

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Laboratoire de Protistologie de l'Institut Pasteur, Paris.)

## **Remarques sur la physiologie comparée des Protistes eucaryotes. Les Leucophytes et l'oxytrophie.**

Par

**André Lwoff.**

---

Le développement des recherches sur la nutrition des Protistes eucaryotes a permis, au cours de ces dernières années, de définir un certain nombre de types physiologiques. Des corrélations ont pu être établies entre la structure et les fonctions d'une part, et les types trophiques de l'autre. C'est ce que nous avons tenté de faire en 1932.

Depuis cette époque, beaucoup de Leucophytes et de Chlorophytes ont été étudiés. Il en est résulté un ensemble de documents nouveaux qui, à lui seul, autoriserait à reconsidérer, à la lumière des découvertes récentes, certains aspects des problèmes envisagés. Mais aussi, il nous est apparu que nos conceptions n'ont pas toujours été bien comprises et il nous a semblé utile de présenter un exposé objectif de la question de la nutrition carbonée des Protistes eucaryotes.

Nous divisons, avec E. CHATTON (1926), les Protistes en Procaryotes et Eucaryotes. D'après la définition de CHATTON, les Protistes procaryotes sont dépourvus de noyau et de mitochondries individualisées: ils comprennent les bactéries et les formes affines.

Les Protistes eucaryotes possèdent un noyau et des mitochondries individualisées: cette définition, notons-le, exclut les Cyanophycées. Nous allons essayer de définir quelques types de Protistes eucaryotes.

Certains d'entre eux possèdent un ou des plastes et de la chlorophylle. Nous avons proposé de leur réserver le nom de „Chlorophytes“: *Euglena gracilis*, *Chlorogonium*, *Chlamydomonas*, *Haematococcus* etc.

Un certain nombre d'autres sont dépourvus de plastes et de chlorophylle. Nous leur avons gardé le nom de Protozoaires *sensu stricto* ou simplement Protozoaires: ils comprennent des Flagellés: *Bodo*, *Oxyrrhis*, *Leptomonas*, *Trichomonas* etc., des Ciliés: *Glaucoma*, *Colpidium*, *Paramecium* etc., des Rhizopodes: *Acanthamoeba* etc.

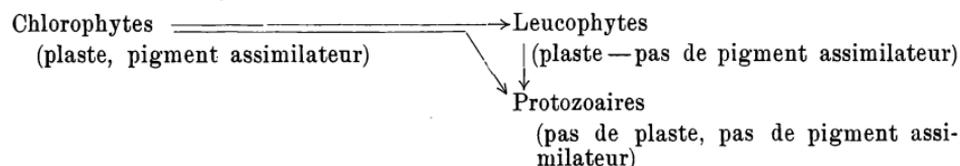
Il y a là deux catégories bien différentes d'organismes: les uns, les Chlorophytes s'intègrent naturellement dans le règne végétal, les autres, les Protozoaires, appartiennent inconstamment au règne animal.

Mais il existe un troisième groupe d'Eucaryotes: celui-ci comprend les organismes possédant un ou des plastes mais pas de pigment assimilateur. Nous avons appelé „Leucophytes“ ces Protistes eucaryotes à plaste non pigmenté ou leucoplaste. Disons tout de suite, — nous reviendrons sur ce point — que les Leucophytes réalisent la synthèse des réserves glucidiques figurées (amidon ou paramylon): *Chilomonas*, *Astasia*, *Polytoma*, *Hyalogonium*, *Polytomella* etc.

Nous avons pris soin de faire remarquer (1932, p. 100) que ces divisions: *Chlorophytes*, *Leucophytes*, *Protozoaires*, „n'ont en aucune façon la prétention de représenter des séries naturelles: un même organisme peut offrir des variétés dont chacune appartienne à l'un des trois groupes dont nous avons donné la définition“.

„On peut aussi, ajoutons-nous, transformer expérimentalement des Chlorophytes en Leucophytes ou en Protozoaires.“ On sait en effet depuis les recherches classiques de DOFLEIN, de SCHERFFEL et surtout de PASCHER, qu'il existe dans tous les ordres de Chlorophytes, comprenant une majorité de formes à chlorophylle, des espèces ou des variétés incolores, mais dont la forme, le cycle évolutif, la structure, l'organisation sont identiques à ceux des organismes non colorés. Il existe, en un mot, des organismes qui ne diffèrent que par l'absence ou la présence de chlorophylle. On sait qu'il existe aussi des formes possédant plaste et pigment assimilateur et qui ont un répondant dépourvu de pigment et de plastes.“

Rappelons que c'est l'étude des Chrysomonadines qui a conduit PASCHER à admettre la dérivation des Rhizopodes à partir des Flagellés à pigment assimilateur, conception actuellement admise par tous les protistologues. On peut donc donner de l'évolution des Protistes eucaryotes le schéma suivant:



Ce schéma représente l'évolution générale des Protistes eucaryotes et, répétons-le, les termes chlorophytes, leucophyte, protozoaire n'ont pas de valeur au point de vue systématique. Par exemple, parmi les Péridiniens, certains sont des Chlorophytes, d'autres des Leucophytes ou des Protozoaires. Parmi les Leucophytes, on trouve des Chlamydomonadines, des Eugléniens, des Cryptomonadines.

Cette division des Eucaryotes est cependant pratique, car elle permet de désigner par un mot des formes ayant des caractères communs, caractères qui leur impriment, nous le verrons, une physiologie particulière.

