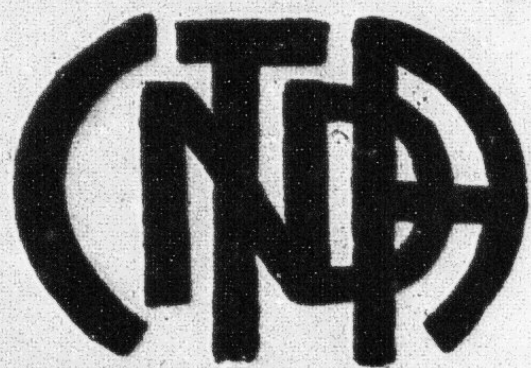




36472

MICROFICHE N°

République Tunisienne

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

CENTRE NATIONAL DE

DOCUMENTATION AGRICOLE

TUNIS

الجمهورية التونسية
وزارة الزراعة

المركز القومي
للتوثيق الزراعي
تونس

F

1

BIOPHYSIQUE. — *Application des relations et de la loi d'Onsager à l'interprétation d'interactions entre processus cellulaires globaux.* Note (*) de M. Michel Thellier, M^{me} Thérèse Stalz et M. Abdelkader Ayadi, présentée par M. René Wurmser.

On vérifie directement la loi d'Onsager pour la compétition $\text{Ca}^{++}/\text{Sr}^{++}$ lors de la fixation de ces ions par les parois cellulaires de *Lemna minor* ; et, plus généralement, on tente d'appliquer les relations et la loi d'Onsager à l'étude d'interactions entre processus cellulaires globaux.

POSITION DU PROBLÈME. — Considérons un certain nombre de processus cellulaires globaux, que nous schématiserons respectivement par

- (1) $S_1 \rightleftharpoons P_1$
- (2) $S_2 \rightleftharpoons P_2$
- (3) $S_3 \rightleftharpoons P_3$, etc.,

ces processus cellulaires globaux pouvant aussi bien correspondre à des transformations de substrats S en produits P, ou à des absorptions de substrats S (P symbolisant alors la substance S après qu'elle ait été absorbée par la cellule).

Nous nous intéresserons à la vitesse v de fonctionnement de ces processus ; et, dans tout ce qui suit, nous supposerons que nous sommes suffisamment près des conditions d'équilibre pour rester dans le domaine linéaire de la thermodynamique des processus irréversibles.

Considérons l'un de ces processus [(1) par exemple]. Suivant la formulation électrocinétique [(1) à (4)], on peut, tant que ce processus n'est pas trop éloigné des conditions d'équilibre, écrire sa vitesse, v , de fonctionnement en fonction des activités $[S_1]$ et $[P_1]$ par

$$(4) \quad v_1 = 2,3 (A/r_1) \log (B_1[S_1]/[P_1])$$

$$(5) \text{ soit } v_1 = 2,3 (A/r_1) \log (\pi_1[S_1])$$

$$(6) \text{ où } \begin{cases} A = \text{constante dépendant de la température,} \\ \pi_1 = B_1/[P_1], \text{ considéré constant en conditions stationnaires, en} \\ \text{première approximation.} \end{cases}$$

Supposons en outre, tout d'abord, que le déroulement de ce processus (1) est complètement indépendant de tous les autres processus qui peuvent fonctionner dans la cellule ; pour bien caractériser ce cas particulier tout en introduisant un symbolisme qui pourra s'étendre aux cas plus complexes, nous écrirons alors les relations (4) et (5) par

$$(7) \quad v_{1,1} = 2,3 (A/r_{1,1}) \log (B_1[S_1]/[P_1])$$

$$(8) \text{ soit } v_{1,1} = 2,3 (A/r_{1,1}) \log (\pi_1[S_1]).$$

Dans ces conditions, la constante B_1 tient lieu, pour le processus cellulaire global étudié, de ce qu'aurait été une constante d'action de masse si l'on s'était trouvé en conditions homogènes. Et il est alors aisé de montrer ⁽⁵⁾ que ces équations (7) et (8) de la formulation électrocinétique sont complètement équivalentes à une équation phénoménologique linéaire à un seul terme de la thermodynamique des processus irréversibles

$$(9) \quad J_{1,1} = L_{1,1}(\mu_{s_1} - \mu_{p_1})$$

où μ_{S_1} et μ_{P_1} sont les potentiels chimiques de S_1 et P_1 , $J_{1,1}$ le courant chimique de la réaction et $L_{1,1}$ la constante phénoménologique.

