

SUR LA PERMÉABILITÉ
DES
MEMBRANES PRÉCIPITÉES,

PAR
HUGO DE VRIES.

Depuis les mémorables recherches de Nägeli sur les propriétés physiques du protoplasme vivant ¹⁾, il est généralement connu que celui-ci ne peut être traversé par les matières colorantes dissoutes. Tant que le protoplasma vit, il refuse tout passage aux matières colorantes, aussi bien à celles qui se trouvent dissoutes dans le suc cellulaire qu'à celles qu'on met en contact avec lui par des voies artificielles. Après la mort seulement, il permet la diffusion des matières colorantes.

Plus qu'aucun autre, ce phénomène extrêmement remarquable a fixé l'attention des phyto-physiologistes sur les propriétés diffusives du protoplasme vivant. Toutes les recherches qui tendent à jeter quelque jour sur ces propriétés sont accueillies avec faveur, parce qu'on espère obtenir par ce moyen l'explication d'un des phénomènes les plus mystérieux de la vie.

A ce point de vue, les recherches de M. Traube sur les propriétés diffusives des membranes précipitées semblaient particulièrement dignes d'intérêt. Car bien que M. Traube, ne connais-

¹⁾ *Pflanzenphysiol. Untersuchungen von Nägeli und Cramer, Heft I, 1855.*

sant ¹⁾ pas les travaux de M. Nägeli, compare les propriétés de ses membranes précipitées à celles des *parois des cellules* vivantes, il est évident pour tout physiologiste que les propriétés en question ne peuvent être retrouvées dans les parois cellulaires, mais tout au plus dans le *protoplasme*.

Le résultat des recherches de M. Traube ²⁾ est celui-ci: *les précipités qui, naissant sous des conditions déterminées, par l'action réciproque de certaines substances dissoutes, prennent la forme de membranes fermées, possèdent en beaucoup de cas la propriété d'être impénétrables à leurs composants membranogènes*. Si cette proposition était confirmée, elle ne fournirait pas, il est vrai, l'explication de l'imperméabilité du protoplasme aux matières colorantes, mais elle n'en exprimerait pas moins une analogie des plus remarquables avec ce phénomène. La propriété reconnue au protoplasme ne serait plus alors l'apanage exclusif de membranes vivantes ou organisées, mais appartiendrait aussi à des pellicules artificielles, non organisées.

Les nombreuses expériences sur lesquelles M. Traube a fondé son assertion parurent, au premier abord, en fournir une démonstration satisfaisante. Aussi trouva-t-elle généralement créance chez les botanistes et fut-elle, entre autres, exposée en détail dans le *Traité de M. Sachs* ³⁾.

Occupé moi-même de recherches sur les propriétés diffusives du protoplasme, je fus vivement intéressé par les expériences de M. Traube, lorsque j'en pris connaissance dans la troisième édition du *Traité de M. Sachs*, et je résolus de m'assurer, par des observations personnelles, de l'exactitude des résultats annoncés. A cet effet, je répétai — mais à d'assez longs intervalles,

¹⁾ Voir, à ce sujet: Sachs, *Zur Geschichte der mechanischen Theorie des Wachstums der organischen Zellen*, dans *Sitzungsber. der phys. medicin. Gesellsch. in Würzburg*, Avril 1878 et dans la *Botan. Zeitung* 1878. No. 16.

²⁾ Traube, *Experimente zur Theorie der Zellbildung und Endosmose* (Reichert und Dubois-Reymond's *Archiv*. 1867, p. 87). Une analyse de ce Mémoire se trouve dans la *Botan. Zeitung*, 1875, p. 56.

³⁾ *Lehrbuch der Botanik*, 4^e éd., p. 642.

par suite d'autres travaux — les principales des expériences en question, et je les variaï autant que possible.

Mon attente fut toutefois déçue. A la vérité, mes expériences donnèrent en général les mêmes résultats empiriques que celles de M. Traube, mais une étude critique me montra que ces résultats ne légitimaient pas les conclusions que M. Traube en avait tirées. Au contraire, il me semble maintenant que la description même des expériences de M. Traube fournit des indications suffisantes du peu de fondement et même de la fausseté de son assertion. Du reste, j'ai trouvé des faits qui établissent cette fausseté d'une manière très claire et, à ce que je crois, irréfutable.