Remarques sur les Leucophytes et la synthèse des réserves glucidiques figurées. — Nous avons défini les Leucophytes comme des Eucaryotes dépourvus de pigment assimilateur, mais possédant un plaste. Les Leucophytes possèdent un autre caractère en commun; c'est la présence de réserves glucidiques figurées, amidon ou paramylon. Avant d'examiner cette question de la synthèse de ces réserves, quelques mots sur les plastes sont nécessaires. Nous ne pouvons mieux faire que de donner ici des citations du *Traité de Cytologie végétale* de GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL (1933).

D'après ces auteurs, „les plastes sont des organites incapables de se former de novo et se transmettant par division de cellule en cellule. Ils se rencontrent dans toutes les cellules des Végétaux chlorophylliens et à tous les stades de leur développement, à l'exception des Cyanophycées“. „Ces éléments ne diffèrent des chondriosomes ordinaires que par le pouvoir de former dans leur intérieur de l'amidon, de la chlorophylle, des pigments du groupe de la xanthophylle et du carotène, parfois des protéïdes“ (p. 81).

„On distingue sous le nom de leucoplastes, ou amyloplastes, tous les plastes qui ne renferment ni chlorophylle ni autres pigments“ (p. 83).

„Les leucoplastes présentant, d'après ce que l'on vient de voir, les mêmes formes et les mêmes caractères histochimiques que les chondriosomes ordinaires, l'on serait conduit à admettre qu'ils dérivent de certains éléments de ceux-ci c'est à dire d'éléments apparemment quelconques d'un chondriome supposé unique, présent dans les cellules embryonnaires. Mais, comme nous l'avons dit et comme la suite nous le montrera d'une façon plus précise, cette manière de voir est incompatible avec les faits tirés de l'étude de l'évolution des plastes dans les groupes inférieurs de végétaux chlorophylliens“ (p. 98).

Les travaux de GUILLIERMOND et de ses collaborateurs MANGENOT et EMBERGER ont, en effet, montré que les plastes sont doués de

continuité génétique. Les plastes et les mitochondries présentent d'indiscutables caractères de parenté histochimique et l'on admet généralement que les plastes sont des mitochondries spécialisées ou que plastes et mitochondries ont une commune origine. Mais quel que soit le degré de parenté de ces organites, deux faits sont incontestables, c'est la spécialisation actuelle des plastes et leur continuité génétique. D'autre part, chaque fois que le phénomène de synthèse de l'amidon a été suivi avec soin, on a vu l'amidon se former dans un plaste. On a décrit la formation de l'amidon dans le „Paramylonherde“. Mais DANGEARD, puis LEMMERMANN décrivent les „Paramylonherde“ comme des pyrénoides, dont la dépendance génétique à partir des leucoplastes n'est pas douteuse. On peut écrire actuellement avec VOLKONSKY (1933) que „l'amylogénèse est liée à l'existence de plastes et toutes les fois que l'amidon se forme, il existe une lignée de chondriome spécialement différenciée à cet effet“.

Examinons maintenant le cas des Protistes eucaryotes dépourvus de pigment assimilateur et réalisant la synthèse des réserves glucidiques figurées.

Les leucoplastes ne sont pas toujours facilement mis en évidence. PRINGSHEIM (1921) a recherché le plaste de *Polytoma wella* sans toutefois le trouver. C'est VOLKONSKY (1930) qui a décelé pour la première fois un leucoplaste chez les *Polytoma*.

Ce plaste est un organite réticulé superficiel; les grains d'amidon se forment à l'intérieur de ses rameaux. Il présente des variations de sa forme, variations liées à l'amylogénèse, et de son développement global, liées à l'assimilation azotée. Les techniques cytologiques mitochondriales permettent de le mettre en évidence et HOVASSE (1937) vient de confirmer son existence chez *P. wella*. Avec PROVASSOLI (1935), nous avons décelé un plaste analogue chez *Polytoma caudatum* var. *astigmata*. La présence d'un leucoplaste, indépendant du système mitochondrial, chez tous les représentants du genre *Polytoma* peut donc être considérée actuellement comme probable.

En 1930, VOLKONSKY a envisagé la question du mode de formation de l'amidon chez les Phytomonadines incolores (*Parapolytoma*, *Tetrapharix*, *Hyalogonium* etc.) qui, probablement, dit-il, possèdent aussi des plastes et il ajoute: „il serait indiqué de voir si dans celles où la fonction amylogénétique fait défaut (comme *Tussetia*), le leucoplaste persiste et sous quelle forme.“

En fait, dès 1868, BÜTSCHLI avait décrit chez *Chilomonas* un réseau superficiel et lui avait attribué un rôle dans la formation

de l'amidon. Tous les auteurs qui ont réétudié *Chilomonas* ont revu cette formation réticulée qui, toutefois, n'a pas encore été mise en évidence avec les techniques fines utilisées par VOLKONSKY. Son existence est en tous cas certaine et sa nature leucoplastique paraît difficile à mettre en doute.

Chez *Euglena gracilis* cultivée à l'obscurité, BAKER (1934) a décrit des leucoplastes. On sait (ZUMSTEIN, TERNETZ) qu' *Euglena gracilis* perd sa chlorophylle à l'obscurité mais que, même après plusieurs années de culture à l'obscurité elle reforme de la chlorophylle à la lumière. Cette observation ne peut s'expliquer que par la persistance de plastes décolorés, à moins d'admettre la néoformation de chloroplastes à partir des mitochondries. Les observations de BAKER sont donc en parfait accord avec les constatations de ZUMSTEIN et de TERNETZ.