Naturellement un raisonnement identique peut être appliqué aux processus (2), (3), etc., supposés également isolés dans la cellule ; et, en utilisant les mêmes conventions de symboles, on arrive à des équations analogues à (7) et (8) pour décrire leurs vitesses respectives de fonctionnement.

PRINCIPE DE L'UTILISATION DES RELATIONS D'ONLAGER. — Examinons maintenant ce qui se passe lorsque les processus ne peuvent plus être considérés comme isolés, mais lorsqu'il existe entre eux des couplages, c'est-à-dire lorsque la simple présence des uns peut modifier le comportement des autres (sans perturbation des édifices catalytiques). Considérons, selon Onsager (6), le cas où le courant J d'un processus dépend non seulement de la force thermodynamique associée à ce processus, mais aussi des forces associées à d'autres processus. Ceci, toujours dans le domaine linéaire, revient à dire que si le processus (1) n'est plus isolé mais en interaction avec d'autres processus [(2), (3), ...] le courant de (1) ne peut plus être décrit par la relation (9) mais par une relation

$$(10) \quad J_{1,123...} = L_{11}(\mu_{S_1} - \mu_{P_1}) + L_{12}(\mu_{S_2} - \mu_{P_2}) + L_{13}(\mu_{S_3} - \mu_{P_3}) + \dots$$

et naturellement, de même pour le courant du processus (2) :

$$(11) \quad J_{2,123...} = L_{21}(\mu_{S_1} - \mu_{P_1}) + L_{22}(\mu_{S_2} - \mu_{P_2}) + L_{23}(\mu_{S_3} - \mu_{P_3}) + \dots \text{ etc.}$$

Et la loi d'Onsager indique que l'on a alors

$$(12) \quad L_{12} = L_{21} ; \quad L_{13} = L_{31} ; \quad \text{etc.}$$

Le même raisonnement (5) qui a montré l'équivalence des relations (7) et (8) et de la relation (9) montre que les relations (10) et (11) peuvent se transposer en formalisme électrocinétique selon

$$(13) \quad v_{1,123...} = 2,3 (A/r_{11}) \log (\pi_1[S_1]) + 2,3 (A/r_{12}) \log (\pi_2[S_2]) + 2,3 (A/r_{13}) \log (\pi_3[S_3]) + \dots$$

$$(14) \quad v_{2,123...} = 2,3 (A/r_{21}) \log (\pi_1[S_1]) + 2,3 (A/r_{22}) \log (\pi_2[S_2]) + 2,3 (A/r_{23}) \log (\pi_3[S_3]) + \dots$$

Et la loi d'Onsager devient

$$(15) \quad r_{12} = r_{21} ; \quad r_{13} = r_{31} ; \quad \text{etc.}$$

ETUDE DU CAS SIMPLIFIÉ. INTERACTION ENTRE DEUX PROCESSUS SEULEMENT. — Supposons que les processus cellulaires globaux (1) et (2) manifestent un tel comportement d'interaction réciproque, mais qu'ils soient totalement indépendants de tous les autres processus cellulaires ; les équations (13) et (14) se simplifient alors en

$$(16) \quad v_{1,12} = 2,3 (A/r_{11}) \log (\pi_1[S_1]) + 2,3 (A/r_{12}^*) \log (\pi_2[S_2])$$

$$(17) \quad v_{2,12} = 2,3 (A/r_{21}^*) \log (\pi_1[S_1]) + 2,3 (A/r_{22}) \log (\pi_2[S_2]).$$

Et le théorème d'Onsager s'écrit alors

$$(18) \quad r_{12}^* = r_{21}^*$$

(l'astérisque permettant de distinguer les paramètres de ce cas simplifié par rapport à ceux du cas général).