Ce n'était pas d'abord mon intention de publier les résultats que j'avais obtenus. Mais, tout récemment, l'attention des botanistes a de nouveau été fortement attirée sur les recherches de M. Traube et sur leur application à la physiologie des plantes ¹⁾. Dans ces circonstances, la communication des expériences que j'avais entreprises uniquement pour m'orienter moi-même offrira peut-être quelque intérêt. Je les présente à titre de simples données, pouvant contribuer à faire apprécier à leur juste valeur, pour la physiologie végétale, les membranes dites précipitées; quant aux conséquences déduites de mes observations, je les sou mets au jugement des physiciens.

Pour faciliter l'intelligence de ce qui va suivre, je crois devoir donner un court aperçu des expériences de M. Traube. Je prendrai à cet effet un exemple particulier, celui concernant le précipité dont M. Traube a fait le plus fréquent usage dans ses expériences de diffusion.

Tout le monde sait qu'une solution de ferrocyanure de potassium, mise en contact avec une solution d'un sel de cuivre, donne un précipité de ferrocyanure de cuivre. Ordinairement ce précipité est sous forme de flocons d'un brun-rougeâtre. Mais si,

¹⁾ Voir: *Bot. Zeitung*, 1878, n° 16, et *Sitzungsber. d. phys.-medicin. Gesellsch. in Würzburg*, Avril 1878.

au moyen d'une pipette, on laisse couler avec précaution une goutte du sel de cuivre ¹⁾ dans la solution de ferrocyanure de potassium, il ne se produit plus de précipité brun-rougeâtre: la goutte s'entoure alors d'une membrane transparente et incolore, qui, d'après M. Traube, consiste également en ferrocyanure de cuivre. Cette membrane empêche, au moins en apparence, la réaction ultérieure des deux sels, et la goutte reste pendant quelque temps sans éprouver de changement sensible au milieu de la solution jaune.

Une pareille goutte, revêtue d'une membrane précipitée, est ce que M. Traube appelle une cellule inorganique. Il vaut mieux l'appeler, avec M. Sachs ²⁾, une cellule artificielle, attendu que le ferrocyanure de cuivre est une combinaison organique. Les deux sels, dont la réaction donne naissance à la membrane, sont appelés par M. Traube les membranogènes.

Suivant le degré de concentration des deux solutions, ces cellules présentent des propriétés différentes. M. Traube en distingue, d'après cela, de deux sortes: 1° les cellules tendues, 3° les cellules flasques.

Les premières se forment lorsque la solution du sel de cuivre attire l'eau plus fortement que la solution du ferrocyanure de potassium. Dans ce cas, la goutte absorbe de l'eau du liquide environnant et par là augmente de volume. En même temps sa paroi se distend, et finit par se déchirer à l'endroit le plus mince. Dès qu'une déchirure s'est produite quelque part, les deux membranogènes se trouvent en contact l'un avec l'autre et la fente est fermée par une nouvelle membrane ³⁾. Par la répétition

¹⁾ J'emploie, avec un succès égal, le sulfate, l'acétate et le chlorure de cuivre.

²⁾ *Lehrbuch der Botanik*, 4^e éd., p. 642.

³⁾ Le fait que les cellules artificielles s'accroissent au moyen de déchirures a été reconnu d'abord par M. Sachs (*Lehrbuch d. Botanik*, l. c.) sur les cellules de ferrocyanure de cuivre. Je l'ai observé, en outre, sur les cellules de ferrocyanure de fer, qui prennent naissance quand on introduit une goutte de perchlorure de fer dans du ferrocyanure de potassium, et sur les cellules qu'on obtient en introduisant une solution concentrée de chlorure de fer dans une solution étendue de silicate de potasse. Les arborisations bien connues, qui

des phénomènes de distension, de rupture et de formation de membranes précipitées dans les fentes, une pareille cellule peut s'accroître en peu de temps jusqu'à un volume 10 à 20 fois plus grand que le volume primitif. Finalement, toutefois, la solution intérieure devient si étendue, que la cause d'un accroissement ultérieur cesse d'exister.