Enfin, nous citerons à l'appui du rôle des plastes pour la synthèse du paramylon chez les Eugléniens l'exemple d'*Euglena mesnili*, d'après LWOFF et DUSI (1936). *Euglena mesnili*, cultivée à la lumière, renferme une centaine de plastes. Si l'on entretient une souche à l'obscurité (souche monophylétique), le nombre des plastes diminue. La synthèse de la chlorophylle continue et les plastes ne subissent pas de régression de taille. Ils restent donc très faciles à voir à l'examen direct, l'examen en lumière de Wood confirmant les résultats de l'examen en lumière blanche. On obtient ainsi, après quelques mois, des Euglènes possédant 2 plastes ou même 1 seul: le nombre des grains de paramylon est tombé à 6 ou 7. Enfin, on peut voir des Flagellés totalement dépourvus de plastes; ceux-ci sont également dépourvus de grains de paramylon. La disparition des plastes entraîne la disparition du paramylon. La synthèse du paramylon est donc bien, chez *Euglena mesnili*, sous la dépendance des plastes.

Ainsi, chaque fois que la question de la formation de l'amidon a été examinée avec soin, on a constaté les relations entre plaste et amidon.

Même si l'autonomie morphologique actuelle des plastes pouvait être mise en doute, si, par exemple, on démontrait que, chez certains Chlorophytes, les plastes peuvent se différencier à partir des mitochondries — comme on admet que cela a dû se produire —, il n'en resterait pas moins vrai qu'une différence physiologique d'importance potentielle devrait être admise entre ces mitochondries génératrices actuelles de plastes et les mitochondries ordinaires comme celles des Protozoaires s. s. (Ciliés, Trypanosomides etc.) incapables de se différencier en plastes et, en tous cas, de former de l'amidon.

La question se pose de l'existence possible d'organismes possédant un leucoplaste et incapables de former de l'amidon. On peut en effet considérer théoriquement comme possible l'existence d'organismes pourvus d'un plaste et ayant, pour des raisons de constitution génétique par exemple, perdu le pouvoir de faire la synthèse de l'amidon, comme d'autres (mutation définitivement décolorée d'*Euglena gracilis*) ont perdu le pouvoir de faire la synthèse de la chlorophylle.

Pour nous, en tous cas, la synthèse des réserves glucidiques figurées est liée à la présence d'un plaste, lignée différenciée du chondriome. C'est-à-dire que l'on pourrait aussi bien définir les Leucophytes: Protistes eucaryotes dépourvus de pigment assimilateur et réalisant la synthèse des réserves glucidiques figurées. Mais étant donné ce que l'on sait des relations entre chondriome et plastidome d'une part, entre plastidome et amidon d'autre part, la présence de réserves glucidiques implique l'existence d'un plaste, comme, actuellement, l'existence d'un plaste implique l'existence de réserves glucidiques figurées.

Ces caractères: présence d'un plaste et synthèse des réserves glucidiques figurées permettent de séparer nettement les Leucophytes des Protozoaires. D'autre part, l'absence de pigment assimilateur et de photosynthèse éloigne non moins nettement les Leucophytes des Chlorophytes. Les Leucophytes constituent en réalité un groupe intermédiaire<sup>1)</sup> entre Chlorophytes et Protozoaires. Ils possèdent un plaste comme les Chlorophytes et réalisent comme eux la synthèse de l'amidon; comme les Protozoaires, ils sont dépourvus de pigment assimilateur, c'est-à-dire incapables de photosynthèse.

L'étude physiologique comparative des Chlorophytes, des Leucophytes et des Protozoaires, va nous montrer que chacun de ces groupes possède des caractères physiologiques propres que nous allons maintenant étudier.

### **Phototrophie, Oxytrophie, Haplotrophie.**

Nous allons envisager trois modes de nutrition carbonée associée à un même mode de nutrition azotée, la métatrophie. La métatrophie définit la condition physiologique des organismes qui ont

<sup>1)</sup> Rappelons que les Leucophytes ne sont cependant pas des intermédiaires obligatoires entre Chlorophytes et Protozoaires. La transformation Chlorophytes → Protozoaires peut en effet s'effectuer directement par disparition du plastidome. C'est, semble-t-il, ce qui se passe effectivement chez la majorité des Péridiniens et des Chrysomonadines. Chez les Chlamydomonadines et les Eugléniens, au contraire, c'est la transformation Chlorophyte → Leucophyte qui semble la plus fréquente.

besoin de substances organiques complexes. C'est le cas des Protozoaires par exemple qui n'ont pu être jusqu'ici cultivés que dans des solutions de peptone<sup>1)</sup>.

1. *Euglena pisciformis* qui possède plaste et chlorophylle n'a pu jusqu'ici être cultivée qu'à la lumière: l'assimilation photosynthétique du CO<sub>2</sub>, phototrophie, lui est indispensable. Mais *Euglena pisciformis*, comme l'a montré DUSI<sup>2)</sup> ne peut être cultivée qu'en présence de substances organiques comme l'eau peptonée. *Euglena pisciformis* est donc métatrophe. Comme elle est phototrophe, nous l'appelons photométatrophe.

