

CHAPITRE II

PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES ET MORPHOLOGIQUES DE LA CELLULE

La cellule est un organisme; ce n'est, par conséquent, pas un élément simple, mais un élément composé de plusieurs parties diverses. Établir la véritable nature de toutes ces parties que, pour le moment, nous ne connaissons pas encore complètement, constituera longtemps encore le but des études de biologie. Nous nous trouvons aujourd'hui, en ce qui concerne notre façon de comprendre l'organisme-cellule, dans une situation semblable à la situation dans laquelle se trouvaient, il y a cent ans, les naturalistes vis-à-vis de l'ensemble de l'organisme animal et végétal, avant la connaissance de la théorie cellulaire. Pour pénétrer plus loin encore dans le mystère de l'organisme-cellule, les instruments d'optique et surtout les méthodes d'investigation chimiques devraient être beaucoup plus perfectionnés qu'aujourd'hui. Cette pensée, que je viens d'exprimer, le lecteur ne doit jamais la perdre de vue, en consultant les descriptions qui vont suivre.

Dans toute cellule, sans exception, il existe un organe figuré, le noyau, qui chez tous les organismes affecte une grande uniformité. A cet organe et au restant de la cellule, le protoplasme, incombent manifestement des rôles distincts dans le processus de la vie de l'organisme élémentaire. L'étude des propriétés physico-chimiques et morphologiques de la cellule se divise donc en deux parties : l'étude du corps protoplasmique et l'étude du noyau cellulaire.

Trois autres questions moins essentielles se rattachent aux deux précédentes. Nous les traiterons à part dans trois autres paragraphes. L'un de ces paragraphes sera consacré à la question : « Existe-t-il des organismes élémentaires dépourvus de noyau ? » — Dans un autre, nous nous occuperons des corpuscules polaires ou centraux, que l'on a signalés parfois dans le protoplasme à côté du noyau, comme des organes spéciaux de la cellule. Le dernier, enfin, comprendra l'exposé succinct de la théorie de NAGELI concernant la structure moléculaire des corps organisés.

I. — PROPRIÉTÉS PHYSICO-CHIMIQUES ET MORPHOLOGIQUES DU CORPS PROTOPLASMIQUE

Les cellules végétales et animales diffèrent parfois, dans leur forme et leur contenu, à tel point qu'à première vue elles semblent ne présenter rien de commun ni de comparable. C'est ainsi que, s'il compare la substance d'une cellule végétale du sommet végétatif à une cellule, remplie de grains d'amidon, d'un tubercule de pomme de terre; ou bien, s'il compare le contenu d'une cellule embryonnaire du disque germinatif au contenu d'une cellule adipeuse ou à un œuf d'amphibien rempli de plaques vitellines, l'observateur non prévenu n'y trouvera que des contrastes. Et cependant, en étudiant les choses de plus près, on constate que ces cellules si différentes ont un point commun : elles renferment une certaine quantité d'une substance spéciale, très importante, là très abondante, ici très rare, mais qui ne fait complètement défaut dans aucun organisme élémentaire. Cette substance manifeste, dans un grand nombre de cas, ces phénomènes merveilleux de la vie, dont nous nous occuperons plus tard : la contractilité, l'irritabilité, etc. Or, comme elle constitue, en outre, à elle seule (abstraction faite du noyau), le corps des cellules jeunes, le corps des organismes inférieurs, le corps des cellules du sommet végétatif et le disque germinatif, on la considère comme le détenteur essentiel des fonctions de la vie. Cette substance est le protoplasme, la *substance formatrice* de l'histologiste anglais BEALE (I, 3).

a) NOTION DU PROTOPLASME ET SA RAISON D'ÊTRE

Pour bien comprendre *ce qu'est le protoplasme*, il convient de l'étudier dans des cellules où il est, autant que possible, dépourvu d'autres mélanges et où il existe abondamment. Le mieux est de s'adresser à ces objets qui ont servi aux fondateurs de la théorie du protoplasme à se faire une idée de sa nature. Ces objets sont de jeunes cellules végétales, des Amibes, des Rhizopodes, les corpuscules lymphatiques des Vertébrés. Celui qui aura reconnu, dans ces éléments, les propriétés caractéristiques du protoplasme, les retrouvera aisément dans les cellules où cette substance est peu abondante et plus ou moins masquée par d'autres substances.