Les „cellules flasques” prennent naissance quand les deux solutions attirent l'eau avec une force égale. Il n'y a alors aucune raison pour que la cellule s'accroisse; elle conserve le volume qu'elle avait à l'origine, et par conséquent la paroi n'est pas distendue, mais reste relâchée. Des déchirures, résultat d'un accroissement de volume, ne peuvent donc pas se produire en ce cas.

Pour les expériences de diffusion, il est clair que les cellules susceptibles de s'accroître ne conviennent pas du tout, à cause des fentes qui s'y forment continuellement. Aussi, pour cet usage, M. Traube a-t-il employé exclusivement les cellules à parois lâches.

Outre le ferrocyanure de potassium et les sels de cuivre, M. Traube nous a encore appris à connaître une foule d'autres substances qui peuvent donner lieu, deux à deux, à la production de cellules artificielles revêtues d'une membrane précipitée.

Parmi toutes ces différentes sortes de cellules, il y en a, suivant M. Traube, quelques-unes dont la paroi est perméable pour l'un des deux membranogènes, tandis que chez la grande majorité d'entre elles cela n'est pas le cas. A la première espèce appartiennent les cellules qui prennent naissance par l'action de l'ammoniaque sur le chlorure de fer ou de l'acide nitrique sur l'albumine ¹). Ici, l'ammoniaque traverse la membrane et change le chlorure de fer en une masse d'hydrate d'oxyde de fer, et de même l'acide nitrique pénètre jusqu'à l'albumine qu'elle coagule en une épaisse gelée de nitrate d'albumine.

Dans la plupart des cas, toutefois, la réaction des membra-

se forment dans le silicate de potasse lorsqu'on y jette de petits fragments d'un sel de fer, de cuivre, de plomb, ou d'un autre métal lourd, paraissent aussi s'accroître toujours au moyen de fentes.

¹) *Bot. Zeitung*, 1875, p. 60.

nogènes reste limitée à la couche de séparation. A cette seconde espèce appartiennent les cellules de ferrocyanure de cuivre et une foule d'autres. En ce qui concerne celles-ci, M. Traube prétend que leur paroi est imperméable pour les deux membranogènes, attendu que les interstices entre les molécules de la paroi sont si étroits que les molécules des composants ne peuvent pas y passer ¹⁾. Suivant lui, c'est dans ce cas seulement que la précipitation reste bornée à la limite de contact des deux liquides, c'est alors seulement qu'il se forme une couche mince de substance solide ²⁾.

Après cet aperçu succinct des observations et des idées de M. Traube, j'examinerai, en premier lieu, la question de savoir dans quelles circonstances la production d'une membrane entre les deux liquides prouve l'imperméabilité de celle-ci pour ses deux membranogènes.

Au moment où l'on introduit une goutte de la solution étendue du sel de cuivre dans le ferrocyanure de potassium, la goutte se revêt d'une membrane hyaline. Elle se présente alors sous la forme d'une vésicule à contenu bleu, au sein du liquide jaune. Supposons d'abord que la membrane soit imperméable pour les deux sels. Aucune particule de ferrocyanure de potassium ne pourra alors entrer en contact avec le sel de cuivre, aucune nouvelle précipitation de ferrocyanure de cuivre ne pourra se faire. L'état, tel qu'il était au commencement, restera stationnaire; après plusieurs heures, et même plusieurs jours, on devra retrouver, dans le liquide jaune, une goutte bleue entourée d'une paroi hyaline. Réciproquement, l'observation de ce fait plaiderait en faveur de

¹⁾ *Bot. Zeitung*, 1875, p. 59, 60.

²⁾ Les vues de M. Traube sur la grandeur relative des molécules des membranogènes et des interstices moléculaires de la membrane précipitée ne me paraissent pas reposer sur des fondements physiques assez solides. Il est du reste inutile de les soumettre ici à une appréciation critique, attendu que la prémisse empirique, qui en forme le point de départ, est inexacte, comme on le verra plus loin.

l'imperméabilité de la membrane pour les deux membranogènes.

Voyons maintenant quelles seraient les conséquences de l'hypothèse contraire. Supposons que la membrane soit perméable à l'un des deux membranogènes, ou à tous les deux. Trois cas peuvent alors être distingués: 1° la membrane n'est perméable que pour le sel de cuivre, 2° elle n'est perméable que pour le ferrocyanure de potassium, 3° elle laisse passer chacun des deux sels.

