

# Remarques et conclusion

Objekttyp: **Chapter**

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

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

Heft 265

PDF erstellt am: **12.07.2024**

## **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.

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 stéroïdes, 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 réversible<sup>1</sup>.

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 soluble<sup>2</sup>. 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-

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

<sup>2</sup> 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 externe<sup>1</sup>. 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 grande<sup>2</sup> 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

<sup>1</sup> 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.

<sup>2</sup> 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 minimales 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.).*