

Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 63 (1945-1948)
Heft: 265

Artikel: Constitution cellulaire et perméabilité de la cellule végétale
Autor: Neipp, Lucien
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-273563>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 18.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

**Constitution cellulaire et perméabilité
de la cellule végétale¹**

PAR

Lucien NEIPP

(Séance du 25 avril 1945.)

I. — Introduction.**A. — Perméabilité de la cellule².**

Les phénomènes de plasmolyse et de turgescence, étudiés pendant un temps relativement court, font apparaître le protoplasma comme peu perméable aux sels. Cela explique qu'on l'ait considéré comme représentant le type des membranes hémi- ou semiperméables. Cette notion fut tout d'abord admise à la suite des expériences d'OVERTON (1895-1899). Cet auteur avait cru voir que la plasmolyse ne diminuait pas quand on maintenait les cellules dans des solutions plasmolysantes. Ceci ne fut pas confirmé par FITTING (1915) qui constata, au contraire, une régression lente de la plasmolyse dans les solutions de sels alcalins. De telles régressions avaient déjà été observées par DE VRIES dès 1885 et par KLEBS et JANSE en 1887 ; à l'époque, elles constituaient d'importantes exceptions à la théorie de l'hémi-perméabilité cellulaire. OSTERHOUT (1909) observa à l'aide de la méthode d'OVERTON, que, peu après la plasmolyse de cellules de Spirogyre, il se produisait une déplasmolyse qui devenait maximum après une demi-

¹ Il nous est très agréable de remercier bien vivement M. le professeur A. Girardet pour tout l'intérêt qu'il a porté à ce travail et pour les judicieux conseils qu'il nous a si aimablement donnés.

Qu'il nous soit permis de remercier également M. le professeur F. Cosandey, qui a bien voulu mettre à notre disposition la bibliothèque de l'Institut de Botanique générale, et accepter de présenter ce travail à la S. V. S. N.

² Nous mentionnerons aussi quelques expériences significatives faites sur des cellules animales. Elles renforcent celles effectuées sur les cellules végétales.

heure. Si les cellules étaient maintenues dans la solution plasmolysante pendant un temps encore plus long, il se produisait un ratatinement du protoplasma, phénomène irréversible, donc différent de la plasmolyse. C'est ce phénomène qu'OVERTON avait sans doute pris pour une plasmolyse vraie.

Mais cette déplasmolyse qui devient de plus en plus faible et finalement s'arrête, ne permet pas d'envisager une diminution progressive de la perméabilité vis-à-vis des sels. HOEBER pense qu'il faut y voir plutôt l'influence d'autres phénomènes tels que l'exosmose de substances cellulaires. De plus, il est établi que des cellules immergées pendant longtemps dans des solutions salines subissent des lésions de plus en plus graves qui entraînent leur mort. Plus ces lésions s'accroissent, plus leur perméabilité augmente. L'imperméabilité relative de la cellule pour les sels caractérise donc son intégrité.

De nombreux faits s'opposent encore à l'existence de l'hémi-perméabilité. C'est ainsi que beaucoup de champignons se développent sur des milieux de culture très concentrés en cristalloïdes (confitures par exemple), et possèdent toujours des cellules turgescentes. Leur suc vacuolaire serait donc encore hypertonique par rapport au milieu ambiant très concentré. Dès 1909, OSTERHOUT vérifia, d'une manière fort ingénieuse, la pénétration des sels de calcium par la formation de cristaux d'oxalate de chaux, dans les cellules contenant de l'acide oxalique. RUHLAND et HOFFMANN étudièrent la plasmolyse suivie de déplasmolyse de la bactérie sulfureuse *Beggiatoa mirabilis*, en la maintenant dans des solutions hypertoniques. Ils enregistrèrent une perméabilité considérable pour les sucres, l'urée et les acides aminés.

Laissant immergés pendant trois jours certains tissus végétaux dans une solution de nitrate de potassium de forte concentration, VAN RYSELBERGHE a constaté l'augmentation de la pression osmotique du suc cellulaire.

STILES et KIDD, procédant de même, mais avec une solution notablement hypotonique de chlorure de potassium ou de sodium, constatent que ce liquide ambiant s'appauvrit progressivement en sels. Les cristalloïdes de la solution sont donc absorbés par les cellules : le protoplasma n'est donc pas hémi-perméable. Il est intéressant de remarquer que ce passage est ici à sens momentanément unique, contraire à l'équilibre par dialyse. LAPICQUE (1922) a montré que des fragments d'*Ectocarpus* placés dans une solution hypertonique sont plasmolysés, mais que, si on prolonge l'immersion pendant 24 heures, la plasmolyse cesse. Les cellules végétales immergées dans

des solutions hypertoniques de certaines substances telles que : urée, glycérol, nitrate de sodium, nitrate de potassium, chlorure de sodium, aldéhydes, etc., ne restent plasmolysées que pendant un temps très court.

RUBINSTEIN et BURLAKOWA ont vérifié que la levure cultivée dans les milieux d'une teneur extrêmement faible en Ca et Na, peut emmagasiner presque tous ces cations et en contenir environ 500 fois plus que le milieu ambiant. JACQUES et OSTERHOUT ont remarqué le même phénomène avec *Valonia macrophysa* qui accumule fortement les nitrates et peut en contenir 2000 fois plus que l'eau de mer.

Rappelons, à ce propos, l'absorption préférentielle du K par les plantes qui se traduit par une forte concentration de ce métal dans leurs cendres. Cet excès est d'autant plus remarquable que les liquides qui circulent dans la terre sont plus riches en Na qu'en K.

De même, on sait depuis longtemps (DE VRIES, 1871 ; PFEFFER, 1877) que les cellules végétales sont perméables aux bases et aux acides. De nombreuses expériences ont confirmé ces premières observations, en particulier celles d'OVERTON (1902) sur la différence de pénétration de bases fortes et de bases faibles, celles de CZAPEK, de RUHLAND (1913), ainsi que les observations de JACOBS et d'OSTERHOUT (1935) sur CO₂ et H₂S.

Quant aux substances organiques, rappelons que RUHLAND signalait déjà, en 1911, sur des cellules de betterave plasmolysées, qu'il existe une perméabilité faible pour le saccharose, le glucose et le fructose (à l'encontre d'OVERTON qui croyait les cellules végétales complètement imperméables aux sucres!). FITTING (1917) et HÖFLER (1918) confirmèrent ces faits et notèrent pour *Rhoeo discolor* et *Tradescantia* une faible perméabilité vis-à-vis du sucre de canne. Enfin, depuis ces premières recherches, la perméabilité des membranes pour une foule de substances a été constatée et systématiquement étudiée : matières colorantes, alcaloïdes, urée, acides aminés, alcools, narcotiques, etc.

Tous ces résultats¹ apportent donc la preuve indiscutable de la perméabilité de la cellule végétale à l'égard des substances les plus diverses. Et, pour renforcer ces nombreux arguments : la nécessité des échanges de matières indispensables à la vie et au développement des végétaux ne conduit-elle

¹ Notre but n'a pas été de faire une bibliographie complète des recherches sur la perméabilité des diverses substances, mais d'en choisir un nombre suffisant, susceptible de prouver la perméabilité cellulaire.

pas à admettre que le protoplasma possède nécessairement une certaine perméabilité ? De plus, on sait maintenant « qu'il est le siège de phénomènes constants d'imbibition, d'adsorption, de combinaisons chimiques, de désimbibition, qui font pénétrer dans sa substance, ou en font sortir, certains éléments qui ne pourraient y entrer, s'y accumuler en aussi grande proportion, ni en sortir, si les échanges osmotiques étaient les seuls qui eussent lieu » (COMBES, 1927).

B. — Variabilité de la perméabilité.

Si la cellule est douée d'une perméabilité incontestable, de nombreux faits mettent en relief une très grande variabilité de celle-ci vis-à-vis des différentes substances. De nombreuses actions peuvent entrer en jeu : qualité et concentration de la substance, composition du milieu ambiant et du milieu intérieur de la cellule.

GELLHORN classe ces facteurs actifs de la façon suivante :

1. Facteurs extérieurs :
 - a) facteurs physiques (température, lumière).
 - b) facteurs chimiques et physico-chimiques (nature des substances, pression osmotique, concentration des ions H).
2. Facteurs intérieurs : dépendent du phototropisme, du géotropisme, de la différenciation fonctionnelle, de la saison, de l'âge, de divers processus d'excitation et de l'existence probable de mécanismes régulateurs « physiologiques ».

Parmi les très nombreuses recherches suscitées par cet important problème, nous n'en rappellerons que quelques-unes à titre d'exemples. Qu'il s'agisse d'un même ion ou d'ions différents, il a été constaté des perméabilités très variables de la cellule végétale à leur égard.

OSTERHOUT (1915), ainsi que RUHLAND et HOFFMANN ont trouvé une plus faible pénétration pour les sels alcalino-terreux que pour les sels alcalins. Rappelons aussi la perméabilité très inégale manifestée pour les différentes bases et acides (passage extrêmement rapide de NH_4OH et de CO_2 , acides organiques pénétrant plus vite que les acides minéraux), vis-à-vis des mono- et des disaccharides ainsi que des bases et des sels d'alcaloïdes (OVERTON, RUHLAND, 1914, et TRÖNDLE, 1920). GELLHORN, ordonnant les différents sels d'après les perméabilités que les cellules végétales présentent à leur égard,

obtient des séries lyotropes. Notons, en passant, que de telles séries ont été également trouvées dans un grand nombre de phénomènes biologiques (actions diurétiques, pouvoir hémolytique, action paralysante des nerfs moteurs, destruction de la contractilité des muscles striés, action constrictive sur les muscles lisses, inhibition des mouvements des cils vibratiles, anesthésie locale de la cornée, etc.), dans l'étude des colloïdes et dans de nombreux autres phénomènes physico-chimiques purs.

Il convient également de souligner l'influence importante exercée sur la perméabilité par les mélanges de substances, par l'antagonisme des ions ainsi réalisé, et par leur concentration (RUFZ DE LAVISON).

Si on mélange NaCl et CaCl₂ dans des proportions définies, il ressort des résultats qu'ils entravent mutuellement leur pénétration dans la cellule (la perméabilité de la cellule semble donc être plus grande pour les sels isolés). Déjà en 1917, BROOKS, par des mesures de conductivité, vérifia aussi cette propriété avec les membranes de Laminare. Il constata également qu'avec l'eau de mer, le passage est toujours bien plus long. Cette perméabilité minimum peut aussi être réalisée par l'emploi d'une solution équilibrée contenant, avec NaCl, au moins un sel bivalent.

Il est intéressant de rappeler que, non seulement des cellules d'espèces différentes ou voisines manifestent des perméabilités inégales pour un même sel, mais que des cellules très rapprochées d'une même plante présentent aussi cette caractéristique. C'est ainsi que HÖFLER (1918) a pu constater, avec la tige de *Tradescantia*, que des cellules voisines possèdent à l'égard de KNO₃ des perméabilités bien différentes. HURCH a, de même, signalé pour diverses substances, une perméabilité souvent plus forte de l'épiderme que du mésophylle (notamment chez *Vallisneria* et *Sagittaria*). Rappelons encore que les Chlorophycées sont très perméables aux sels des eaux marines alors que les Phéophycées ne le sont pas (HÖFLER); il en est de même pour les plantes désertiques et marines riches en NaCl. Parmi les autres végétaux très pauvres en chlorures, GUILLIERMOND distingue encore de grandes variations; des plantes chlorophiles (présence de chlorures dans les vacuoles): Urticacées, Chénopodiacées et des plantes chlorophobes: Algues d'eau douce, Lichens, Mousses.

C. — *Est-il possible d'expliquer cette sélectivité par l'existence d'une partie différenciée de la cellule?*

Et tout d'abord, la membrane cellulosique intervient-elle dans la perméabilité?

1. — *Rôle de la membrane cellulosique.*

Cette enveloppe solide qui entoure la cellule végétale lui donne la rigidité qui la distingue de la cellule animale. Outre ce rôle d'organe de soutien, elle peut être encore considérée comme un dispositif de protection vis-à-vis des divers agents destructeurs du milieu ambiant. Elle joue un rôle primordial dans le transport des substances : migration de l'eau et des corps dissous. L'ensemble de ces membranes glucidiques (imprégnées de liquides en migration) et des méats intercellulaires (remplis de gaz en mouvement) joue dans l'économie des organismes le rôle capital d'un milieu intérieur. C'est dans ce système que le protoplasma puise les diverses substances nécessaires à son métabolisme et rejette certains des corps élaborés. Enfin, et ceci est très important, elle est perméable aux gaz, à l'eau, aux cristoalloïdes et se laisse traverser par les lipides à l'état liquide ¹ (DEVAUX). D'après R. COMBES, les membranes glucidiques laissant presque tout passer, la perméabilité sélective serait surtout effectuée par les pellicules ectoplasmiques dont la perméabilité est moindre. Elles ne sont donc pas responsables, pour la plus grande part, de la sélection qui se produit parmi les espèces chimiques offertes, par le milieu ambiant, à la substance cellulaire vivante. Pratiquement, leur résistance peut donc être négligée. (Cela pour les membranes cellulosiques ; il en est tout autrement pour les membranes cutinisées). Le rôle de ces membranes ne doit, cependant, pas être considéré comme absolument nul dans les processus de sélection ; elles interviennent, pour une part, par leur caractère propre d'imbibition et d'adsorption, par l'orientation des molécules qui les constituent ; cette orientation leur permet de fixer certains ions par l'un de leurs pôles et de former ainsi à leur surface un revêtement tel, que cette couche d'ions peut alors exercer une influence directe sur l'entrée et la sortie des substances dissoutes (ceci à cause de leur charge électrique).

2. — Pour tenter d'expliquer cette grande variabilité dans la perméabilité, cette véritable perméabilité sélective, on a été amené à rechercher et même à admettre l'existence, à la limite superficielle du protoplasma, d'une partie différenciée à qui l'on pourrait attribuer un rôle important dans ces échan-

¹ Ces membranes peuvent encore être considérées comme de véritables réserves glucidiques (cellulose, callose, matières pectiques, hémicelluloses) qui, selon les besoins, peuvent être hydrolysées par des enzymes (cytases), ce qui permet leur mobilisation au profit de la cellule. (Ex. : endosperme de Palmées).

ges. Cette partie essentielle servant, en quelque sorte, de barrière et de régulateur vis-à-vis du milieu extérieur, a été dénommée selon les auteurs : membrane limitante protoplasmique, membrane ectoplasmique, plasmolème (PLOWE). Elle possède son correspondant à la limite du protoplasma et du suc vacuolaire ; elle prend alors le nom de membrane endoplasmique ou tonoplaste.

Des observations faites par OSTERHOUT, en 1922, sur *Valonia* sont en faveur de l'existence de telles membranes. Cet auteur a constaté qu'il y a de grandes différences entre la composition du suc cellulaire de cette algue et le milieu dans lequel elle baigne. C'est ainsi que sa concentration en chlorure de sodium n'est que le cinquième de celle de l'eau de mer, alors que, inversement, le potassium s'y trouve en quantité bien plus grande. OSTERHOUT a trouvé encore de notables différences pour d'autres ions comme Cl, Ca, Mg, SO_4 . Immergeant ces algues dans un suc cellulaire provenant d'algues de même espèce, il a mesuré la différence de potentiel de la chaîne symétrique (suc cellulaire - protoplasme - suc cellulaire) et a enregistré une différence de potentiel de 14,5 millivolts. Ceci s'explique, si l'on admet l'existence de deux couches protoplasmiques différentes : l'une à la surface extérieure, l'autre à la surface intérieure. De plus, comme *Valonia* meurt dans un milieu formé par son propre suc cellulaire (OSTERHOUT, 1925)¹, on ne peut comprendre un tel phénomène sans admettre que la perméabilité est différente pour chacune des deux couches limitantes du protoplasma. Des constatations analogues ont été faites pour *Nitella*, par HOAGLAND, DAVIS et MARTIN. Le suc cellulaire de cette algue présente une teneur en chlore de 0,128 mol. et une conductivité correspondant à celle d'une solution de KCl 0,1 N, alors que la teneur en chlore de l'eau de l'étang où elle vit est toujours minime.

La forte conductivité du suc est l'indice que les sels se trouvent à l'état ionisé dans la cellule. GELLHORN en déduit que la cellule est imperméable aux ions Cl. Expérimentalement, il a été trouvé qu'il est très difficile d'augmenter la teneur en Cl du suc cellulaire en immergeant des cellules dans des solutions riches en cet ion. De même, on ne peut observer l'exosmose du Cl que s'il y a lésion cellulaire (IRWIN).

En 1934, OSTERHOUT a complété ses recherches en étudiant le courant d'action de *Nitella*. Constatant qu'il possède

¹ Dans un tel milieu, il n'y a plus de différence de potentiel ; celle-ci semble donc nécessaire à la vie de la cellule.

deux maxima très proches l'un de l'autre, il explique ce phénomène en admettant que le développement de ce courant est lié à l'augmentation de la perméabilité (pour le potassium), non seulement de la couche limitante externe, mais encore de la couche limitante interne. Il fait une déduction analogue pour le courant d'action de *Valonia*.

Ces importantes observations d'OSTERHOUT semblent établir le rôle primordial que peuvent jouer les couches limitantes protoplasmiques dans la perméabilité de la cellule. Nous allons maintenant parler de celles-ci. Existent-elles ? Quel rôle jouent-elles ? Quelle est leur constitution ?

II. — Existe-t-il une membrane périphérique protoplasmique qui puisse intervenir dans cette perméabilité sélective ?

Certains auteurs : MOORE et ROAF, BOTTAZZI, LAPICQUE, M.-H. FISCHER, STILES repoussent l'hypothèse de l'existence d'une membrane protoplasmique.

Mais actuellement, on tend, en général, à admettre l'existence d'une couche limitante superficielle, non distincte du protoplasma, plutôt que d'une membrane limitante indépendante du protoplasma.

Des données théoriques et des données expérimentales plaident en faveur de cette dernière hypothèse.

1. — Données théoriques.

Certaines substances diminuent la tension de surface de l'eau (lécithine, cholestérine). D'après la loi de GIBBS, de telles substances s'accumulent à la surface limite de leurs solvants, d'où il s'ensuit des modifications de leur couche superficielle.

En outre, la « condensation » des molécules, à la surface limite de deux phases dont l'une au moins est liquide, se traduirait : par l'augmentation de la densité (ARTUR, HAGEN, MEUNIER (1845-1863) et de la viscosité (PLATEAU), par la diminution du degré d'ionisation (BECQUEREL et DEUTSCH). Plus la tension superficielle est faible, plus cette « condensation » est considérable (ceci est conforme à la loi de GIBBS) ; elle peut aller, dans certains cas, jusqu'à la solidification. Cette « condensation » a été observée, in vitro, avec les albumines par RAMSDEN, avec les saponines par SCHORTER, avec les peptones par METCALF. H. DEVAUX (1928), LANGMUIR, HARKINS, J. PERRIN, ont démontré que cette couche interfaciale a l'épaisseur d'un « film » mono- ou bimoléculaire. Les recherches de DUCLAUX, TRAUBE et LUNDEGÅRDH nous con-

duisent à admettre l'orientation de ces couches moléculaires superficielles : ces molécules sont fixées à la surface de la phase liquide par le pôle soluble, tandis que l'autre pôle est situé dans l'autre phase. DEVAUX résume très clairement cette conception : « Toutes les fois qu'un liquide présente une face libre, les molécules, occupant cette surface, doivent, cela est une nécessité physique, s'orienter toutes, en tournant leur pôle le plus attiré vers la masse du liquide. S'il s'agit d'une lame mince ou épaisse, et qu'il y ait ensuite solidification, l'orientation moléculaire sera conservée, de sorte que la lame possèdera deux faces dissemblables, deux champs de forces hémimoléculaires. » Ce qui incite cet auteur à croire en « l'existence de telles membranes, non seulement autour de la cellule, mais autour du noyau, des vacuoles, des gouttes grasses et probablement aussi autour des plastes et des mitochondries ».

2. — Données expérimentales.

NAEGELI (1855) et PFEFFER (1890), provoquant une lésion mécanique sur des cellules d'*Hydrocharis* et de *Vaucheria*, remarquent, à l'endroit lésé, l'apparition d'une couche limitante de néo-formation : cette nouvelle couche protoplasmique ne laisse pas plus pénétrer les colorants que le protoplasma normal, tandis qu'un protoplasma mort se colore rapidement¹.

RAMSDEN a observé, sur les surfaces cellulaires, une telle accumulation de protéines qu'elles semblent former une membrane solide.