On a proposé (II, 10) d'abandonner l'expression *protoplasme*, à laquelle on a voué un culte non justifié. En effet, l'emploi de ce mot est devenu, de

nos jours, si mal déterminé, si déréglé, que l'on peut, à juste titre, se demander s'il y a utilité réelle à s'en servir comme on le fait actuellement, et si, au contraire, il n'en résulte pas de nombreuses confusions.

Cette proposition n'est ni utile ni fondée en fait. Car, si l'on doit admettre que souvent cette expression a été usitée d'une façon erronée; qu'il n'est pas possible de donner brièvement une définition du mot protoplasme, et que, dans beaucoup de cas, on est perplexe quand il s'agit de dire ce qui, dans une cellule, est du protoplasme et ce qui n'en est pas, cependant tout cela ne démontre nullement l'inutilité de l'emploi de ce mot. On pourrait faire des objections semblables contre l'emploi de maints autres mots, qui nous servent à désigner des mélanges déterminés de substances que l'on rencontre dans les organismes. Sous le nom de nucléine ou de chromatine, par exemple, nous désignons une certaine partie constitutive du noyau qui, pour beaucoup d'historiens, est assez bien définissable. Et cependant il faut bien admettre qu'il n'est pas possible de déterminer exactement, dans la charpente du noyau au repos, ce qui est linéaire et ce qui est nucléine, ou bien de décider si dans un cas on n'a pas trop et dans un autre cas trop peu prolongé l'action de la matière colorante.

Le mot protoplasme n'est pas plus superflu que le mot nucléine, pour s'entendre sur les parties constitutives de la cellule. Toutefois il faut se garder de prétendre que par protoplasme on désigne une substance nettement définissable au point de vue chimique.

Protoplasme est une notion morphologique, et il en est plus ou moins de même du mot nucléine et de beaucoup d'autres.

Protoplasme désigne un composé matériel, qui présente un certain nombre de propriétés physiques, chimiques et biologiques. Ces notions ne sont pas inutiles dans l'état actuel de nos connaissances. Celui qui connaît l'histoire de la cellule sait quelle somme d'observations et combien de conceptions logiques ont été nécessaires pour développer la notion du protoplasme; il sait tout le bienfait qu'en a retiré l'étude des cellules et des tissus. Que de luttes il a fallu soutenir avant d'établir que la partie essentielle de la cellule n'est pas la membrane, mais son contenu, et que dans ce contenu il existe une substance spéciale, constante, qui participe au processus de la vie d'une tout autre façon que le suc cellulaire, les grains d'amidon et les gouttelettes de graisse!

Le mot protoplasme n'a donc pas seulement sa raison d'être historique, mais aussi scientifique. Il nous reste à tenter de déterminer ce qu'il faut comprendre par là.

b) CARACTÈRES GÉNÉRAUX DU PROTOPLASME

Le protoplasme des organismes monocellulaires et des cellules végétales et animales (Fig. 1 et 2) apparaît comme une substance visqueuse,

