

Introduction

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **63 (1945-1948)**

Heft 265

PDF erstellt am: **09.08.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

**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'hémiperméabilité 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 RYSSELBERGHE 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 Laminaire. 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 cristoïdes et se laisse traverser par les lipides à l'état liquide¹ (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-