GAIDUKOV, PRICE ont attiré l'attention sur le fait que les mouvements browniens sont bien moins vifs dans les couches limitantes, et HANSTEEN-CRANNER (1922) a noté que la réfraction de la lumière y est plus forte qu'à l'intérieur de la cellule. (SEIFRIZ, 1921, a fait la même observation sur les amibes.)

Nous avons déjà rappelé les expériences d'OSTERHOUT sur les *Valonia* ; ses conclusions sont en faveur de l'existence d'une couche limitante protoplasmique externe. Signalons encore le travail d'ULLRICH. Cet auteur, utilisant la lumière polarisée, a montré que la membrane des grandes cellules de *Valonia macrophysa* n'est pas homogène, mais qu'elle montre un champ compliqué auquel on peut rapporter des différences dans la

¹ Rappelons, à ce propos, des expériences de CHAMBERS et POLLACK. Le protoplasma retiré des œufs d'étoiles de mer, non colorable dans son habitat normal, se colore dans l'eau dont le pH est 6. La nouvelle couche limitante possède une perméabilité plus grande ou sa formation est si retardée, du fait de l'acidité, que les colorants ont ainsi le temps de pénétrer.

perméabilité. D'après les expériences de HÖBER (1926), FRICKE et MORSE, et les mesures effectuées par SUZUE sur la conductibilité du contenu cellulaire et de cellules entières, la couche cellulaire limitante aurait une résistance spécifique bien plus forte que le reste du protoplasme¹. KOPACZEWSKI (1933) a rappelé qu'on a assisté, dans certains cas, à l'apparition d'une plus grande cohésion, visible, des couches périphériques cellulaires. Ce cas se présente pour les cellules reproductrices animales, après la fécondation. Il se forme une véritable membrane, par coagulation, vraisemblablement, des couches périphériques du protoplasma. Ceci est à rapprocher de la coagulation mécanique du protoplasma mise en évidence par LEPE-SCHKIN (1941).

* * *

Il y a déjà longtemps, SCHULTZE, en 1863, a constaté que deux pseudopodes d'*Orbitolites complanatus*, appartenant au même individu, fusionnent s'ils arrivent en contact. S'ils appartiennent à deux individus différents, la fusion n'a pas lieu. Pour qu'elle puisse se produire, il faut sectionner les deux pseudopodes. Ce fait semble bien prouver l'existence d'une différenciation de la périphérie cellulaire intacte.

Mais ce sont les expériences de microdissection de CHAMBERS (1927)² et de SEIFRIZ (1921) qui semblent les plus probantes. Ces auteurs ont déduit de leurs observations que, dans une cellule au repos, la couche limitante a la constitution d'un gel, alors que le reste du protoplasma a l'allure d'un sol ; de plus, la couche limitante peut facilement se transformer en sol sous une influence traumatique, par exemple. CHAMBERS pense que l'hydrogel protoplasmique resserre ses « agrégats moléculaires » dans sa partie superficielle en contact avec le milieu extérieur, constituant ainsi une région plus résistante, où le protoplasma fluide passerait, par des transitions successives, à une gelée demi-solide.

CHAMBERS (1925), appliquant sa technique de microdissection cellulaire et de microinjection à des astéries, a observé, notamment, la nature très fluide de leur protoplasma ainsi qu'une réfringence marquée de la périphérie de ce dernier.

¹ Par analogie, signalons que le contenu des hématies présente la conductivité d'une solution de KCl à 0,17 ‰, alors que ces éléments intacts ne témoignent que d'une conductivité très faible.

² Bien qu'effectuées sur des cellules animales, nous relatons ces très importantes expériences qui ont permis de mettre en évidence l'existence de propriétés physiques et physiologiques, caractéristiques de la couche protoplasmique limitante.

Celle-ci résulterait d'une condensation de sa substance et constituerait une sorte de membrane.

En injectant une solution colorante à ces cellules, il a remarqué qu'elles se colorent immédiatement, tout entières, sans que le colorant passe à l'extérieur alors que, plongées dans la même solution colorante, elles ne se colorent pas. Ceci montre clairement que le colorant ne peut ni pénétrer de l'extérieur dans la cellule, ni passer de l'intérieur à l'extérieur par suite de la présence d'une sorte de « barrière » qui s'oppose à ce passage ; (barrière qui disparaît lorsque la cellule meurt, ce qui entraîne le libre passage du colorant dans les deux sens). Enfin et surtout, opérant sur des amibes, cet expérimentateur a pu constater l'apparition, à la surface du protoplasma mis à nu, de films qui, en se réunissant, l'entourent peu à peu, d'une véritable pellicule protectrice. De ses expériences, il a déduit que la formation de la couche cellulaire limitante dépend des facteurs extérieurs et intérieurs. Dans l'eau de mer alcaline, elle se fluidifie et, à la suite d'une lésion, on assiste à la formation rapide d'une nouvelle couche limitante. Inversement, dans l'eau de mer acidifiée, il y a une solidification plus accentuée de cette couche et, après lésion, cette dernière se forme si lentement que la cellule meurt. Un certain laps de temps, parfaitement mesurable, est donc nécessaire à la formation de ces fines pellicules limitantes. Des observations plus minutieuses montrent qu'il se forme probablement plusieurs couches superficielles qui s'incrustent l'une dans l'autre en utilisant le protoplasma comme substratum. COMMANDON, sur des paramécies et des hématies, H. DEVAUX, K. UMRATH, sur des cellules végétales, ont constaté des formations identiques.

Des résultats très significatifs obtenus par Mlle PLOWE (1931) viennent encore renforcer ces arguments. Faisant des microinjections de solutions colorantes (bleu d'aniline, fuchsine acide, etc.), elle est arrivée à des résultats identiques : le colorant se répand dans tout le protoplasma sans traverser les membranes protoplasmiques ; les mêmes cellules, simplement plongées dans de telles solutions, n'ont pas leur protoplasma coloré. Ces résultats ont été obtenus indifféremment avec des cellules de plantes terrestres et aquatiques.

Puis cet auteur a constaté directement la présence d'un « plasmolème » sur le protoplasma plasmolysé. D'après HÖFLER, on pourrait comparer ce plasmolème aux « Haptogemembranen » de KÜSTER (1910), mais alors que ces dernières sont engendrées artificiellement à la surface de contact du

protoplasma et du plasmolysant, le « plasmolème » de PLOWE existerait autour de la cellule intacte.

Un autre argument, encore plus convaincant, en faveur de l'existence de telles membranes découle d'actions opposées qu'exercent les ions selon qu'ils se trouvent à l'extérieur ou à l'intérieur des cellules, c'est-à-dire, selon que celles-ci baignent dans les solutions de sels ou que ces dernières leur sont injectées. CHAMBERS et REZNIKOFF ont pu déduire de leurs expériences que des sels de métaux monovalents, comme NaCl ou KCl, sont plus toxiques s'ils agissent sur la cellule par l'extérieur (destruction de la membrane protoplasmique), tandis que des sels de métaux bivalents, comme CaCl_2 et MgCl_2 , qui laissent intacte la membrane protoplasmique, sont plus nocifs s'ils sont injectés dans le protoplasma (solidification irréversible). Dans leur étude sur l'antagonisme des ions (actions de sels désintoxicants : Ca, Mg, sur la toxicité de Li, K, Na), ces auteurs signalent encore que le calcium se montre bien plus actif vis-à-vis du Li que du K, lorsque l'essai est fait sur la membrane protoplasmique (cellules baignant dans les solutions de sels) ; il agit de façon inverse quand il est introduit à l'intérieur de la cellule.

Des expériences de POLLACK confirment ces données : l'acide picrique, très toxique quand il agit extérieurement, ne provoque aucune lésion lorsqu'il est injecté, même en solution saturée. De tels résultats ne peuvent être compris que si l'on admet l'existence d'une couche limitante, distincte du reste du protoplasma.

WEBER (1932) en démontre l'existence par l'expérience suivante : des cellules de *Spirogyra* traitées par un oxalate (oxalate de potassium, par exemple) ; meurent dès qu'elles sont mises en contact avec une solution d'urée, tandis que des cellules semblables, non traitées préalablement par l'oxalate, se plasmolysent normalement au contact de la solution d'urée. Et voici son interprétation : le calcium a été éloigné de la surface cytoplasmique par l'oxalate de potassium ; la formation d'un nouveau plasmolème est, par suite, devenue impossible : l'urée pénètre directement dans le protoplasma et le tue. En ne lavant pas, au préalable, de telles cellules avec de l'oxalate ou en ajoutant à des cellules ainsi lavées, du chlorure de calcium hypotonique, on ne constate plus de destruction lorsqu'on les plasmolyse par l'urée. Ces résultats plaident donc en faveur de la « réaction de précipitation de surface », et non d'une membrane « haptogène » du protoplasma.

WEBER a réalisé des expériences analogues avec des cellules

d'*Allium Cepa*. Elles confirment celles qui ont été effectuées avec les *Spirogyra*. Cet auteur a également signalé que les basses températures permettent à l'urée de pénétrer instantanément dans les cellules et d'y tuer le cytoplasma : la destruction du plasmolème par le froid en est la cause.

Un certain nombre de résultats récents viennent encore étayer ces conclusions. MANGENOT, examinant la structure des volumineux plasmodesmes des Rhodophycées, a noté que les protoplasmas de deux cellules voisines ne sont qu'en contact et ne peuvent fusionner, par suite de la présence sur chacun d'eux, d'une fine pellicule. La présence de ces « synapses » (MANGENOT) a été retrouvée par Mlle CELAN qui a précisé leur nature lipidique avec une forte teneur de lécithine. Et GUILLIERMOND ajoute : « que la membrane ectoplasmique lipidique supposée par certains physiologistes est ici directement observée ». Ajoutons que, d'après ce savant, tout fragment de cytoplasma mis à nu, se sépare immédiatement du milieu ambiant par une fine membrane formée par la condensation de sa couche superficielle : cas des tubes polliniques déchirés d'où le cytoplasme s'échappe en s'entourant aussitôt d'une membrane, observations de plasmodes de myxomycètes (SEIFRIZ). D'ailleurs, cette sorte de membrane est la seule qui existe chez les myxamibes, chez les zoospores des algues et des champignons.

En 1939, A. WEIDE ayant isolé une masse protoplasmique de *Phycomyces*, constate que beaucoup de ces plasmodes s'entourent d'une pellicule. De tels explantats peuvent donner ultérieurement de nouveaux mycéliums. Simultanément, les observations de NAEGELI, citées plus haut, semblent avoir été vérifiées par K. WEISSENBOECK dans son étude sur le développement des membranes de régénération, lors de la plasmolyse de cellules de *Vaucheria*. Leur formation se manifeste tout d'abord par un changement superficiel du cytoplasma qui se traduit par la perte de son pouvoir de fusionner avec d'autres protoplasmas. Leur apparition visible nécessite des temps variables : de une à quarante-huit heures. En outre, elles dépendent de l'âge, de la saison, de la température et de la lumière. D'abord extrêmement souples, elles peuvent devenir plus résistantes ou cassantes selon les substances qui sont à leur contact (sels de Ca, etc.). Leur liaison d'abord très étroite avec le protoplasma, semble devenir plus lâche avec l'âge ; une telle membrane présente un comportement optique identique et un pH analogue à celui de l'ancienne membrane ; à l'encontre de cette dernière, elle accumule intensément les colorants.

N. KAMIYA a enregistré une durée de cinq jours pour l'apparition de la pellicule extrêmement mince qui se forme lors de la plasmolyse de cellules épidermiques d'*Allium*. La faible épaisseur de cette « membrane », au-dessous des limites de mesure et de vision, exige un bon éclairage et une excellente optique. Elle présente sur sa face intérieure un dépôt colorable, finement granuleux et d'origine protoplasmique. Plus récemment encore, LEPESCHKIN (1941), faisant subir à la cellule des pressions allant jusqu'à l'écrasement de sa pellicule limitante a vu les gouttelettes protoplasmiques ainsi exsudées s'entourer ordinairement d'une pellicule qu'il nomme « pellicule d'adsorption ». Il repousse l'image d'une « membrane de précipitation » proposée par HEILBRUNN et précise que de telles pellicules se développent seulement à la surface de gouttelettes protoplasmiques vivantes. D'ailleurs, tous les facteurs diminuant la résistance du protoplasma et accélérant sa coloration, ne sont pas favorables à la formation de ce film : basse température, solutions salines mal équilibrées, pH trop élevé ou trop bas, grandes concentrations de substances diverses. Enfin, S. TORNAVA a pu enregistrer que des membranes protoplasmiques végétales ont une capacité d'expansion pouvant aller jusqu'à 200 % de leur surface normale sans éclater. Signalons encore que, lors de nouvelles expériences, SEIFRIZ (1939) étudiant sur des œufs d'Echinodermes des modifications de surface telles que : formation de petites excroissances (ampoules, papilles) ruptures, gonflement de la couche extérieure, voit en celles-ci des manifestations de l'existence de la membrane protoplasmique.

D'après R. COMBES, « il n'y a pas, à la périphérie du protoplasma, une formation particulière de la cellule, essentiellement différente du reste de la matière vivante, ayant une individualité morphologique propre ; il y a simplement une région où la substance protoplasmique a été un peu modifiée par le contact du milieu extérieur. On peut conserver à cette région superficielle le nom de membrane protoplasmique, à condition de ne voir sous cette dénomination que la surface de l'hydrogel protoplasmique modifiée par la tension superficielle ».

Et R. COMBES estime que cette conception s'appuie sur les observations de la rapidité d'apparition de cette membrane dans certaines conditions : des cellules de *Vaucheria*, de *Spirogyra*, etc., coupées et exprimées dans l'eau ont permis de constater que dès que les fragments de matière vivante arrivent au contact de l'eau, leur surface prend aussitôt les caractères d'une membrane ectoplasmique normale. « Il se produit une

sorte de condensation de la substance protoplasmique au contact de l'eau, qui peut être rapprochée de la formation de pellicules observée à la surface de gouttelettes de solutions de protéïdes. »¹

Nous voyons que de nombreux auteurs, à la suite de ces diverses observations, admettent l'existence d'une couche protoplasmique limitante, couche dénommée membrane protoplasmique externe, membrane ectoplasmique, ou encore *plasmolèmne*. Enfin, cette couche limitante dépend du protoplasma, mais avec des propriétés physiques et physiologiques modifiées.

III. — Existe-t-il une membrane protoplasmique interne ?

Les vacuoles ont-elles une paroi propre ou leur paroi est-elle simplement constituée par le protoplasma dans lequel elles se trouvent ?

DE VRIES (1885), le premier, a émis l'idée que les vacuoles ont une paroi propre : « Elles sont des sortes de sacs à contenu semi-liquide, liquide ou solide, en suspension dans l'hydrogel protoplasmique. » Plasmolysant, avec une solution de KNO_3 à 10 %, diverses cellules végétales, il constate qu'au cours de la mort du protoplasma, les vacuoles diminuent de volume et peuvent même s'en isoler, entourées de leur membrane limitante. Cela lui permet d'affirmer que cette membrane appartient bien à la vacuole. Cette dernière et sa paroi constitueraient donc un appareil cellulaire distinct ; DE VRIES lui donne le nom de *tonoplaste*, il le rapproche des autres plastes (amyloplast, chloroplast) ; le tonoplaste serait donc un plaste dont le contenu est liquide.

En 1926, LLOYD et SCARTH formulent une opinion qui se rapproche de celle de DE VRIES. Ils pensent que certaines particules de protoplasma s'envelopperaient chacune d'une membrane de nature lipoïdique donnant ainsi naissance à de jeunes vacuoles. Ces dernières peuvent donc être considérées comme des constituants vivants de la cellule.

Au contraire, PFEFFER (1897) estime que le suc vacuolaire serait logé dans des cavités du protoplasma. Les parois de ces cavités seraient constituées par de l'hydrogel protoplasmique qui, au contact du liquide vacuolaire, subirait des modifications analogues à celles de la couche limitante externe. D'autres faits semblent en faveur des considérations de PFEFFER

¹ Nous avons déjà rappelé, plus haut, les expériences de H. DEVAUX qui a été le premier à découvrir (1903) l'extension et la coagulation membraneuse de l'albumine sur l'eau. Trois caractères importants, retrouvés sur le protoplasma, caractérisent ces lames : rigidité, élasticité et insolubilité.

FER. GUILLIERMOND, P. DANGEARD, observant la pénétration de colorants vitaux dans une vacuole à contenu liquide et les précipités granuleux qui en résultent, remarquent que, le plus souvent, ces granules s'accolent contre la face interne de la paroi endoplasmique ; il peut arriver qu'ils sortent de la vacuole et pénètrent dans le protoplasma. Cette émigration de granules vers le protoplasma montre combien est facile le passage de la cavité vacuolaire à l'hydrogel protoplasmique ; ceci semble justifier l'hypothèse de PFEFFER qui admet simplement l'existence d'une couche protoplasmique gélifiée au contact du suc vacuolaire et non d'une membrane individualisée limitant la vacuole.

FREY (1926), faisant des expériences sur les *Closterium*, démontre que cette pellicule périvacuolaire est de consistance visqueuse : des cristaux de sulfate de Ca contenus dans les vacuoles, adhèrent à la pellicule endoplasmique et ceci, pour toutes les positions de la cellule.

Le suc vacuolaire serait donc enfermé dans le protoplasma, dont la surface de contact aurait l'apparence d'un hydrogel protoplasmique susceptible d'être modifié selon la nature de ce liquide ambiant. Cette couche protoplasmique interne, ou couche endoplasmique, sous l'influence de certains corps contenus dans le suc vacuolaire, peut accumuler ou élaborer des substances qui en modifient à la fois la nature chimique, les propriétés physiques et physiologiques. Il en résulterait une plus grande résistance de cette pellicule qui permettrait d'expliquer les observations plasmolytiques de DE VRIES, renouvelées depuis par d'autres auteurs (KÜSTER, GICKLHORN, WEBER). D'ailleurs, PFEFFER, RACIBORSKI, WENT ont exposé depuis longtemps que la structure de la pellicule endoplasmique peut se modifier notablement, selon la nature des corps accumulés dans la vacuole. C'est ainsi qu'il a été remarqué, dans des expériences de plasmolyse, que la vacuole ne se contracte pas toujours de façon à former une gouttelette sphérique, mais prend une forme irrégulière comme si, par endroits, la pellicule endoplasmique avait une consistance plus solide. Il peut même arriver qu'elle devienne solide (cas des vacuoles à tannin) de telle sorte que la matière vivante se trouverait enfermée entre deux parois rigides : la membrane cellulosique à l'extérieur et la paroi périvacuolaire à l'intérieur.

Depuis DE VRIES, d'autres auteurs ont repris cette même hypothèse, mais en lui donnant des valeurs différentes. LEPESCHKIN admet qu'une telle membrane est due à des phénomènes de coagulation, KÜSTER l'a considérée tout d'abord comme

une formation pathologique (1929), puis définit le tonoplaste comme solide et facilement isolable (1935) ; K. MOTHEs pense que cette membrane adhère au cytoplasma, qu'elle est élastique et de nature protéique.

Enfin, il convient d'insister sur les expériences minutieuses de CHAMBERS, HÖFLER, PLOWE, destinées à prouver l'existence normale du tonoplaste tandis que WEBER, s'appuyant sur d'autres faits, estime qu'aucune preuve fondée ne justifie cette hypothèse.

Arguments récents en faveur de l'existence du tonoplaste.

Dans des expériences microchirurgicales, CHAMBERS et HÖFLER, en 1931, ont réussi à piquer et à transpercer des tonoplastes d'*Allium Cepa* ; ceux-ci ne se déchirent pas ; aucun trou n'apparaît lorsqu'ils retirent l'aiguille. Ils en déduisent : « Le tonoplaste de l'*Allium* n'est point une pellicule provenant plus ou moins d'un précipité, mais une pellicule liquide d'un constituant non miscible à l'eau. Ce film liquide (« liquid film » de CHAMBERS, « Flüssigkeitshäutchen » de HÖFLER), se différencie de la masse fondamentale du cytoplasma par ses propriétés mécaniques et par sa nature chimique vraisemblablement lipoïdique. »

HÖFLER (1932), par des observations complémentaires, a vérifié l'existence de cette fine pellicule : piqûres de tonoplastes à l'aide de microaiguilles, examen des changements de volume provoqués par la plasmolyse, colorations sélectives de divers tonoplastes. Il définit le tonoplaste : « Film liquide qui entoure la vacuole, constitué de substances non miscibles à l'eau, et produit par une différenciation du cytoplasma. »¹

Au cours d'expériences très délicates, PLOWE a pu isoler microchirurgicalement des tonoplastes : de cellules de feuilles d'*Elodea*, de cellules d'écorce de *Beta*, de cellules de racines de *Daucus*, de cellules du mésophylle de *Brassica*. Une exception a cependant été trouvée pour les cellules de tiges de jeunes *Lupinus albus* à partir desquelles PLOWE ne put isoler aucun tonoplaste. HÖFLER estime possible l'existence de telles exceptions ; cependant, il pense qu'il subsiste toujours la possibilité que certaines parois vacuolaires plus délicates et mécaniquement moins résistantes, mais cependant existantes et fonctionnelles, ne peuvent être isolées sans dommage par les techniques actuelles.