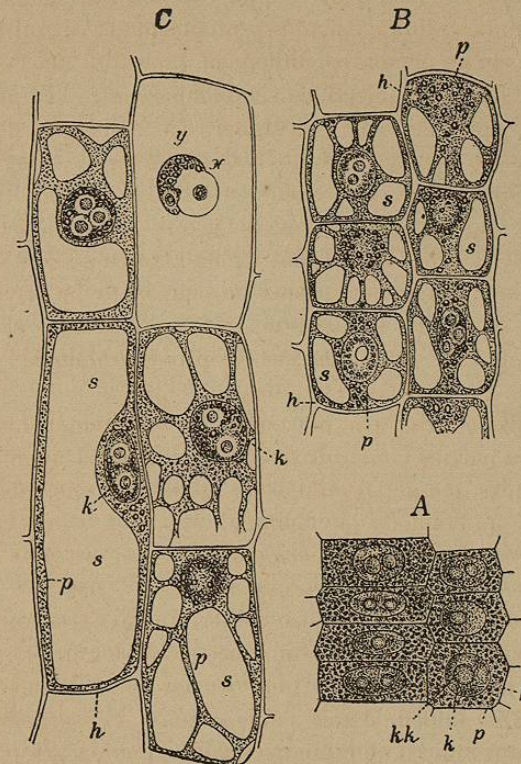


FIG. 1. — Cellules prises dans la zone moyenne du parenchyme cortical de la racine du *Fritillaria imperialis*. Coupe longitudinale grossie cinq cent cinquante fois. D'après SACS (II, 33, fig. 75). A, très jeunes cellules, encore dépourvues de suc nucléaire, et situées immédiatement au-dessus du sommet de la racine. B, les mêmes cellules à deux millimètres de la pointe de la racine : le suc cellulaire s forme dans le protoplasme p des gouttelettes isolées séparées par des parois de protoplasme. C, les mêmes cellules à environ 7 à 8 millimètres de la pointe : les deux cellules inférieures de droite sont vues par leur face antérieure; la grande cellule inférieure de gauche est vue en coupe optique; la cellule supérieure de droite a été ouverte par le rasoir, et son noyau présente, sous l'influence de l'eau qui a pénétré par l'ouverture, un phénomène particulier de gonflement (xy). k, noyau; kk, nucléole; h, membrane.

presque toujours incolore et insoluble dans l'eau. C'est parce qu'il présente une certaine ressemblance avec les substances muqueuses que SCHLEIDEN l'appela mucus de la cellule. Il réfracte la lumière plus fortement que l'eau, ce qui fait que même les filaments protoplasmiques les plus délicats, malgré leur absence de coloration, peuvent se distinguer

dans l'eau. Tout protoplasme renferme de très fines granulations, qui se montrent sous la forme d'une ponctuation; ce sont les microsomes, tantôt peu nombreux, tantôt plus abondants; ils sont logés dans une substance fondamentale qui apparaît homogène quand on l'examine à un faible grossissement. Selon qu'il contient plus ou moins de microsomes, le protoplasme est plus ou moins foncé et plus ou moins granuleux; quand il en renferme très peu, il est transparent et hyalin.

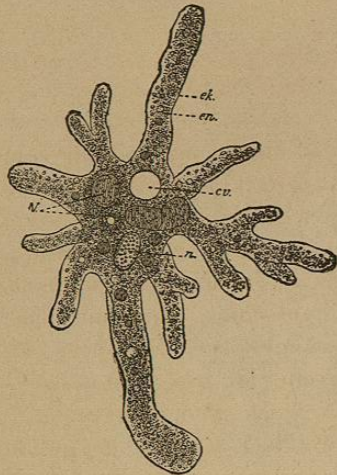


FIG. 2. — *Amoeba Proteus*. D'après LEIDY.
Figure empruntée à R. HEATWIG. n, noyau;
cv, vacuole contractile; N, ingesta; en,
protoplasme granuleux; ek, ectoplasme.

La répartition des granulations dans le corps de la cellule est rarement uniforme. Habituellement il existe une couche superficielle, plus ou moins mince, dépourvue de toute granulation. Cette couche étant, en outre, d'une consistance un peu plus ferme que la masse protoplasmique granuleuse qu'elle entoure et qui est plus riche en eau, on a distingué deux sortes de plasma: à l'une on donne le nom d'*ectoplasme* ou *hyaloplasme*; à l'autre, le nom de *protoplasme granuleux* (Fig. 2, ek, en).

Divers auteurs, notamment PFEFFER, DE VRIES, etc., sont disposés à considérer

la couche ectoplasmique comme un organe du corps cellulaire spécialement différencié et chargé de fonctions spéciales. En faveur de cette manière de voir, on peut invoquer l'expérience suivante, que j'ai réalisée.

Des œufs mûrs de *Rana temporaria*, engagés dans l'oviducte et entourés d'une enveloppe gélatineuse, sont piqués avec précaution à l'aide d'une pointe de verre très affilée. Après l'opération, la blessure produite n'est pas visible extérieurement, et l'on ne constate pas d'expulsion de substance vitelline par la piqûre. Ces œufs blessés étant ensuite fécondés, on observe après un certain temps qu'une quantité assez considérable de vitellus fait saillie à la surface de l'œuf, et forme entre la membrane ovulaire et la membrane vitelline une tubérosité plus ou moins forte (extraovot de Roux). L'acte de la fécondation provoque donc l'expulsion du vitellus, parce que la pénétration du spermatozoïde irrite la couche corticale et détermine une contraction énergique de l'œuf, ainsi qu'on l'observe facilement sur des objets convenablement choisis. La piqûre doit donc déterminer la formation d'une plaie dans la couche corticale de la cellule, plaie qui n'a pu être guérie avant la fécondation; mais ce n'est qu'à la suite de la contraction produite par la fécondation que le vitellus est

expulsé. Or, comme entre le moment où la blessure était faite et le moment où le spermatozoïde fécondant pénétrait dans l'œuf de la grenouille il s'écoulait un intervalle de temps assez long, mais que je n'ai pas déterminé exactement, il faut admettre qu'en fait la couche corticale possède des propriétés spéciales et une texture un peu différente du restant du contenu de la cellule.

