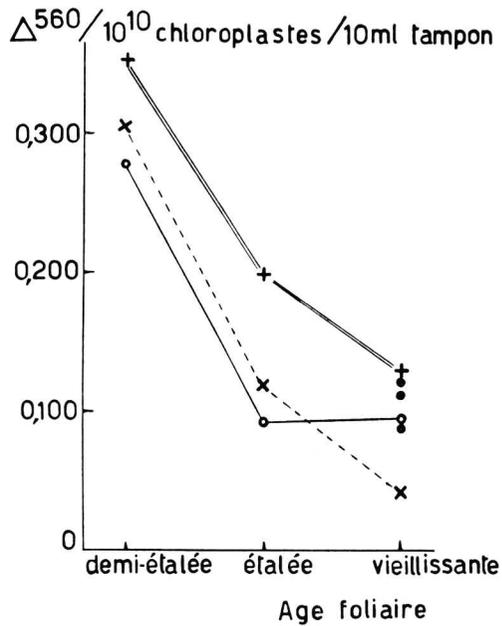


FIG. 4. — Evolution du contenu en cytochromes des chloroplastes en fonction de l'âge des feuilles servant à leur préparation. Le contenu en cytochromes est exprimé par le $\Delta(560)$ correspondant à 10^{10} chloroplastes décolorés suspendus dans 10 ml du tampon phosphate pH 7,0 (épaisseur des suspensions examinées : 1 cm).

La diminution du contenu en cytochromes est surtout rapide du stade de demi-étalement au stade d'étalement total : durant cette période les cytochromes disparaissent plus vite des chloroplastes que les chlorophylles. Par la suite, le contenu tend à se stabiliser : un état d'équilibre relatif s'installe entre cytochromes et chlorophylles.

CONSTANCE DU RAPPORT ENTRE CYTOCHROMES ET CHLOROPHYLLES A L'ÉTAT D'ÉQUILIBRE RELATIF

Les figures 5A et 5B illustrent l'état d'équilibre relatif. Elles correspondent à 10 mesures faites dans des chloroplastes prélevés sur des feuilles plus ou moins vieillissantes. Les divers contenus sont obtenus en faisant agir diverses conditions de milieu.

En 5 A, la chlorophylle totale et le Δ (560) sont exprimés par rapport au poids de substance fraîche foliaire. En 5 B, ils sont exprimés pour un nombre déterminé

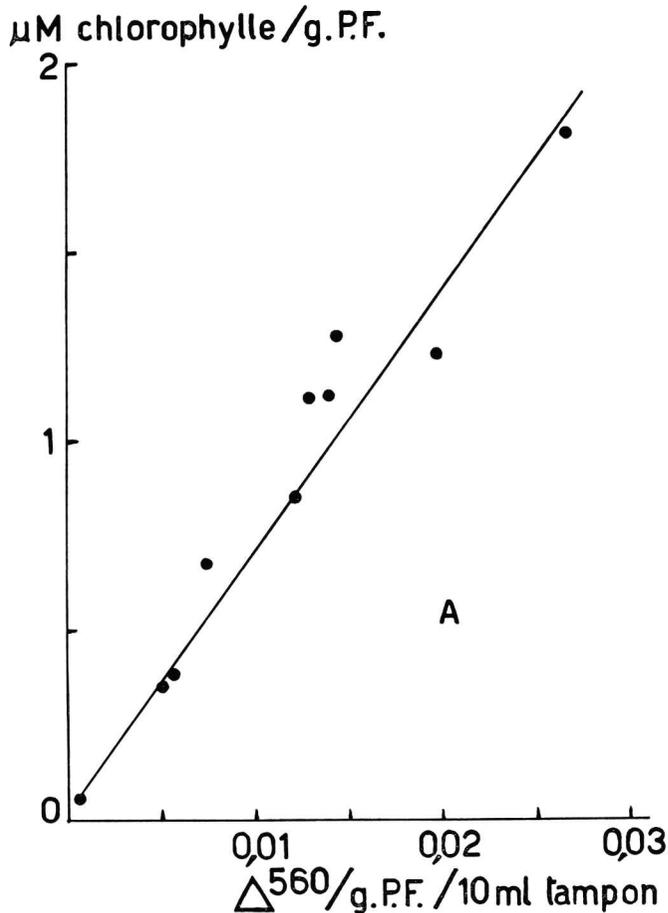


FIG. 5A. — Rapport constant entre chlorophylle totale et cytochromes totaux dans les chloroplastes de feuilles plus ou moins vieillissantes. En A, cytochromes et chlorophylle sont exprimés par g frais de feuille.