¹ De son côté, KÜSTER le définit : « Die Tonoplasten oder Vakuolenhüllen sind derbe, mikroskopisch gut erfassbare, mechanisch leicht isolierbare Gebilde » (1935).

Origine de ces parois. — Ces parois proviennent-elles de transformations pathologiques dans des cellules vieilles ou altérées, apparaissent-elles uniquement par l'emploi de réactifs plasmolysants, ou, enfin, existent-elles dans des cellules intactes ?

LOWE, en 1931, a contribué à élucider cette question. Tuant le protoplasma de différentes façons : lentement ou d'un seul coup, chimiquement ou mécaniquement, cet auteur a pu conclure que le tonoplaste n'est pas un produit artificiel et que, dans tous les cas, il conserve les mêmes propriétés. Et LOWE en tire cette conclusion importante : *le tonoplaste existe déjà dans la cellule vivante et intacte.*

HÖFLER partage l'opinion de LOWE. Il pense que si le tonoplaste existe dans les cellules âgées ou altérées, il existe également dans les cellules vivantes. Il compare ces tonoplastes à « des bulles de savon qui contiendraient de l'air alors que le tonoplaste serait rempli d'une solution aqueuse. »

EICHBERGER a aussi isolé des tonoplastes ; il a noté la concordance de leurs propriétés avec celles du plasmolème. Il a même tenté de préciser leur « durée de vie ». Plus récemment, R. BIEBL a observé et photographié, *in vivo*, des tonoplastes de l'algue rouge *Heterosiphonia plumosa*. Après centrifugation de ces algues, de façon à localiser, à une extrémité des cellules, les plastides qui masqueraient le phénomène, il les traite par de l'eau de mer hypertonique, à des concentrations croissantes : il obtient ainsi, par contraction, l'apparition d'un grand nombre de tonoplastes en forme de boule. Pour des concentrations plus faibles, le décollement est imperceptible. Cette pellicule vacuolaire apparaît liée au protoplasma par de nombreux fils ténus, probablement des fils protoplasmiques.

D'après les différents auteurs, nous pouvons donc résumer les propriétés essentielles des tonoplastes : une grande capacité de résistance vis-à-vis des influences mécaniques et chimiques (ceci permet de les rendre visibles par destruction du protoplasma), un aspect de film liquide à caractère semi-perméable ; ils sont étirables (*Spinnfähigkeit* de KÜSTER, 1927), ils se laissent reconnaître par leur aspect hyalin et leur colorabilité (LEDERER 1934-1935), caractère spécifiquement différent de celui du protoplasma. Ce dernier auteur a décrit des tonoplastes, coagulés par des fixateurs usuels, comme ayant l'aspect « d'une masse vitrifiée et cassante, qui se fend facilement, se plisse et se laisse chiffonner comme une boule de papier ». Enfin, HÖFLER a insisté sur leur rôle physiologi-

que et sur leur importance dans la perméabilité de la cellule végétale.

Arguments de Weber contre l'existence d'un tonoplaste.

WEBER n'admet ni l'existence d'une membrane rigide péri-vacuolaire, ni l'existence d'un film liquide de nature lipoïdique. Il s'appuie sur ses propres observations (1929), sur celles de BRUCKER (1862), et celles de KÜSTER (1929). Le fait que, dans des courants de rotation du protoplasma, le suc cellulaire (liquide vacuolaire) coule avec celui-ci dans le même sens, renforce son opinion.

Pour cet auteur, il existe deux possibilités :

1. le contenu vacuolaire pourrait toucher au cytoplasma sans pellicule distincte ;
2. la pellicule vacuolaire (s'il y en a une) pourrait appartenir à la vacuole même et, ainsi, ne pas être de nature cytoplasmique.

Naturellement, ces possibilités peuvent seulement être réalisées lorsque le liquide vacuolaire et le cytoplasma ne sont pas miscibles ; or, pour WEBER ces conditions se rencontrent très fréquemment. A l'appui de son opinion, WEBER (1930) rappelle la description donnée par GUILLIERMOND : « La vacuole serait donc, en réalité, constituée par des inclusions des substances colloïdales diverses, sécrétées par le cytoplasma, non miscible avec lui et qui, selon leur état d'hydratation pourraient présenter les trois formes réversibles suivantes :

1. état solide se traduisant par des corpuscules ronds ;
2. état semi-fluide caractérisé par des formes granuleuses, filamenteuses ou réticulaires, d'aspect mitochondriforme ;
3. état liquide ou vacuoles proprement dites sous forme de poches liquides sphériques. »

WEBER rappelle aussi l'existence de vacuoles uniquement composées de lipides et de cellules sans vacuoles. C'est ainsi que d'après BIEDERMANN (1920), certaines cellules de *Mono-tropa* contiennent dans leur protoplasma une abondante quantité de substances grasses. Il n'existe dans ces cellules aucun espace central à suc cellulaire comme dans les cellules adultes en général ; tout le contenu cellulaire est constitué par un cytoplasma riche en lipoïdes. WEBER reconnaît, cependant, que c'est un cas atypique et exceptionnel. Il ne considère pas non plus que les colorations sélectives de tonoplastes réalisées par HÖFLER constituent une preuve de leur existence. Au contraire, il pense que c'est la couche externe du suc vacuolaire qui se colore et il invoque ses colorations de cellules

de *Mimosa* qui montrent indubitablement qu'il ne s'agit pas d'une pellicule protoplasmique interne. Il pense qu'en général, la vacuole centrale est composée par un sol lipoïdique non miscible avec le protoplasma et que ces lipoïdes viennent enrichir la surface extérieure. Il préfère admettre l'existence d'une couche externe du suc vacuolaire, d'une pellicule vacuolaire (« Vakuolenhaut »).

Nous voyons donc que, si l'existence d'un plasmolème est admise par un très grand nombre d'auteurs, celle d'un tonoplaste cytoplasmique, ou membrane protoplasmique interne, est beaucoup plus controversée.

IV. — Rôle des couches limitantes protoplasmiques.

Localisation de la semiperméabilité¹.

Où se localise la résistance que le protoplasma offre à l'entrée des substances dissoutes ? Est-elle dans tout le protoplasma ou seulement dans des couches déterminées de celui-ci, telles que le plasmolème ou le tonoplaste ?

Il convient tout d'abord de signaler l'esquisse de PLOWE concernant les endroits possibles où peut être localisée la résistance offerte à l'entrée des substances dissoutes. Il peut exister :

1. une couche de protoplasma semiperméable autour de la vacuole : tonoplaste ;

2. une membrane semiperméable ou plasmolème, située à la surface externe du mésoplasma, un libre contact existant entre le mésoplasma et le suc cellulaire. C'est la thèse défendue par WEBER.

Mentionnons, à ce propos, que H. DEVAUX attribue une très grande importance à cette membrane. Il considère la cellule comme un « système de catalyseurs hétérogènes dont l'activité est localisée le long des membranes ». Pour lui, « les membranes plasmatiques sont les principaux outils du protoplasma ». Et COMBES définit ainsi leur fonction : « C'est cette pellicule qui, par ses propriétés particulières d'imbibition et d'adsorption, sélectionne les corps qui arrivent à son contact. »

3. des membranes semiperméables : plasmolème et tonoplaste, situées : la première à l'extérieur et la seconde à la périphérie du suc cellulaire (le mésoplasma étant facilement perméable).

A ces trois conceptions, on peut encore en ajouter deux

¹ L'épithète « semiperméable » n'est pas considérée ici avec son sens absolu, c'est-à-dire : ne laissant passer que l'eau, mais avec le sens d'une perméabilité relative, sélective et conditionnée par de nombreux facteurs.

autres qui peuvent former un quatrième et un cinquième types.

Le quatrième type, proposé par LEPESCHKIN en 1924, suppose que « la résistance à la diffusion » des substances dissoutes est située dans tout le protoplasma proprement dit et non, uniquement, dans « une couche protoplasmique » externe ou interne.

Le cinquième type, proposé par HÖFLER, suppose que tout le protoplasma possède une certaine « résistance à la diffusion » non négligeable et que le tonoplaste oppose une résistance notablement plus grande.

Arrêtons-nous un peu plus aux deux thèses proposées par WEBER et par HÖFLER.

WEBER admet que la semipermeabilité du protoplasma est localisée dans la couche plasmique externe ou plasmolème et il est d'autant plus affirmatif qu'il n'admet pas pour démontrée l'existence du tonoplaste. A l'appui de son hypothèse, il invoque les microinjections de colorants réalisées par CHAMBERS et PLOWE, ainsi que ses propres expériences concernant l'importance de l'intégrité du plasmolème vis-à-vis de la pénétration de l'urée (expériences déjà relatées plus haut). L'existence d'un plasmolème semipermeable et son influence prédominante sur l'entrée des substances dissoutes sont donc pour WEBER « un postulat impérieux ». Et il ajoute encore, qu'actuellement, pour les cellules animales qui ne possèdent aucune vacuole centrale et, partant aucun tonoplaste, l'existence d'un plasmolème n'est plus mise en doute. D'ailleurs, WEBER estime que le problème qui doit intéresser, en premier lieu, la physiologie cellulaire est la pénétration des substances (« Permeation ») dans le protoplasma *vivant* plutôt que dans un suc cellulaire *inerte*.

HÖFLER, pour sa part, estime que « la résistance à la pénétration » des substances dissoutes est située, presque uniquement, dans le tonoplaste, tout en accordant au reste du protoplasma une « résistance de diffusion » non négligeable.

Empressons-nous d'ajouter que HÖFLER n'attribue, cependant, pas uniquement la semipermeabilité à la surface plasmique interne, au tonoplaste seul. Il est disposé à admettre que la surface plasmique externe et la couche plasmique interne sont différenciées en ce qui concerne leurs fonctions dans la vie cellulaire (donc, il ne conteste pas l'existence d'un plasmolème qu'il trouve vérifiée lors de microinjections de colorants). Mais il ne lui attribue pas exclusivement, comme le fait WEBER, les propriétés de perméabilité sélective manifestées par la cellule. Pour lui, la question reste ouverte en ce

qui concerne le mésoplasma (« Binnenplasma ») qui peut être : ou facilement pénétrable, ou doué d'une certaine « résistance à la diffusion » pour les cristoalloïdes en solution.

Cet auteur différencie nettement « l'entrée » des substances dans le protoplasma et leur « pénétration » dans le suc cellulaire : en effet, certaines substances ont un « pouvoir d'entrée » supérieur à leur « pouvoir de pénétration ». Ne considérer que « l'entrée en général » des substances dans une cellule, ne lui semble pas suffisamment précis. A la suite de cette distinction, il propose de définir la perméabilité (dans le sens étroit du mot) : le passage des substances dans le suc cellulaire, et « l'intrabilité » : l'entrée des substances dans le cytoplasma seulement. En 1931, STRUGGER a proposé une distinction analogue pour la pénétration des sels alcalins.

Il convient de signaler ici l'observation de PRINGSHEIM (1924) : lors de la plasmolyse provoquée par une solution de sucre de canne, il a constaté qu'à côté de cellules qui subissent une plasmolyse durable, on en remarque d'autres qui ne se plasmolisent pas, constituant de « véritables formes de résistance ». Ce phénomène s'interprète très aisément si l'on prend soin de différencier « l'entrée » dans le protoplasma de la « pénétration » dans le suc cellulaire.

HÖFLER (1932) pense qu'il serait très intéressant de pouvoir déterminer la part de résistance qui incombe respectivement au tonoplaste, au cytoplasma et à la couche plasmatique externe. D'après lui, le tonoplaste possède une « résistance » à la pénétration supérieure à celle opposée par une couche de cytoplasma d'égale épaisseur et il offre la plus grande résistance à la pénétration des substances dans le suc cellulaire. Constitué par une couche lipoïde liquide, il renferme cette « possibilité d'une grande résistance spécifique à la pénétration (« perméation »). C'est ainsi que les sels insolubles dans les lipoïdes trouveront la principale résistance dans le tonoplaste ; au contraire, pour les substances solubles dans les lipoïdes, la résistance du tonoplaste sera bien moindre. Enfin, il s'appuie sur ses expériences microchirurgicales qui démontrent « que le tonoplaste est bien plus différent du mésoplasma que ne l'est la couche plasmatique externe ». HÖFLER résume la répartition de la résistance de diffusion » par la relation suivante : $W = L + m + T$, dans laquelle : W = résistance générale ; L = résistance du plasmolème ; m = résistance du mésoplasma ; T = résistance du tonoplaste (la grandeur des lettres signifie l'importance probable des constituants). Il est d'avis que la relation $L > T$ de WEBER est peut-être

valable pour le protoplasma en contact avec une phase aqueuse, ou lorsque les enveloppes vacuolaires ne sont que faiblement différenciées. Mais il pense que, dans la majorité des cas, il faut plutôt admettre $T > L$, et il propose la relation : $W = l + m + T$ (où l et m sont traités sur le même plan).

V. — Hypothèses concernant la constitution de la membrane protoplasmique externe.

Signalons tout d'abord, pour mémoire, que PFEFFER (1877), à la suite de ses expériences sur les membranes de précipitation, avait pensé qu'une membrane solide et hémiperméable devait revêtir le protoplasma.

Pour OVERTON et MEYER (1899), la périphérie du protoplasma est entourée d'une couche de lipoïdes. Celle-ci serait constituée surtout par un mélange lécithine-cholestérine ; elle permettrait ainsi d'expliquer le passage facile des substances liposolubles. LOEB croit avoir fait des observations analogues. Soulignons que cette théorie s'appuie, en particulier, sur la pénétration des substances colorantes, la fixation des substances basiques et acides, la pénétration des gaz (O_2), l'hémolyse. Mais il ne faut pas oublier que MEYER et OVERTON ont établi cette théorie en se basant sur des expériences pharmacodynamiques telles que la mesure de l'activité de différents narcotiques. La théorie lipoïdique a donc été surtout considérée comme une théorie de la narcose ; c'est en généralisant cette conception qu'OVERTON a émis l'idée que « les propriétés de perméabilité de la cellule sont basées sur le pouvoir des couches externes du protoplasma de solubiliser sélectivement les substances, et qu'il est dû au fait que des couches externes sont imbibées avec un mélange de lécithine et de cholestérine ».

Cependant, cette théorie n'explique guère un fait fondamental : la vitesse avec laquelle l'eau pénètre, en général, dans la cellule. A. MAYER et SCHAEFFER (1913) ont pensé combler cette lacune en établissant l'existence, pour chaque tissu, d'un coefficient lipocytyque à peu près constant (rapport entre les teneurs en acides gras et en cholestérine, qu'ils ont transformé, par commodité expérimentale, en rapport entre phosphore lipoïdique et cholestérine). Cette innovation a permis d'interpréter l'entrée de l'eau et des substances hydrosolubles (qui est proportionnelle à ce coefficient), phénomène inexplicable par la théorie d'OVERTON seule.

De plus, il a été observé que certains colorants, solubles dans les lipoïdes, sont incapables de pénétrer dans la cellule

alors que d'autres, insolubles, traversent parfaitement cette couche ectoplasmique. NIRENSTEIN (1920) pense que la membrane est constituée par un mélange : huile + acide oléique + base organique. Cette hypothèse lui permet d'expliquer certaines exceptions dues aux colorants basiques.

NATHANSON (1904) considère que cette couche limitante est une véritable mosaïque composée de plages lipoidiques alternant avec des plages de colloïdes aqueux (théorie de la mosaïque). C'est la cholestérine qui, se trouvant entre les particules vivantes du protoplasma, permettrait le passage des substances liposolubles. Quant à l'eau et aux substances non liposolubles, elles pénétreraient directement par la lécithine du protoplasma.

De cette théorie, on peut rapprocher celle de DANIELLI, J. FREDERIC et H. DAVSON (1935). La membrane plasmique se composerait d'un film lipoidique formé d'une à trois couches de molécules comprenant des groupements acides et basiques. Extérieurement et intérieurement à cette couche, sont adsorbées deux couches de molécules protéiniques (et ils envisagent l'existence d'une structure poreuse pour ces deux espèces chimiques). Ces auteurs tentent d'expliquer la perméabilité si variable de la cellule vivante, soit par la théorie de la liposolubilité (couche lipoidique), soit, pour le passage des substances insolubles, par un processus imité du schéma de CLOWES. Cette théorie est assimilable à l'hypothèse d'une « couche en mosaïque », hétérogène, modifiable par des influences diverses.

BANCROFT, puis CLOWES (1916), considèrent que la membrane limitante est constituée par l'émulsion d'une huile dans une solution aqueuse ou inversement, selon les conditions extérieures (influence de la concentration en ions Ca, par exemple). Lorsque le premier cas est réalisé, ce sont les substances solubles dans la phase aqueuse, continue, qui peuvent traverser ; dans le second cas, ce sont les substances solubles dans la phase huileuse, devenue continue, qui peuvent traverser. Cette théorie permet de prévoir le renversement des phases de l'émulsion sous l'influence de facteurs extérieurs.

Précisons, par un exemple, personnel, cette intéressante hypothèse : soit une émulsion huile dans eau avec des traces de savon alcalin comme agent émulsifiant. Avec le savon sodique R-COONa, l'ion Na, ayant de l'affinité pour l'eau, s'entourera de molécules d'eau, tandis que le radical d'acide gras, repoussant l'eau, restera sous forme de petite molécule : l'eau formera donc la phase dispersante. Ajoutons un équivalent de

$\text{Ca}(\text{OH})_2$, l'émulsion se sépare par suite de la « neutralisation » de l'émulgateur. Si nous continuons l'addition de $\text{Ca}(\text{OH})_2$, nous obtenons, après agitation, une nouvelle émulsion du type eau dans huile : l'émulsion est inversée. SEIFRIZ (1923) pensait qu'un tel renversement des phases devait être inhibé par la présence de « colloïdes protecteurs », comme la lécithine et l'albumine, vraisemblablement abondants aux points de contact des différentes phases. Ajoutons que ces « colloïdes protecteurs », sont tout simplement les agents émulsifiants dont nous venons de parler ; ils maintiennent les deux phases dans leurs positions respectives tant que leur constitution reste inchangée.

Il est aisé d'imaginer combien seront mobiles et changeantes de telles émulsions. On pourra répéter un nombre presque infini de fois cette alternance de la dispersion des phases.

On conçoit donc toute l'importance des « émulsionnants ». Ils agissent en échangeant des ions, en s'hydratant ou en se solubilisant ; leur nature détermine le sens de l'émulsion (W. D. BANCROFT).

Comme nous le verrons plus loin, il nous semble que BANCROFT était sur la bonne voie ; cependant, à cette époque nos connaissances des émulsions n'étaient pas assez claires pour qu'il pût y voir une analogie avec les « membranes » protoplasmiques dont nous parlons ici.

HOEBER (1926) admet également que la membrane est une véritable mosaïque. Il a réalisé des membranes artificielles formées de parties en collodion et de parties en collodion-rhodamine. Il estime que la membrane plasmatique de l'algue *Valonia* possède, disposées à la façon d'une mosaïque, des parties perméables aux anions et des parties perméables aux cations. Il suppose, en outre (1931), que les anions et les cations ne passent à l'intérieur ou à l'extérieur de la cellule, qu'en échange d'autres ions ; il admet que ce processus est surtout réglé par le diamètre des ions.

Cette hypothèse, acceptée par BROOKS (1917), a été combattue par SOELLNER (1932) et par BRIGGS en 1930. Pour ce dernier, c'est la membrane plasmatique qui peut être, tantôt perméable aux anions, tantôt perméable aux cations : cette variation dépendant, par exemple, de la concentration des ions H.

BECHHOLD (1921), considérant les globules rouges, pense que leur enveloppe est constituée par un réseau protéique dont les mailles sont remplies d'une solution colloïdale : « Choles-

terin in Lecithin ». Il envisage la perméabilité cellulaire comme n'étant jamais liée à la solubilité dans le système « cholestérine + lécithine » ; il montre, au contraire, la dislocation de la couche lipoïdique.

POUR HANSTEEN-CRANNER (1922), les couches plasmatiques et les membranes vacuolaires forment un système colloïdal dont le milieu de dispersion semi-solide, consiste en phosphatides insolubles dans l'eau alors que la phase dispersée est représentée par des phosphatides solubles. Cette conception permet surtout d'expliquer la perméabilité pour l'eau ainsi que les perméabilités spécifiques pour les différents sels ¹.