Si la membrane est perméable pour le sel de cuivre, aussitôt formée elle livrera passage à des molécules de ce sel. Celles-ci, arrivées à la surface extérieure de la paroi, s'y trouveront en contact avec du ferrocyanure de potassium: il se précipitera donc du ferrocyanure de cuivre, qui se déposera sur la paroi, au côté externe. Cela continuera ainsi, jusqu'à ce qu'une couche entière se soit déposée sur la paroi primitive. Mais cette nouvelle couche se laissera également traverser par le sel de cuivre, et une troisième couche de ferrocyanure de cuivre devra se former. Ou plutôt: dès le moment où elle a pris naissance, la paroi augmentera constamment d'épaisseur, par le dépôt de nouvelles particules de ferrocyanure de cuivre à sa face externe. Cet effet devra se continuer jusqu'à ce que, ou bien le sel de cuivre, ou bien le ferrocyanure de potassium soit entièrement épuisé: alors seulement disparaît la cause de la production du ferrocyanure de cuivre.

Les deux autres cas sont maintenant faciles à apprécier. Si la membrane n'est perméable que pour le ferrocyanure de potassium, elle devra s'épaissir au côté interne. Si elle est perméable pour chacun des deux sels, l'épaississement pourra avoir lieu des deux côtés, à moins que l'un des sels ne la traverse plus rapidement que l'autre, auquel cas l'épaississement sera de nouveau unilatéral.

Dans les trois cas qui sont possibles dans notre seconde hypothèse, la paroi de la cellule, dès sa première constitution, devra constamment s'accroître en épaisseur, et cet épaississement ne pourra s'arrêter que lorsqu'un des membranogènes sera entièrement consommé.

De ce raisonnement un peu prolixo résulte ceci:

1° si la conclusion de M. Traube est juste, et que la membrane

précipitée soit imperméable pour les deux membranogènes, cette membrane conservera indéfiniment son épaisseur primitive.

2° si la membrane précipitée est perméable pour l'un des membranogènes ou pour tous les deux, son épaisseur devra augmenter continuellement, jusqu'à ce que l'un des membranogènes soit complètement épuisé.

Réciproquement, l'observation prolongée de la membrane fournira donc le moyen de contrôler la valeur de l'assertion de M. Traube. Si la membrane reste des jours entiers sans éprouver de changement, ce fait plaidera en faveur de l'assertion; si elle s'épaissit au cours de l'expérience, la thèse de M. Traube sera réfutée.

La rapidité de l'épaississement dépendra naturellement de toutes sortes de circonstances accessoires. Il en est de même quant à la question de savoir si au bout de quelques jours on pourra voir la fin de l'action, en d'autres termes, constater empiriquement la disparition complète d'un des membranogènes. S'ils sont l'un et l'autre en grande quantité, ou si le mouvement à travers la membrane est très peu actif, il se passera peut-être des semaines avant que l'expérience soit entièrement terminée. Chacun sait, du reste, que les phénomènes de diffusion sont de leur nature très lents à s'accomplir. Il convient donc de choisir les circonstances de telle sorte que l'expérience ne dure pas trop longtemps.

L'examen critique auquel nous venons de nous livrer indique suffisamment de quelle manière il faut s'y prendre pour obtenir la réponse à la question que nous nous sommes posée. Je puis donc passer maintenant à la description de mes expériences. Je n'en exposerai qu'une seule en détail et me bornerai à communiquer succinctement le résultat des autres.

Pour obtenir une cellule flasque de ferrocyanure de cuivre, j'employai un liquide qui, sur 80 parties en poids d'eau distillée, contenait 20 parties de ferrocyanure potassique jaune du commerce. Comme sel de cuivre, je me servis du chlorure cuivrique. Afin d'obtenir celui-ci au degré de concentration

convenable, j'en fis une solution assez concentrée, que j'étendis successivement d'eau distillée, jusqu'à ce qu'une goutte du mélange, introduite dans la solution de ferrocyanure potassique, formât une vésicule dont les parois restaient tout à fait lâches pendant plusieurs heures. Dans cet état de concentration, ma solution de chlorure cuivrique renfermait environ 3—5 pour cent du sel (hydraté) du commerce. Une pareille solution est un peu plus lourde que la solution de ferrocyanure potassique et se maintient donc au fond de celle-ci.