2. *Euglena gracilis* cultivée à l'obscurité, c'est-à-dire en l'absence de photosynthèse, ne donne en eau peptonée que des cultures très pauvres. L'addition d'acide acétique, ou d'autres acides gras, permet d'obtenir des cultures abondantes. *E. gracilis* est donc oxytrophe (voir plus loin ce qui a trait à l'oxytrophie). Comme elle est métatrophe, nous l'appelons oxymétatrophe.

3. *Strigomonas oncopelti* donne en eau peptonée des cultures très abondantes: voiles de flagellés en milieu liquide, colonies sur milieu solide. C'est un haplotrophe. Comme *S. oncopelti* est aussi métatrophe, nous l'appelons haplométatrophe.

Il est évident que le fait, pour un organisme, d'utiliser l'énergie lumineuse pour l'assimilation du CO<sub>2</sub> constitue un mode de nutrition carbonée très particulier. La phototrophie n'a donc pas besoin d'être autrement justifiée. Parmi les organismes dépourvus de chlorophylle ou expérimentalement privés de la fonction chlorophyllienne, on rencontre deux types différents. Pour les uns, l'aliment azoté organique, peptone, peut servir d'aliment carboné: ce sont les haplo-

<sup>1)</sup> D'après les travaux de FILDES et KNIGHT, KNIGHT, FILDES et RICHARDSON (voir Brit. Journ. Exper. Path. 1937, t. 28, p. 292), le besoin de peptone manifesté par certaines Bactéries correspond au besoin de nombreuses substances organiques: acides aminés servant de facteur de départ, soufre réduit (comme aussi dans le cas de *Saprolegnia* étudié par VOLKONSKY), pyrimidine, thiazol et amide de l'acide nicotinique comme facteur de croissance. La nature des substances organiques nécessaires aux Protozoaires n'a pas encore été définie. Nous savons seulement que certains Leucophytes comme *Polytomella caeca*, *Polytoma caudatum* var. *astigmata*, *Polytoma ocellatum*, *Chilomonas paramaecium* sont incapables de réaliser la synthèse des constituants de l'aneurine, pyrimidine et thiazol ou thiazol (A. LWOFF et H. DUSI, C. R. Acad. Sc. 1937, t. 205, 1937, pp. 630, 756 et 882).

<sup>2)</sup> DUSI (1930—1933) a montré en effet que certains organismes à chlorophylle ont besoin de substances organiques. Cette importante constatation qui battait en brèche le dogme de la nutrition minérale des organismes à chlorophylle a été confirmée par HUTNER (1936).

trophes; pour les autres, un aliment carboné organique indépendant, acides gras inférieurs ou autres acides organiques, est, soit indispensable, soit nécessaire pour qu'il y ait multiplication abondante: ce sont les oxytrophes.

Les Protozoaires et l'haplotrophie. — La nutrition des Protozoaires au sens strict, c'est à dire dépourvus de pigment assimilateur et de plaste et ne réalisant pas la synthèse de l'amidon, est indépendante de la présence d'acides gras dans le milieu.

Nous rappelons brièvement les travaux sur lesquels cette conclusion est fondée. Le Cilié libre *Glaucoma piriformis* normalement phagotrophe (— à nutrition particulière) peut se multiplier en eau peptonée (LWOFF, 1923—1932), fait qui a été confirmé par de nombreux auteurs (HALL, HETHERINGTON, ELLIOTT etc.) et étendu à d'autres espèces de *Glaucoma* et de *Colpidium*.

Pour ce qui concerne les Amibes, RELDA CAILLEAU a pu démontrer qu'*Acanthamoeba Castellanii*, normalement phagotrophe, pouvait également se multiplier dans des solutions peptonées. REICH a étendu cette conclusion à *Mayorella palestinensis*. Il résulte également des travaux de MARGUERITE LWOFF que de nombreux Trypanosomides appartenant aux genres *Strigomonas* et *Leptomonas* peuvent se multiplier parfaitement en eau peptonée, certains d'entre eux ayant besoin en outre d'un facteur de croissance. *Strigomonas oncopelti*, par exemple, forme des voiles à la surface des milieux liquides ou des colonies sur milieux solides, c'est-à-dire que son développement peut être considéré comme optimum.

D'autres flagellés parasites, appartenant à la famille des Tétramitidés, se développent parfaitement en culture pure en bouillon peptoné additionné de substances organiques comme le sang, le sérum, le foie (CHATTON, BOS, WITTE, CAILLEAU). Ce sont *Eutrichomastix colubrorum*, *Trichomonas columbae*, *Trichomonas foetus*.

Enfin, un certain nombre de Protozoaires phagotrophes ont pu être obtenus en culture bactériologiquement pure, en particulier par OEHLER: *Vahlkampfia magna*, *Colpidium campylum*, *Bodo* sp., *Prowazekia* sp., *Colpoda steini*, *Colpoda cuccullus*. Ces Protozoaires sont des phagotrophes obligatoires, mais on peut remplacer les bactéries vivantes qui constituent normalement leur nourriture par des bactéries tuées ou des granules de substances protidiques. Ces constatations rendent probable l'indépendance de leur nutrition vis à vis des acides gras.

On pouvait cependant se demander si, en diminuant la concentration de l'aliment azoté, on n'arriverait pas à mettre en évi-

dence une action favorisante des acides gras sur la nutrition des Protozoaires.

Nous avons recherché cette action possible en utilisant, comme réactifs, le Trypanosomide, *Strigomonas oncopelti* et le Cilié, *Glaucoma piriformis*, et, comme acide gras, l'acide acétique qui est, nous l'avons montré, le plus simple des acides organiques utilisables par les oxytrophes et le seul qui leur soit commun.

