

# Hypothèses concernant la constitution de la membrane protoplasmique externe

Objekttyp: **Chapter**

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

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

Heft 265

PDF erstellt am: **13.09.2024**

## **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.

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 <sup>1</sup>.

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. »

<sup>1</sup> 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