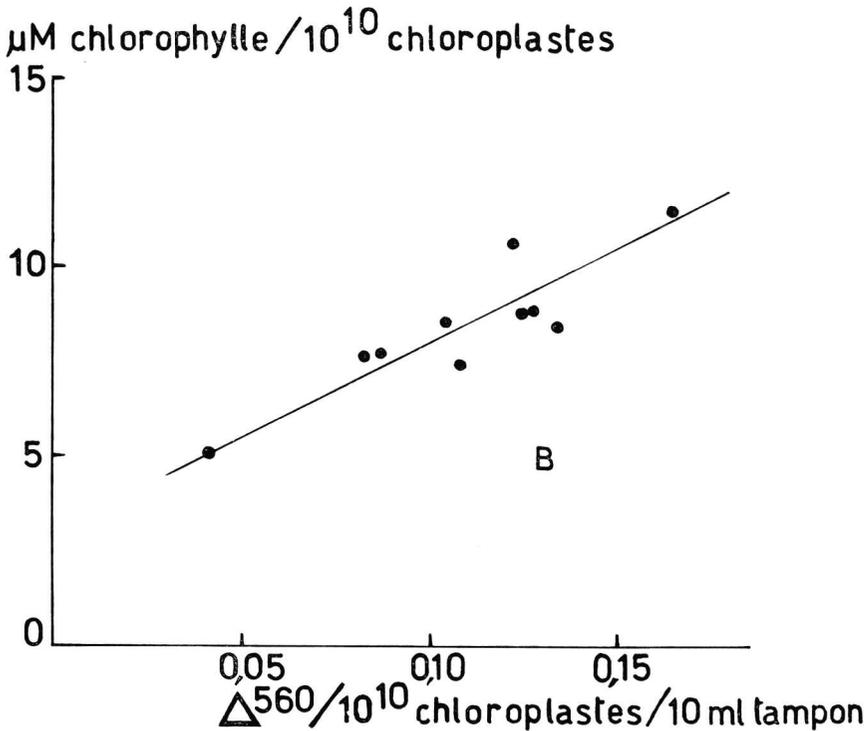


FIG. 5B. — Les cytochromes et chlorophylles sont exprimés par chloroplaste.

de chloroplastes. On voit qu'un rapport constant lie la quantité des cytochromes totaux à la quantité de chlorophylle totale. Un tel rapport constant suggère l'existence d'unités intrachloroplastiques au sein desquelles les cytochromes et les chlorophylles seraient associés d'une manière définie.

On notera que la linéarité du rapport (chlorophylles/cytochromes) est plus évidente lorsqu'on rapporte au poids de substance fraîche foliaire (Figure 5 A) que lorsqu'on exprime les valeurs par chloroplaste (Figure 5 B). Ceci tient au fait que, dans le premier cas, les variations de contenu dépendent, au moins pour une part, du plus ou moins grand nombre de chloroplastes présents par unité de poids frais (le chloroplaste lui-même joue alors le rôle d'« unité » où se rassemblent cytochromes et chlorophylles).

NATURE DES CYTOCHROMES DES CHLOROPLASTES

Dans certaines préparations de chloroplastes décolorés provenant de feuilles parvenues au stade d'étalement total, nous avons pu mettre en évidence séparément les deux cytochromes *f* et *b₆*. Pour réaliser une opération de ce genre avec une certaine chance de succès, il est recommandé de préparer la poudre (en utilisant de l'acétone à 80-85 %) à froid (2 à 3 °C), rapidement, et surtout de réaliser l'extraction des caroténoïdes en traitant par la quantité *minimale* d'acétone pure. Lorsqu'il est préservé, le cytochrome *f* donne seul un spectre de différence après addition d'acide ascorbique