GRAFE (1925) apporte une suggestion approuvée par de nombreux auteurs. Au lieu d'être constituées par des phosphatides purs, ces couches seraient formées par des combinaisons d'un phosphatide avec une nucléoprotéine. Mentionnons que cette hypothèse a été admise également pour les hématies, à la suite des recherches de MOND (1927). LEPESCHKIN (1910-1911), WEIS (1926), BOTTAZZI (1927) donnent une interprétation analogue.

LLOYD (1915) et FREE (1918) les assimilent à l'émulsion d'un colloïde hydrophile. La perméabilité de ce dernier serait réglée par les variations de la teneur en eau de la phase dispersée : elles se manifesteraient par un gonflement ou par une rétraction de cette phase. Cela se traduirait par une diminution ou une augmentation des voies de diffusion de la phase continue, et, par suite, de la perméabilité.

HAYNES (1921) fait jouer une action décisive au pH. La couche plasmatique serait une émulsion colloïdale avec une solution-tampon comme milieu de dispersion. Les sels et les non-électrolytes modifieraient la perméabilité en déplaçant le pH de cette solution-tampon : elle serait maximum au point isoélectrique. Peu importe que ces modifications de la perméabilité proviennent de variations de l'état de gonflement de la phase dispersée ou de modifications de l'état de dissolution (HANSTEEN-CRANNER et KAHO). Il ne s'agit que d'aspects différents d'un même processus que VON TSCHERMAK définit : « La cause de la diminution de la perméabilité provient de la modification descendante, lyophobe, dénaturante et agrégeante des colloïdes ; la cause de l'augmentation de la perméabilité réside dans des modifications contraires montantes, lyophiles ou hydratantes, dispersantes. »

¹ Afin d'expliquer les vitesses de passage très différentes des diverses substances — différences non expliquées par la théorie lipoïdique — HANSTEEN-CRANNER, KAHO et d'autres auteurs se rallient à la théorie de l'adsorption.

Toutes les théories que nous venons de résumer brièvement, sont issues de diverses conceptions qui se rapportent à la constitution chimique de la couche protoplasmique limitante. Dans une certaine mesure, les théories d'OVERTON et de HANSTEEN-CRANNER permettent d'expliquer les variations de la perméabilité cellulaire, mais n'expliquent guère les vitesses de pénétration si variées des diverses substances. En outre, de nombreux faits s'y opposent et les auteurs ont dû y renoncer, au moins en partie. Ce qu'il est surtout difficile d'admettre dans la théorie lipoïdique, c'est que ces substances seules jouent un rôle et surtout, de croire qu'il est possible d'en traduire l'importance par des mesures telles que celle du coefficient de partage. Tous les mélanges artificiels proposés par les théories analogues sont bien loin d'avoir des propriétés physiques et chimiques identiques à celles des combinaisons lipoïdiques vivantes dont nous ne connaissons pas, d'ailleurs, la constitution exacte et qui doivent être très fragiles. Mais il ne convient pas de rejeter complètement les vues d'OVERTON ; elles constituent d'excellentes hypothèses de travail. Beaucoup d'auteurs, bien que partisans d'autres théories, ont été conduits à admettre l'importance des lipoïdes dans la perméabilité. Ce sont : TRAUBE (activité de surface), HANSTEEN-CRANNER, KAHO (adsorption), RUHLAND, HÖFLER (ultra-filtration). COLLANDER et BAERLUND ont pu confirmer (1926), en général, cette loi d'OVERTON et VON HOFÉ a obtenu des résultats en accord avec les théories lipoïdiques et de l'adsorption.

L'attention a été attirée par d'autres théories d'origine physique ou physico-chimique, telles que celles de l'adsorption ou de l'ultra-filtration.

TRAUBE (1910-1911) fait intervenir la notion « d'activité de surface » ou « tensio-activité », après avoir remarqué, dès 1904, que les substances pénètrent d'autant plus rapidement dans la cellule qu'elles abaissent davantage la tension superficielle de l'eau. D'après lui, la capacité osmotique de pénétration, la solubilité, le coefficient de partage, l'adsorbabilité sont en relation très étroite avec « l'activité de surface ». C'est ainsi que des substances très tensio-actives adhèrent peu à l'eau ; elles possèdent une « pression de fixation » très petite ; elles ont plus de chance de quitter leur solution et de pénétrer (par dissolution ou adsorption) dans la phase voisine (membrane, par exemple) que les substances à « pression d'adhésion » plus grande. Nous arrivons ainsi au phénomène de l'adsorption qui, pour cet auteur, peut expliquer les règles de la perméabilité admises par OVERTON. Puis dans des travaux ultérieurs

(1928), il envisage plutôt la fixation des substances aux interfaces.

Pour J. RÉGNIER (1936), il n'y a pas lieu de rapprocher aussi intimement la théorie de la tensio-activité de la théorie de l'adsorption. Il y a une grande différence entre l'accumulation des substances à la périphérie de leur solution et la fixation stable de ces mêmes substances, sur des substrats périphériques en contact avec cette solution. Pour cet auteur et G. VALLETTE (1930), ainsi que pour CLARK (1930), la fixation se fait par adsorption classique.

Quant à HÖFLER, il discerne dans la théorie de l'adsorption trois phénomènes d'importance fort différente : 1° un enrichissement de ces substances à la surface limite eau-protoplasma, ce qui facilite leur entrée ; 2° leur adsorption négative par les parois des pores de la membrane plasmique, ce qui explique leur déplacement ; 3° leur adsorption sur des parties du protoplasma (cas des narcotiques).

Pour GELLHORN (1929), l'adsorption jouerait plutôt un rôle dans l'accumulation (exemple du colorant sur la cellule) que dans le passage au travers de la couche limitante et il conclut par l'avis autorisé suivant : « La théorie de l'adsorption, combinée à l'hypothèse d'une couche limitante colloïdale de phosphatide-albumine, se montre capable de nous faire comprendre aussi bien le mécanisme des modifications de la perméabilité que les différences de la perméabilité (particulièrement pour les substances organiques).

Bien que les expériences de ZIPF témoignent de l'importance de la combinaison chimique dans la fixation de substances acides ou basiques par la cellule, ce processus ne permet pas d'éliminer l'hypothèse d'une membrane plasmique, de nier son rôle dans la fixation des substances et l'influence de l'absorption sur la perméabilité. D'ailleurs, la combinaison chimique n'explique pas la grande différence de passage des sels, des sucres, etc.

WILBRANDT, contrairement à GELLHORN, trouve insuffisantes les théories d'ultra-filtration de RÜHLAND et de la liposolubilité d'OVERTON. Il fait jouer un rôle essentiel aux affinités chimiques spécifiques des différentes cellules, pour des fonctions chimiques déterminées.

Les processus de combinaisons à l'intérieur de la cellule (combinaisons variables suivant les substances qui pénètrent) doivent, certainement, jouer un grand rôle dans la vitesse de fixation et s'ajoutent aux variations propres de la perméabilité. Signalons, enfin, l'influence que peuvent exercer les sels sur l'augmentation ou la diminution de l'adsorption de certaines substances (acides aminés) et dont il résulte une diminution ou une augmentation de la solubilité de ces substances (expériences de PFEIFFER), ainsi que le déplacement, par ces sels, du point isoélectrique des ampholytes.

Cette théorie ne peut expliquer que la pénétration des substances dans le protoplasma, mais non le passage à travers ce dernier et dans la vacuole. Comment expliquer le passage des substances non adsorbables ?

RUHLAND (1908-1925), KÜSTER (1911-1918), COLLANDER (1932) considèrent plutôt la membrane protoplasmique comme un véritable ultra-filtre, jouant le rôle d'un « tamis à molécules ».

RUHLAND et HOFFMANN voient dans la grandeur des particules (volumes moléculaires) le facteur essentiel réglant la perméabilité.

Ces auteurs ont, en effet, constaté l'existence d'un parallélisme étroit entre l'état de dispersion des colorants et leur fixation par les cellules végétales vivantes. Si le colorant donne dans l'eau une solution colloïdale, il ne traverse pas la membrane, mais si le degré de dispersion dépasse l'état micellaire et atteint la dispersion moléculaire ou ionique le colorant pénètre dans la cellule. C'est la théorie de l'ultra-filtre défendue par RUHLAND. Ce dernier a étendu sa théorie aux substances moléculairement dissoutes, en mentionnant l'action possible de facteurs secondaires, de l'adsorption en particulier. Il est inutile d'insister sur le fait que cette théorie ne peut expliquer l'action très inégale de l'ultra-filtration, reflet des multiples variations de la perméabilité des différentes cellules ; il faut admettre l'existence d'une infinité de structures parmi les membranes plasmatiques.

L'opinion de MANEGOLD est que « la membrane physiologique » serait hétérogène ; chaque substance qui la constitue posséderait un degré différent de perméabilité. A cela s'ajouterait une pénétration par l'utilisation de capillaires.

COLLANDER et BAERLUND (1933) ont critiqué cette conception en invoquant entre autres, le fait que la molécule d'urée, six fois plus petite que celle de triméthylcitrate, passe beaucoup plus lentement que cette dernière. Ils proposent de joindre l'action de la liposolubilité à l'ultra-filtration. En effet, COLLANDER croit à l'existence de deux facteurs actifs : la grandeur des pores du film lipoïdique et la liposolubilité. C'est la théorie de l'ultra-filtration lipoïdique. Autrement dit, il imagine la surface protoplasmique revêtue d'un film lipoïdique sans protéine et fonctionnant comme un ultra-filtre. Il pense qu'il est possible que les lipoïdes constituant ces couches présentent parfois des caractères plus acides, qui favorisent la dissolution des substances à caractère basique. Avec SCHOENFELDER, COLLANDER et BAERLUND admettent qu'il doit exister deux séries

de substances : solubles ou insolubles dans les lipoides. Pour chacune de ces séries, leur passage est fonction de leur volume moléculaire, surtout pour les substances tensio-inactives et insolubles dans l'éther. L'action ultrafiltrante augmente avec la grandeur des pores de la membrane plasmique, tandis que l'adsorption est d'autant plus accentuée que les pores sont plus petits. Pour COLLANDER et BAERLUND, ainsi que pour POIJAERVI, la liposolubilité et l'activité de surface influencent notablement la vitesse de passage.

MICHAELIS (1925) introduit la notion de « perméabilité ionique sélective » et fait intervenir la charge électrique des ions. Les membranes à pores très fins possèdent une charge dont la grandeur et le signe varient de l'une à l'autre ; il est dès lors concevable qu'une membrane se laisse traverser par telle molécule et s'oppose au passage de telle autre. Cet auteur pense que la membrane ne laisse passer que des ions de signe contraire. Alors que, pour la majorité des auteurs, elle ne laisse passer que les ions de même signe, HÖBER (1926), MATSUI (1923), MOND et HOFFMANN (1928) partagent l'opinion de MICHAELIS. Ils croient pouvoir affirmer que les substances tensio-actives d'un volume moléculaire bien plus grand que les pores passent par simple dissolution à travers la phase lipodique.

Pour conclure, nous citerons l'opinion de E. GELLHORN qui semble donner une solution satisfaisante : « Un des caractères les plus importants de la membrane plasmique nous paraît être la constitution colloïdale de cette membrane, à laquelle participent, d'une façon variable, les phosphatides et les corps albuminoïdes. »

Cette constitution colloïdale permet d'expliquer les modifications de perméabilité produites par le contact des solutions salines. De nombreuses observations ont mis en relief le fait qu'on augmente la perméabilité (exemple du K) en facilitant le gonflement ou la peptisation des colloïdes, ou qu'on la diminue (exemple du Ca) en provoquant leur dégonflement ou leur précipitation. De cette constitution, il est aisé de déduire (et bien des expériences l'ont vérifié, en particulier celles de MOND), l'importance des relations entre le pH et le point isoélectrique de la membrane. La perméabilité des cellules sera vraisemblablement aussi influencée par les plus faibles variations du point isoélectrique des ampholytes présents dans leur membrane plasmique.

De plus, GELLHORN, s'appuyant sur la loi de GIBBS, estime que cette membrane contient des substances tensio-actives : graisses neutres, lécithines, lipoides. Il convient d'ajouter la cholestérine (antagoniste de la lécithine), des substances ampholytes, des substances

albuminoïdes. Si une seule des parties de ce système est modifiée, il s'ensuit une modification complète de l'ensemble.

Enfin, en ce qui concerne l'existence des rapports entre cette couche limitante et la variation de la perméabilité, cet auteur écrit : « Les modifications expérimentales de la perméabilité des cellules végétales (et animales), sont probablement réglées par deux sortes de phénomènes. D'une part, *l'influence qu'exercent les facteurs extérieurs sur la formation de la couche cellulaire limitante*, et d'autre part, *les relations qui existent entre la couche limitante et le protoplasma cellulaire*. Et ailleurs : « Les variations de la perméabilité, qui se produisent sous l'action des facteurs externes et internes (et c'est là le centre du problème), peuvent s'expliquer par des changements dans la composition de la membrane plasmatique (rapport lécithines/cholestérine) et par la labilité des colloïdes de la membrane (modifications de la charge électrique, du gonflement). »

Cet auteur ajoute que « l'activité de surface et le volume moléculaire exercent une influence considérable sur la vitesse de passage à travers ces membranes ». Et GELLHORN, abandonnant la théorie lipoïdique, arrive « finalement à concevoir que la perméabilité des cellules s'explique par une théorie qui unit l'ultra-filtration à l'adsorption ». Rappelons qu'il a été souvent vérifié que l'augmentation du gonflement s'accompagne d'une augmentation de la perméabilité ; cela peut s'expliquer par la combinaison de l'ultra-filtration et de l'adsorption. De son côté, REMESOW a constaté sur des gels de cholestérine, que l'adsorption favorise le gonflement. J. RÉGNIER se rallie aussi à cette théorie, mais sans rejeter complètement les hypothèses d'OVERTON ; elles lui semblent se justifier, au moins en partie, dans les variations de perméabilité.

VI. — Origine et constitution du tonoplaste ou membrane vacuolaire.

Diverses expériences suggèrent que la membrane plasmatique interne, ou tonoplaste, a une constitution différente de celle du plasmolème. Parmi celles-ci, rappelons encore les intéressantes expériences d'OSTERHOUT sur *Valonia* relatées plus haut. Le tonoplaste doit avoir une constitution différente de celle du plasmolème puisque ces algues meurent lorsqu'elles sont plongées dans leur propre suc cellulaire. Cette surprenante différence de perméabilité des couches protoplasmiques externe et interne vis-à-vis du même suc cellulaire semblerait bien liée

à l'existence de deux couches protoplasmiques de constitution différente et confirmerait les vues d'OSTERHOUT. Au cours de nouvelles observations (1934), ce dernier a notamment enregistré que le courant d'action de *Nitella* et de *Valonia* possède deux maxima très rapprochés. Il explique ce phénomène par l'existence d'un rapport entre l'intensité de ce courant et l'augmentation de la perméabilité des deux couches limitantes externe et interne.

Il convient aussi de rappeler les observations de HANSTEEN-CRANNER sur les phosphatides qui forment, pour beaucoup d'auteurs, l'essentiel de la constitution des membranes plasmiques. De même que KOCH, PORGES et NEUBAUER, il a mis en évidence la très grande fragilité de ces substances. GELLHORN en déduit : « que les propriétés des phosphatides se modifient de façon primordiale selon le milieu ». Il s'ensuit donc que les deux couches limitantes, extérieure et intérieure au protoplasma, en contact avec des milieux différents (milieu extérieur et suc vacuolaire) manifestent, par suite, des perméabilités très différentes.

Plus récemment, deux théories ont soulevé une abondante discussion : 1. Le tonoplaste serait d'origine protoplasmique. C'est la théorie défendue par HÖFLER. 2. L'origine d'une membrane vacuolaire, si elle existe, serait à chercher dans le suc vacuolaire lui-même. C'est l'hypothèse soutenue par WEBER.

HÖFLER manifeste son doute à l'égard d'un enrichissement lipoïdique ayant pour origine le suc vacuolaire. Il ne peut admettre que des membranes semiperméables, dont les propriétés concordent avec celles du protoplasma, puissent prendre naissance, spontanément, à partir d'un sol lipoïdique (d'un suc cellulaire dénué de vie), sans origine plasmique. Pour envisager une telle origine, il faudrait démontrer, avant tout, la semiperméabilité des pellicules lipoïdiques issues du suc cellulaire. Il conseille aussi de rechercher s'il n'existe pas des cellules riches en lipoïdes qui ont tendance à former des tonoplastes ainsi que des parois vacuolaires épaisses et différenciées. Même, si les résultats sont favorables aux idées de WEBER, ces membranes pourront encore très bien ne pas avoir le suc cellulaire pour origine ; en effet, le protoplasma de telles cellules contient, comme le suc cellulaire, une grande quantité de lipoïdes.

Par suite, HÖFLER ne peut concevoir, pour le tonoplaste, qu'une origine cytoplasmique. Il ajoute, même, qu'il se représente, très aisément, « une enveloppe plasmique interne » qui n'est plus du protoplasma au sens propre du mot ; et il fait

cette comparaison : « C'est ainsi que la peau qui se trouve sur le lait cuit n'est elle-même plus du lait. »

R. COMBES pense que cette pellicule endoplasmique a sensiblement la même origine que la membrane plasmique externe ou plasmolème. Il écrit : « Au contact de la substance vacuolaire, à laquelle il n'est pas miscible, l'hydrogel protoplasmique modifierait seulement un peu sa constitution, comme il le fait à sa périphérie ; en tous les points où il est en contact avec une substance à laquelle il n'est pas miscible, il resserre ses agrégats moléculaires et constitue une région de plus grande résistance, l'hydrogel semi-fluide passant, par des transitions successives, à une gelée semi-solide ; en même temps, certains des constituants protoplasmiques viennent se concentrer dans cette région, qui prend, non seulement une structure physique, mais aussi une constitution chimique un peu différente de celle du reste de l'hydrogel. »

VII. — Autres théories.

Tous les auteurs n'admettent pas l'existence de ces membranes ou couches limitantes, en particulier la membrane ectoplasmique. Nous avons déjà mentionné MOORE et ROAF, H. FISCHER, STILES. Ces auteurs expliquent la perméabilité sélective du protoplasma en faisant simplement intervenir des réactions colloïdo-chimiques. Pour eux, les considérations de charges électriques proposées par MICHAELIS peuvent s'expliquer sans l'intervention d'une membrane. Ainsi BIGWOOD, en expérimentant sur la perméabilité d'un gel de gélatine pour Ca et Cl, a démontré qu'elle dépend surtout de la charge de ce gel. L'existence d'équilibres de DONNAN ne nécessite pas non plus la présence d'une membrane différenciée. Autrement dit, l'existence d'une perméabilité sélective et d'équilibres de DONNAN ne constitue par la preuve de l'existence d'une membrane limitante définie ; cette objection est justifiée par les recherches de VAN SLYKE et collaborateurs sur les hématies ; d'après les résultats trouvés, le partage des électrolytes entre les hématies et le plasma serait réglé par un équilibre de DONNAN.

BOTTAZZI et LAPICQUE n'admettent pas non plus l'utilité d'imaginer une telle membrane, qui n'a jamais pu être ni réellement observée en tant que couche individuelle, ni encore moins isolée. Ils ne conçoivent même pas la nécessité d'en imaginer une pour expliquer la perméabilité sélective de la cellule. Cette hypothèse serait destinée à interpréter des faits et des

résultats obtenus avec des membranes inertes puis étendus à la matière vivante. Mais peut-on vraiment assimiler cette fine pellicule ectoplasmique à une membrane, la considérer comme une paroi existant par elle-même et séparant la cellule du monde extérieur, la définir comme un organe nettement différencié et doué de propriétés particulières ? Par analogie, signalons que l'existence de la membrane nucléaire est également très discutée (travaux de LUYET et collaborateurs).

Pour ces divers auteurs, la perméabilité sélective de la cellule serait réglée par la masse protoplasmique elle-même et s'expliquerait par les propriétés colloïdales du protoplasma ainsi que par les modifications apportées par les influences extérieures et intérieures. Ils le considèrent comme possédant la cohésion d'un gel, contenant de l'eau par imbibition, des ions par attraction électrostatique et maintenus, grâce à l'équilibre de DONNAN, à une concentration différente de celle du milieu ambiant.