c) COMPOSITION CHIMIQUE DU PROTOPLASME

Nos connaissances relatives à la nature chimique du protoplasme sont extraordinairement insuffisantes. On a parfois appelé le protoplasme un corps albuminoïde ou « albumine vivante ». Ces expressions peuvent faire naître une idée fautive sur l'essence du protoplasme. C'est ce qui m'engage à répéter: Le protoplasme n'est pas une notion chimique, mais morphologique; le protoplasme n'est pas une substance chimique même de nature très complexe, mais un mélange de nombreuses substances chimiques, que nous devons nous représenter comme de très petites particules ou molécules réunies en une texture extrêmement compliquée.

Les substances chimiques montrent sous leurs divers états d'agrégation des propriétés constantes: l'hémoglobine, par exemple, qui fait partie des globules du sang, a les mêmes propriétés, qu'elle soit dissoute dans l'eau ou qu'elle soit cristallisée. Le protoplasme, au contraire, ne peut changer d'état d'agrégation sans cesser d'être, par cela même, du protoplasme. En effet, ses propriétés essentielles, par lesquelles se manifeste sa vie, reposent uniquement sur une organisation déterminée. De même que les caractères essentiels d'une statue de marbre consistent dans la forme que le sculpteur a donnée au marbre, et qu'elle cesse d'être statue lorsqu'elle est brisée en petits fragments de marbre (NÆGELI, II, 28), de même un corps protoplasmique, après destruction de l'organisation sur laquelle repose sa vie, n'est plus du protoplasme. Dans les cellules mortes, fixées par les réactifs, nous ne distinguons, en réalité, que les débris, fortement modifiés, de ces éléments.

La chimie parviendra peut-être un jour à produire artificiellement des corps albuminoïdes. Mais vouloir produire un corps protoplasmique serait une entreprise semblable à la tentative de faire cristalliser un homunculus dans une fiole. En effet, d'après toutes nos connaissances, tout corps protoplasmique ne naît que par multiplication d'un protoplasme préexistant; son organisation actuelle est donc le produit d'un développement historique extraordinairement long.

Il est très difficile de déterminer chimiquement quelles sont les subs-

tances propres à tout protoplasme vivant. Car, outre qu'il s'agit d'un corps facilement décomposable sous l'influence de toute espèce d'agents, il existe encore dans toute cellule, indépendamment du protoplasme, des produits très divers des échanges organiques, que l'on ne peut aisément isoler. Dans ce mélange compliqué on attribue une valeur spéciale, au point de vue des phénomènes vitaux, aux *substances protéiniques*, corps organiques les plus complexes qui existent et sur la constitution chimique desquels l'analyse ne nous a guère encore fourni de données bien positives. La complexité de leur structure repose surtout sur les propriétés chimiques extraordinaires du carbone (HÆCKEL, II, 15). Dans les substances protéiniques, le carbone est combiné avec l'hydrogène, l'oxygène, l'azote et le soufre, dans des proportions que l'on a cherché à exprimer par la formule $C_{72}H_{106}N_{18}SO_{22}$, qui indique la *composition d'une molécule d'albumine* (NÆGELI, II, 28).

Parmi les diverses espèces de corps protéiniques (albumine, globuline, fibrine, plastine, nucléine, etc.), la *plastine* seule semble spécialement caractéristique du protoplasme (REINKE, II, 32; SCHWARTZ, II, 37; ZACHARIAS, II, 44). Cette substance est insoluble dans les solutions à 10 0/0 de chlorure sodique et de sulfate magnésique; elle précipite dans l'acide acétique dilué et gonfle dans l'acide acétique concentré; elle est aussi précipitée par l'acide chlorhydrique concentré et résiste aussi bien à la digestion pepsique qu'à la digestion trypsique. Elle se colore peu ou point dans les couleurs d'aniline basiques; elle se colore, au contraire, dans les couleurs d'aniline acides (éosine et fuchsine acide).

On trouve, en outre, mais en minime quantité, dans le protoplasme, de la globuline et de l'albumine, qui existent aussi en solution dans le suc cellulaire des végétaux.