à la suspension des chloroplastes (Fig. 6). Le maximum de la bande α se trouve à $554 \text{ m}\mu$; celui de la bande β entre 525 et $530 \text{ m}\mu$. L'addition de $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ produit ensuite le spectre ordinaire de l'ensemble des cytochromes réduits. La soustraction du spectre de f , de celui des cytochromes totaux, donne une bande α située à $563 \text{ m}\mu$: elle correspond à la bande α du cytochrome b_6 . Nous n'avons jamais obtenu de pic à $558\text{-}559 \text{ m}\mu$ en procédant comme il vient d'être indiqué. Nos préparations de chloroplastes paraissent contenir essentiellement les cytochromes f et b_6 .

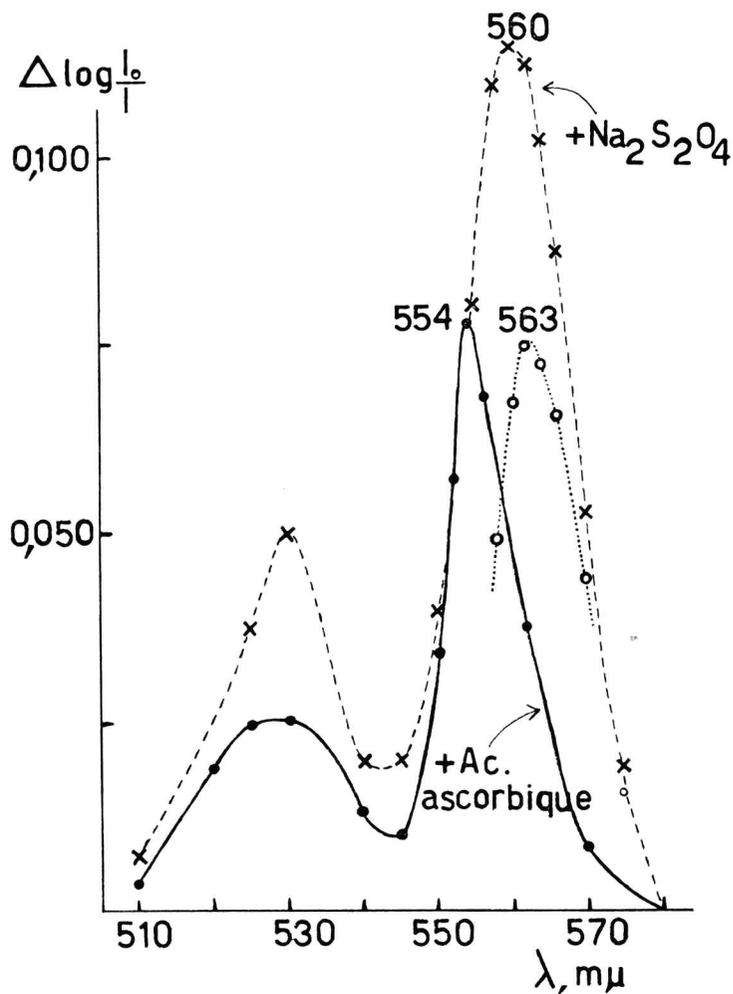


FIG. 6. — Spectre de différence du cytochrome f obtenu en réduisant la suspension décolorée de chloroplastes par une pincée d'acide ascorbique, et spectre de différence des cytochromes totaux après réduction de la même suspension par une pincée de $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$. La différence entre les deux spectres (totaux — f) donne une bande α dont le maximum est à $563 \text{ m}\mu$; elle correspond essentiellement au cytochrome b_6 . (Suspension de chloroplastes dans le tampon phosphate PH 7,0 ; épaisseur : 1 cm).