Les équations (16) et (17) peuvent s'écrire

$$(19) \quad v_{1,12} = 2,3 (A/r_{11}) \log (\pi_{1,12}^* [S_1])$$

$$(20) \quad v_{2,12} = 2,3 (A/r_{22}) \log (\pi_{2,12}^* [S_2])$$

$$(21) \text{ en posant } \pi_{1,12}^* = \pi_1 (\pi_2 [S_2])^{(r_{11}/r_{12})}$$

$$(22) \quad \pi_{2,12}^* = \pi_2 (\pi_1 [S_1])^{(r_{22}/r_{21})}$$

En comparant les relations (19) et (20) à la relation (8), on constate que le couplage entre deux processus cellulaires globaux, sur le domaine linéaire, ne modifie pas la forme analytique de l'équation de vitesse de chaque processus ni la valeur de sa constante phénoménologique : il modifie seulement le paramètre π . De plus, on peut, à partir des relations (21) et (22) calculer séparément r_{12}^* et r_{21}^* et s'assurer qu'ils obéissent bien au théorème d'Onsager (relation 18).

CONFRONTATION A L'EXPÉRIENCE DANS LE CAS SIMPLIFIÉ. — De nombreux auteurs ont constaté que, lorsque des cellules végétales sont mises en contact avec une solution d'un sel de calcium, il y a une fixation rapide et intense d'ions calcium sur les cellules ; et cette fixation paraît se faire sur des sites externes des cellules, sans relation avec le métabolisme. Nous avons essayé d'utiliser cette propriété pour obtenir un cas simplifié de couplage. Pour cela, des séries de quatre essais ont été réalisés avec la *Lemna minor* où l'on suivait simultanément la vitesse de fixation des ions Ca^{++} en présence de solutions de chlorure de calcium additionnées ou non de chlorure de strontium, et la vitesse de fixation des ions Sr^{++} en présence de solutions de chlorure de strontium additionnées ou non de chlorure de calcium. Ainsi la fixation initiale du calcium représentait le processus cellulaire (1) et celle du strontium le processus cellulaire (2), indépendants l'un et l'autre de tout le reste des processus cellulaires (absorption cellulaire proprement dite, métabolisme, etc.).

Les paramètres π_1 , π_2 , $\pi_{1,12}^*$, $\pi_{2,12}^*$, r_{11} et r_{22} étant évalués avec les techniques habituelles de l'électrocinétique (⁷), les paramètres r_{12}^* et r_{21}^* furent calculés à l'aide des relations (21) et (22). Les détails de l'expérimentation et des calculs, trop longs pour être rapportés ici, seront donnés par ailleurs ; mais le tableau I résume le résultat finalement obtenu pour trois expériences. Et l'on constate que la loi d'Onsager (relation 18) est vérifiée avec une approximation satisfaisante.

TABEAU I. — Paramètres croisés d'Onsager pour la fixation initiale des ions Ca^{++} et Sr^{++} sur les cellules de *Lemna minor*

Expérience n°	r_{12}^* (effet de Sr^{++} sur la fixation de Ca^{++}) ($\Omega \cdot \text{g sec}$)	r_{21}^* (effet de Ca^{++} sur la fixation de Sr^{++}) ($\Omega \cdot \text{g sec}$)
1	— 0,34	— 0,40
2	— 0,40	— 0,50
3	— 0,44	— 0,53

CAS GÉNÉRAL. COUPLAGES MULTIPLES. — En suivant le même raisonnement que pour le cas simplifié, mais en partant des formules générales (13) et (14), on montre sans difficulté que l'intervention d'un nombre quelconque de couplages d'Onsager ne modifie pas la forme analytique de la relation (5) qui décrit la cinétique du processus, ni la valeur de la constante phénoménologique r , mais seulement

la valeur du paramètre π . Ainsi, pour un processus cellulaire global quelconque, ce paramètre π dépend de la nature du processus envisagé, de l'activité [P] de son produit et de l'ensemble des couplages qui existent entre le processus étudié et les autres processus cellulaires : π résume donc l'ensemble des caractéristiques thermodynamiques du système, indépendamment des dispositifs catalytiques qui en assurent la réalisation. A l'opposé, notons-le, r est un paramètre qui dépend seulement des catalyseurs et pas des conditions thermodynamiques du système.