Dans les expériences préliminaires, les deux protozoaires ont été cultivés en eau peptonée à 20 ‰, soit seule, soit en présence d'acétate de sodium à 0,2—0,5—1 et 2 ‰. Le développement de la culture n'a pas été gêné par l'acétate de sodium. Nous avons alors étudié le développement des cultures en eau peptonée à 4 et 2 ‰ et constaté que la densité des cultures est très inférieure à la densité obtenue en eau peptonée à 20 ‰. Le développement de la culture est identique dans les milieux dilués que l'on ajoute ou non de l'acétate de sodium à 2 ‰.

Ceci ne veut pas dire que tous les Protozoaires soient incapables d'oxyder les acides gras au même titre que les glucides. Mais ils se développent parfaitement sans acides gras et l'on voit, par ces deux exemples, que le rôle de l'acide acétique ne se manifeste pas dans des conditions où son action devrait cependant apparaître si elle existait.

Nous pouvons donc conclure que la multiplication des Protozoaires est indépendante des acides gras. C'est cette condition que nous définissons par haplotrophie. La nécessité d'admettre le groupe des haplotrophes malgré cette définition négative sera exposée plus loin.

L'Oxytrophie. — C'est en 1921, dans un important travail auquel nous avons eu plusieurs fois l'occasion de rendre hommage, que PRINGSHEIM a pour la première fois montré le rôle d'un acide gras, l'acide acétique, pour *Polytoma uvella*. PRINGSHEIM a eu aussi le grand mérite de comprendre que l'acide acétique était utilisé pour la synthèse de l'amidon, travail repris en 1926 avec MAINX. Dans son mémoire de 1921, PRINGSHEIM a étudié aussi la nutrition d'un *Chilomonas*, en culture impure, ce qui l'a conduit à admettre le rôle du glucose<sup>1)</sup> aussi bien que celui de l'acide acétique, et la nutrition d'*Astasia ocellata*. Pour celle-ci, PRINGSHEIM constate tout d'abord, en culture impure, que l'acide acétique n'agit qu'en abaissant le  $p_H$  du milieu, puisqu'on peut le remplacer, avec d'aussi bons

<sup>1)</sup> Lequel, nous l'avons montré en 1934 avec DUSI, ne peut remplacer les acides gras.

résultats, dit-il, par les acides chlorhydrique et sulfurique. Puis, en culture pure, PRINGSHEIM constate que les acides gras sont sans action sur la multiplication <sup>1)</sup>.

En 1921, il était donc très difficile de se faire une conception générale du rôle des acides gras. La nutrition des Protozoaires était alors encore mal connue. D'autre part, le rôle des acides gras pour la nutrition des Chlorophytes à l'obscurité n'avait pas été étudié. Et surtout, le fait que le rôle des acides organiques pour *Astasia* n'avait pas été reconnu rendait l'interprétation théorique de leur rôle très difficile. En fait, en 1928, MAINX niait également leur utilisation par *Astasia ocellata*, et leur fonction pour la nutrition à l'obscurité d'*Euglena gracilis* lui échappait.

Plus tard, engagé dans des recherches sur le pouvoir de synthèse des Protozoaires, nous confirmions les conclusions de PRINGSHEIM sur le rôle de l'acide acétique pour *Polytoma uvella* (1929—1932) <sup>2)</sup>. D'autre part, nous montrions le rôle de l'acide acétique pour la nutrition à l'obscurité d'*Haematococcus pluvialis*, *Chlamydomonas agloëformis* et d'*Euglena gracilis*. Nous constatons l'indépendance de la multiplication des Protozoaires s. s. par rapport aux acides gras alors qu'au contraire nous montrions leur importance pour les Leucophytes. Ces recherches ont été exposées en 1932 et ce fut pour nous l'occasion d'envisager dans son ensemble le problème du pouvoir de synthèse des Protozoaires.

Nous croyons utile de donner ici une liste chronologique des travaux sur le rôle des acides gras pour les Protistes eucaryotes. Dans cette liste, seules les recherches effectuées en culture bactériologiquement pure ont été retenues. Lorsqu'il s'agit d'organismes à chlorophylle, *Haematococcus*, *Chlamydomonas*, *Euglena*, *Chlorogonium*, il s'agit d'expériences réalisées à l'obscurité.

*Polytoma uvella* (E. G. PRINGSHEIM, 1921, 1926; A. LWOFF, 1929, 1932).

*Chlamydomonas agloëformis* (A. et M. LWOFF, 1929).

*Haematococcus pluvialis* (A. et M. LWOFF, 1929).

*Euglena gracilis* (A. LWOFF et H. DUSI, 1929—1931; A. LWOFF, 1932; H. DUSI, 1933; E. G. PRINGSHEIM, 1937).

*Chlamydomonas pseudagloë, monoïca, dorsoventralis, subglobosa, pulchra* (LUCKSH, 1932).

<sup>1)</sup> Nous avons montré avec DUSI, le rôle des acides gras pour les Eugléniens: *Euglena gracilis* (1929—1933) et *Astasia Chattoni* (1934—1935).

<sup>2)</sup> Avec L. PROVASOLI, nous venons de reprendre pour cette espèce le type *obtusum* de PASCHER dont nous avons fait une espèce (voir C. R. Soc. Biol. Paris, t. 126, 1937, p. 279).

*Chlorogonium euchlorum, elongatum* (LOEFER, 1934; PRINGSHEIM, 1934—1935; A. LWOFF et DUSI, 1935; PRINGSHEIM, 1937).