Le protoplasme est très riche en eau, qui, comme le fait observer SACHS (II, 33), intervient dans sa structure moléculaire comme l'eau de cristallisation, par exemple, dans la structure d'une foule de cristaux, qui perdent leur forme cristalline quand on leur soustrait leur eau de cristallisation. Dans le réceptacle fructifère de l'*Aethalium septicum*, REINKE (II, 32) a trouvé 71,6 0/0 d'eau et 28,4 0/0 de substances desséchées à 100°. On peut en extraire, par compression, 66 0/0 de liquide.

On trouve, en outre, toujours dans le protoplasme un certain nombre de *sels* divers, qui restent comme cendres après la combustion. Chez *Aethalium septicum* ces cendres renferment du chlore, du soufre, du phosphore, du potassium, du sodium, du magnésium, du calcium et du fer.

Le protoplasme vivant donne une *réaction* nettement *alcaline*; le papier rouge de tournesol, de même qu'une substance colorante rouge qui existe dans le chou rouge et que SCHWARTZ a employée, deviennent bleues. C'est

aussi le cas chez les végétaux, dont le suc cellulaire donne habituellement une réaction acide. D'après les recherches de SCHWARTZ (II, 37), chez les plantes la réaction alcaline dépend d'un alcali, qui dans le protoplasme vivant est combiné aux corps protéiniques. *Aethalium septicum*, d'après REINKE (II, 32), dégage de l'ammoniaque à l'état sec.

On constate toujours, en outre, dans le protoplasme les *produits* les plus divers *de la nutrition*, qui proviennent, les uns, de la métamorphose progressive, et les autres, de la métamorphose régressive. Il existe, à ce sujet, une grande analogie entre les cellules animales et les cellules végétales. De part et d'autre, on a trouvé, dans le corps cellulaire, de la pepsine, de la diastase, de la myosine, de la sarcine, du glycogène, du sucre, de l'inosite, de la dextrine, de la cholestérine et de la lécithine, de la graisse, de l'acide lactique, de l'acide formique, de l'acide acétique, de l'acide butyrique, etc.

Comme exemple de la *composition quantitative d'une cellule* y compris son noyau, KOSSEL (II, 35), dans son *Traité*, rapporte une analyse des corpuscules du pus, faite par HOPPE-SEYLER. D'après cette analyse, 100 parties en poids de substance organique renferment :

Diverses substances albuminoïdes.....	13.762
Nucléine.....	34.237
Substances insolubles.....	20.566
Lécithine.....	} 14.383
Graisse.....	
Cholestérine.....	7.400
Cérébrine.....	5.199
Substances extractives.....	4.433

Dans la cendre se trouvaient : sodium, potassium, fer, magnésium, calcium, acide phosphorique et chlore.

Au point de vue physique, les filaments protoplasmiques, dans lesquels le mouvement s'accomplit principalement dans une même direction, montrent parfois une double réfraction, de telle sorte que l'axe optique coïncide avec la direction du mouvement (ENGELMANN).

d) STRUCTURE INTIME DU PROTOPLASME

Nous avons défini le protoplasme un mélange de substances dont les plus petites particules sont groupées en une texture complexe. On a cherché à pénétrer plus avant encore dans cette texture remarquable, et cela en partie par voie spéculative et en partie par l'observation microscopique.

Au point de vue spéculatif, NÆGELI a développé des idées très importantes, que nous exposerons dans un paragraphe spécial, sous le titre : *Structure moléculaire des corps organisés*.

L'observation pure et simple de la structure intime du protoplasme a fait l'objet, en ces derniers temps, des études de bon nombre d'auteurs, parmi lesquels nous citerons particulièrement FROMMANN, FLEMMING, BUTSCHLI et ALTMANN. Comme objet d'observation, on s'est servi aussi bien du protoplasme vivant que du protoplasme tué par des réactifs convenables ; dans ce dernier cas, on faisait ensuite apparaître les plus petites particules du protoplasme par diverses méthodes de coloration. Ainsi se trouve constituée dès aujourd'hui une petite bibliographie spéciale relative à la *structure du protoplasme*.