TABLEAU II
Paramètres croisés, r_{12}^* et r_{21}^* , pour l'interaction K^+/Rb^+ lors de l'absorption par la *Lemna minor*

Expérience n°	r_{12}^* (effet de Rb^+ sur l'absorption de K^+) ($\Omega \cdot g \cdot sec$)	r_{21}^* (effet de K^+ sur l'absorption de Rb^+) ($\Omega \cdot g \cdot sec$)
1 (15/1/71)	— 102	— 687
2 (3/2/71)	— 381	— 1 071
3 (4/3/71)	— 231	— 1 255
4 (11/3/71)	— 225	— 256

Enfin, pour de tels systèmes à couplages multiples, il faut prendre garde, si l'on veut essayer de vérifier la loi d'Onsager, d'utiliser les véritables r_{12} , r_{13} , r_{21} , etc., tels qu'ils s'introduisent à partir des équations (13) et (14), mais pas les r_{12}^* et r_{21}^* des équations (16) à (22) qui sont valables pour le cas simplifié seulement. Le tableau II donne ainsi les valeurs de r_{12}^* et r_{21}^* que l'on peut calculer à partir d'essais publiés antérieurement (*) sur l'interaction K^+/Rb^+ lors de l'absorption de ces ions par la *Lemna minor* : il est manifeste que dans ce cas, où il existe nécessairement des couplages autres que l'interaction directe entre les ions (processus d'absorption actifs ou passifs de ces ions, utilisation métabolique du potassium absorbé...), on obtient :

$$(23) \quad r_{12}^* \neq r_{21}^*.$$

Le calcul des véritables r_{12} et r_{21} , à partir des données que l'on peut atteindre expérimentalement, apparaît actuellement irréalisable. Aussi, pour le moment, plutôt que d'essayer de vérifier directement la loi d'Onsager dans ce cas général, nous songeons au contraire à la poser en principe, pour tenter d'en déduire un critère d'existence ou de non-existence de couplages supplémentaires (permettant en particulier d'éprouver la validité des modèles théoriques que l'on peut proposer pour décrire un processus cellulaire global complexe) (9).

(*) Séance du 22 novembre 1971.

(1) M. THELLIER, *Comptes rendus*, 266, Série D, 1968, p. 826.

(2) M. THELLIER, *Annals Bot.*, 34, 1970, p. 983.

(3) M. THELLIER, B. THOIRON et A. THOIRON, *Physiol. vég.*, 9, 1971, p. 65.

(4) T. STELZ et M. THELLIER, *Comptes rendus*, 272, Série D, 1971, p. 1101.

(5) M. THELLIER, *J. Theor. Biol.*, 31, 1971, p. 389.

(6) L. ONSAGER, *Phys. Rev.*, 37, 1931, p. 405.

(7) A. AYADI et M. THELLIER, *Comptes rendus*, 271, Série D, 1970, p. 1280.

(8) A. AYADI, P. DEMUYTER et M. THELLIER, *Comptes rendus*, 273, Série D, 1971, p. 67.

(9) M. le Professeur Chanu nous a aidé, par ses précieux conseils en thermodynamique, dans la discussion de ce travail.

Laboratoire de Nutrition minérale, Equipe de Recherche associée au CNRS n° 212,
Faculté des Sciences, boulevard Maurice-de-Broglie, 76-Mont-Saint-Aignan, Seine-Maritime.

FIN

4

VUES