Pour W. LEPESCHKIN (1930-1938), l'hypothèse d'une « membrane de précipitation » semipermeable, telle que la concevait PFEFFER, ne peut être maintenue. En effet, de telles membranes ne permettent pas un passage plus rapide aux substances solubles dans les lipoïdes (COLLANDER). D'autre part, l'unique cas connu de formation d'une membrane de précipitation sur une surface protoplasmique mise à nu (œufs d'oursins) ne peut plus actuellement être maintenu (LEPESCHKIN, 1939-1941). Il démontre également qu'il est impossible d'admettre que la surface protoplasmique soit recouverte d'une couche liquide semipermeable, parce que : 1^o, dans une plasmolyse rapide, une telle couche doit perdre son individualité par suite d'un mélange trop intense ; 2^o, une telle couche ne se laisse pas distendre jusqu'à mille fois sans perdre ses propriétés (LEPESCHKIN). Il lui semble beaucoup plus probable qu'aucune couche sélectivement perméable, morphologiquement différenciée, ne recouvre la surface protoplasmique. Toute la masse protoplasmique posséderait alors des propriétés osmotiquement sélectives.

Il propose même une autre interprétation des expériences de CHAMBERS et de JACOBS sur la coloration vitale des œufs d'oursin dans des solutions de NH_4Cl et de NaHCO_3 . Au lieu d'attribuer, comme ces auteurs, la fixation sélective de NH_3 ou de CO_2 à des propriétés particulières de la couche superficielle, il l'explique par une solubilité plus forte de ces substances dans le protoplasma. De plus, il faut considérer les modifications engendrées par les lésions, dues à l'injection des solutions.

Cependant, il ajoute que la semiperméabilité de cette zone superficielle peut se manifester plus intensément, lorsqu'elle se coagule en un film (« Pellicula »), comme certaines expériences le montrent. De plus, pour cet auteur, la perméabilité dépend encore de l'adsorption de différentes substances qui, condensées à la surface cytoplasmique modifient son pouvoir de solubilité, ainsi que du volume moléculaire de la substance « perméante ».

D'autres interprétations, si elles ne nient pas l'existence de couches différenciées, montrent une nette orientation vers une conception plus dynamique que morphologique.

Après avoir admis l'existence de membranes ou de couches limitantes nettement différenciées et ayant une certaine épaisseur, on a suggéré qu'elles pourraient bien n'être constituées que par une simple couche monomoléculaire orientée. H. DEVAUX, notamment, l'admet ; il considère que cette couche peut s'épaissir en fixant de nouvelles molécules également orientées. Une telle membrane plasmatique, possédant deux faces dissemblables, constitue une « véritable barrière, barrière dynamique, active, capable d'arrêter entièrement, ou bien de filtrer, une à une, les molécules, de les orienter, de les polariser, condition favorable aux interactions chimiques, de les fixer même par adsorption ou par action chimique ».

Certains auteurs, dont HANSTEEN-CRANNER, FAURÉ-FRÉMIET, etc., estiment que cette couche monomoléculaire est lipidique, tandis que d'autres imaginent ces lipides combinés avec des protéines. KOPACZEWSKI émet des idées analogues et pense qu'elle aurait la constitution d'un complexe d'adsorption protido-lipidique. D'après lui, la couche limitante doit être plus dense, plus condensée, plus visqueuse, que les couches protoplasmiques profondes. Les affinités pour la phase dispersante, les groupes polaires, le degré d'hydratation de ce système hydrophile (actions de la nature et de la concentration des ions présents), influent sur la perméabilité.

BUNGENBERG DE JONG et BONNER comparent la membrane protoplasmique à un « système complexe » : un coacervat¹ de phosphatides. Une telle forme colloïdale est extrêmement sensible à l'action des sels à diverses concentrations. Des résultats analogues obtenus sur des cellules d'*Allium* ont été publiés par DE HAAN. Il considère la structure des membranes plasma-

¹ D'après BUNGENBERG DE JONG, les coacervats sont des systèmes colloïdaux, fluides et instables, contenant une forte proportion de liquide intermicellaire, et cependant non miscibles avec un excès du même liquide.

tiques comme pouvant être un autocomplexe de lécithine et de Ca. D'après BUNGENBERG DE JONG, DE HAAN et WAKKIE, un tel système serait entouré, par adsorption, d'un colloïde hydrophile portant une charge négative ; et ces auteurs proposent un autre modèle représentatif : le coacervat de phosphatides entouré d'un film ou adsorbat d'arabinates. La comparaison des résultats obtenus au moyen de tels modèles avec les modifications biologiques observées sur des cellules vivantes soumises aux mêmes actions, permet de se faire une idée de la composition de la membrane plasmique ; ainsi, les substances qui augmentent la fluidité du film, augmentent aussi celle des coacervats de phosphatides.

Parmi d'autres modèles proposés, citons, par exemple : le système tricomplexe lécithine, acide phosphorique, et ion Ca de SAUBERT, ainsi que le système lécithine, substance protéique et phosphorique, et ion Ca de WINKLER (qui a été retrouvé par BOOIJ comme constituant de la membrane plasmique des cellules de levure). Un ou plusieurs composants de ces systèmes peuvent varier, d'où la possibilité d'existence d'un très grand nombre de ces membranes. Dans ces trois modèles, les réactions physico-chimiques dépendent d'actions électriques et de l'orientation polaire.

H.-L. BOOIJ accepte aussi l'existence d'une membrane, mais inséparable du protoplasma ; elle est dotée d'autres propriétés, étant donné sa situation superficielle et sa teneur en lipoïdes et protéines ; la composition du protoplasma dont elle forme, en réalité, une partie, l'influence beaucoup. Cet auteur pense également que les variations de charge électrique, provoquées par des additions de sels, peuvent jouer un rôle prépondérant sur la dite membrane, qui règle la perméabilité. Si les ingénieux modèles de membranes proposés par BUNGENBERG DE JONG et collaborateurs expliquent différents faits de la perméabilité et s'accordent, en particulier, avec les théories lipoïdique et de l'ultrafiltration, ils n'en interprètent cependant qu'une partie. BOOIJ envisage donc plutôt « un modèle » explicatif qui utilise toutes les théories de la perméabilité, un seul point de vue ne pouvant suffire mais étant utile pour l'interprétation d'un ou plusieurs faits ; ce qui est fort compréhensible lorsqu'on envisage l'infinie variété des cellules existantes ainsi que l'influence sensible exercée par un ensemble de facteurs sur la membrane protoplasmique ; parmi ceux-ci BOOIJ signale les électrolytes, les variations de pH, le puissant antagonisme des ions, les actions osmotiques, l'influence des composés organiques, etc. Il voit donc, dans la possibilité d'existence de telles

membranes, artificiellement réalisables, un moyen de concilier différentes théories de la perméabilité et un procédé commode d'étude de ses variations en fonction de la nature des composants.

Ces dernières interprétations (couches plasmatiques monomoléculaires, couches limitantes formées de protoplasma un peu modifié) impliquent la notion de continuité entre ces couches superficielles et les zones plus profondes du protoplasma. A ce sujet, divers auteurs et COMBES, en particulier, sont d'avis que la pénétration ou la sortie des substances « ne doit donc pas comporter des mécanismes essentiellement différents suivant que l'on considère la traversée des membranes ou le parcours dans les masses plus internes de l'hydrogel protoplasmique ». Ils envisagent la matière protoplasmique dans son ensemble, sans considérer séparément les réactions produites dans les régions, externe et profonde, du protoplasma. Nous avons vu que c'était également l'opinion d'auteurs qui n'admettent pas l'existence des membranes protoplasmiques limitantes, en particulier BOTTAZZI et LAPICQUE.

Si nous considérons les théories récentes sur la structure submicroscopique du protoplasma¹, nous verrons combien se vérifie cette idée de continuité entre les régions périphériques et profondes de la matière vivante, ainsi que la conception plus dynamique dont nous avons parlé plus haut. Tout porte à croire que cette structure est la même dans toutes les parties de la masse protoplasmique. Cette ingénieuse théorie, due à FREY-WYSSLING (1938-1940), nous paraît, en outre, concilier partisans et adversaires d'une couche ectoplasmique différenciée, et donner une traduction plus logique de la réalité. D'après lui, le cytoplasma aurait une structure dispersée réticulaire². Il serait constitué par un squelette albuminoïdique formé par des chaînes de polypeptides. Reliées entre elles par leurs

¹ Il semble intéressant de rappeler que c'est le botaniste suisse C.-W. NÆGELI qui fut le premier savant à avoir formulé une intéressante théorie sur la structure submicroscopique de ce qu'il appelait « les substances organisées ». Il proposa le terme de « structure micellaire » et émit le point de vue qu'elle était caractéristique de tous les gels d'origine biologique.

² FREY-WYSSLING mentionne (1943) que le microscope électronique a révélé l'existence d'un grand nombre de systèmes réticulaires submicroscopiques.

Pour les colloïdes de structure réticulaire, il propose la terminologie suivante : réseau micellaire (si le réticulum est formé de l'union des molécules) ; réseau moléculaire (s'il est formé de simples molécules « filamenteuses »), espaces intermicellaires (ce sont les mailles de ce réseau), substance intermicellaire (ou milieu d'imbibition ; ce dernier est différent d'un milieu de dispersion, parce qu'il est incapable de dissoudre ; il peut seulement gonfler la substance dispersée).

groupes terminaux, ces chaînes qui peuvent aussi entrer en contact avec des groupes lipophiles ou hydrophiles d'autres composants du protoplasma, forment une sorte de réseau moléculaire. Les points où les chaînes latérales se touchent constituent les « points d'attache » (« Haftpunkte », déjà mentionnés par FREY-WYSSLING en 1936). Cet auteur a tout récemment exposé (1943) que les « fils » amicroscopiques du « réseau moléculaire » qui constituent la trame protéique du cytoplasma, sont disposés en cordons parallèles, si l'on considère des plans définis, mais qu'ils s'anastomosent d'un plan à un autre, par des changements de direction. A tel point, que même pour des couches de faible épaisseur de gels à « réseau micellaire » (qui peuvent seulement être détectées par le microscope électronique), on observe déjà un chaos de cordons qui s'entrecroisent. Les fils de la trame ainsi formée ne peuvent être complètement solvatisés, mais restent en contact par ces « points d'attache ». Leur rupture fait disparaître le caractère micellaire du gel. Ce réseau¹ porte les autres composants du cytoplasma tels que : lipoïdes, phosphatides, eau, cations inorganiques, anions.

Il est utile d'insister sur la structure si variée de ces chaînes polypeptidiques et sur l'importance du très grand nombre de réactions qui peut en découler ; elles peuvent être de longueur indéfinie, avec de très nombreuses chaînes latérales ; ces dernières peuvent présenter des propriétés lipophiles, hydrophiles, aussi bien qu'acides ou basiques. Ces chaînes de polypeptides possèdent trois caractères essentiels de la matière vivante : la métamérisation ou segmentation (par suite de la répétition de chaînons semblables), la spécificité (par la multiplicité d'arrangements des chaînes latérales), la contractilité (ASTBURY ayant démontré qu'elles se contractent de manière réversible, et SEIFRIZ ayant vérifié cette curieuse propriété qui confère un certain « rythme pulsatif » au courant protoplasmique).

Les propriétés physico-chimiques du protoplasma sont conditionnées par la nature de ces liaisons inter-peptidiques.

Il faut considérer, par exemple : l'attirance mutuelle de groupes lipophiles ou hydrophiles, la formation de sels ou d'esters par des fonctions acides ou basiques ou alcooliques voisines, la formation de ponts oxygénés, amido-acides ou sulfurés. En outre, les cations et les anions s'associent respectivement avec les chaînes latérales acides ou basiques. FREY-WYSSLING ramène ces liaisons à quatre types : liaisons homéopolaires de cohésion (attraction réciproque du groupe lipoïde), liaisons hétéropolaires de cohésion (rassemblement de molé-

¹ Pour l'auteur de cette théorie, ni les graisses, ni les phosphatides ne peuvent constituer les mailles de ce réseau, car leurs molécules ne sont pas « filamenteuses ».

cules d'eau autour de groupes hétéropolaires tels que : hydroxyle, carboxyle, aldéhyde, etc., qui entraînent le gonflement), liaisons hétéropolaires de valence (formation de sels et d'esters), liaisons homéopolaires de valence (ponts oxygénés ou amido-acides, formés par élimination d'eau, ponts méthylés ou sulfurés formés par deshydrogénation).

Certains facteurs extérieurs interviennent aussi sur ces liaisons et, par suite, peuvent modifier les propriétés du protoplasma : notamment, l'influence de la température sur les liaisons homéopolaires de cohésion, celle de l'addition de sels sur les liaisons hétéropolaires de cohésion (hydratation), du pH sur les liaisons hétéropolaires de valence, de la pression d' H_2 sur les liaisons homéopolaires de valence. La variation d'un de ces facteurs doit, le plus souvent, entraîner la variation des autres. La capacité de réaction du protoplasma dépend, par contre, des extrémités des chaînes latérales. On saisira mieux les nombreuses formes de son activité en rappelant qu'il s'ajoute encore l'action des phosphatides qui s'accumulent aux extrémités lipophiles ou hydrophiles de ces chaînes, celle des stérols qui se comportent de même, ainsi que celle des corps gras qui se placent sur les extrémités lipophiles (surtout à la périphérie de ce réticulum).

La lécithine est particulièrement « réactive » : elle possède un groupe -OH acide (lié au P) et un groupe -OH basique (lié à N_2). Cela lui permet donc de former des sels, aussi bien avec les fonctions acides qu'avec les fonctions basiques des chaînes polypeptidiques. D'autre part, grâce à deux chaînes lipophiles et à une chaîne hydrophile (choline-phosphate), elles peuvent se combiner avec des groupes lipophiles et hydrophiles. On conçoit, sans peine, l'étendue des réactions dans lesquelles ces phosphatides pourront entrer, d'où leur très grande importance. Ajoutons encore que les phosphatides se modifient selon la nature du milieu et de son pH ; ils sont précipités par les ions H et dissous par les ions OH. Il en résulte donc des modifications de perméabilité. Ils peuvent aussi entrer en réaction avec les sucres, et il est possible que ces substances bloquent et protègent certaines fonctions, processus qui serait analogue à la phosphorylation des sucres, lors de leur dégradation.

Par contre, les esters gras qui ne portent que des chaînes lipophiles ne pourront « accrocher » que des groupes lipophiles.

Cette très intéressante conception, qui définit le gel protoplasmique comme un système colloïdal à réseau protéinique rendu continu par des points d'attache, semble expliquer beaucoup mieux les propriétés particulières du protoplasma ; elles deviennent, de ce fait, une conséquence logique de cette structure.

Jusqu'à présent, les auteurs se représentaient le protoplasma comme un système colloïdal corpusculaire. Le système réticulaire diffère de ce dernier par trois propriétés essentielles : les deux composants (réticulum et milieu d'imbibition) représentent deux phases cohérentes qui s'interpénètrent et donnent de la continuité à cet ensemble (on ne peut parler ici de particules dispersées, car, morphologiquement, les deux phases sont similaires). L'un des deux composants peut être considéré comme solide parce qu'un tel réseau ne peut être liquide ou gazeux. Enfin, alors que les particules sub-microscopiques des systèmes corpusculaires peuvent, par une diminution progressive, atteindre une grandeur moléculaire, amicroscopique, et donner une solution vraie (donc, sans propriétés colloïdales), pour le système réticulaire, seule l'épaisseur des fils diminue : la forme du « cadre » reste inaltérée, avec l'impossibilité de donner une solution vraie (donc, il ne perd pas ses propriétés colloïdales).

FREY-WYSSLING compare le protoplasma à un « liquide anormal » et à un « solide inhabituel » caractérisé par sa grande teneur en eau (jusqu'à 97 % : SEIFRIZ, 1938), sa rigidité, sa plasticité, sa viscosité, son élasticité, sa « force de tension », ses propriétés anisotropes, sa contractilité, sa tixotropie (possibilité de passer de l'état semi-solide à un état semi-liquide par simple agitation), ses propriétés d'imbibition et de semi-perméabilité. Il insiste aussi sur le fait qu'il n'est pas un « fluide en mouvement », mais une « merveilleuse architecture de tous les éléments de la cellule ».

Antérieurement, les auteurs insistaient surtout sur l'existence d'une agitation perpétuelle de ce fluide, idée émise depuis fort longtemps (CORTI, 1774) et reprise par LAPICQUE sous le nom de « brassage protoplasmique », source de l'ingénieux mécanisme de « l'épictèse » (1925).

La richesse en eau et la non-miscibilité du protoplasma est aussi, pour BOTTAZZI, un très remarquable caractère, qui le distingue des hydrogels ordinaires : c'est pourquoi, il a proposé, pour le désigner, le terme spécial de « gliode ». D'autres physiologistes pensent que le cytoplasma serait dans un état de « coacervation ».

Ce réticulum doit exister à tous les niveaux de la masse protoplasmique : plus épais et plus dense dans la région périphérique, il prend une texture de plus en plus lâche en allant vers l'intérieur. En effet, FREY-WYSSLING ne rappelle-t-il pas que le cytoplasma périphérique des œufs d'oursin ne peut se réduire en gouttelettes comme celui qui est situé plus en profondeur ? Et chez les algues rouges, HÖFLER (1936) n'a-t-il pas eu l'occasion d'observer une différence assez marquée entre l'organisation des couches protoplasmiques, externe et profonde ?

Il semble donc prématuré d'avoir essayé de calculer l'épaisseur de la couche limitante (FRICKE et collab., EFIMOV) d'après ses propriétés physiques. GELLHORN a fait remarquer, fort

justement, que de tels résultats ne peuvent être valables que si cette épaisseur reste constante pour les cellules examinées. Or, les modifications de la perméabilité doivent provoquer de grandes variations dans les propriétés physiques de la cellule, et partant, de sa membrane plasmique. La nouvelle conception de FREY-WYSSLING justifie cette opinion.

Cette nouvelle conception de la structure du cytoplasma cadre avec une de ses propriétés essentielles : l'élasticité. Elle permet, notamment, d'interpréter heureusement sa diminution. Celle-ci sera la conséquence de la disparition des points d'attache.

NEWTON HARVEY, en 1937, avait déjà mis en évidence l'élasticité de la surface cellulaire. Or, d'après des recherches sur des modèles inertes, cette propriété n'est réalisée que pour des surfaces de solutions protéïques ; par contre, les petites gouttelettes de lécithine (HARVEY et DANIELLI, 1936) ou d'huile (N. HARVEY) ne possèdent aucune élasticité de surface. A la suite de ces considérations, il semble logique d'admettre la participation des protéïnes à la constitution de la pellicule périphérique.

Mais l'esquisse proposée par DANIELLI et HARVEY, avec des molécules protéïques, rondes, situées entre des terminaisons d'oléïnes et le cytoplasma hydrophile, ne peut être prise en considération que pour des surfaces sans élasticité.

FREY-WYSSLING avait déjà attiré l'attention sur ce point, dès 1935 ; il précise que les propriétés élastiques de la surface cellulaire sont, sans aucun doute, conditionnées par les chaînes protéïques présentes. D'après lui, la théorie de la perméabilité de K.-H. MEYER et de T. TEORELL (1935), donnerait une excellente image des processus de « perméation des diverses substances ». Elle concerne les membranes à structure réticulaire et convient par extension, à un cytoplasma conçu d'après le même principe. Schématiquement, K. MEYER assimile un tel « réseau moléculaire », selon les conditions ambiantes, à un cation ou à un anion géant, polyvalent et immobile. Comme, d'après la conception de FREY-WYSSLING, le réseau du cytoplasma est formé par des chaînes de polypeptides amphotères, que dans les mailles ainsi délimitées se trouvent des fonctions carboxyles et aminées, il peut se conduire comme un acide ou comme une base, et laisser, par suite, diffuser plus facilement, soit des cations, soit des anions. Et c'est ainsi que le cytoplasma amphotère est, d'après le pH de la solution d'imbibition, plus perméable soit aux cations, soit aux anions, c'est-à-dire doué d'une véritable perméabilité sélective. Pour donner une expres-

sion quantitative de la « perméation », K.-H. MEYER combine cette notion avec la vitesse de migration des ions, laquelle traduit l'effet de freinage des filtres (dans une membrane à structure réticulaire). On conçoit toute la gamme de variations qui en résulte, selon la grandeur des molécules et celle des mailles du réseau. Il introduit également un coefficient de partage — qui tient compte de la solubilité, particulièrement dans les lipoïdes — et une « constante de sélection » — qui tient compte des phénomènes électriques concomitants.

A ce processus, assimilable à une ultra-filtration, s'ajoute l'intervention de la liposolubilité (c'est aussi l'opinion de WILBRANDT qui, en 1935, a fait remarquer avec justesse que les deux effets de crible et de liposolubilité ne peuvent pas être nettement séparés) : rappelons-nous, en effet, que la trame moléculaire, surtout dans les régions externes, est constituée par des molécules de lipoïdes et de phosphatides. D'ailleurs, en 1938, FREY-WYSSLING suggère que le cytoplasma contient une forte proportion de molécules lipidiques dipôles (pôle hydrophile et pôle hydrophobe : comme les molécules de stérols ou de lécithines) ayant tendance à s'accumuler au contact du milieu extérieur : elles constituent ainsi, autour du gel aqueux une pellicule grasse.