Le protoplasme étant un mélange d'une petite quantité de substances solides avec un liquide plus abondant, circonstance à laquelle il doit son état d'agrégation visqueux spécial, on peut se demander s'il est possible, avec les plus forts grossissements, de distinguer à l'aide de nos instruments d'optique les particules solides d'avec le liquide qui les sépare, et de reconnaître dans leur mode de disposition des structures déterminées. *A priori* on comprend que l'on ne puisse faire cette distinction si les particules solides sont très petites ou que leur pouvoir de réfraction n'est pas suffisamment différent de celui du liquide. Ainsi, dans sa *théorie micellaire*, que nous exposerons plus loin, NÆGELI (II, 28) *admet que les particules solides sont disposées en un réseau, qui échappe à notre observation à cause des faibles dimensions des micelles hypothétiques*. En un mot, le protoplasme peut avoir une structure très complexe, tout en nous apparaissant comme un corps homogène. Du fait qu'il semble homogène, le protoplasme n'est donc pas nécessairement dépourvu d'une structure ou d'une organisation spéciale.

Les recherches les plus récentes faites au moyen des systèmes à immersion dans l'huile ont accumulé des données de plus en plus nombreuses, prouvant que le protoplasme possède généralement une structure perceptible par nos moyens d'optique. Cependant les divers observateurs sont d'avis si différents qu'il est impossible de concilier leurs manières de voir.

Pour le moment, nous trouvons à l'ordre du jour de cette discussion scientifique au moins quatre théories, que nous pouvons caractériser brièvement sous les dénominations : la *théorie réticulaire* ; la *théorie alvéolaire* ; la *théorie filaire* et la *théorie granulaire*. *et la homogène*

La *théorie réticulaire* a été établie par FROMMANN (II, 14), HEITZMANN (II, 17), KLEIN (II, 21), LEYDIG (II, 26), SCHMITZ (II, 36) et autres. Suivant cette théorie, le protoplasme consiste en un réseau très délicat de fibrilles, dont les mailles sont remplies de liquide. D'une façon générale, cette

structure ressemble à celle d'une éponge : elle est spongieuse. Les microsomes visibles dans le protoplasme granuleux ne sont que les nœuds du réseau.

En étudiant cette bibliographie on constate que sous la dénomination : structure spongieuse du protoplasme, on a parfois confondu des choses tout à fait hétérogènes. D'une part, certaines descriptions se rapportent à des réseaux grossiers, déterminés par la présence de substances diverses au sein du protoplasme, substances dont nous nous occuperons plus loin ; il ne s'agit pas là d'une structure propre au protoplasme. Tel est le cas, par exemple, pour la description des cellules caliciformes, donnée par LIST (II, 48, p. 35, Fig. 17). D'autre part, on a décrit et figuré des structures réticulaires, qui manifestement avaient été produites par la coagulation, c'est-à-dire par un processus de combinaison, et qui, par conséquent, doivent être considérées comme des productions artificielles. On peut, par exemple, provoquer la formation de semblables structures artificielles en faisant coaguler des solutions d'albumine ou de gélatine par l'action de l'acide chromique, de l'acide picrique ou de l'alcool. C'est ainsi que HEITZMANN (II, 17) représente, d'une façon très schématique, dans les cellules animales les plus diverses, des réseaux qui ne répondent nullement à l'état normal. BUTSCHLI fait cette remarque dans son aperçu bibliographique (II, 7b, p. 113) : « Il est bien souvent fort difficile de juger si les structures réticulaires décrites par certains auteurs sont des structures réelles, délicates du protoplasme, ou bien si elles sont des vacuolisations grossières. Les unes et les autres ayant un aspect très semblable, on ne peut guère se faire à ce sujet une opinion quelque peu certaine qu'en se fondant sur les dimensions des mailles de ces réseaux. » BUTSCHLI a constaté que généralement la largeur des mailles des réseaux protoplasmiques dépasse à peine 1 μ .

Toutefois, s'il est vrai que l'on puisse élever des doutes bien légitimes contre certains faits signalés, il n'est pas moins vrai que d'autres descriptions (FROMMANN, SCHMITZ, LEYDIG, etc.) se rapportent positivement à de réelles structures du corps cellulaire.

Dans cette interprétation générale de la structure réticulaire du protoplasme, BUTSCHLI a pris une position qui diffère de celle des auteurs que je viens de citer. C'est ce qu'il a établi dans sa *théorie alvéolaire du protoplasme* (II, 7a et 7b).

En mélangeant de l'huile d'olive épaissie avec des solutions aqueuses de K_2CO_3 ou de NaCl ou de sucre de canne, BUTSCHLI a formé une émulsion extrêmement fine, dont la masse fondamentale était de l'huile, parcourue par d'innombrables alvéoles fermés de toutes parts et remplis de la solution aqueuse (Fig. 3). Le diamètre de ces alvéoles est, en général,