QUANTITÉ DES CYTOCHROMES PRÉSENTS A L'ÉTAT D'ÉQUILIBRE RELATIF

On peut tenter de calculer la concentration des cytochromes dans les feuilles totalement étalées ou vieillissantes. A cet effet, nous partons des valeurs des Δ (554) et Δ (563), étant entendu que le choix des coefficients d'extinction moléculaire est nécessairement arbitraire. Pour l'étude des spectres de différence, LUNDEGÅRDH (1962) prend au maximum d'absorption de la bande α , un coefficient égal à $2,5 \cdot 10^7 \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1}$ pour les cytochromes c et f , et un coefficient égal à $2,0 \cdot 10^7 \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1}$ pour les cytochromes b_3 et b_6 . Utilisant ces coefficients, on trouve aisément que la quantité de cytochrome f présente dans la suspension de la figure 6 vaut $312 \cdot 10^{-5} \mu\text{M/ml}$, et la quantité de cytochrome b_6 , $375 \cdot 10^{-5} \mu\text{M/ml}$ (le rapport $b_6/f = 1,2$). Si on admet qu'un peu de cytochrome b_3 contribue à la bande d'absorption à $563 \text{ m}\mu$, le calcul donne, en partant des Δ (563) et Δ (559), les valeurs de $325 \cdot 10^{-5} \mu\text{M/ml}$ pour le cytochrome b_6 et $114 \cdot 10^{-5} \mu\text{M/ml}$ pour le cytochrome b_3 . Le rapport b_6/f vaut alors 1,04 et le rapport $b_6 + b_3/f$, 1,40. (Pour le calcul, nous admettons arbitrairement :

1 — que, tant pour b_3 que pour b_6 , au maximum de leurs bandes α respectives, — 559 et $563 \text{ m}\mu$ — le coefficient moléculaire d'extinction est de $2,0 \cdot 10^7 \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1}$, et 2 — que le coefficient d'extinction de b_3 à $563 \text{ m}\mu$, ou celui de b_6 à $559 \text{ m}\mu$ est égal à $1,0 \cdot 10^7 \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{ml}^{-1}$).

Les chiffres du tableau I ont été calculés par la méthode indiquée. Il apparaît que les quantités des cytochromes f et b_6 sont sensiblement égales dans les chloroplastes, tandis que le cytochrome b_3 représente environ le quart de la somme des deux autres. Le rapport $b_6 + b_3/f$ est compris entre 1,5 et 2. Les chiffres correspondent en général à un rapport chlorophylle/cytochrome d'une molécule de cytochrome f ou b_6 pour 200 à 300 molécules de chlorophylle totale ; d'une molécule de cytochrome b_3 pour 500 à 1 000 molécules de chlorophylle, et d'une molécule de cytochromes ($b_3 + b_6$) pour 150 à 250 molécules de chlorophylle.

TABLEAU I

Quantités calculées des cytochromes f , b_6 et b_3 dans une suspension de chloroplastes d'Épinard préparés à partir de feuilles totalement étalées ou vieillissantes.

(exprimées en $1 \cdot 10^{-3} \mu\text{M}$ de cytochrome pour $10 \mu\text{M}$ de chlorophylle totale).

Mesure n° :	1	2	3
Cytochrome f	31	34	41
Cytochrome b_6	32	48	41
Cytochrome b_3	11	20	18
b_6/f	1,0	1,4	1,0
$b_6 + b_3/f$	1,4	2,0	1,4

DISCUSSION

1. Il est frappant de constater que le rapport

$$\frac{\text{quantité de cytochrome } b_6}{\text{quantité de cytochrome } f}$$

trouvé dans nos mesures, est généralement compris entre 1,0 et 1,5. Nous ne trouvons

jamais un rapport supérieur à 2, comme c'est le cas de LUNDEGÅRDH (1962). HILL et BONNER (1961) disent que le rapport b_6/f , tel qu'il ressort de plusieurs spectres à basse température, est de 1,3. Nous obtenons en fait le même résultat. LUNDEGÅRDH (1962), comme HILL et BONNER (1961) et nous-même, travaille sur chloroplastes d'Epinard.

Nos calculs faits en admettant la contribution du cytochrome b_3 au spectre total (en présence de $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$) montrent que b_3 intervient seulement pour le quart de la contribution de $f + b_6$, ou encore pour la moitié de la contribution de f ou b_6 . Ce résultat, différent de celui de LUNDEGÅRDH (1962), indique que b_3 intervient *secondairement* comme cytochrome des chloroplastes ; peut-être même ne fait-il pas partie de l'arsenal normal de ces corpuscules.