Un tel réseau colloïdal, conclut FREY-WYSSLING « en tant qu'ion géant polyvalent et immobile, limitant une véritable solution, représente, sans la nécessité d'une paroi semi-perméable réelle, un système de DONNAN »¹.

Cas du tonoplaste. — Alors que le plasmolème se différencierait du protoplasma seulement par un réseau un peu plus dense d'albumine et par une plus grande teneur en lipoïdes, la pellicule vacuolaire du tonoplaste devrait certainement avoir une autre structure. Rappelons qu'après avoir isolé des tonoplastes, HÖFLER et PLOWE pensaient déjà qu'ils offraient une résistance plus grande que le plasmolème à l'entrée des substances hydrophiles dans la vacuole, mais qu'ils avanta-geaient, par contre, l'entrée des lipoïdes. FREY-WYSSLING propose de trancher l'intéressante controverse de WEBER et d'HÖFLER (1932), quant à l'origine cytoplasmique ou vacuolaire de cette pellicule, comme suit : l'accumulation des lipoïdes témoigne qu'ils ne sont plus en équilibre avec le réseau albuminoïdique, mais s'orientent par leur force moléculaire ; ils tour-

¹ Rappelons encore que le rapport entre le pH et le point isoélectrique joue un rôle décisif dans la perméabilité. Au point isoélectrique (réseau neutre), le protoplasma ne se comporte plus comme sélectivement perméable vis-à-vis des anions et des cations.

nent leur pôle hydrophile vers le protoplasma et leur pôle lipophile vers la vacuole. Dans cette dernière, les molécules lipoïdiques se disposent de façon inverse. Par suite, la zone du protoplasma contiguë à la vacuole est formée par une couche lipoïdique, qui, des deux côtés, pénètre graduellement dans une région hydrophile ; elle est sans limite propre. Cette pellicule lipoïdique, appelée « pellicule limitante » par les auteurs, se compose donc d'une double couche moléculaire. Il est très difficile de dire ce qui, dans une telle couche, appartient au cytoplasma ou à la surface vacuolaire. Cela serait possible si l'on pouvait voir jusqu'où le réseau albuminoïdique cytoplasmique plonge dans cette couche ; mais, cela est impossible parce que cette dernière ne se laisse pas différencier par coloration. Lors de l'isolement des tonoplastes (par expression hors de la cellule, après destruction du cytoplasma), la couche lipoïdique dont ils sont revêtus varie d'après le traitement subi par la cellule. Il est bien difficile de garantir qu'ils ont une constitution analogue dans la cellule intacte. Il semble prématuré de comparer leurs actions sur la perméabilité lorsqu'ils sont isolés (donc sans vie) et lorsqu'ils sont inclus dans la cellule vivante.

La structure proposée par FREY-WYSSLING, à laquelle s'adapte si bien la théorie de la perméabilité de K. MEYER et T. TEORELL, permet de mieux rendre compte des nombreux mécanismes physico-chimiques régissant l'entrée et la sortie des substances de la cellule. Le fait qu'elle doit subsister à la périphérie comme dans les couches profondes de protoplasma, ne permettrait-il pas de concilier les points de vue admettant, soit une couche périphérique formée d'un protoplasma légèrement modifié (COMBES, GELLHORN, etc.), soit l'absence de toute membrane différenciée (LAPICQUE, BOTTAZZI, etc.) ? En tout cas, la notion selon laquelle la perméabilité serait réglée par l'activité de toute la masse protoplasmique, notion qui fait partie de ces deux hypothèses, semble aussi s'appliquer avec la théorie de FREY-WYSSLING.

VIII. — Remarques et conclusion.

A. — Il est vraiment extraordinaire que la théorie de l'hémi-perméabilité (prise dans son sens absolu) ait été admise aussi longtemps. Il s'ensuivait le fait paradoxal que les substances nutritives indispensables ne pouvaient pas pénétrer. Il semble, cependant, logique d'imaginer qu'une cellule vivante, qui doit se nourrir, mourrait rapidement si elle n'était perméable qu'à l'eau ! Mais les premiers auteurs, à la suite

de DE VRIES, se sont sans doute laissé induire en erreur par le fait que la perméabilité n'est pas constante pendant les divers moments de la vie ; de plus ils ont expérimenté pendant des temps trop courts et dans des conditions trop spéciales.

Il nous semble aussi quelque peu risqué d'appliquer à des membranes vivantes des résultats obtenus avec des membranes inertes : celles-ci ne peuvent fournir guère plus que des indices probables. Le passage des substances dans la vacuole doit être lié à un travail, il ne doit pas être considéré seulement comme une diffusion passive ou une osmose banale. LAPICQUE rappelle avec justesse que le protoplasma vivant est le siège d'une production continue d'énergie. Il ne saurait être simplement ramené à un schéma de membrane inerte. De plus, il est notoire que les combinaisons isolées de la cellule par les moyens dont nous disposons, doivent présenter « *in vivo* » des propriétés bien différentes. Il semble donc difficile d'assimiler des membranes inertes et statiques à des membranes vivantes qui sont le siège de multiples réactions physico-chimiques, s'opposant ainsi par leur dynamisme à ces substrats artificiels.

Il nous semble encore important d'insister sur le fait qu'il ne doit pas exister, en réalité, une seule théorie de la perméabilité. Le nombre même de celles que nous avons succinctement rappelées est un témoignage de leur insuffisance. Mais elles peuvent acquérir une plus grande valeur si on les considère en fonction du nombre infini de types de cellules existantes. Nous avons entrevu les grandes différences de perméabilité à l'égard de diverses substances qui se manifestent, non seulement, pour des cellules d'espèces différentes ou voisines, mais encore pour des cellules de même espèce, prises côte à côte sur la même plante. Il faudrait donc imaginer une très grande variété dans la perméabilité, et, par suite, dans les couches superficielles protoplasmiques ; d'ailleurs, cette différence considérable entre les couches limitantes a été remarquée par divers auteurs tels que : CZAPEK, KISCH, HANSTEEN-CRANNER, GRAFE, etc. Cela ne doit pas paraître extraordinaire, étant donné les manifestations constantes d'énergie fournies par le protoplasma, l'influence des nombreux facteurs extérieurs, ainsi que la grande variété des substances susceptibles de pénétrer. Il semble donc impossible de vouloir expliquer un phénomène aussi mobile par une théorie unique et fixe. Pourquoi tous les processus invoqués n'interviendraient-ils pas (et d'autres encore), seuls ou associés de diverses manières,

selon les conditions ambiantes (pH, sels, etc.), selon les espèces, selon la fonction et le métabolisme de chaque cellule ? Et J. RÉGNIER ajoute « qu'il faut tenir compte du métabolisme avec tout ce que comporte ce terme : modifications physiques et chimiques des substances, dégradation des substances complexes, combinaisons synthétiques utilisant les substances simples, modifications concomitantes des potentiels électriques, des tensions d'interface, des pressions osmotiques, et par conséquent, modifications des échanges entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule, modifications que les lois physiques, établies sur des substrats inertes, sont incapables de nous faire comprendre dans leur totalité ». Les expériences de HÖFLER et de COLLANDER semblent même montrer que « chaque protoplasma possède sa série particulière, spécifique, de perméabilité » ; cela semble bien difficile à interpréter avec une seule théorie.

Le synchronisme d'actions d'un certain nombre de facteurs (pH, sels, charges électriques, phases en présence, etc.) permet, à chaque instant de réaliser une certaine perméabilité vis-à-vis d'une substance définie. On conçoit donc l'infinité de perméabilités possibles.

Il nous semble avec GELLHORN, « qu'il ne s'agirait plus d'établir des théories de la perméabilité, mais plutôt de déterminer l'influence des diverses actions qui y participent » ; en outre, comme il le souligne, « les différents facteurs ont une importance variable selon les différentes cellules, quant à la perméabilité de celles-ci ». Ceci est, pour cet auteur, « l'expression exacte de la grande variabilité qui caractérise précisément la membrane plasmique », et sa perméabilité.

B. — *Intérêt de la conception de Frey-Wyssling sur la structure du protoplasma.*

A la suite de l'ingénieuse hypothèse de FREY-WYSSLING sur la structure réticulaire du protoplasma, il nous semble qu'il serait possible de concilier ces deux thèses : celle, favorable à l'existence d'une couche superficielle de protoplasma un peu modifié, et celle, niant cette existence. Cette structure réticulaire devant exister à tous les niveaux du protoplasma, FREY-WYSSLING estime que la trame protéinique fondamentale doit resserrer un peu ses mailles dans la zone protoplasmique superficielle en contact avec le milieu extérieur, mais en gardant toujours sa nature protoplasmique. D'après cette nouvelle théorie, il semble inutile d'envisager l'existence d'une

membrane ou couche protoplasmique, en tant qu'entité morphologique, afin d'expliquer la perméabilité cellulaire.

N'est-il pas séduisant d'admettre l'existence d'une zone protoplasmique superficielle ayant la même structure réticulaire que le reste du protoplasma ? Il serait alors vraisemblable que les variations de perméabilité soient dues à l'activité de tout le protoplasma (hypothèse de LAPICQUE, BOTTAZZI LEPESCHKIN), avec une activité un peu particulière de cette zone plus resserrée (théorie de la mosaïque de NATHANSON et d'HOEBER, hypothèses de BANCROFT, CLOWES, HANSTEEN-CRANNER, GRAFE, etc.). Il nous semble, d'ailleurs, que les nombreux auteurs qui admettent l'existence, non d'une membrane, mais d'une fine pellicule ou « film », inséparable du protoplasma, sont aussi bien près de cette conception.

L'hypothèse de FREY-WYSSLING proposant un tonoplaste constitué par une double pellicule lipoïdique, d'origine, à la fois cytoplasmique et vacuolaire, semble trancher la controverse HÖFLER-WEBER que nous avons exposée. D'ailleurs comme l'ajoute cet auteur, il est bien difficile de délimiter ce qui, dans une telle couche lipoïdique, appartient au cytoplasma ou à la substance vacuolaire.

Cette nouvelle théorie est également en accord avec de nombreuses propriétés du protoplasma. Admettre que sa région superficielle garde la même structure que ses parties profondes, permettrait d'éviter les nombreuses théories compliquées et invérifiables concernant la constitution des membranes plasmiques et le mécanisme de la perméabilité. Nous aurions ainsi un compromis entre l'idée de LAPICQUE et celle des nombreux auteurs admettant une fine pellicule de constitution chimique différente de celle du protoplasma, mais inséparable morphologiquement de celui-ci. Une telle structure du protoplasma semble permettre la simplification de la notion de « membrane » protoplasmique ; employée conjointement avec la théorie de la perméabilité de K. MEYER et de T. TEORELL, elle donne une belle image de l'infinité des actions possibles et des combinaisons réalisables, dont l'ensemble constitue la perméabilité.

C. — Comme conclusion, nous ne voudrions pas omettre de mentionner une possibilité très intéressante quant à la constitution des zones protoplasmiques limitantes et quant à leur intervention dans la perméabilité cellulaire. Ne pourrait-on pas assimiler de telles pellicules à des émulsions du type « eau dans huile » ou « huile dans eau » stabilisées par un agent émulsifiant ?

Rappelons très succinctement que les émulsions sont des systèmes dispersés à deux phases liquides (phase dispersée ou interne et phase fermée ou externe). Les latex végétaux, le lait constituent des émulsions naturelles.

Pour faciliter la préparation des émulsions, augmenter leur taux en substance dispersée et leur donner une plus longue stabilité, il est nécessaire d'ajouter un agent émulsifiant. La phase, dans laquelle de telles substances sont solubles, constitue la phase externe ou dispersante (règle de BANCROFT). Les émulsifiants, tels que les gommes, les mucilages, l'agar-agar, l'albumine, la gélatine, les saponines, les savons alcalins qui sont solubles ou se dispersent dans l'eau, réalisent des émulsions du type huile dans eau. Par contre, les savons alcalino-terreux, les stéroïls, la lanoline, les cires, etc., stabilisent les émulsions du type eau dans huile.

D'après HATTORI, les « émulseurs » abaissent la tension superficielle de l'eau et élèvent celle de l'huile. L'optimum de stabilité des émulsions est réalisé lorsque les tensions superficielles des deux liquides tendent vers l'égalité.

L'agent émulsifiant, dissous dans le milieu de dispersion, va environner les gouttelettes dispersées d'une pellicule protectrice. Constitué, le plus souvent, d'une substance tensio-active, il suit la règle de GIBBS, et s'accumule, par adsorption à la surface de séparation des deux phases liquides. Les molécules y subissent un effet d'orientation qui les place parallèlement ; elles plongent dans le liquide extérieur les groupements de même polarité.

C'est ainsi que la caséine du lait, les albuminoïdes du latex des plantes jouent un « rôle protecteur » et maintiennent la stabilité de ces émulsions.

BANCROFT et CLOWES, en 1916, avaient déjà suggéré que la « membrane » limitante protoplasmique pouvait être constituée par une émulsion réversible¹.

L'émulseur, véritable film entourant les gouttelettes dispersées, constituerait l'élément nécessaire, mais variable du système. Rappelons simplement ici que ces agents émulsifiants sont constitués par des molécules dipôles : un pôle hydrophobe ou oléophile et un pôle hydrophile ou oléophobe. Ils s'orientent, chaque pôle se plaçant dans la phase où il est le plus soluble². Ils fonctionnent ainsi comme des sortes de « ponts » ou de « crochets » en assurant la jonction, la liaison des deux phases non miscibles. W.-D. BANCROFT pense même que les substances émulsionnantes, adsorbées à la surface limite des deux phases, constituent une nouvelle « phase intermé-

¹ CLOWES ajoute que de telles pellicules maintiennent la séparation des deux phases par une action purement mécanique.

² H. DEVAUX a été le précurseur de cette idée et a suggéré l'existence probable d'une telle couche monomoléculaire orientée.

diaire » qui permet de maintenir séparées les deux autres phases, alors que pour HARKINS, DAVIES et CLARK, les molécules émulsifiantes pénètrent sous forme de « coins » dans les gouttelettes dispersées. Cette pellicule d'adsorption (« Adsorptionshäutchen ») serait donc constituée en son milieu par l'agent émulsifiant, et en ses extrémités par les amoncellements de molécules des deux phases liquides, entourant, selon leur affinité, les groupements hydrophiles ou oléophiles.

Si une seule des phases est présente, la solution aqueuse, par exemple, les « substances émulsionnantes » qui se trouvent naturellement dans les liquides biologiques, sont dans un ordre absolument dispersé, le plus souvent en solution colloïdale. S'il survient à son contact une phase différente, non miscible, que nous appellerons « huileuse », il se produit une véritable mobilisation des molécules émulsifiantes qui se dirigent vers la surface de contact et vont s'ancrer par leur pôle oléophile, dans la phase huileuse momentanément externe¹. Nous pouvons admettre, qu'à ce moment, des substances de même type qui peuvent se trouver dans la phase « huileuse », font de même et augmentent ainsi la force de liaison du « pont ». Dès lors, le centre des deux phases est « vide » de ces molécules dipôles, celles-ci étant concentrées à la surface interfaciale. Cette dernière, par suite de l'orientation de ces « ponts », acquerra une rigidité plus grande² que le centre des gouttelettes des deux phases devenues moins visqueuses que lorsque les substances amphotères y étaient préalablement dispersées. Nous pourrions comparer ce phénomène à une ville assiégée de l'ancien temps, dont tous les guerriers seraient sur les murs, absents des rues, alors qu'avant le siège ils étaient irrégulièrement dispersés dans la ville.

En ce qui concerne les pellicules protoplasmiques des cellules, le rôle d'agent émulsifiant pourrait être dévolu aux protéines, aux acides aminés, aux lécithines, aux cholestérols ou à toute autre substance possédant à la fois des groupements

¹ S'il s'agit d'une phase gazeuse ou d'une phase solide (membrane de cellulose), il y a également orientation des dipôles de la solution, peut-être un peu moins forte. Ils manifestent une tendance à quitter cette face de la « goutte » pour se rendre de l'autre côté. La pellicule serait donc plus rigide entre deux liquides qu'entre liquide et air, ou liquide et phase solide.

² Il est possible que lorsque les conditions suivantes sont réalisées : grand nombre de molécules dipôles, forte polarité des deux phases, nombreuses ramifications des dipôles, le film protoplasmique acquière une consistance plus rigide, qui permet de mieux le discerner.

CHAMBERS, MISS PLOWE, etc., qui ont observé et même isolé des plasmolèmes et des tonoplastes, ont peut-être réussi leurs expériences par suite d'une coïncidence avec ces conditions favorables.

hydroxyles et lipophiles. Selon la nature des phases, extérieure et intérieure, en présence (c'est-à-dire, schématiquement, selon la nature de « l'eau » ou de « l'huile »), les substances émulsifiantes destinées à former le film (ou « membranes » limitantes protoplasmiques) proviendront soit de l'intérieur, soit de l'extérieur. Et si, comme pour la cellule, il y a un vide ou une autre phase, en même temps à l'intérieur et à l'extérieur (air et suc vacuolaire, par exemple) il semble logique d'imaginer que les substances émulsifiantes contenues dans le protoplasma sont appelées à se rendre, en même temps, les unes à l'extérieur et les autres à l'intérieur pour former la membrane limitante envers l'autre phase.

Plus haut, il a été question de la théorie de l'inversion des émulsions (BANCROFT, CLOWES). Nous avons vu qu'une émulsion huile dans eau, émulsifiée avec un savon alcalin pouvait être inversée par l'addition d'une certaine quantité d'ions calcium. Le sel de calcium de l'acide gras ainsi formé est moins soluble dans la phase aqueuse que le sel de sodium primitif ; elle aura tendance (loi de BANCROFT) à devenir la phase dispersée, alors qu'auparavant, elle formait la phase continue.

L'inversion des phases est, bien entendu, un cas extrême ; il est aisé d'imaginer que toute une gamme de proportions de ce sel de calcium peut exister. Si nous appliquons ces considérations à la cellule vivante, il se pourra que des différences relativement minimes dans la teneur de l'une ou de l'autre phase, en sel de calcium, par exemple, conditionne des phénomènes biologiques importants : vie, maladie ou mort de la cellule (ce dernier cas se produisant lorsque l'inversion est réalisée).

Notre comparaison peut encore se poursuivre. Il existe deux sortes d'agents émulsifiants : ceux qui sont des dipôles et ceux qui ne le sont pas. Ces derniers, tels que : amidon, gommes, etc., confèrent aux phases une certaine viscosité ; ils maintiennent mécaniquement la stabilité de l'émulsion. De telles substances désignées sous le nom de « quasi-émulgateurs » se trouvent également dans le suc cellulaire ; à l'encontre des émulgateurs dipôles, elles n'iront pas s'ordonner parallèlement dans la zone de contact des deux phases ; elles resteront dispersées dans celles-ci, c'est-à-dire à l'intérieur des gouttelettes ou de la phase externe. Par leur action mécanique, elles empêcheront l'arrivée trop brusque d'un ion gênant ou préjudiciable (le calcium que nous avons déjà pris pour exemple). Elles contribueront à la protection de la vie de la cel-

lule et s'opposent à la traversée des phases, et par suite, de l'émulsion par des substances perturbatrices.

Cette hypothèse aurait l'avantage de concilier plusieurs théories. Elle cadrerait avec la tendance prédominante d'admettre, non une membrane morphologiquement définie, mais une zone protoplasmique un peu modifiée (COMBES, GELLHORN, FREY-WYSSLING), indifférenciable du reste du protoplasma (LAPICQUE, BOTTAZZI, etc.), où s'effectueraient des réactions physico-chimiques particulières qui auraient pour origine l'action du milieu sur le protoplasma avoisinant.

Inspirée par les propositions de BANCROFT, de CLOWES, de HANSTEEN-CRANNER, etc., sur les émulsions et par les premières suggestions de DEVAUX (présence d'une couche monomoléculaire orientée), on y retrouve également l'idée de continuité entre les régions, périphériques et intérieure, de la matière vivante (COMBES, LAPICQUE, FREY-WYSSLING, etc.). De plus, elle constitue une synthèse des deux hypothèses admettant que cette pellicule est, soit de nature lipidique (HANSTEEN-CRANNER, FAURÉ-FRÉMIET), soit de nature protéido-lipidique (GRAFE, KOPACZEWSKI). Dans le premier cas, nous aurions la réalisation du système « eau dans huile » et dans le second cas, il s'agirait plutôt du type « huile dans eau ». Il nous semble que chacune de ces conceptions est justifiée : parfois c'est l'un de ces types qui domine, parfois c'est l'autre ; l'infinie variété des cellules et de leurs pellicules protoplasmiques doit rendre possible la combinaison de toute la gamme des proportions relatives de ces deux systèmes.