Un petit verre cylindrique, de 10 cm. de hauteur et d'environ 100 c. c. de capacité, étant rempli de la solution de ferrocyanure potassique, j'y laissai couler avec précaution une goutte du chlorure cuivrique étendu. Pour cela, une pipette, munie d'un robinet au-dessous de l'ampoule et étirée en une pointe capillaire, convient très bien. Je remplissais la pipette de la solution cuivrique, je fermais le robinet, j'essuyais avec soin la pipette en dehors, et je la plongeais dans la solution de ferrocyanure jusqu'à ce que la pointe atteignît le fond du verre. En ouvrant alors le robinet, on peut laisser sortir autant de sel de cuivre qu'on le veut. On ferme le robinet sans déplacer la pipette, puis on retire celles-ci d'un mouvement brusque. De cette manière, la membrane précipitée est nettement détachée de la pointe de la pipette à laquelle elle adhérait, et on obtient une cellule bien conformée, qui repose tranquillement sur le fond du vase.

Voyons maintenant si cette cellule éprouve ou non des changements dans le cours d'un ou de plusieurs jours.

Au moment où la goutte bleue apparut à la pointe de la pipette, elle se revêtit d'une pellicule extrêmement mince, délicate, incolore, transparente et limpide comme du verre. La goutte bleue, au sein du liquide jaune, paraissait de couleur verte. Dans cet état de la cellule, la membrane est extrêmement flexible, comme il est facile de s'en assurer par différentes expériences.

La cellule ne grossit pas et ne sembla d'abord éprouver aucun changement. Au bout de $\frac{1}{2}$ — 1 heure, toutefois, je remarquai sur la paroi hyaline quelques taches d'un aspect brun clair et floconneux. Ces taches augmentèrent peu à peu en nombre et

en étendue, et enfin la paroi entière prit une teinte brun clair, tout en restant provisoirement transparente. Mais, dans l'espace de quelques heures, la teinte brune se fonça de plus en plus, et la paroi perdit successivement sa transparence. Pendant ce temps, la cellule ne grandit pas du tout, et même après 24 heures elle avait encore son volume primitif. A ce moment la paroi était brun foncé, épaisse et complètement opaque. Elle avait aussi perdu sa flexibilité et était devenue raide et fragile: au moindre contact elle se brisait. A l'aide d'une aiguille, je la cassai avec précaution en un point: il ne se forma pas de nouveau précipité. Cela prouvait que la cellule ne renfermait plus de sel de cuivre dissous; d'ailleurs, je pouvais voir distinctement que son contenu était coloré en jaune, qu'elle était par conséquent remplie de ferrocyanure de potassium.

Le résultat de l'expérience est donc:

Que la paroi de la cellule de ferrocyanure de cuivre, dès l'origine et d'une manière continue, a augmenté en épaisseur, jusqu'à ce qu'enfin tout le sel de cuivre eût été consommé.

De là découle la réponse à la question que nous nous sommes posée:

La paroi de la cellule de ferrocyanure de cuivre était perméable pour l'un des membranogènes ou pour tous les deux. Quant à ce dernier point, à savoir si la membrane était perméable pour un seul des deux sels ou pour les deux, je n'ai rien pu décider; cette question n'a du reste, pour l'objet que j'avais en vue, qu'une importance très secondaire, et la solution peut en être laissée, sans inconvénient, à des recherches ultérieures. En tout cas, *il est certain que l'assertion de M. Traube, concernant l'imperméabilité de la paroi pour chacun des deux sels, est inconciliable avec le fait que je viens de décrire.*

L'expérience en question a été répétée plusieurs fois, avec diverses modifications, et toujours j'ai obtenu le même résultat. C'est ainsi, par exemple, que j'ai fait se déposer la couche de ferrocyanure de cuivre à la surface d'un papier-parchemin tendu sur l'extrémité d'un tube de verre, ce qui m'a fourni une membrane qui pouvait être conservée pendant plusieurs semaines.