*Astasia Chattoni* <sup>1)</sup> (A. LWOFF et DUSI, 1934, 1936).

*Polytomella caeca* <sup>2)</sup> (PRINGSHEIM, 1935; A. LWOFF, 1935).

*Chilomonas paramaecium* (LOEFER, 1934; A. LWOFF et DUSI, 1934).

*Polytoma caudatum* (A. LWOFF et L. PROVASOLI, 1935).

*Astasia ocellata (quartana)* (PROVASOLI, 1936).

*Hyalogonium klebsii* (PRINGSHEIM, 1937).

*Chilomonas oblonga* (PRINGSHEIM, 1937).

*Astasia quartana* (PRINGSHEIM, 1937).

*Polytoma ocellatum* (PRINGSHEIM, 1937).

La multiplication de tous ces organismes qui sont, soit des Chlorophytes privés de la fonction chlorophyllienne, soit des Leucophytes, est considérablement améliorée par les acides gras ou certains autres acides organiques. Nous les appelons des oxytrophes.

L'oxytrophie. — Nous fondant sur le cas de *Polytoma* et d'*Euglena gracillis*, nous avons en 1932 défini l'oxytrophie par le caractère indispensable de l'aliment carboné organique. Par la suite, nous constatons que pour certains Leucophytes, comme *Astasia Chattoni*, *Chilomonas paramaecium* et *Polytomella caeca*, les acides organiques sont seulement favorisants. Voici ce que nous disions alors (1935): „Nos recherches ultérieures avec DUSI nous ont conduits à considérer comme physiologiquement très voisins des oxytrophes certains Leucophytes pour lesquels les acides gras ne sont pas indispensables mais hautement favorisants. A ces Leucophytes „para-oxytrophes“ doivent être joints des Chlorophytes privés de la fonction chlorophyllienne comme *Chlamydomonas agloëformis* et *Haematococcus pluvialis* à l'obscurité, dont l'acide acétique améliore considérablement le développement.

„D'autre part, des recherches quantitatives qui aboutissaient à l'établissement d'un coefficient d'oxytrophie (rapport du nombre maximum d'organismes se développant dans un milieu déterminé additionné d'acide acétique sur le nombre d'organismes se développant dans le même milieu sans acide acétique, nous montraient qu'il est impossible de faire une démarcation nette entre organismes oxytrophes et para-oxytrophes: c'est ainsi qu'entre le coefficient d'oxytrophie de *Polytoma uvella* (1.000) et celui d'*Astasia Chattoni* (40), on peut trouver une série de valeurs intermédiaires. Il nous

<sup>1)</sup> *Astasia Chattoni* LWOFF et DUSI, 1934; Synonyme: *Astasia longa* PRINGSHEIM, 1936.

<sup>2)</sup> Appelée à tort *agilis* par PRINGSHEIM et par LWOFF.

apparaît donc qu'il n'y a pas lieu de séparer les organismes oxytrophes et paraoxytrophes et qu'il vaut mieux donner de l'oxytrophie une définition plus compréhensive. L'oxytrophie, au sens large, sera donc ainsi définie: condition physiologique des organismes auxquels un aliment carboné organique indépendant est indispensable, en plus de l'aliment azoté organique, ou sur le développement desquels les aliments carbonés exercent une action favorisante spécifique. La liste des composés utilisables varie d'ailleurs avec chaque organisme, mais jusqu'ici seuls les acides gras inférieurs, les acides lactique et pyruvique, et l'amidon ont pu être utilisés par les organismes étudiés <sup>1)</sup>."

Les acides gras améliorent donc considérablement le développement des Leucophytes. Par exemple, en milieu à la soie hydrolysée, il y aura 140 *Polytomella caeca* par mm<sup>3</sup> sans acide gras et 900 en présence d'acide acétique (A. LWOFF, 1935). Le coefficient d'oxytrophie est de 6 environ pour *Polytomella caeca*. Il est de 40 pour *Astasia chattoni*, de 300 pour *Euglena gracilis* à l'obscurité et de 1.000 pour *Polytoma uvella*, c'est à dire qu'on peut pratiquement considérer *Polytoma uvella* comme oxytrophe strict <sup>1)</sup>.

Ce sont les cas limites qui doivent servir pour l'interprétation de l'oxytrophie. On peut admettre, en généralisant la conclusion de PRINGSHEIM (1921) relative à *Polytoma uvella*, que les acides gras et aussi les autres acides organiques sont utilisés par les oxytrophes pour la synthèse de l'amidon. L'énergie nécessaire aux synthèses serait fournie par la dégradation de l'amidon. Chez certaines formes, cette énergie devrait être obligatoirement fournie par la dégradation de l'amidon ou du paramylon, oxytrophes stricts, alors que chez d'autres, des mécanismes accessoires pourraient intervenir, comme l'oxydation des acides aminés par exemple. Ou bien encore, on peut supposer que certains Leucophytes peuvent désaminer certains aminoacides et obtenir ainsi les acides organiques nécessaires à la synthèse de l'amidon.

On admet que les Protozoaires dérivent d'organismes possédant des plastes. Les beaux travaux de PASCHER ont apporté à cet égard

<sup>1)</sup> D'après la définition de PRINGSHEIM (1937) les „Fettsäureorganismen“ correspondent exactement aux oxytrophes tels que nous les avons définis en 1935.