2. Le rapport constant trouvé entre quantité de chlorophylle totale et cytochromes totaux dans les chloroplastes est en accord avec l'hypothèse d'unités intralamellaires où chlorophylles et cytochromes seraient associés. D'ailleurs, le fait que le rapport b_6/f est voisin de 1,0 correspond à l'hypothèse de HILL (voir DAVENPORT et HILL, 1952 ; HILL et BONNER, 1961) sur le rôle de ces cytochromes au sein de telles unités. *On pourrait proposer l'idée que l'unité photosynthétique contient une molécule de cytochrome f et une molécule de cytochrome b_6 pour environ 250 molécules de chlorophylle* (dans la feuille totalement étalée ou vieillissante).

Des mesures inédites nous ont montré que, dans la lamelle des chloroplastes des feuilles vieillissantes d'Epinard, chaque molécule de chlorophylle correspond à un « tronçon » protéinique dont le poids moléculaire est d'environ 3.250. Dans l'unité photosynthétique postulée, le poids de protéine (250 molécules de chlorophylle) serait de 800 000 environ. Ce poids est voisin de celui attribué par SMITH (voir SMITH, 1963) à la protéine liée à la protochlorophylle : environ 700 000 BOARDMAN, (1962) trouve, pour la même protéine, un poids de 600 000 (correspondant à 1 molécule de protochlorophylle). Selon SMITH (1963), le complexe protochlorophylle-protéine aurait un diamètre d'environ 123 Å, dimension de l'ordre de celles du quantasome de PARK. LICHTENTHALER et PARK (1963) trouvent d'ailleurs que le quantasome contient un poids de protéine compris entre 465 000 et 930 000. Il est dès lors tentant de faire l'hypothèse que *l'unité photosynthétique se développe à partir d'une molécule protéinique du type de l'holochrome de Smith (P.M. situé entre 600 000 et 700 000), sur laquelle les diverses chlorophylles viennent progressivement se fixer à la lumière, et à laquelle une molécule de cytochrome f et une molécule de cytochrome b_6 , d'autres enzymes, ainsi qu'une fraction lipidique sont associées d'une manière spatialement déterminée.*

3. La décroissance de la teneur en cytochromes au cours de l'étalement des feuilles correspond à la décroissance antérieurement décrite du contenu en hématine totale, de la feuille jeune à la feuille vieille (SIRONVAL, 1962).

Si on admet l'hypothèse proposée à propos de l'unité photosynthétique, la décroissance du contenu des chloroplastes en cytochromes (Fig. 4) peut s'interpréter en admettant que le nombre d'unités actives (munies des cytochromes) diminue dans les chloroplastes au cours du vieillissement. On constate d'ailleurs (ainsi qu'on peut s'en convaincre en comparant les fig. 3 et 4) que la diminution du contenu des chloroplastes en cytochromes s'accompagne d'une diminution correspondante du contenu en chlorophylle totale. Il est donc possible que des unités entières disparaissent des lamelles chloroplastiques au cours du vieillissement. Dans ce cas, l'augmentation

relative de la quantité de chlorophylle par cytochrome au fur et à mesure que la feuille vieillit (Fig. 3) pourrait s'interpréter en supposant que les unités *qui persistent*, accumulent de plus en plus de chlorophylle au cours du temps. On assisterait ainsi à deux processus distincts : d'une part, en avançant en âge, le chloroplaste perdrait des unités photosynthétiques ; d'autre part, les unités persistantes s'enrichiraient en chlorophylle. *Les jeunes chloroplastes seraient caractérisés par un nombre élevé d'unités relativement pauvres en chlorophylle ; les chloroplastes âgés par un nombre moins élevé d'unités, relativement plus riches en chlorophylle.*

Il est évident que l'interprétation présentée ici n'est pas la seule possible. Elle n'est qu'une des hypothèses de travail à envisager. Nous la suggérons simplement comme exemple.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient vivement l'INSTITUT POUR L'ENCOURAGEMENT DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE APPLIQUÉE A L'INDUSTRIE ET A L'AGRICULTURE (IRSIA), Bruxelles, ainsi que l'« UNION CARBIDE, EUROPEAN RESEARCH ASSOCIATES », Bruxelles, pour leur soutien financier.