Comme on le voit, il s'agit d'un véritable enchevêtrement de possibilités variant à chaque moment de la vie de la cellule et nécessitant, pour la réalisation de chacune, le synchronisme d'actions définies. Aussi ne pouvons-nous ici, que suggérer cette manière de voir, sans généraliser trop hâtivement. Ne serait-il pas logique d'assimiler ces « membranes » protoplasmiques superficielles, ces « couches limitantes biologiques », à des « zones à propriétés physico-chimiques particulières » et ne pouvant être décelées morphologiquement ? A chaque « moment chimique » propre de cette émulsion, correspondrait une structure, et par suite, une perméabilité particulières.

Cette hypothèse est, en outre, en accord avec le dynamisme constant dont ces parties éminemment vivantes de la cellule sont le siège, et qui se traduit par une variation infinie dans la perméabilité.

Résumé.

Après avoir rappelé que la cellule n'est pas hémiperméable, mais sélectivement perméable, qu'il existe une très grande variabilité dans la perméabilité, nous avons exposé les thèses publiées en faveur de l'existence des membranes protoplasmiques. Nous avons esquissé le rôle respectif de ces pellicules et rappelé les hypothèses qui tentent d'expliquer leur mécanisme d'action et leur constitution chimique.

Considérant la grande variation dans la perméabilité, certains auteurs ont pensé, puisqu'il fallait exclure la membrane cellulosique très perméable, qu'à la limite périphérique protoplasmique existe une couche morphologiquement définie ; elle serait douée de propriétés physiologiques spéciales et devrait régler l'entrée et la sortie des diverses substances. Cette hypothèse fort naturelle, d'attribuer à une partie définie de la cellule la résistance qu'elle peut opposer à l'entrée des diverses substances selon les facteurs en présence, n'a cependant pas été admise par tous les auteurs. Ces deux conceptions opposées se fondent respectivement sur des raisonnements de valeur.

De nombreux auteurs semblent admettre maintenant l'existence, non d'une membrane définie, mais d'une couche de protoplasma un peu modifié. Elle aurait son origine, notamment, dans l'action d'un autre milieu sur le protoplasma avoisinant et dans l'accumulation, sous l'influence de forces physico-chimiques, de certaines substances comme les phosphatides (ce qui engendrerait donc un changement dans les propriétés de cette zone). Nous avons également rappelé la controverse qui s'est élevée au sujet du tonoplaste, quant à son origine cytoplasmique ou vacuolaire et conclu par des remarques personnelles.

* * *

Alors que nous venions de remettre ce travail à l'éditeur, nous fûmes rendu attentif au captivant traité de Biochimie générale de M. M. FLORKIN, paru en 1943, mais qui n'a pu nous parvenir que tout récemment. Il montre, à la page 122, une figure due à SCHMIDT (voir référence dans la bibliographie) représentant très clairement ce que nous avons tenté d'expliquer à la fin de ce travail, c'est-à-dire la position relative des divers types de molécules au sein des phases du protoplasma. Nous tenons à insister ici sur l'indépendance absolue de notre travail d'avec celui de SCHMIDT qui ne fut porté à notre connaissance que par le dit manuel.

Nous précisons encore que notre travail, qui était prêt en 1938, a vu sa publication retardée par la guerre, ce qui a nécessité, en 1943, une rapide mise à jour, dans la mesure du possible, des publications 1938-1943.

Communication des Laboratoires de Chimie pharmaceutique, de Pharmacie galénique et de Pharmacognosie de l'École de Pharmacie de l'Université de Lausanne (Dir. : A. Girardet, prof.).

Bibliographie.

- ARTUR. — D'après Kopaczewski, *Protoplasma*, 1934, 20, 430.
- ASTBURY, W.-T. — *Fundamentals of Fibre Structure*. Oxford, 1933.
- BANCROFT, W.-D. — The theory of emulsification. V. *J. of Physic. Chem.*, 1913, 17, 501 ; — VI, *ibid.*, 1915, 19, 275.
- BANCROFT, W.-D. et TUCKER, C.-W. — Gibbs on Emulsification, *J. of Physic. Chem.*, 1927, 31, 1681.
- BAERLUND, H. — Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*, *Acta bot. fennica*, 1929, 5, 1.
- BECHHOLD, H. — Bau der roten Blutkörperchen und Hämolyse, *Münch. med. Wschr.*, 1921, 127.
- BIEBL, R. — Tonoplastenbildung bei *Heterosiphonia plumosa*, *Protoplasma*, 1938, 30, 570.
- BIEDERMANN, W. — Der Lipoidgehalt des Plasmas bei *Monotropa*, *Flora*, 1920, 113. — Ueber Wesen und Bedeutung der Protoplasmalipoide, *Pflügers Arch.*, 1924, 202, 223.
- BIGWOOD, E.-J. — De la perméabilité de la gelée de gélatine au chlorure de calcium, *C. R. Soc. Biol.*, 1927, 96, 131, 136, 199.
- BLINKS, L.-R. — Protoplasmic potentials in *Halicystis*. The effects of potassium on two species with different saps, *J. of gen. Physiol.*, 1933, 16, 147.
- BOOIJ, H.-L. — The protoplasmic Membrane regarded as a Complex System. Thèse, Leyde, 1940.
- BOTTAZZI, F. — Handbuch der vergl. Physiol., Winterstein, 1911. — I sistemi colloïdali del organismo vivente, *Archiv. di Scienze biologiche*, 1923, 4, 443. — Ueber die Oberflächenspannung herabsetzende Wirkung der Eiweisskörper und die Theorie der im gleichen Sinne wirksamen Substanzen im allgemeinen. Cité d'après le *Ber. Physiol.*, 1927, 44, 729. *Arch. Sc. biol.*, 1927, 10, 456.
- BOUTARIC, A. et DOLADILHE, M. — Sur quelques lois relatives à la fixation des matières colorantes par les racines et les feuilles des végétaux, *C. R. Soc. Biol.*, 1931, 107, 1039.
- BRIGGS, C.-E. — *Proc. Roy. Soc. London B.*, 1930, 248.
- BROOKS, S.-C. — Methods of studying permeability of protoplasm to salts, *Bot. Gaz.*, 1917, 64, 230. — A new method of studying permeability, *Bot. Gaz.*, 1917, 64, 306.
- BROOKS-MOLDENHAUER, M. — The penetration of l-naphtol-sulphonate indophenol, o-chloro-phenol indophenol and o-cresol into *Valonia ventricosa*, *Protoplasma*, 1932, 16, 345.
- BUNGENBERG DE JONG, H.-G. — Die Koazervation und ihre Bedeutung für die Biologie, *Protoplasma*, 1932, 15, 110. — La Coacervation, les Coacervats et leur importance en biologie. Paris, 1936.
- BUNGENBERG DE JONG, H.-G. et BONNER, J. — Phosphatide auto-complexes coacervates as ionic systems and their relation to the protoplasmic membrane, *Protoplasma*, 1935, 24, 198.

- BUNGENBERG DE JONG, H.-G., DE HAAN, I. et WAKKIE, J.-G. — Ionenwirkung und Wasserpermeabilität. II. Elektrophoresemessungen an plasmolysierten Protoplasten und Modellen, *Protoplasma*, 1938, 30, 592.
- CELAN, M. — D'après GUILLIERMOND, C. R. Acad. Sc., 1934 (I) 19.
- CHAMBERS, R. — Microdissection studies. I. The visible structure of cell protoplasm and death changes, *Amer. J. Physiol.*, 1917, 43, 1. — Some studies on the surface layer in the living egg cell, *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.*, 1920, 17, 41. — A microinjection study on the permeability of the starfish egg, *J. gen. Physiol.*, 1922, 5, 189. — The structure of the cells in tissues as revealed by microdissection, *Amer. Journ. Anat.*, 1925, 35, 385. — *Ann. Physiol. et Physico-chim. Biol.*, 1939, 6, 233. — The physical state of protoplasm with special reference to its surface, *Amer. Natur.*, 1938, 72, 141.
- CHAMBERS, R. et HÖFLER, K. — Micrurgical studies on the tonoplast of *Allium Cepa*, *Protoplasma*, 1931, 12, 338.
- CHAMBERS, R. et POLLACK, H. — Micrurgical studies in cell physiology. IV, *J. gen. Physiol.*, 1927, 10, 739.
- CHAMBERS, R. et REZNIKOFF, P. — Micrurgical studies in cell physiology. I. The action of the chlorids of Na, K, Ca and Mg on the protoplasm of *Amoeba proteus*, *J. gen. Physiol.*, 1926, 8, 369.
- CLARK, G.-A. — The mode of action of alcohols and narcotics on the frog's ventricle, *Arch. intern. Pharmac. Therap.*, 1930, 38, 101.
- CLOWES, G.-A.-H. — On the reversible emulsion and the role played by electrolytes in determining the equilibrium of aqueous systems, *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.*, 1913, 11, 1. — The action of electrolytes in the formation and inversion of oil-water systems with some biological applications, *Journ. Phys. et Chim.*, 1916, 20, 407.
- COLLANDER, R. — Ueber die Durchlässigkeit der Kupferferrozyanidmembran für Säuren, nebst Bemerkungen zur Ultrafilterfunktion des Protoplasmas, *Kolloid-chem. Beih.*, 1925, 29, 273. — Ueber die Permeabilität von Kollodiummembranen, *Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol.*, 1926, 2, 6. — Einige Permeabilitätsversuche mit Gelatinemembranen, *Protoplasma*, 1927, 3, 213. — *Hdb. d. Naturw.*, Iena, (2. Auflage), 1932, 7, 804. — Permeability, *Ann. Rev. Biochem.*, 1937, 6, 1.
- COLLANDER, R. et BAERLUND, H. — Ueber die Protoplasmapermeabilität von *Rhoeo Discolor*. (Vorl. Mitt.), *Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol.*, 1926, II, (N^o 9), 1. — Permeabilitätstudien an *Chara ceratophylla*, *Acta bot. fenn.*, 1933, 11, 103.
- COLLANDER, R. et HOLMSTROEM, A. — Die Aufnahme von Sulfosäurefarbstoffen seitens pflanzlicher Zellen — ein Beispiel der adenoiden Tätigkeit der Protoplasten, *Acta. Soc. p. Fauna et Flora fennica*, 1937, 60, 129.
- COMBES, R. — La vie de la Cellule Végétale, Paris, 1927, v. 1, p. 12-36 ; v. 2, p. 27-32 ; 1937, v. 3.

- CZAPEK, F. — Versuche über Exosmose aus Pflanzenzellen, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1910, 28, 159.
- DANGEARD, P. — Recherches de biologie cellulaire. (Evolution du système vacuolaire chez les végétaux). Thèse, Paris, 1923.
- DANIELLI, J.-F. — Some properties of lipid films in relation to the structure of the plasmamembrane, *J. Cell. a. comp. Physiol.* 1936, 7, 393.
- DANIELLI, J.-F., FREDERIC, J. et DAVSON, H. — (Plasmahaut), *J. Cell. a. comp. Physiol.*, 1935, 5, 495.
- DEUTSCH. — D'après KOPACZEWSKI, *Protoplasma* 1934, 20, 430.
- DEVAUX, H. — Sur une réaction nouvelle et générale des tissus vivants. Essai de détermination directe de la micelle albuminoïde, *P. V. Soc. Sc. phys. et nat. Bordeaux*, 1903. — Membranes de coagulation par simple contact de l'albumine avec l'eau. Application au protoplasma, *P. V. Soc. Sc. Phys. et Nat. Bordeaux*, 1904. — La structure moléculaire de la cellule végétale. *Bull. Soc. bot. France*, 1928, 75, 88. — La structure moléculaire des tissus vivants, *Bull. Soc. fr. Phys.*, 1928, 258, 34. — Les membranes d'albumine : rigidité, élasticité et solubilité de ces membranes, *C. R. Soc. Biol.*, 1935, 119, 1124.
- EFIMOV, W. — Ueber die Bewegung der Ionen in Gelatinegallerten und in der Nervensubstanz (VI Mitt.). Zur Frage der Dicke und Natur der halbdurchlässigen Membranen in den erregbaren Geweben, *Biochem. Zschr.*, 1930, 226, 129.
- EICHENBERGER, R. — Ueber die « Lebensdauer » isolierter Tonoplasten, *Protoplasma*, 1934, 20, 606.
- v. EISELSBERG, C. — Ionenantagonismus und Giftwirkung an *Spirogyra*. Ueber die Wirkung von Kaliumarsenit, Akonitin und Wasserstoffsperoxyd., *Biol. generalis*, 1938, 14, 21.
- FAURÉ-FRÉMIET, E. — *Protoplasma*, 1929, 5, 321. — *Ibid.* 1929, 6, 521.
- FISCHER, M.-H. — Wasserbindung in Oedemen. Dresden, 1927.
- FITTING, H. — Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle, *Jb. Bot.*, 1915, 56, I. — Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihre Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen, *Jb. Bot.*, 1917, 57, 553.
- FREE, E.-E. — A colloidal hypothesis of protoplasmic permeability, *Plant World*, 1918, 21, 141.
- FREY, A. — (Viscosité du suc cellulaire de *Closterium*). *Rev. gen. Bot.*, 1926, 39, 1. — Der submikroskopische Feinbau der Zellmembranen, *Naturwiss.*, 1927, 15, 760. — Ueber die Intermizellarräume der Zellmembranen, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1928, 46, 444.
- FREY-WYSSLING, A. — Der Aufbau der pflanzlichen Zellwände, *Protoplasma*, 1936, 25, 261. — Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Berlin, 1938. — The submicroscopic structure of the cytoplasma, *Journ. of the Roy. Microsc. Soc.*, 1940, 60, 128. — Der Aufbau der hochmolekularen biogenen Gele, *Mitt. Lebensmittelunters. u. Hygiene.*, Berne, 1943, 34, 53. — Ueber den submikroskopischen Feinbau der Zellbestandteile, *Mém. Soc. Helv. Sc. Nat.*, 1943.

- FRICKE, H. — The electric capacity of suspensions with special reference to blood, *J. gen. Physiol.*, 1925/26, 9, 137.
- FRICKE, H. et MORSE, S.-T — The electric resistance and capacity of blood for frequencies between 800 and $4\frac{1}{2}$ cycles, *J. gen. Physiol.*, 1925, 9, 153.
- GAIDUKOV, N. — Dunkelfeldbeleuchtung u. Ultramikroskopie in der Biologie u. in der Medizin. Jena, 1910.
- GELLHORN, E. — Das Permeabilitätsproblem. Seine physiologische und allgemeinpathologische Bedeutung. Berlin, 1929.
- GELLHORN, E. et RÉGNIER, J. — La perméabilité en physiologie et en pathologie générale. Paris, 1936.
- GICKLHORN, J. — Zur Diskussion der Grundlagen und Beweise der Ultrafiltertheorie der Permeabilität, *Protoplasma*, 1931, 13, 567.
- GICKLHORN, J. et WEBER, F. — *Protoplasma*, 1926, 1.
- GRAFE, V. — Zur Physiologie und Chemie der Pflanzenphosphatide, *Biochem. Zschr.*, 1925, 159, 444.
- GUILLIERMOND, A. — Introduction à l'étude de la cytologie. 2^e part., Paris, 1938.
- GUILLIERMOND, A., MANGENOT, G. et PLANTEFOL, L. — Traité de cytologie végétale. Paris, 1933.
- DE HAAN, J. — Ionenwirkung und Wasserpermeabilität. Ein Beitrag zur Koazervattheorie der Plasmagrenzschichten, *Protoplasma*, 1935, 24, 186.
- HAGEN. — D'après KOPACZEWSKI, *Protoplasma* 1934, 20, 430.
- HANSTEEN-CRANNER, B. — Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand und der plasmatischen Grenzschichten, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1919, 37, 380. — Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen, *Meldinger fra Norges Landsbrukheiskole*, Kristiania, 1922, 2, 1.
- HARKINS, W.-D., DAVIES, E.-C. et CLARK, G.-L. — The orientation of molecules in the surfaces of liquids, the energy relations at surfaces, solubility, adsorption, emulsification, molecular association, and the effect of acids and bases on interfacial tension (surface energy), *J. Amer. chem. Soc.*, 1917, 39, 586.
- HARVEY, E.-N. — Methods of measuring surface forces of living cells, *Trans. Faraday Soc.*, 1937, 33, 943.
- HARVEY, E.-N. et DANIELLI, J.-F. — (Films protéiques, Elasticité), *J. Cell. a. comp. Physiol.*, 1935, 1936, 5 et 8, 483 et 31. — Properties of the cell surface, *Biol. Reviews*, 1938, 13, 319.
- HAYNES, D. — The action of salts and non-electrolytes upon buffer solutions and amphoteric electrolytes and the relation of these effects to the permeability of cell, *Biochem. J.*, 1921, 15, 440.
- HEILBRUNN, L.-V. — A preliminary study of the surface precipitation reaction of living cells, *Arch. Zellforsch.*, 127, 4, 246. — The colloidal chemistry of protoplasm, *Protoplasma Monogr.*, Berlin, 1928.
- HOAGLAND, D.-R., DAVIS, A.-R. et MARTIN, J.-C. — The composition of the cell sap of the plant in relation to the absorption of ions, *J. gen. Physiol.*, 1923, 5, 629.

- HÖBER, R. — Weitere Mitteilungen über Ionenpermeabilität bei Blutkörperchen, *Pflügers Arch.*, 1904, 102, 96. — Physikalische Chemie der Zelle u. Gewebe. Leipzig, 1926.
- HÖBER, R. et J. — Beobachtungen über die Zusammensetzung des Zellsaftes von *Valonia macrophysa.*, *Journ. of Exper. Biol.*, 1931, 8, 124. — *Pflügers Arch.*, 1928, 219, 260.
- HÖFLER, K. — Ueber die Permeabilität der Stengelzellen von *Tradescantia elongata* für Kalisalpete, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1918, 36, 423. — Permeabilitätsbestimmung nach der plasmometrischen Methode, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1918, 36, 414. — Ueber Kappenplasmolyse, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1928, 46, 73. — Das Permeabilitätsproblem und seine anatomischen Grundlagen (Mikrochirurgische Versuche zum Hautschichtenproblem), *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1931, 49, 79. — Vergleichende Protoplastmatik, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1932, 50, 55. — Zur Tonoplastenfrage, *Protoplasma*, 1932, 15, 462. — Kappenplasmolyse und Salzpermeabilität, *Zeitschr. f. Wiss. Mikrosk.*, 1934, 51, 70 (Küster-Festschrift). — Permeabilitätsunterschiede in verschiedenen Geweben einer Pflanze und ihre vermutlichen chemischen Ursachen, *Mikrochem. (Molisch-Festschr.)*, 1936, 224. — Kappenplasmolyse und Ionenantagonismus, *Protoplasma*, 1939, 33, 545.
- V. HOFER, FR. — Permeabilitätsuntersuchungen an *Psalliotia campestris*, *Arch. f. Wiss. Bot.*, 1933, 20, 354.
- HUBER, B. et HÖFLER, K. — Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas, *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 1930, 73, 351.
- HURCH, H. — Beiträge zur Kenntnis der Permeabilitätsverteilung in den verschiedenen Geweben des Blattes, *Beih. z. bot. Centralbl.* 1933, 50, 211.
- IRWIN, M. — The behavior of chlorides in the cell sap of *Nitella*, *J. gen. Physiol.*, 1923, 5, 427.
- JACOBS, M.-H. — The influence of ammonium salts on cell reaction, *J. gen. Physiol.*, 1922, 5, 181. — Diffusion processes in non-living and living systems, *Proc. amer. Phil. Soc.*, 1931, 70, 167.
- JACQUES, A.-G. et OSTERHOUT, W.-J.-V. — The accumulation of electrolytes. Internal versus external concentrations of Potassium, *J. gen. Physiol.*, 1932, 15, 537. — The accumulation of electrolytes. The effect of external pH, *J. gen. Physiol.*, 1934, 17, 727.
- JANSE, J.-M. — Die Permeabilität des Protoplasmas, *Versl. Akad. Wetensch. Amsterdam, Wissen. natuur. Afd.*, 1887, 4, 332.
- KAHO, H. — Ueber die Beeinflussung der Hitzekoagulation des Pflanzenplasmas durch Neutralsalze, *Biochem. Ztschr.*, 1921, 117, 87. — Zur Kenntnis der Neutralsalzwirkung auf das Pflanzenplasma, *Biochem. Ztschr.*, 1921, 120, 125. — Ein Beitrag zur Giftwirkung der Schwermetallsalze auf das Pflanzenplasma, *Biochem. Ztschr.*, 1921, 122, 39.
- KAMIYA, N. — Zytomorphologische Plasmolysestudien an *Allium*-Epidermen, *Protoplasma*, 1939, 32, 373.
- KISCH, B. — Beeinflussung der Gewebsatmung durch hypertotonische