Comme la concentration des deux liquides avait été réglée conformément aux données communiquées ci-dessus, il ne se produisit pas d'éruptions dans cette membrane, ainsi que cela est ordinairement le cas. Au début de l'expérience, le sel de cuivre occupait le tube, dont l'extrémité recouverte de papier-parchemin était plongée dans la solution de ferrocyanure de potassium. La membrane précipitée sur le papier-parchemin devint de plus en plus épaisse, et au bout d'environ trois semaines je trouvai que tout le sel de cuivre avait disparu du tube, où il était remplacé par du ferrocyanure potassique.

A en juger d'après mes expériences, l'accroissement continu en épaisseur est une propriété générale des membranes précipitées. J'ai vu ce phénomène se produire aussi bien chez les cellules flasques de ferrocyanure de cuivre, que chez celles qui croissent. Je l'ai constaté également chez les deux genres de cellules du ferrocyanure de fer, obtenues par l'introduction d'une goutte de chlorure ferrique (concentré ou étendu) dans la solution de ferrocyanure de potassium; ici encore la paroi devient peu à peu épaisse, fragile et de couleur foncée. La même chose s'observe chez les cellules siliceuses, parmi lesquelles j'ai étudié celles à base de fer, de cuivre, de plomb et d'étain. On obtient ces cellules en jetant de petits fragments de sels des métaux susdits dans une solution étendue de silicate de potasse. Elles se développent sur ces fragments sous la forme d'arbuscules richement ramifiés. Il se passe ordinairement plusieurs heures avant qu'elles aient atteint une hauteur un peu notable; mais si la solution de silicate (une partie du verre soluble du commerce sur deux parties d'eau distillée) est préalablement chauffée à 45° C., on peut les voir croître et elles acquièrent en moins d'une demi-heure une hauteur de 8 centim. et plus. Chez les cellules de silicate de fer, la paroi éprouve des changements de couleur très remarquables; d'abord blanche, puis grise, elle devient ensuite verte et prend alors une teinte de plus en plus foncée, jusqu'à ce qu'elle soit à peu près noire. Les autres cellules siliceuses précitées offrent aussi, quoique à un moindre degré, des changements continuels dans leurs parois.

Chez toutes les autres cellules artificielles dont j'ai fait un examen sommaire, j'ai constamment observé l'épaississement progressif de la paroi.

Lorsque, armé de la connaissance de ces résultats, on étudie attentivement les descriptions que M. Traube a données de ses expériences, on reconnaît qu'il y est fait mention, en plusieurs endroits, d'un épaississement de la paroi. Seulement, M. Traube a négligé de rechercher la cause de ce phénomène.

M. Traube a encore exécuté avec ses cellules flasques une foule d'autres expériences de diffusion, desquelles il déduit que, dans beaucoup de cas, les parois de ces cellules sont non-seulement imperméables pour les membranogènes, mais aussi pour nombre d'autres sels dissous. Toutes ces expériences ont été faites par la même méthode que celles dont nous avons rendu compte plus haut. Elles pèchent toutes en ceci, qu'elles ont duré beaucoup trop peu de temps et ont été effectuées à une trop petite échelle pour pouvoir trancher la question de savoir si les membranes précipitées étaient absolument imperméables aux sels étudiés, ou si elles ne s'en laissaient traverser que lentement. Elles ne justifient donc pas, à mon avis, la conclusion qu'en a tirée M. Traube. Du reste, à raison des faits rapportés ci-dessus, leur valeur pour la physiologie des plantes est si faible, qu'il est inutile de les soumettre ici à une critique détaillée.

Des raisonnements et des expériences qui précèdent, je crois pouvoir déduire, contrairement à l'assertion de M. Traube :

1°. que les membranes précipitées dont j'ai fait l'étude sont perméables pour leurs membranogènes (au moins pour l'un d'eux) ;

2°. que ces membranes augmentent d'épaisseur aussi longtemps qu'elles sont en contact avec les deux membranogènes ;

3°. que pendant cet épaississement leurs propriétés physiques changent continuellement.

Il est clair que, par ces résultats, la prétendue analogie entre les membranes précipitées et le protoplasme vivant est réduite à une simple apparence, dépourvue de toute signification.