<sup>2)</sup> Il faut évidemment étudier le coefficient d'oxytrophie dans des conditions définies. P. B. ROTHIER (1936) a montré par exemple l'influence de la concentration des aliments azotés et carbonés et de l'oxygénation pour le développement de *Polytoma uvella*. Nous avons observé aussi que le coefficient d'oxytrophie peut varier avec la nature de l'aliment azoté c'est à dire avec l'étendue des synthèses effectuées par l'organisme.

des preuves convaincantes. Mais il est évident qu'un organisme qui perd ses plastes n'a de chance de survivre que si son métabolisme est indépendant du plaste et de l'amidon. On peut penser qu'un organisme à coefficient d'oxytrophie élevé a moins de chances de donner naissance à un Protozoaire viable qu'un organisme à coefficient d'oxytrophie relativement bas. Un autre exemple montrera le rôle de la nutrition carbonée pour l'évolution Chlorophytes → Protozoaires: une forme comme *Euglena gracilis*, capable de vivre à l'obscurité, peut perdre sa chlorophylle sans dommage alors que la perte de la chlorophylle serait fatale à *Euglena pisciformis*, obligatoirement phototrophe.

Oxytrophes et Haplotrophes. — Il est bien évident que les oxytrophes ne peuvent être définis que par rapport à des organismes qui ne le sont pas. Si tous les organismes étaient oxytrophes, l'oxytrophie n'aurait pas de raison d'être. C'est pourquoi nous avons pris soin de définir un groupe des haplotrophes qui comprend la majorité des Bactéries <sup>1)</sup> les Levures, les Champignons et les Protozoaires. Tous ces organismes 1) sont dépourvus de plaste, 2) ne font pas la synthèse de réserves glucidiques figurées. Les acides gras n'interviennent pas dans leur métabolisme; et s'ils peuvent parfois être utilisés, ce sera à titre d'aliment énergétique banal puisqu'ils sont en effet remplaçables par des glucides.

Cette définition purement négative n'aurait, elle non plus, pas de raison d'être s'il n'existait des organismes dans la nutrition desquels les acides gras et d'autres acides organiques, mais non les glucides, jouent un rôle fondamental: les oxytrophes.

La reconnaissance des oxytrophes <sup>2)</sup> implique donc la reconnaissance des haplotrophes. C'est pourquoi nous avons défini en 1932, par opposition aux oxytrophes, le groupe des haplotrophes. Nier l'existence des haplotrophes revient à nier l'existence des oxytrophes.

A quoi est liée l'oxytrophie? — Nous avons pu, en 1932, formuler les conclusions suivantes: les Chlorophytes sont phototrophes, les Leucophytes sont oxytrophes, les Protozoaires sont haplotrophes. Si, aujourd'hui, nous considérons l'ensemble des données acquises depuis cette époque, nous constatons 1<sup>o</sup>, que tous les Leuco-

<sup>1)</sup> Les bactéries phototrophes sont exclues ainsi que celles, très rares, réalisant la synthèse de réserves glucidiques de poids moléculaire élevé.

<sup>2)</sup> Synonyme: Essigsäureorganismen, Acetatorganismen ou Fettsäureorganismen de PRINGSHEIM. (D'autres acides que les acides gras, peuvent nous l'avons montré, et le fait a été confirmé par PRINGSHEIM, être utilisés par les Leucophytes et les Chlorophytes.)

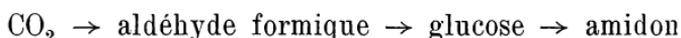
phytes étudiés jusqu'ici sont oxytrophes 2<sup>o</sup>, que tous les Chlorophytes expérimentalement privés de la fonction chlorophyllienne sont également oxytrophes, 3<sup>o</sup>, qu'aucun des Protozoaires étudiés jusqu'ici n'est oxytrophe, 4<sup>o</sup>, qu'aucun des Leucophytes ou des Chlorophytes expérimentalement privés de la fonction chlorophyllienne n'est haplotrophe.

Nous avons, en 1932, considéré l'oxytrophie comme liée au fonctionnement du plaste, c'est-à-dire à la synthèse des réserves glucidiques figurées, en l'absence de chlorophylle.

Les deux flagellés *Chlamydomonas agloiformis* et *Haematococcus pluvialis*, qui conservent leur chlorophylle à l'obscurité, avaient en effet été exclus des oxytrophes en raison du caractère non indispensable des acides gras — et ce, malgré qu'ils fussent très favorisants. A la suite de l'étude des paroxytrophes, nous avons donné une définition plus large de l'oxytrophie ce qui nous a permis d'inclure dans les oxytrophes les deux flagellés considérés. D'autre part, *Chlorogonium euchlorum* qui conserve aussi sa chlorophylle à l'obscurité est également oxytrophe (PRINGSHEIM, 1935; A. LWOFF et H. DUSI, 1935).

L'oxytrophie est donc liée à la synthèse des réserves glucidiques figurées en l'absence de chlorophylle (Leucophytes) ou en l'absence d'assimilation chlorophyllienne (Chlorophytes cultivés à l'obscurité).

