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

Kapitel: VII: Autres théories

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: 27.11.2025

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

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 plasmatique externe ou plasmolèmne. 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 Don-NAN 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 » semiperméable, 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 semiperméable, parce que: 1º, dans une plasmolyse rapide, une telle couche doit perdre son individualité par suite d'un mélange trop intense; 2°, 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 possèderait 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 $\mathrm{NH_4}$ Cl et de $\mathrm{NaHCO_3}$. Au lieu d'attribuer, comme ces auteurs, la fixation sélective de $\mathrm{NH_3}$ ou de $\mathrm{CO_2}$ 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 coacervat ¹ 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 plasmatique; 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 plasmatique 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. Boois 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 Lapicoue.

Si nous considérons les théories récentes sur la structure submicroscopique du protoplasma 1, 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 réticulaire 2. 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 réliculaires 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 gonfier 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 réseau 1 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'H₂ 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 submicroscopiques 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 plasmatique. 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 protéines à la constitution de la pellicule périphérique.

Mais l'esquisse proposée par Danielli et Harvey, avec des molécules protéiques, rondes, situées entre des terminaisons d'oléines 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 protéigues 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 expression 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 Walbrandt qui, en 1935, a fait remarquer avec justesse que les deux effets de crible et de liposolubilité ne peuvent pas être nettement séparées): 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 plasmolèmne 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, Höpler et Plowe pensaient déjà qu'ils offraient une résistance plus grande que le plasmolèmne à l'entrée des substances hydrophiles dans la vacuole, mais qu'ils avantageaient, par contre, l'entrée des lipoïdes. Frey-Wyssling propose de trancher l'intéressante controverse de Weber et d'Höpler (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'hémiperméabilité (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