- Lösungen (II Mitt.). Na-Salze einwertiger Anionen, *Biochem. Ztschr.*, 1934, 273, 324.
- KLEBS, G. — Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1887, 5, 181 et *Unters. Bot. Inst. Tübingen*, 1888, 2, 489.
- KOCH, W. — Die Bedeutung der Phosphatide (Lecithane) für die lebende Zelle. I Mitt., *Z. Physiol. Chem.*, 1903, 37, 181. — II Mitt., *ibid.*, 1908, 63, 432.
- KOPACZEWSKI, W. — La couche limitante cellulaire, *Protoplasma*, 1934, 20, 407. — *Traité de Biocolloïdologie*. Paris. — Introduction à l'étude des Colloïdes. Paris, 1927.
- KÜSTER, E. — Ueber Inhaltsverlagerung in plasmolysierten Zellen, *Flora*, 1910, 100, 267. — Ueber die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen, *Jb. Bot.*, 1911, 50, 261. — Ueber Vitalfärbung der Pflanzenzellen, *Z. Mikrosk.*, 1918, 35, 95. — *Die Pflanzenzelle*. Iena, 1935.
- LANGMUIR, I. — D'après ALEXANDER, *Colloid Chemistry*, 1926, 1.
- LAPICQUE, L. — L'hypertonie minérale dans les algues marines, *C. R. Soc. Biol.*, 1922, 86, 726. — Sur les corpuscules qui montrent l'agitation protoplasmique chez les Spirogyres, *ibid.*, 1922, 87, 510. — Sur l'absorption des sels par les cellules végétales. Epictèse et sélection, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 1925, 7, 621. — La cellule est-elle enveloppée d'une membrane semi-perméable ? *Ann. Physiol. et Phys. Chim. Biol.*, 1925, 1, 85.
- LEDERER, B. — Färbungs-, Fixierungs- und mikrochirurgische Studien an *Spirogyra*-Tonoplasten, *Protoplasma*, 1934, 22, 405. — Färbung-, Fixierungs- und Mikrodisektion von Tonoplasten, *Biol. generalis*, 1935, 11, 211.
- LUYET, B. et ERNST, R. — Sur l'inexistence de la membrane nucléaire, *C. R. Ac. Sc.*, 1935, 200, 1353.
- LEPESCHKIN, W.-W. — Zur Kenntnis der Plasmamembran, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1910, 28, 91. — Zur Kenntnis der Plasmamembran. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1910, 28, 383. — Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Plasmamembran, *ibid.*, 1911, 29, 247. — Kolloidchemie des Protoplasmas. Dresden, 1924. — My opinion about protoplasm, *Protoplasma*, 1930, 9, 269. — Fortschritte der Kolloidchemie des Protoplasmas in den letzten 10 Jahren (I), *Protoplasma*, 1935, 24, 470. — (II et III), *ibid.*, 1936, 25, 134 et 143. — Kolloidchemie des Protoplasmas. Dresden, 1938. — Ueber Fluid-Eigenschaften des Protoplasmas, *Protoplasma*, 1939, 33, 1. — Ueber die Resistenz des Protoplasmas der Echinodermeneier gegen mechanische Eingriffe, seine Fluideigenschaften und die sogenannte « surface precipitation reaction », *Protoplasma*, 1941, 35, 364.
- LLOYD, F.-E. — The behaviour of protoplasm as a colloidal complex, *Yearb. Carnegie Inst.*, Washington, 1915, 14, 66.
- LLOYD, F.-E. et SCARTH, G.-W. — The origin of vacuoles, *Science*, 1926, 63, 459.

- LÖEB, J. — Ueber den autokatalytischen Charakter der Kernsynthese bei der Entwicklung, *Biol. Centralbl.*, 1910, 30, 347.
- LUNDEGARDH, H. — Untersuchungen über das chemisch-physikalische Verhalten der Oberfläche lebender Zellen, *Protoplasma*, 1941, 35, 548.
- MANEGOLD, E. — Ueber Kapillarsysteme I (Systematischer Teil), *Kolloid. Ztschr.*, 1938, 82, 26. — II (Mathematischer Teil), *ibid.*, 1938, 82, 135. — III (Experiment. Teil), *ibid.*, 1938, 82, 269 ; 1938, 83, 146 et 299.
- MANGENOT, G. — D'après GUILLIERMOND, Introduction à la Cytologie Végétale. Paris, 1938, p. 53.
- MATSUO, T. — Neue Versuche zur Theorie der bioelektrischen Ströme, *Pflügers Arch.*, 1923, 200, 132.
- MAYER, A. et SCHAEFFER, G. — Recherches sur la teneur des tissus en lipoides. Existence possible d'une constante lipocytaire, *Journ. de Physiol. et Path. gén.*, 1913, 15, 510 et 534.
- METCALF. — D'après GELLHORN et RÉGNIER. La perméabilité en physiologie et en pathologie végétale. Paris, 1936.
- MEUNIER. — D'après KOPACZEWSKI, *Protoplasma*, 1934, 20, 430.
- MEYER, K.-H. et SIEVERS, J.-F. — La Perméabilité des membranes I. Théorie de la perméabilité ionique, *Helv. Chim. Acta*, 1936, 19, 649. — II. Essais avec des membranes sélectives artificielles, *ibid.*, 1936, 19, 665. — IV. Analyse de la structure de membranes végétales et animales., *ibid.*, 1936, 19, 987.
- MEYER, K.-H., HAUPTMANN, H. et SIEVERS, J.-F. — La Perméabilité des membranes III. La perméabilité ionique de couches liquides non-aqueuses, *Helv. Chim. Acta*, 1936, 19, 948.
- MEYER, H. — Zur Theorie der Alkoholnarkose, *Arch. j. exper. Path.*, 1899, 42, 109.
- MICHAELIS, L. — Contribution to the theory of permeability of membranes for electrolytes, *J. gen. Physiol.*, 1925, 8, 33. — Die Permeabilität von Membranen. (Sammelbericht über frühere Arbeiten), *Naturwiss.*, 1926, 14, 33.
- MOND, R. — Umkehr der Anionenpermeabilität der roten Blutkörperchen in eine elektive Durchlässigkeit für Kationen. Ein Beitrag zur Analyse der Zellmembranen, *Pflügers Arch.*, 1927, 217, 618.
- MOND, R. et HOFFMANN, F. — Weitere Untersuchungen über die Membranstruktur der Blutkörperchen. Die Beziehungen zwischen Durchlässigkeit und Molekularvolumen, *Pflügers Arch.*, 1928, 219, 467. — Untersuchungen an künstlichen Membranen die elektiv anionenpermeabel sind, *Pflügers Arch.*, 1928, 220, 194.
- MOORE, B. et ROAF, H.-E. — Direct measurements of the osmotic pressure of solutions of certain colloids, *Biochem. J.*, 1907, 2, 34. — On the equilibrium between the cell and its environment in regard to soluble constituents with special reference to the osmotic equilibrium of the red blood corpuscles, *Biochem. J.*, 1907, 3, 55. — Der osmotische Druck der Kolloide und seine biologische Bedeutung, *Kolloid Ztschr.*, 1913, 3, 133.

- MOTHES, K. — Der Tonoplast von *Sphaeroplea*, *Planta*, 1933, 21, 486.
- NAEGELI, C.-W. — Pflanzenphysiologische Untersuchungen. 1855. — Micellartheorie. Ostwalds Klassiker N° 227 (Hrsg von A. FREY). Leipzig, 1928.
- NATHANSON, A. — Ueber die Regulation der Aufnahme anorganischer Salze durch die Knollen von *Dahlia*, *Jb. f. wiss. Bot.*, 1904, 39, 607.
- NIRENSTEIN, E. — Ueber das Wesen der Vitalfärbung, *Pflügers Arch.*, 1920, 179, 233.
- NORTHEN, T.-H. — Studies of protoplasm structure in *Spirogyra*, *Protoplasma*, 1938, 31, 1 et 9. — *Protoplasma*, 1939, 32, 327. — Protoplasmic structure in *Spirogyra*. Effects of anesthetics on protoplasmic elasticity, *Bot. Gaz.*, 1938, 100, 238.
- OSTERHOUT, W.-J.-V. — The permeability of living cells to salts into living protoplasm, *Z. Phys. Chem.*, 1909, 70, 408. — On the decrease of permeability due to certain bivalent cations, *Bot. Gaz.*, 1915, 59, 317. — The effect of some trivalent and tetravalent cations on permeability, *Bot. Gaz.*, 1915, 59, 464. — Conductivity and permeability, *J. gen. Physiol.*, 1921, 4, 1. — Direct and indirect determinations of permeability, *J. gen. Physiol.*, 1922, 4, 275. — Some aspects of selective absorption, *J. gen. Physiol.*, 1922, 5, 225. — On the importance of maintaining certain differences between cell sap and external medium, *J. gen. Physiol.*, 1925, 7, 561. — *J. gen. Physiol.*, 1934, 18, 215. — How do electrolytes enter the cell? *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A.*, 1935, 21, 125.
- OSTERHOUT, W.-J.-V., DAMON, C.-B. et JACQUES, A.-G. — Dissimilarity of inner and outer protoplasmic surfaces in *Valonia*, *J. gen. Physiol.*, 1927, 11, 193 et II^e partie (DAMON, C.-B.), *J. gen. Physiol.*, 1929, 13, 207.
- OSTWALD, Wo. — Grundriss der Kolloidchemie. Dresden, 1909.
- OVERTON, E. — Ueber die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen und Tierzellen, *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich*, 1895, 40, 159. — Ueber die osmotischen Eigenschaften der Zelle in ihrer Bedeutung für die Toxikologie und Pharmakologie, *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich*, 1896, 41, 383 et *Z. physik. Chem.*, 1896/97, 22, 189. — Ueber die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zellen, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie, *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich*, 1899, 44, 88. — Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie, *Pflügers Arch.*, 1902, 92, 115.
- PERRIN, J. — Les atomes. Paris, 1920.
- PFEFFER, W. — Osmotische Untersuchungen : Studien zur Zellmechanik. Leipzig, 1877. — Zur Kenntnis der Plasmahaut und Vakuolen, *Abhandl. Sächs. Ges. Wiss.*, 1890, 16. — Pflanzenphysiologie. Leipzig, 1897.
- PFEIFFER, H. — Cytologie. Fujii Jubilee Vol., (Tokyo), 1937, 701.
- PLATEAU. — D'après KOPACZEWSKI, *Protoplasma*, 1934, 20, 430.

- PLOWE, J.-Q. — Membranes in the plant cell. These Univ. of Pennsylvania, Philadelphie, 1930. — Membranes in the plant cell. I. Morphological membranes at protoplasmic surfaces, *Protoplasma*, 1931, 12, 196 et II. Localization of differential permeability in the plant protoplast, *ibid.*, 221.
- POIJARVI, A. et BAERLUND, H. — *Protoplasma*, 1931, 13, 348.
- POLLACK, H. — Action of picric acid on living protoplasm. *Proc. Soc. exp. Biol. a. Med.*, 1927, 25, 145.
- PORGES, O. et NEUBAUER, E. — Physikalisch-chemische Untersuchungen über das Lecithin und Cholesterin, *Biochem. Z.*, 1903, 7, 152.
- PRICE, S.-K. — Some studies on the structure of the plant cell by the method of dark ground illumination, *Ann. of Bot.*, 1914, 28, 601.
- PRINGSHEIM. — D'après R. COMBES. La vie de la cellule végétale, 1^{er} vol.
- RACIBORSKI. — *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1893, 1898 (d'après R. COMBES. La Vie de la Cellule végétale, 2^e vol.).
- RAMSDEN, W. — Separation of solids in the surface layers of solutions and suspensions. (Observation on surface-membranes bubbles, emulsions and mechanical coagulation), *Proc. Roy. Soc. London*, 1904, 72, 156.
- RÉGNIER, J. et VALETTE, G. — *C. R. Ac. Sc.*, 1930, 190, 1453 et 1931, 192, 114.
- REMESOV, J. — Physikalisch-chemische Untersuchungen über den kolloidalen Zustand des Cholesterins, Cholesterinesters und Lecithin, *Biochem. Zeitschr.*, 1929, 218, 173.
- RUBINSTEIN, D.-L. et BURLAKOWA, H. — Ueber die Speicherung von Natrium und Calcium in der Hefezelle, *Biochem. Zeitschr.*, 1934, 271, 324.
- RUFZ DE LAVISON. — Du mode de pénétration de quelques sels dans la plante vivante (rôle de l'endoderme), *Rev. gén. Bot.*, 1910, 22, 225. — *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1911, 14, 97.
- RUHLAND, W. — Die Bedeutung der Kolloidnatur wässriger Farbstofflösungen für ihr Eindringen in lebende Zellen, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1908, 26, 772. — Beiträge sur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut, *Jb. Bot.*, 1908, 46, 1. — Untersuchungen über den Kohlehydratstoffwechsel in *Beta vulgaris*, *Jb. Bot.*, 1911, 50, 200. — Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut, *Jb. Bot.*, 1912, 51, 376. — Zur chemischen Organisation der Zelle, *Biol. Centralbl.*, 1913, 33, 337. — Weitere Beiträge zur Kolloidchemie und physikalischen Chemie der Zelle, *Jb. Bot.*, 1914, 54, 391.
- RUHLAND, W. et HOFFMANN, C. — Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. Ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie des Plasmas, *Planta* (Berlin), 1925, 1, 1.
- VAN RYSELBERGHE. — Réaction osmotique des cellules végétales et la concentration du milieu. *Mémoires de l'Acad. de Belgique*, 1898, 58, 1. — Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. *Rec. de l'Inst. botan. Bruxelles*, 1901, 5, 209, et 1902, 6, 226.

- SAUBERT, G.-G.-P. — The influence of alcohols on the protoplasmic membrane and colloid models, *Rec. Trav. bot. Néerl.*, 1937, 34, 709.
- SCARTH, G.-W. — The influence of external osmotic pressure and of disturbance of the cell surface on the permeability of *Spirogyra* for acid dyes, *Protoplasma*, 1926, 1, 204. — The structural organization of plant protoplasm in the light of micrurgy, *Protoplasma*, 1927, 2, 189.
- SCHMIDT, W.-J. — Der molekulare Bau der Zelle, *Nova Acta Leopoldina* (Halle), 1939, 7, 1.
- SCHÖNFELDER, S. — Weitere Untersuchungen über die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*, *Planta*, 1930, 12, 414.
- SCHORR, L. — Beobachtungen an isolierten Cyanophyceen - Protoplasma, *Protoplasma*, 1938, 31, 540.
- SCHORTER. — D'après KOPACZEWSKI, *Protoplasma*, 1934, 20, 430.
- SEIFRIZ, W. — Observations on some physical properties of protoplasm by aid of microdissection, *Ann. of Bot.*, 1921, 35, 269. — Elasticity as an indicator of protoplasmic structure, *Amer. Natur.*, 1926, 60, 124. — Contractilité du cytoplasma, *Amer. Natur.*, 1929, 63, 410. — The structure of protoplasm, *Bull. Soc. Biol. de Lettonie*, 1936, 5, 87. — Protoplasm. New-York et Londres, 1936. — A theory of protoplasmic streaming, *Science*, 1937, 86, 397. — Recent contributions to the theory of protoplasmic structure, *Science*, 1938, 88, 21. — Pathological changes in protoplasma, *Protoplasma*, 1939, 32, 538.
- VAN SLYKE, W.-U. et LEAN, M.-C. — Factors controlling the electrolyte and water distribution in the blood, *J. of Biol. Chem.*, 1923, 56, 765.
- SÖLLNER, K. — Ueber Mosaikmembranen, *Biochem. Zeitschr.*, 1932, 244, 370.
- STILES, W. — Permeability, *New Phytologist*, Reprint N° 13, London, 1924. — The exosmosis of dissolved substance from storage tissue into water, *Protoplasma*, 1927, 2, 577.
- STILES, W. et KIDD, F. — The influence of external concentration on the position of the equilibrium attained in the intake of salts by plant cells., *Proc. Roy. Soc. London, B*, 1919, 90, 448. — The comparative rate of absorption of various salts by plant tissues, *Proc. Roy. Soc. London, B*, 1919, 90, 487.
- STRUGGER, S. — Zur Analyse der Vitalfärbung pflanzlicher Zellen mit Erythrosin, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1931, 49, 453.
- SUZUE, M. — On the non-conductive property of the red blood corpuscles for the electric current, *J. Biophysics*, 1926, 1, 259.
- TEORELL, T. — An attempt to formulate a quantitative theory of membrane permeability, *Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med.*, 1935, 33, 282.
- TINKER, F.-R. — The microscopic structure of semipermeable membranes and the part played by surface forces in osmosis, *Proc. Roy. Soc. London, A*, 1916, 92, 357. — The relative properties of the copper ferrocyanide membrane, *Proc. Roy. Soc. London, A*, 1917, 93, 268.

- TÖRNAVA, S.-R. — Expansion-capacity of naked plant protoplasts, *Protoplasma*, 1939, 32, 329.
- TRAUBE, M. — Der Oberflächendruck und seine Bedeutung im Organismus, *Pflügers Arch.*, 1904, 105, 559. — Theorie des Haftdruckes (Oberflächendruckes) in die Resorptionsvorgänge besonders im Magen-Darmkanal, *Biochem. Zeitschr.*, 1910, 24, 323. — Theorie des Haftdruckes (Oberflächendruckes) und ihre Bedeutung für die Physiologie, *Pflügers Arch.*, 1910, 132, 511. — Die Theorie des Haftdruckes (Oberflächendruckes), *Pflügers Arch.*, 1911, 140, 109.
- TRÖNDLE, A. — Sur la perméabilité du protoplasme vivant pour quelques sels, *Arch. Sc. Phys. Nat. Genève*, 1918, 45, 38, 167. — Neue Untersuchungen über die Aufnahme von Stoffen in die Zelle, *Biochem. Ztschr.*, 1920, 112, 259. — Die Aufnahme von Salzen in die Pflanzenzellen, *Mém. Soc. Helv. Sc. Nat.*, 1922, 58.
- v. TSCHERMAK, A. — Allgemeine Physiologie. Berlin, 1924.
- ULLRICH, H. — Ueber den Anionendurchtritt bei *Valonia* sowie dessen Beziehungen zum Zellbau, *Planta*, 1935, 23, 146.
- UMRATH, K. — Die Bildung von Plasmolemma (Plasmahaut) bei *Nitella mucronata*, *Protoplasma*, 1932, 16, 173.
- DE VRIES, H. — Sur la perméabilité du protoplasma des betteraves rouges, *Arch. Néerl. Physiol.*, 1871, 6, 117. — Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1885, 16, 464.
- WEBER, F. — Vakuolenkontraktion vital gefärbter *Elodea* Zellen, *Protoplasma*, 1930, 9, 106. — Protoplasmatische Pflanzenanatomie, *Protoplasma*, 1930, 8, 291. — Plasmolemma oder Tonoplast? *Protoplasma*, 1932, 15, 453. — Plasmolyse und « Surface precipitation reaction », *Protoplasma*, 1932, 15, 522.
- WENT, H. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1881, 19; *Bot. Centralbl.*, 1888, 33. (D'après COMBES : La Vie de la Cellule Végétale, 2^e vol., p. 31).
- WEIDE, A. — Beobachtung an Plasmaexplantaten von *Phycomyces*, *Arch. f. Exper. Zellforsch.*, 1939, 23, 299.
- WEIS, A. — Beiträge zur Kenntnis der Plasmahaut, *Planta*, 1926, 1, 145.
- WEISSENBOEK, K. — Membranregeneration plasmolysierter *Vaucheria*-Protoplasten, *Protoplasma*, 1939, 32, 44.
- WILBRANDT, W. — Vergleichende Untersuchungen über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Anelektrolyte, *Pflügers Arch.*, 1931, 229, 85. — Die Permeabilität der Zelle, *J. gen. Physiol.*, 1935, 18, 933, et *Ergebn. d. Physiol.*, 1938, 40, 204.
- WINKLER, K.-C. — Thèse Univ. Leyde, 1938.
- WINKLER, K.-C. et BUNGENBERG DE JONG, H.-G. — Structure of the erythrocytemembrane, *Arch. Néerl. Physiol.*, 1940/41, 25, 431 et 467.
- ZIPF, K. — Die Austauschbindung als Grundlage der Aufnahme basischer und saurer Fremdstoffen in die Zelle, *Schmiedeberg's Arch.*, 1927, 124, 259 et 286.