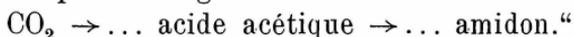
Cette corrélation peut être exprimée plus simplement: l'oxytrophie est liée à la synthèse des réserves glucidiques figurées en l'absence de photosynthèse (A. LWOFF, 1935). Quant à l'interprétation de l'oxytrophie, nous ne pouvons mieux faire que de citer le travail de LWOFF et DUSI (1936): „D'après la conception classique, la synthèse de l'amidon par les plantes vertes passe par les étapes suivantes:



et l'idée que l'amidon est synthétisé à partir du glucose a été adoptée par E. G. PRINGSHEIM (1921); celui-ci a montré cependant que le glucose est incapable de remplacer l'acide acétique pour la nutrition de *Polytoma wella*, constatation que nous avons étendue à de nombreux flagellés oxytrophes. Or on devrait s'attendre à ce que les produits de l'assimilation photosynthétique du CO<sub>2</sub> et d'une façon plus générale, les corps intermédiaires entre CO<sub>2</sub> et amidon, pussent suppléer au défaut de photosynthèse<sup>1)</sup>. C'est précisément le cas de

<sup>1)</sup> D'après tous les documents qui viennent d'être exposés, l'acide acétique (ou les autres acides organiques) compensent l'absence de photosynthèse puisqu'ils doivent être fournis aux organismes sans chlorophylle ou privés d'assimilation chloro-

l'acide acétique qui est jusqu'ici l'aliment ternaire le plus simple et le seul commun à tous les oxytrophes. Nous suggérons donc à nouveau, au moins à titre d'hypothèse de travail, le schéma suivant de l'amylogenèse par les organismes verts :



### Résumé.

Evolution morphologique des Protistes Eucaryotes

	Chlorophytes	Leucophytes	Protozoaires s. s.
Chlorophylle	+	0	0
Plastidome. Synthèse des réserves glucidiques figurées	+	+	0
Nutrition carbonée { à la lumière à l'obscurité	Phototrophie	Oxytrophie	Haplotrophie
	Oxytrophie	Oxytrophie	Haplotrophie
Pouvoir de synthèse	Autotrophie	Mésotrophie ou	Métatrophie
	Mésotrophie ou		
	Métatrophie		

Evolution physiologique des Protistes Eucaryotes

### Bibliographie.

- CAILLEAU, RELDA (1937): La nutrition des Flagellés Tétramitidés. Les stérols facteurs de croissance pour les Trichomonades. Ann. Inst. Pasteur **5**, 137.
- LWOFF, ANDRÉ (1932): Recherches biochimiques sur la nutrition des Protozoaires Paris, Masson éditeur.
- (1935 a): L'oxytrophie et les organismes oxytrophes. C. r. Soc. Biol. Paris **119**, 87.
- (1935 b): La nutrition azotée et carbonée de *Polytomella agilis* (Polyblépharidée incolore). Ibid. **119**, 974.
- LWOFF, A. et H. DUSI (1934): L'oxytrophie et la nutrition des Flagellés Leucophytes. Ann. Inst. Pasteur **53**, 641.
- (1935 a): La suppression expérimentale des chloroplastes chez *Euglena mesnili*. C. r. Soc. Biol. **119**, 1092.

phyllienne. D'autre part, l'acide acétique — nous le répétons, parce que c'est un fait très important — n'intervient pas dans la nutrition carbonée des organismes dépourvus de plastes. L'acide acétique remplace donc pour le fonctionnement du plaste (synthèse des réserves glucidiques figurées) l'absence de produits de l'assimilation photosynthétique du  $\text{CO}_2$ .

- (1935 b): La nutrition azotée et carbonée de *Chlorogonium euchlorum* à l'obscurité. L'acide acétique envisagé comme produit de l'assimilation chlorophyllienne. *Ibid.* **119**, 1260.
- (1936): La nutrition de l'Euglénien *Astasia Chattoni*. *C. r. Acad. Sci. Paris* **202**, 248.
- LWOFF, A. et E. LEDERER (1935): Remarques sur l'„extrait de terre“ envisagé comme facteur de croissance pour les Flagellés. *C. r. Soc. Biol. Paris* **119**, 971.
- LWOFF, A. et L. PROVASOLI (1935): La nutrition de *Polytoma caudatum* var. *astigmata* (Chlamydomonadine incolore) et la synthèse de l'amidon par les Leucophytes. *C. r. Soc. Biol. Paris* **119**, 90.
- PRINGSHEIM, E. G. (1937 a): Beiträge zur Physiologie saprophytischer Algen und Flagellaten. I. *Chlorogonium* und *Hyalogonium*. *Planta (Berl.)* **26**, 631.
- (1937 b): Beiträge zur Physiologie saprophytischer Algen und Flagellaten. II. *Polytoma* und *Polytomella*. *Ibid.* **26**, 665.
- (1937 c): Beiträge zur Physiologie saprophytischer Algen und Flagellaten. III. Die Stellung der Azetatflagellaten in einem physiologischen Ernährungssystem. *Ibid.* **27**, 61.
- (1937 d): Assimilation of different organic substances by saprophytic Flagellates. *Nature (Lond.)* **139**, 196.
- ROTTIER, P. B. (1936 a): Recherches sur les courbes de croissance de *Polytoma uvella*. L'influence de l'oxygénation. *C. r. Soc. Biol. Paris* **122**, 65.
- (1936 b): Recherches sur les courbes de croissance de *Polytoma uvella*. L'influence de la concentration des substances nutritives. *Ibid.* **122**, 776.
- NB. On trouvera le complément de la bibliographie dans les travaux cités ici.
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: [90\\_1938](#)

Autor(en)/Author(s): Lwoff André

Artikel/Article: [Remarques sur la physiologie comparée des Protistes eucaryotes. Les Leucophytes et l'oxytrophie. 194-209](#)