BIBLIOGRAPHIE

- BOARDMAN N., 1962. – Studies on a protochlorophyll-protein complex. I. Purification and molecular weight determination. *Biochem. Biophys. Acta*, **62**, 63-79.
- BRUINSMA J., 1963. – The quantitative analysis of chlorophylls *a* and *b* in plant extracts. *Photochem. Photobiol.* (Chlor. Metabol. Symposium), **2**, 241-249.
- DAVENPORT H. et HILL R., 1952. – The preparation and some properties of cytochrome *f*. *Proc. Roy. Soc.*, **139**, 327-345.
- HILL R. et SCARISBRICK R., 1951. – The haematin compounds of leaves. *New Phytol.*, **50**, 98-111.
- HILL R., 1954. – The cytochrome *b* component of chloroplasts. *Nature*, **174**, 501.
- HILL R. et BONNER W., 1961. – The nature and possible function of chloroplast cytochromes. in *A Symposium on Light and Life*, W. McElroy et B. Glass ed., The John Hopkins Press, Baltimore, 424-435.
- LUNDEGÅRDH H., 1962. – Quantitative relations between chlorophyll and cytochromes in chloroplasts. *Physiol. Plant.*, **15**, 390-398.
- LICHTENTHALER H. et PARK R., 1963. – Chemical composition of chloroplast lamellae from spinach. *Nature*, **198**, 1070-1072.
- SIRONVAL C., 1962. – The effect of daylength on the haematin content of the leaves of some photo-periodically sensitive plants. *Physiol. Plant.*, **15**, 263-272.
- SMITH J., 1963. – Chlorophyll formation and photosynthesis. in *Mechanism of photosynthesis*, *Proc. Vth Intern. Cong. Biochem.*, vol. **6**, H. Tamiya ed., Pergamon Press, Oxford, p. 160.

ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

McKEE H.S. - *Nitrogen metabolism in plants*. 1 vol., 728 p., Clarendon Press, Oxford University Press, 1962.

L'auteur, qui a écrit déjà plusieurs mises au point sur le métabolisme des substances azotées chez les végétaux, en retrace les différents aspects dans cet ouvrage.

Les premiers chapitres traitent des sources d'azote minéral, de la réduction des nitrates, de l'effet de la lumière sur leur assimilation, de la fixation d'azote moléculaire par les organismes libres ou symbiotiques, de la nitrification et de la dénitrification dans les sols, enfin de l'assimilation par les végétaux de composés organiques azotés.

Les différents acides aminés libres ou engagés dans les édifices protéiques et les bêtaïnes sont examinés ensuite. Leurs mécanismes de synthèse et de dégradation sont longuement exposés et éclairés par de nombreux rappels comparatifs empruntés au métabolisme bactérien.

Après la description des amides, des uréides et des modalités de leurs synthèses, l'auteur expose les particularités des protéines végétales en insistant sur leurs lieux de formation et le mécanisme de leur genèse. Malgré le nombre relativement restreint de travaux relatifs à la biosynthèse des protéines chez les plantes, ce chapitre, par ses exemples empruntés le plus souvent encore au métabolisme des bactéries, présente une intéressante confrontation de physiologie générale et comparée.

L'examen des alcaloïdes, de leur synthèse, de leurs hypothétiques fonctions, celui des composés cyanogénétiques, viennent ensuite.

Enfin, le transport, la mise en réserve des composés azotés dans les organes végétaux, le cycle de l'azote dans la nature et l'effet des activités humaines terminent cet ouvrage fort copieux. Il comprend encore plus de deux cents pages de références bibliographiques, un index des auteurs et un index des sujets.

Présentant une très vaste documentation, l'auteur intervient, de plus, par ses vues critiques et ses rappels historiques fréquents. On lui saura sûrement gré d'avoir donné son jugement, souvent avec humour.

On appréciera aussi l'essai de confrontation des mécanismes généraux de synthèse et des problèmes fonctionnels particuliers aux différents organes, aspect trop souvent négligé de la physiologie végétale.

A. MOYSE.